

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ШКАЛЫ КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ ОБ ЭКОЛОГИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ (НА ПРИМЕРЕ ЗЛАКОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ)

В.П. Селедец¹, Н.С. Пробатова²

¹ Тихоокеанский институт географии,

² Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

В. Л. Комаров внес выдающийся вклад в исследование биоразнообразия флоры Дальнего Востока России (ДВР), включая и биоразнообразие злаков (Комаров, 1945-1958). Современники и последователи В. Л. Комарова на ДВР также уделяли большое внимание экологии растений (Кабанов, 1940; Колесников, 1961, 1969; Куренцова, 1973; Крылов, 1969, 1984; Манько, 1982, 1984, 1987; Манько, Гладкова, 2001; Гельтман и др. 1984; Комарова, 1992а, б; Комарова, Ащепкова, 2000).

Широкие возможности для исследования экологического разнообразия злаков предоставляет метод экологических шкал, впервые предложенный и развивавшийся Л.Г. Раменским (1910, 1924, 1937, 1938, 1971). Метод получил признание и широкое распространение после опубликования экологических шкал для значительной части флоры России и сопредельных стран (Раменский и др., 1956; Цаценкин, 1967; Цаценкин, Касач, 1970; Цаценкин и др., 1974, 1978). Важным стимулом к дальнейшему совершенствованию метода экологических шкал явились работы Д. Н. Цыганова (1974, 1976, 1983).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Основой составления экологических шкал для сосудистых растений ДВР послужили геоботанические описания, осуществленные нами в 1967-2000 гг. на территории субъектов Российской Федера-

ции, составляющих в настоящее время Дальневосточный федеральный округ: Республики Саха (Якутия), Еврейской автономной области, Корякского автономного округа, Амурской, Магаданской, Камчатской и Сахалинской областей, Хабаровского и Приморского краев. На основе 4000 авторских описаний растительности были составлены и опубликованы экологические шкалы для 259 видов сосудистых растений (Селедец, 1975, 1976а, б, 1978, 1980, 1982, 1985, 2000а, б, в). Из них для целей настоящего исследования выбраны экологические шкалы и сопутствующие им эколого-фитоценологические и биогеографические характеристики для 33 видов злаков (сем. *Poaceae*), выбранных таким образом, чтобы они могли служить модельным объектом для иллюстрации возможностей предлагаемого нами метода анализа экологических ареалов видов растений с применением экологических шкал. Среди выбранных злаков предусмотрены как индигенные, так и адвентивные виды, разнообразные по числам хромосом и уровням ploидности, по положению в ареале вида на территории ДВР, роли в растительном покрове, экологическим предпочтениям, степени натурализации (адвентивные виды) и антропопотолерантности (апофиты).

Объектом исследования явились следующие виды: *Agrostis clavata* Trin., *A. scabra* Willd., *A. stolonifera* L., *A. tenuis* Sibth., *Alopecurus aequalis* Sobol., *Arctopoa eminens* (C. Presl) Probat., *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern., *Bromopsis canadensis* (Michx.) Holub, *B. inermis* (Leyss.) Holub, *B. pumpelliana* (Scribn.) Holub, *Calamagrostis deschampsoides* Trin., *C. sachalinensis* Fr. Schmidt, *C. sesquiflora* (Trin.) Tzvel.), *Dactylis glomerata* L., *Elymus sibiricus* L., *Festuca extremiorientalis* Ohwi, *F. pratensis* Huds., *F. rubra* L., *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski, *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *Leymus mollis* (Trin.) Hara, *Milium effusum* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Poa angustifolia* L., *P. annua* L., *P. macrocalyx* Trautv. et C. A. Mey., *P. malacantha* Kom., *P. neosachalinensis* Probat., *P. palustris* L., *P. pratensis* L., *P. trivialis* L., *Puccinellia geniculata* V. Krecz. *Trisetum sibiricum* Rupr., *T. spicatum* (L.) K. Richt.

Для этих видов мы приводим составленные нами региональные экологические шкалы (см. прил. 1). Они обеспечены 350 авторскими

геоботаническими описаниями, что позволяет оценить их эколого-ценотические позиции. Названия видов растений даются по Н. С. Пробатовой (1985) и С. К. Черепанову (1995).

ТИПОЛОГИЯ ЭКОАРЕАЛОВ

Положение эकोареалов в поле экологических факторов

Положение в поле экологических факторов – важнейшая характеристика эकोареала, поскольку привязка к определенным грациям экологических факторов позволяет на основе эकोареалов разрабатывать экологическую классификацию растительных сообществ. В центре такой классификации должен быть экотоп, или местообитание, что согласуется со взглядами ведущих экологов и фитоценологов (Быков, 1967; Реймерс, 1994; Ипатов, Кирикова, 1997, 2001; Христофорова, 1999). Тип экоареала, установленный на основании приуроченности к типу местообитаний, может служить в качестве операционной единицы при экологическом анализе растительного покрова.

Потребность в операционной единице, которая позволяла бы на различных уровнях организации экосистем дифференцировать непосредственное воздействие экологических факторов от различных эффектов взаимодействия организмов (фитоценологических, конкурентных и др.), испытывают многие исследователи. Так, Н. В. Пешкова (1990), анализируя экотопический предел и ценотическую регуляцию уровня продуктивности пойменных разнотравно-вейниковых лугов Сибири, указывает на то, что локальные вариации экотопических условий структуры продуктивности сообщества (микроэкотопы) обуславливают его существование в виде мозаики состояний и оправдывают выделение условных областей преобладания экотопического и ценотического контроля уровня продуктивности. С областями экотопического контроля связаны состояния экотопических оптимума и пессимума сообщества, а с областями ценотического контроля – состояния ценотических оптимумов злаков и разнотравья.

О том, что при этом ведущую роль играют экологические условия, свидетельствуют исследования К. Д. Степановой (1985), ко-

торая показала, что в сообществах *Calamagrostis langsdorffii* на Камчатке мозаичность травостоя обусловлена характером почв и их увлажнением.

К.А. Куркин (2001, с. 33) считает, что «наиболее рационально изучать синэкологические оптимумы на основе экологической классификации растительности, поскольку при этом можно без всяких дополнительных исследований выявить оптимумы всех видов, притом с высокой степенью достоверности».

Один из путей к экологической классификации растительности – классификация с использованием эоареалов видов растений. Типология эоареалов, которую можно было бы положить в основу экологической классификации растительности, должна включать важнейшие характеристики: 1) положение эоареалов в поле экологических факторов, 2) величину эоареалов и 3) реализованность эоареалов. Если вопрос о положении эоареалов в поле экологических факторов в подробных разъяснениях не нуждается, поскольку без привязки к системе экологических координат типология эоареалов теряет смысл, то такие понятия, как «величина эоареалов» и «реализованность эоареалов», требуют развернутой характеристики.

Величина эоареалов

Величина эоареала – это обобщённый показатель пластичности вида, его способности обитать в различных экологических условиях. Ее природоохранное значение состоит в том, что через относительную величину эоареала можно выразить графически и оценить в условных единицах экологического пространства адаптивный потенциал вида (табл. 1).

В настоящей работе из большого количества экологических факторов выбраны два наиболее важных: увлажнение (шкала У), богатство и засоленность почвы (БЗ).

Здесь следует дать некоторые разъяснения по поводу широко используемого названия «богатство и засоленность почвы», предложенного еще основателем школы, создателем методологии экологических шкал Л. Г. Раменским (1971). Под этим фактором имеется в виду широкий спектр почв, от самых бедных до сравнительно богатых и очень

Таблица 1

Величина экоареалов видов

Относительная величина экоареала вида (баллы)	Количество условных квадратных единиц	Процент от гипотетического максимального экоареала
Очень мелкий (1)	До 180	До 5
Мелкий (2)	180-359	5-9
Средний (3)	360-899	10-24
Крупный (4)	900-1800	25-50
Очень крупный (5)	Более 1800	Более 50

Примечания. 1. За условную квадратную единицу принимается часть экологического поля, равная одной ступени шкалы экологического фактора на оси абсцисс (в нашем случае это шкала богатства и засоленности почвы - БЗ) и одной ступени экологического фактора на оси ординат (в нашем случае это шкала увлажнения - У). Перемножая количество ступеней экологической шкалы на оси абсцисс на количество ступеней на оси ординат, получаем величину экоареала в условных величинах.

2. Гипотетический «максимальный экологический ареал» вычисляется путем перемножения числа ступеней экологической шкалы на оси абсцисс (БЗ=30 ступеней) на количество ступеней на оси ординат (У=120 ступеней), так что гипотетический максимальный экологический ареал равен 3600 условных квадратных единиц.

богатых элементами питания и, наконец, засоленных. В сущности же, это – два фактора, скрепленных между собой искусственно, так как от положительного фактора – богатства почвы элементами питания – происходит переход к отрицательному фактору – чрезмерной концентрации тех или иных химических соединений («солей»), т. е. засоленности почвы, непригодности ее для произрастания многих видов растений.

Поскольку на ДВР фактор настоящего засоления почв (исключая узкую полосу морских побережий) отсутствует, то здесь, в сущности, отражено богатство почвы элементами питания, кроме случаев искусственного засоления (сброс минеральных удобрений и т. п.).

Практическая ценность показателя «величина экоареала» видна на примере видов злаков с разными уровнями плоидности. В результате анализа экоареалов злаков по этому признаку выявилась определенная связь между относительной величиной экоареала и уровнем плоидности вида. Самые крупные экоареалы – у злаков-диплоидов, которые относятся к серийным центратам, т. е. приурочены к серий-

ным растительным сообществам; изученные нами дальневосточные ценопопуляции этих видов находятся в центральной части их географических ареалов (*Beckmannia syzigachne*, *Trisetum sibiricum*, *Puccinellia geniculata*).

Вторую группу видов с крупными экоареалами составляют луговые злаки – диплоиды, которые относятся к серийным перифератам (*Alopecurus aequalis*, *Bromopsis canadensis*). Различия в структуре экоареалов этих групп довольно значительные: у видов первой группы центры экоареалов присутствия видов и экооптимумы (центры экоареалов доминирования видов) значительно разобщены, а у видов второй группы – сильно сближены.

Закономерности, выявленные у диплоидов, проявляются и у видов с иными уровнями плоидности, особенно у гексаплоидов (*Agrostis clavata*, *A. scabra*, *Arctopoa eminens*, *Festuca rubra*). Все они – серийные центраты, кроме *A. clavata* (серийный периферат), у всех крупные экоареалы, а экологические оптимумы и центры экоареалов присутствия сильно разобщены.

Выявлена связь между величиной экоареала и фитоценотической приуроченностью вида. У лесных видов экоареал меньше, чем у луговых и прибрежно-морских (см. прил. 1, 2).

Реализованность экоареала

Реализованность, или наполненность, экоареала (Селедец, 2001) служит показателем эффективности использования видом своего экоареала.

В экоареале вида мы условно выделяем две части: 1) вид выступает доминантом растительных сообществ (экоареал доминирования) и 2) вид не доминирует, но присутствует в качестве сопутствующего (экоареал присутствия). В развитие этой мысли, высказанной нами ранее (Селедец, 1976а, б), здесь мы предлагаем анализировать и оценивать экоареал дифференцированно, в зависимости от фитоценотического эффекта, который производит вид, представленный той или иной ценопопуляцией, в разных частях экоареала. Если экоареал доминирования занимает весь или почти весь экоареал присутствия, вид использует свой экоареал очень эффективно, если экоареал доминирования

занимает лишь незначительную часть экоареала присутствия, использование экоареала неэффективно. Мы различаем несколько градаций эффективности использования видом своего экоареала, другими словами – несколько градаций реализованности экоареала (табл. 2).

Таблица 2

Реализованность экоареалов

Степень реализованности экоареала (баллы)	Процентное отношение экоареала доминирования ко всему экоареалу
Очень слабо реализованный (1)	До 5
Слабо реализованный (2)	5-9
Средне реализованный (3)	10-24
Реализованный выше среднего (4)	25-50
Высоко реализованный (5)	Более 50

Эффективность использования видом своего экоареала – показатель фитоценотической активности, способности доминировать в растительных сообществах при различных экологических условиях. Биологический смысл эффективности использования видом своего экоареала (реализованности экоареала) состоит в том, что в ней отражается способность вида занимать те или иные фитоценотические позиции (от доминирования до присутствия в небольшом обилии) в более или менее широком диапазоне экологических условий. Этот показатель имеет и флороохранное значение. Согласно полевым наблюдениям редкие и исчезающие виды растений почти никогда не бывают доминантами растительных сообществ, эффективность использования такими видами экоареалов обычно низкая. Это может быть одним из критериев отнесения их к категории редких и исчезающих.

Анализ реализованности экоареала позволяет оценить жизнеспособность ценопопуляции, ее способность занимать доминирующие позиции в тех или иных растительных сообществах. Высшая степень реализованности экоареала – способность доминирования в растительных сообществах на всем пространстве экоареала. Условие полной реализованности экоареала – совпадение экоареала присутствия и экоареала доминирования. Таких видов очень мало, гораздо больше в той или иной степени приближающихся к этому состоянию. Степень при-

ближения можно измерить по разнице между величиной экоареала присутствия и экоареала доминирования: чем меньше эта разница, тем выше степень реализованности экоареала.

Среди злаков наиболее жизнеспособные и экологически толерантные ценопопуляции у тетраплоидов. У них разница между величиной экоареала присутствия и величиной экоареала доминирования очень незначительная. Особенно показательны в этом отношении *Calamagrostis sesquiflora*, *Agrostis stolonifera*, *Phragmites australis*, *Leymus mollis*, *Festuca extremiorientalis*.

Для видов с более высокими уровнями пloidности характерна такая же закономерность. У доминантов растительного покрова (*Poa pratensis*) реализованность экоареалов значительно выше, чем у занимающих второстепенные позиции в растительных сообществах (*Hierochloë alpina*, *Poa malacantha*).

У видов злаков с разными уровнями пloidности в пределах вида реализованность экоареалов возрастает по мере приближения к границам их географических ареалов. Это можно проиллюстрировать на примере ценопопуляций в составе серийных растительных сообществ. Реализованность экоареалов возрастает в последовательности: эндемат *Poa neosachalinensis* (6x - 9x, 2n=42, 56, 63, 64), центраты *P. angustifolia* (8x-9x, 2n=56, 63, 64), *P. macrocalyx* (6x-12x, 2n=42, 44, 56, 63, 64, 70, 84), периферат *Calamagrostis sachalinensis* (4x, 6x, 8x, 2n=28, 42, 56).

Результаты проведенных нами анализов экоареалов позволяют утверждать, что реализованность экоареалов зависит от уровня пloidности и от положения ценопопуляции в ареале вида.

Типы экоареалов

Чтобы типология экоареалов была удобной для практического применения, она должна быть простой и не слишком громоздкой. Ради простоты мы разделили поле экологических факторов увлажнения (шкала У, 120 ступеней) и богатства и засоленности почвы (шкала БЗ, 30 ступеней) на 20 секторов, которые обозначены цифрами от 1 до 20 в ячейках матрицы (табл. 3). Величина и реализованность также представлены в виде матрицы (табл. 4), в ячейках которой обозначены позиции от 1 до 9, которые составляют одну из осей обобщающей матрицы --

Таблица 3

Положение эоареалов в поле экологических факторов

Градации увлажнения (ступени шкалы У)	Градации богатства и засоленности почвы (ступени шкалы БЗ)			
	Олиготрофное, 1-3	Мезотрофное, 4-9	Эутрофное, 10-16	Галотрофное, 17-30
Гидатофитное, 110-120	1	2	3	4
Гидрофитное, 104-109	5	6	7	8
Гигрофитное, 89-103	9	10	11	12
Мезофитное, 53-88	13	14	15	16
Ксерофитное, 1-52	17	18	19	20

Примечание. Цифры в ячейках матрицы обозначают позиции эоареалов в поле экологических факторов.

Таблица 4

Величина и реализованность эоареалов

Величина эоареала (см. табл. 1)	Реализованность эоареала (см. табл. 2)		
	Малая	Средняя	Выше средней
Малая	1	2	3
Средняя	4	5	6
Выше средней	7	8	9

табл. 5. По совокупности принятых нами критериев выделено 180 типов эоареалов. В качестве иллюстрации этой типологии приводим прил. 3, где для каждого вида указан тип эоареала, а также величина эоареала присутствия и эоареала доминирования, реализованность эоареала, оптимальный тип местообитаний, дистанция между экооптимумом и центром эоареала присутствия вида, а также тенденция изменения структуры эоареала.

Анализ эоареалов

Анализ эоареалов видов открывает новые возможности исследования взаимоотношений между растениями при их совместном произрастании. Это направление, наряду с географическим методом А. Гумбольдта, изначально было одним из важнейших при самом зарождении фитоценологии как науки (Работнов, 2001).

Таблица 5

Типы экоареалов

Положение экоареалов в поле экологических факторов (см. табл. 3)	Величина и реализованность экоареалов (см. табл. 4)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	1	2	3	4	5	6	7	8	9
2	10	11	12	13	14	15	16	17	18
3	19	20	21	22	23	24	25	26	27
4	28	29	30	31	32	33	34	35	36
5	37	38	39	40	41	42	43	44	45
6	46	47	48	49	50	51	52	53	54
7	55	56	57	58	59	60	61	62	63
8	64	65	66	67	68	69	70	71	72
9	73	74	75	76	77	78	79	80	81
10	82	83	84	85	86	87	88	89	90
11	91	92	93	94	95	96	97	98	99
12	100	101	102	103	104	105	106	107	108
13	109	110	111	112	113	114	115	116	117
14	118	119	120	121	122	123	124	125	126
15	127	128	129	130	131	132	133	134	135
16	136	137	138	139	140	141	142	143	144
17	145	146	147	148	149	150	151	152	153
18	154	155	156	157	158	159	160	161	162
19	163	164	165	166	167	168	169	170	171
20	172	173	174	175	176	177	178	179	180

При анализе экоареалов существенное уточняющее значение могут иметь дополнительные сведения об экоареале вида и характере ценопопуляции. В первую очередь это оптимальное местообитание анализируемого вида.

ОПТИМАЛЬНЫЙ ТИП МЕСТООБИТАНИЯ

За оптимальный тип местообитания мы принимаем положение ценопопуляции в пространстве экологических факторов, обеспечивающее наиболее благоприятные условия для проявления максимальной

жизненности и наибольшей фитоценотической роли вида. Выявление и охрана оптимальных местообитаний видов имеет важное значение для практической флороохранной работы, в том числе для охраны редких и исчезающих видов растений. Предлагаемая нами типология местообитаний представлена в табл. 6.

Таблица 6

Типы местообитаний
(обозначены арабскими цифрами на пересечении строк и столбцов)

Увлажнение, ступени экологической шкалы У	Богатство и засоленность почвы, ступени экологической шкалы БЗ									
	1-3	4-6	7-9	10-13	14-16	17-19	20-21	22-23	24-28	29-30
1-17	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
18-30	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
31-39	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
40-46	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
47-52	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
53-63	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
64-76	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
77-88	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
89-93	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
94-103	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
104-109	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110
110-120	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120

В качестве пояснения к табл. 6 приводим наименования типов местообитаний, которые составлены нами на основе категорий, предложенных Д. Н. Цыгановым (1974, 1976, 1983) и согласованных с экологическими шкалами Л. Г. Раменского и др. (1956): 1 – гиперксерофитное олиготрофное, 2 – гиперксерофитное олигомезотрофное, 3 – гиперксерофитное ортомезотрофное, 4 – гиперксерофитное мезоэутрофное, 5 – гиперксерофитное ортоэутрофное, 6 – гиперксерофитное гипогалофитное, 7 – гиперксерофитное гемигалофитное, 8 – гиперксерофитное ортогалофитное, 9 – гиперксерофитное гипергалофитное, 10 – гиперксерофитное экстремогалофитное, 11 – ортоксерофитное олиготрофное,

12 – ортоксерофитное олигомезотрофное, 13 – ортоксерофитное ортомезотрофное, 14 – ортоксерофитное мезоэуτροφное, 15 – ортоксерофитное ортоэуτροφное, 16 – ортоксерофитное гипогалофитное, 17 – ортоксерофитное гемигалофитное, 18 – ортоксерофитное ортогалофитное, 19 – ортоксерофитное гипергалофитное, 20 – ортоксерофитное экстремогалофитное, 21 – гипоксерофитное олиготрофное, 22 – гипоксерофитное олигомезотрофное, 23 – гипоксерофитное ортомезотрофное, 24 – гипоксерофитное мезоэуτροφное, 25 – гипоксерофитное ортоэуτροφное, 26 – гипоксерофитное гипогалофитное, 27 – гипоксерофитное гемигалофитное, 28 – гипоксерофитное ортогалофитное, 29 – гипоксерофитное гипергалофитное, 30 – гипоксерофитное экстремогалофитное, 31 – мезоксерофитное олиготрофное, 32 – мезоксерофитное олигомезотрофное, 33 – мезоксерофитное ортомезотрофное, 34 – мезоксерофитное мезоэуτροφное, 35 – мезоксерофитное ортоэуτροφное, 36 – мезоксерофитное гипогалофитное, 37 – мезоксерофитное гемигалофитное, 38 – мезоксерофитное ортогалофитное, 39 – мезоксерофитное гипергалофитное, 40 – мезоксерофитное экстремогалофитное, 41 – гемиксерофитное олиготрофное, 42 – гемиксерофитное олигомезотрофное, 43 – гемиксерофитное ортомезотрофное, 44 – гемиксерофитное мезоэуτροφное, 45 – гемиксерофитное ортоэуτροφное, 46 – гемиксерофитное гипогалофитное, 47 – гемиксерофитное гемигалофитное, 48 – гемиксерофитное ортогалофитное, 49 – гемиксерофитное гипергалофитное, 50 – гемиксерофитное экстремогалофитное, 51 – ксеромезофитное олиготрофное, 52 – ксеромезофитное олигомезотрофное, 53 – ксеромезофитное ортомезотрофное, 54 – ксеромезофитное мезоэуτροφное, 55 – ксеромезофитное ортоэуτροφное, 56 – ксеромезофитное гипогалофитное, 57 – ксеромезофитное гемигалофитное, 58 – ксеромезофитное ортогалофитное, 59 – ксеромезофитное гипергалофитное, 60 – ксеромезофитное экстремогалофитное, 61 – ортомезофитное олиготрофное, 62 – ортомезофитное олигомезотрофное, 63 – ортомезофитное ортомезотрофное, 64 – ортомезофитное мезоэуτροφное, 65 – ортомезофитное ортоэуτροφное, 66 – ортомезофитное гипогалофитное, 67 – ортомезофитное гемигалофитное, 68 – ортомезофитное ортогалофитное, 69 – ортомезофитное гипергалофитное, 70 – ортомезофитное экстремогалофитное, 71 – гигромезофитное олиготрофное, 72 – гигромезофитное олигомезотрофное, 73 – гигромезофитное

ортомезотрофное, 74 – гигромезофитное мезоэуτροφное, 75 – гигромезофитное ортоэуτροφное, 76 – гигромезофитное гипогалофитное, 77 – гигромезофитное гемигалофитное, 78 – гигромезофитное ортогалофитное, 79 – гигромезофитное гипергалофитное, 80 – гигромезофитное экстремогалофитное, 81 – ортогигрофитное олиготрофное, 82 – ортогигрофитное олигомезотрофное, 83 – ортогигрофитное ортомезотрофное, 84 – ортогигрофитное мезоэуτροφное, 85 – ортогигрофитное ортоэуτροφное, 86 – ортогигрофитное гипогалофитное, 87 – ортогигрофитное гемигалофитное, 88 – ортогигрофитное ортогалофитное, 89 – ортогигрофитное гипергалофитное, 90 – ортогигрофитное экстремогалофитное, 91 – гемигигрофитное олиготрофное, 92 – гемигигрофитное олигомезотрофное, 93 – гемигигрофитное ортомезотрофное, 94 – гемигигрофитное мезоэуτροφное, 95 – гемигигрофитное ортоэуτροφное, 96 – гемигигрофитное гипогалофитное, 97 – гемигигрофитное гемигалофитное, 98 – гемигигрофитное ортогалофитное, 99 – гемигигрофитное гипергалофитное, 100 – гемигигрофитное экстремогалофитное, 101 – ортогидрофитное олиготрофное, 102 – ортогидрофитное олигомезотрофное, 103 – ортогидрофитное ортомезотрофное, 104 – ортогидрофитное мезоэуτροφное, 105 – ортогидрофитное ортоэуτροφное, 106 – ортогидрофитное гипогалофитное, 107 – ортогидрофитное гемигалофитное, 108 – ортогидрофитное ортогалофитное, 109 – ортогидрофитное гипергалофитное, 110 – ортогидрофитное экстремогалофитное, 111 – гидатофитное олиготрофное, 112 – гидатофитное олигомезотрофное, 113 – гидатофитное ортомезотрофное, 114 – гидатофитное мезоэуτροφное, 115 – гидатофитное ортоэуτροφное, 116 – гидатофитное гипогалофитное, 117 – гидатофитное гемигалофитное, 118 – гидатофитное ортогалофитное, 119 – гидатофитное гипергалофитное, 120 – гидатофитное экстремогалофитное.

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ТИПОВ МЕСТООБИТАНИЙ

При экологической оценке территории с помощью метода экологических шкал некоторые затруднения вызывают такие специфические комплексы местообитаний, как морские побережья, а также местообитания адвентивных видов.

Морские побережья предоставляют возможность наблюдать пределы экологической толерантности многих видов. Метод экологических шкал позволяет обозначить в ступенях экологических шкал тот интервал экологических факторов, который соответствует феномену «флора морских побережий». По нашим данным, экологические границы морских побережий ДВР таковы: $Y=62-99$, $B3=6-20$. В этих экологических границах находятся эоареалы злаков морских побережий: *Arundinella hirta* ($Y=78$, $B3=12$), *Leymus villosissimus* ($Y=71$, $B3=9$), *Poa macrocalyx* ($Y=72$, $B3=14$), *Calamagrostis deschampsii* ($Y=77$, $B3=8$), *Arctopoa eminens* ($Y=78$, $B3=12$), *Leymus mollis* ($Y=83$, $B3=20$), *Puccinellia geniculata* ($Y=98$, $B3=19$).

Экологические границы адвентивных видов часто представляются неопределенными, однако метод экологических шкал позволяет их определить и описать. По нашим данным, на ДВР они таковы: $Y=61-76$, $B3=7-13$. В этих границах размещаются эоареалы *Dactylis glomerata* ($Y=65$, $B3=10$), *Festuca pratensis* ($Y=66$, $B3=12$), *Bromopsis inermis* ($Y=66$, $B3=11$), *Phleum pratense* ($Y=68$, $B3=13$), *Poa trivialis* ($Y=71$, $B3=10$), *Agrostis tenuis* ($Y=71$, $B3=8$), *Alopecurus arundinaceus* ($Y=72$, $B3=13$), *Alopecurus pratensis* ($Y=72$, $B3=12$), *Agrostis gigantea* ($Y=76$, $B3=12$).

Область доминирования апофитов в сорно-рудеральных группировках достаточно обширна: $Y=61-81$, $B3=10-13$. Границы этой области обозначают *Arctopoa subfastigiata* ($Y=61$, $B3=12$), *Elytrigia repens* ($Y=63$, $B=12$), *Agrostis scabra* ($Y=66$, $B3=10$), *Eriochloa villosa* ($Y=72$, $B3=12$), *Puccinellia hauptiana* ($Y=74$, $B3=12$), *Agrostis stolonifera* ($Y=81$, $B3=12$).

ЭКООПТИМУМЫ И ЦЕНТРЫ ЭКОАРЕАЛОВ ПРИСУТСТВИЯ ВИДОВ

При рассмотрении внутренней структуры эоареала после выделения эоареала доминирования и эоареала присутствия мы выявили две точки, которые могут служить важными ориентирами при анализе изменений внутренней структуры эоареала: экооптимум (экологический оптимум вида) и геометрический центр эоареала присутствия вида (центр экологического пространства, где вид может обитать независимо от его фитоценотической роли).

О внутренней структуре экоареала вида можно судить по дистанции между экооптимумом и центром экоареала присутствия вида (табл. 7).

Таблица 7

Дистанция между экооптимумом и центром экоареала присутствия вида

Дистанция (баллы)	Количество ступеней экологических шкал
Отсутствует (1)	0
Очень малая (2)	До 2
Малая (3)	3-4
Средняя (4)	5-6
Большая (5)	7-8
Очень большая (6)	Более 8

Анализ материала показал, что этот признак внутренней структуры экоареала может служить указанием на сукцессионно-ареалогический тип ценопопуляции того или иного вида. Рассмотрим это на примере злаков-тетраплоидов (4х).

Совмещение экооптимума и центра экоареала присутствия вида характерно для многих серийных перифератов, например *Festuca extremiorientalis* и *Milium effusum*. Отмечается подобное совмещение и у серийных центратов: *Poa annua*, *Trisetum spicatum*. У некоторых перифератов экооптимум и центр экоареала присутствия разобщены, в частности у *Agrostis stolonifera*, но обычно это наблюдается у климаксовых центратов (*Calamagrostis sesquiflora*) и в ещё большей степени – у серийных центратов (*Bromopsis pumpelliana*, *Poa palustris*, *Leymus mollis*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea*, *Elymus sibiricus*).

ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ ВНУТРЕННЕЙ СТРУКТУРЫ ЭКОАРЕАЛА

Учет внутренней структуры экоареалов видов приобретает особое значение при исследовании реактивности и чувствительности видов к экологическим факторам, поскольку реакция вида неодинакова в разных частях амплитуды фактора: чем больше крутизна кривой

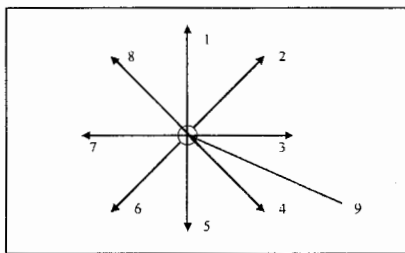


Рис. 1. Тенденции развития внутренней структуры эокарсала. Направления расширения эокарсала доминирования: 1 – к более влажным местообитаниям, 2 – к более влажным местообитаниям на более богатых почвах, 3 – к местообитаниям на более богатых почвах, 4 – к более сухим местообитаниям на более богатых почвах, 5 – к более сухим местообитаниям, 6 – к более сухим местообитаниям на более бедных почвах, 7 – к местообитаниям на более бедных почвах, 8 – к более влажным местообитаниям на более бедных почвах, 9 – стабилизация

изменения признака, тем больше реактивность (Ипатов, Кирикова, 2001).

Тенденции развития внутренней структуры эокарсала (рис. 1) означают возможные, предполагаемые направления эколого-фитоценотической экспансии вида. Они указывают на основные направления адаптогенеза, которые можно рассматривать как основные направления морфолого-физиологической специализации вида. Их флороохранное значение в том, что они позволяют оценить потенциал вида в освоении экологических условий за пределами оптимума.

Злаки с разными уровнями плоидности имеют различные тенденции развития внутренней структуры эокарсала: у ди-, гекса- и октоплоидов – тенденция к освоению более влажных местообитаний и сравнительно бедных почв, у тетраплоидов и карнологически полиморфных видов – к освоению более влажных местообитаний и более богатых почв.

ОРИЕНТАЦИЯ ЭОКАРЕАЛОВ

Эокарсалы могут иметь различную конфигурацию: вытянутые вдоль той или иной оси, ориентированные по диагонали, округлые или эллипсоидальные; разнообразие их положений в поле экологических факторов велико.

Анализ ориентации эокарсалов в поле экологических факторов позволяет выявить тенденцию эволюционного процесса в той или иной таксономической группе. Так, в роде *Poa* области экооптимумов видов существенно различаются у представителей двух подсекций типовой секции *Poa*. У видов подсекции *Poa* область экооптимумов видов

вытянута вдоль оси «увлажнение» на 17 ступеней экологической шкалы У, а вдоль оси «богатство и засоленность почвы» – всего на 4 ступени соответствующей шкалы. У видов секции *Malacanthae* область экооптимумов имеет протяженность 11 ступеней шкалы увлажнения и 9 ступеней шкалы богатства и засоленности почвы.

Столь же наглядно можно показать разнообразие ориентации экоареалов на примере видов рода *Agrostis*, где у экооптимумов видов типовой секции *Agrostis* ориентация вдоль оси «увлажнение», а у видов секции *Trichodium* – по диагонали, что свидетельствует о сходной интенсивности процесса адаптации как к увлажнению, так и к богатству и засоленности субстратов.

СУКЦЕССИОННО-АРЕАЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Для оценки экоареала и получения более полной характеристики конкретного вида необходимо прежде всего остановиться на понятиях, которые мы вводим здесь впервые.

Мы исходим из того, что экологические шкалы могут служить в качестве источника информации о роли вида в растительном покрове как сами по себе, так и косвенно, через анализ экоареалов. Самостоятельное использование экологических шкал для оценки местообитаний и для описания экоареалов видов в настоящее время является широко распространенной практикой и стало обязательным разделом современных учебников по экологии и фитоценологии (Ипатов, Кирикова, 1997; Миркин, Наумова, 1998; Миркин и др., 2000; Бекмансуров, Жукова, 2000).

Использование же экоареалов для решения широкого круга фундаментальных и прикладных проблем мы рассматриваем как новую область применения метода экологических шкал и как дальнейшее его развитие. Так, экологические шкалы, составленные нами для сосудистых растений ДВР (Селедец, 2000б), могут использоваться непосредственно для экологической оценки местообитаний, но спектр их применения значительно расширяется, если с их помощью описываются экоареалы видов, которые в дальнейшем анализируются в связи с решением той или иной проблемы, фундаментальной либо прикладной.

Сукцессионно-ареалогическая типология ценопопуляций
(типы ценопопуляций обозначены арабскими цифрами)

Тип ценопопуляции по ее положению в ареале вида	Тип ценопопуляции по ее положению в растительном покрове		
	Климатические сообщества	Серийные сообщества	Пионерные группировки
Эндемичная (эндемат)	Климатический эндемат (1)	Серийный эндемат (2)	Пионерный эндемат (3)
Изолированная (изолят)	Климатический изолят (4)	Серийный изолят (5)	Пионерный изолят (6)
Периферическая (периферат)	Климатический периферат (7)	Серийный периферат (8)	Пионерный периферат (9)
Ценопопуляция в центральной части вида (центрат)	Климатический центрат (10)	Серийный центрат (11)	Пионерный центрат (12)

Наибольшее значение при анализе экоареалов имеют биогеографический и фитоценологический аспекты, а именно положение ценопопуляции в ареале вида и в растительном покрове, для чего нами разработана предлагаемая здесь сукцессионно-ареалогическая типология ценопопуляций.

Первоначальный вариант этой типологии был разработан нами (Селедец, 1985) для решения природоохранных задач, но мы считаем, что она может использоваться также и для описания экоареалов видов. Сукцессионно-ареалогическая типология ценопопуляций (табл. 8) обозначает биогеографические и фитоценологические координаты ценопопуляции. Биологическое и экологическое значение ее состоит в том, что она позволяет прогнозировать потенциальную угрозу существованию ценопопуляции при различных природно-хозяйственных ситуациях.

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТАКСОНОВ

Выявление и описание экологической дифференциации видов с помощью метода экологических шкал имеет не только прикладное, но и фундаментальное значение. Когда, например, внутри рода

выявляются группы видов и виды внутри этих групп выстраиваются определенным образом в поле экологических факторов, возникает подозрение, что такая картина – не игра случая, а отражение эволюционных процессов. Если эти подозрения подтверждаются, у метода экологических шкал появляется еще одна область применения – экологическая индикация эволюционных изменений. Мы кратко рассматривали этот вопрос ранее (Селедец, 1985), но здесь остановимся на нем более подробно с использованием более обширного материала.

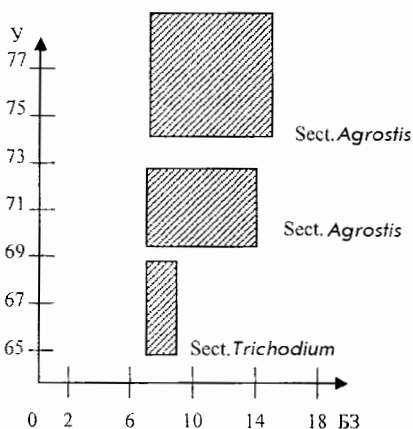


Рис. 2. Экологическая дифференциация секций рода *Agrostis*. Область оптимальных экологических условий показана штриховкой

Род *Agrostis* (рис. 2). Рассмотрим три секции: *Agrostis* (*A. gigantea*, *A. stolonifera*, *A. tenuis*), *Agraulus* (*A. trinii*), *Trichodium* (*A. anadyrensis*, *A. clavata*, *A. scabra*). В смысле экологической приуроченности они хорошо обособлены друг от друга.

Области оптимумов видов этих секций не пересекаются. У секции *Agrostis* они занимают промежутки на шкале увлажнения $Y=74-81$: у *A. stolonifera* экооптимум – $Y=81$, БЗ=12, *A. gigantea* – $Y=76$, БЗ=11, *A. tenuis* $Y=69$, БЗ=12. Экооптимум этой секции можно обозначить как $Y=76$, БЗ=12. У секции *Trichodium* экооптимумы видов сосредоточены на экологическом пространстве гораздо меньшем – $Y=65-69$, БЗ=7-9: у *A. anadyrensis* – $Y=69$, БЗ=7, *A. scabra* – $Y=67$, БЗ=10, *A. clavata* – $Y=65$, БЗ=9. Экооптимум у видов секции *Trichodium* – $Y=66$, БЗ=8. Секция *Agraulus* занимает промежуточное положение между секциями *Agrostis* и *Trichodium*: *A. trinii*, имеет экооптимум $Y=69$, БЗ=12. Общая картина экологической адаптации видов рода *Agrostis* на примере рассмотренных секций выглядит следующим образом: от типовой секции *Agrostis* с обширным эоареалом на мезотрофных гигро- и ортомезофитных местообитаниях через секцию *Agraulus* на промежуточных в экологическом отношении местообитаниях к довольно мно-

гочисленной, но экологически компактной секции *Trichodium* на ортомезотрофных ортомезофитных местообитаниях.

Более подробно экологическую дифференциацию видов можно рассмотреть на примере очень многочисленного во флоре ДВР рода *Poa* (рис. 3). После названия каждого вида укажем его экооптимум и рассмотрим ситуацию в целом. В типовой секции *Poa* выделяются следующие подсекции: subsect. *Poa* – *P. subcaerulea* (Y=83, БЗ=6), *P. alpigena* (Y=71, БЗ=10), *P. pratensis* (Y=71, БЗ=11), *P. angustifolia* (Y=66, БЗ=10); subsect. *Malacanthae* – *P. macrocalyx* (Y=72, БЗ=14), *P. arctica* (Y=69, БЗ=11), *P. malacantha* (Y=67, БЗ=6), *P. neosachalinensis* (Y=61, БЗ=5). В секции *Stenopoa* имеется ряд видов: *P. palustris* (Y=73, БЗ=12), *P. nemoralis* (Y=68, БЗ=9), *P. glauca* (Y=65, БЗ=9), *P. skvortzovii* (Y=64, БЗ=4), *P. botryoides* (Y=58, БЗ=10), *P. stepposa* (Y=56, БЗ=11). Секция *Macropoa* представлена у нас одним видом – *P. sibirica* (Y=71, БЗ=4), секция *Nivicolae* – *P. shumushuensis* (Y=70, БЗ=5), секция *Ochlopoa* – *P. annua* (Y=69, БЗ=10), секция *Coenopoa* – *P. trivialis* (Y=66, БЗ=10). Межсекционный гибрид *P. kamczatensis* (Y=72, БЗ=7) занимает особое положение.

У каждой секции имеется своя область размещения экоареалов. Самая обширная она у секции *Poa*: Y=61-83, БЗ=4-14, меньше у секции *Stenopoa*: Y=55-74, БЗ=4-12, ещё меньше у *Macropoa*, *Nivicolae*, *Ochlopoa* и *Coenopoa*.

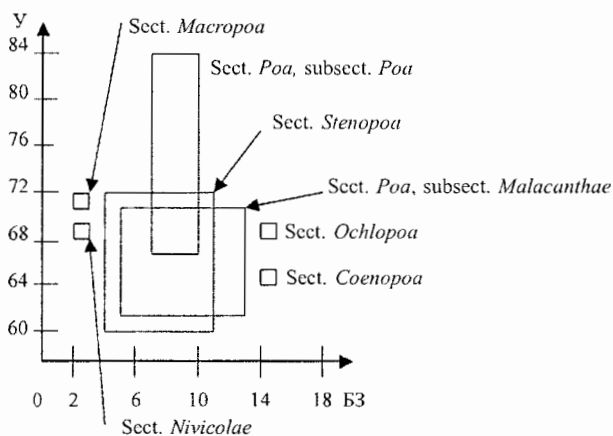


Рис. 3. Экологическая дифференциация в роде *Poa*

Секция *Poa* в экологическом отношении неоднородна. Подсекция *Poa* приурочена к ортомезофитным ортомезотрофным местообитаниям, экооптимумы видов расположены в области У=66-84, БЗ=7-11, а подсекция *Malacanthae* приурочена к ортомезофитным ортомезотрофным и ксеромезофитным местообитаниям, экооптимумы видов расположены в области У=61-79, БЗ=5-14.

Анализ наметившихся тенденций экологической дифференциации различных групп позволяет предположить, что подсекция *Malacanthae* обособляется от подсекции *Poa* в процессе освоения более сухих местообитаний.

Процесс экологической дифференциации секций в роде *Poa* в целом представляется как адаптация к более сухим местообитаниям со значительными колебаниями относительно фактора богатства и засоленности почвы.

ТИПЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ТАКСОНОВ

Проблема экологической дифференциации видов остается актуальной и для систематиков растений, и для экологов. То, какие возможности в этой области исследований открывает метод экологических шкал, рассмотрим на примере широко распространенных на ДВР родов (рис. 4).

На примере рода *Agrostis* можно проследить тенденцию, характерную для многих родов: по мере продвижения от более сухих местообитаний к более влажным экоареалы видов увеличиваются. Экоареал влажнолуговых видов относительно невелик. К этой группе относятся *Agrostis scabra*, *A. anadyrensis*, *A. clavata*, *A. trinii*. Значительно больше относительная величина экоареалов сыролуговых и болотисто-луговых – *A. tenuis*, *A. gigantea* и *A. stolonifera*.

Судить об экологической дифференциации видов можно не только по относительной величине экоареалов, но и по положению экооптимумов видов на оси ведущих экологических факторов. Рассмотрим экооптимумы представителей рода *Alopecurus* и рода *Actopoa*. Здесь наблюдается четкая приуроченность видов к определённым уровням

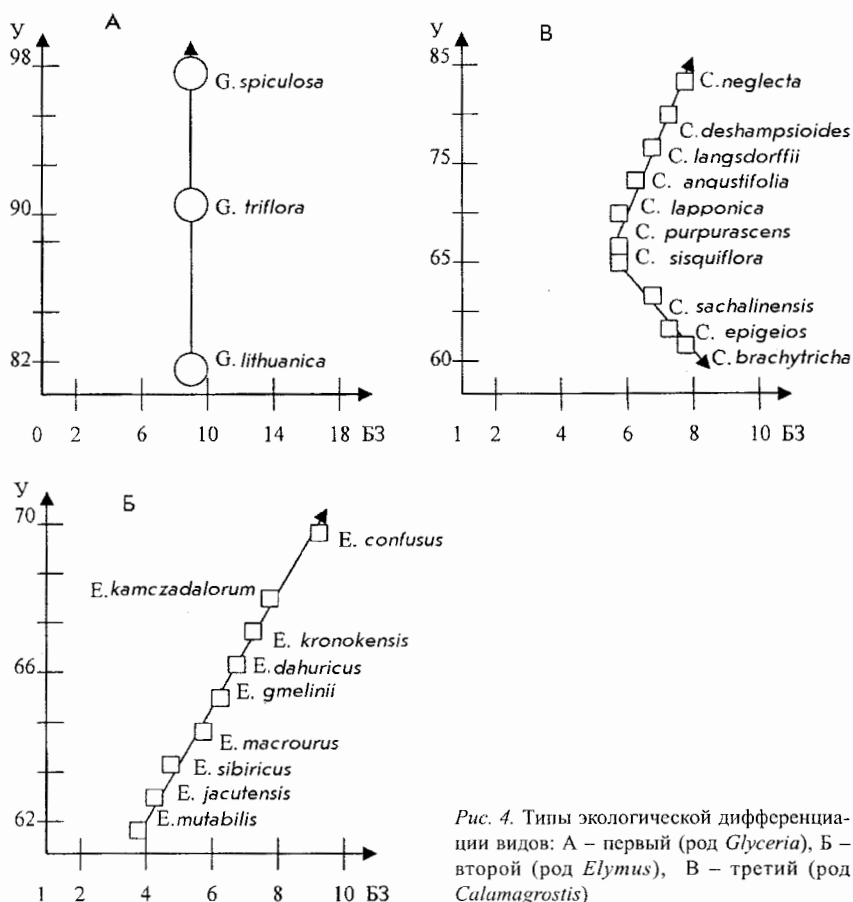


Рис. 4. Типы экологической дифференциации видов: А – первый (род *Glyceria*), Б – второй (род *Elymus*), В – третий (род *Calamagrostis*)

увлажнения (шкала У) при незначительном колебании требовательности к богатству и засоленности почвы (шкала БЗ): *A. pratensis* (У=72, БЗ=12), *A. arundinacea* (У=72, БЗ=13), *A. glaucus* (У=74, БЗ=8), *A. aequalis* (У=83, БЗ=12). Здесь виден переход от ортомезофитов к гигромезофитам. По уровню трофности все виды рода *Alopecurus* очень сходные, они относятся к категориям ортомезотрофитов и мезоэутрофитов.

Первый тип дифференциации мы предлагаем называть линейной дифференциацией. Она характерна для многих родов. Наглядной

иллюстрацией этого типа экологической дифференциации видов может служить род *Glyceria*. Рассмотрим три мезоэуτροφных вида, экоареалы которых расположились на одной линии по оси увлажнения: *G. lithuanica* (Y=79, БЗ=9), *G. triflora* (Y=91, БЗ=9), *G. spiculosa* (Y=99, БЗ=10).

Выявленная нами тенденция у водно-болотных видов к экологической дифференциации вдоль оси «увлажнение» открывает большие возможности для применения метода экологических шкал. Этот метод позволяет от довольно условных и нередко расплывчатых характеристик гидроморф перейти к более строгим балльным оценкам. Например, *Zizania latifolia*, *Glyceria triflora*, *G. spiculosa*, *Arctophila fulva*, *Beckmannia syzigachne* можно отнести к группе водно-болотных видов и этим ограничиться. Можно подразделить их на группы на основе субъективного восприятия особенностей местообитаний. Метод экологических шкал позволяет распределять виды по типам местообитаний с гораздо большей точностью и, что особенно важно, у всех пользователей экологических шкал будут получаться одни и те же результаты. Так, *Zizania latifolia*, имеющая экооптимум Y=103 и БЗ=13, знаменует собой границу между ортогигрофитами и гемигигрофитами, *Glyceria triflora* – ортогигрофит, а *G. spiculosa*, *Arctophila fulva*, *Beckmannia syzigachne* и *Phragmites australis* – гигромезофиты. Ещё более детальную характеристику видов можно составить в том случае, если оценивать с помощью экологических шкал одновременно как степень увлажнения, так и богатство и засоленность почвы.

Второй тип экологической дифференциации видов выявлен в родах *Elymus* и *Deschampsia*. Экологическая дифференциация по степени увлажнения сопровождается столь же выраженной дифференциацией по степени богатства и засоленности почвы. Первую группу составляют олигомезотрофные ортомезофиты – *Elymus macrourus* (Y=65, БЗ=3) и *E. kamczadalarum* (Y=67, БЗ=8), вторую – мезоэуτροφные ксеромезофиты *E. mutabilis* (Y=62, БЗ=10), *E. jacutensis* (Y=63, БЗ=12) и *E. sibiricus* (Y=64, БЗ=12), третью – мезоэуτροφные ортомезофиты *E. gmelinii* (Y=66, БЗ=10), *E. kronokensis* (Y=67, БЗ=11) и *E. dahuricus* (Y=67, БЗ=12), особое место занимает *E. confusus* (Y=73, БЗ=11), ортомезофит, тяготеющий к мезоэуτροφным гигро-

мезофитам. Виды рода *Deschampsia* резко дифференцированы по отношению к обоим ведущим факторам: *D. beringensis* (Y=59, БЗ=2) – олиготрофный ксеромезофит, *D. sukatschewii* (Y=65, БЗ=72) – мезоэуτροφный ортомезофит.

Третий тип экологической дифференциации состоит в том, что разные группы видов внутри рода выстраиваются в два разнонаправленных ряда. Рассмотрим этот феномен на примере рода *Calamagrostis*. Экооптимумы видов этого рода расположены в интервале увлажнения Y=63-79. В середине этого интервала (Y=71) хорошо видна смена направления экологической дифференциации. У одной группы видов от условного центра – экооптимума *C. sesquiflora* (Y=71, БЗ=5) экооптимумы располагаются от ортомезофитных ортомезотрофных местообитаний к ксеромезофитным мезоэуτροφным: *C. sachalinensis* (Y=70, БЗ=9), *C. epigeios* (Y=67, БЗ=11), *C. brachytricha* (Y=63, БЗ=10); у другой – к гигромезофитным мезоэуτροφным местообитаниям: *C. purpurascens* (Y=73, БЗ=9), *C. lapponica* (Y=75, БЗ=8), *C. angustifolia* (Y=75, БЗ=12), *C. langsдорфii* (Y=76, БЗ=13), *C. deschampsiioides* (Y=77, БЗ=13), *C. neglecta* (Y=78, БЗ=10). Такие ситуации представляют интерес для систематиков растений. За внешней картиной экологической приуроченности может скрываться определенная тенденция видообразования, естественный процесс распада крупной систематической группы на более мелкие, и у каждой из них – свой путь экологической адаптации.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ВЫВОДЫ

1. Одним из новых и перспективных направлений использования экологических шкал может быть применение их для описания экологических ареалов (экоареалов) видов растений.

2. Нами предложена типология экоареалов, основанная на оценке поля экологических факторов с использованием экологических шкал. По совокупности режимов увлажнения и режимов богатства и засоленности почвы выделены 180 типов экоареалов. Типология экоареалов основана на выделении пяти типов режимов увлажнения (ксерофитное, мезофитное, гигрофитное, гидрофитное, гидатофитное) и

четырёх типов режимов богатства и засоленности почвы (олиготрофные, мезотрофные, эутрофные, галотрофные). При этом учитывается также величина экоареала (малая, средняя, выше средней). Предложенная типология экоареалов может использоваться при решении таких задач, как экологическая оценка растительных сообществ, экосистем и ландшафтов, экологическая дифференциация видов, экологический анализ флор и растительных сообществ.

3. Анализ экоареалов видов растений открывает новые возможности исследования взаимоотношений, существующих между растениями при их совместном произрастании. Для этих целей может использоваться предложенная нами типология местообитаний, основанная на одновременном учете режимов увлажнения (120 ступеней экологической шкалы «У») и режимов богатства и засоленности почвы (30 ступеней шкалы «БЗ»). Выделено 120 типов местообитаний, названия которых составлены на основе категорий, предложенных Д.Н. Цыгановым (1974, 1976, 1983) и согласованных с экологическими шкалами Л.Г. Раменского с соавторами (1956). Рассмотрены и описаны в категориях методики экологических шкал такие специфические комплексы типов местообитаний, как морские побережья и местообитания адвентивных видов.

4. Во внутренней структуре экоареала вида мы предлагаем различать экоареал присутствия вида (совокупность экологических режимов, при которых вид может произрастать в составе тех или иных растительных группировок или сообществ, не выполняя при этом функции эдификатора или доминанта растительного сообщества) и экоареал доминирования (вид является доминантом растительного сообщества).

5. Для более подробного анализа экоареалов предлагается учитывать дистанцию между экооптимумом и центром экоареала присутствия вида, а также тенденцию развития внутренней структуры экоареала, ориентацию экоареалов и сукцессионно-ареалогическую характеристику ценопопуляций.

6. Предлагаемая нами сукцессионно-ареалогическая типология ценопопуляций учитывает положение ценопопуляции в ареале вида (центрат, периферат, изолят, эндемат) и положение ценопопуляции в эколого-сукцессионном ряду растительных сообществ. Все-

го выделено 12 типов ценопопуляций. Принадлежность к тому или иному типу – обобщенный показатель способности ценопопуляции занять определенные эколого-фитоценологические позиции в растительном покрове региона. В зависимости от этой принадлежности принимается решение о действиях, которые необходимо предпринять для сохранения ценопопуляции в конкретной природно-хозяйственной ситуации.

7. Метод экологических шкал позволяет исследовать экологическую дифференциацию таксонов разного ранга, что может использоваться в качестве дополнительной аргументации при различных таксономических построениях. Нами выявлены три типа экологической дифференциации таксонов: линейный, диагональный и разнонаправленный. Различные типы экологической дифференциации указывают на разнообразие жизненных стратегий, различные пути адаптации к особенностям местообитаний и, предположительно, на особенности эволюции в различных группах растений.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (инициативный проект № 01-04-49430 «Злаки флоры Дальнего Востока России: биоразнообразие, биогеография, эволюция»).

ЛИТЕРАТУРА

Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. Индикационные возможности видов растений и экологические шкалы: (Полсвой экологический практикум. Ч. 1). Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000. 112 с.

Быков Б.А. Геоботаническая терминология. Алма-Ата: Наука Каз. ССР, 1967. 168 с.
Викторов С.В., Востокова В.А., Вышивкин Д.Д. Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ, 1962. 227 с.

Гельтман В.С., Дыренков С.А., Каразия С.П. О создании общей системы лесорастительного районирования и классификации типов леса в СССР // Лесоведение. 1984. № 2. С. 28–35.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 80–86.

Кабанов Н.Е. Лесная растительность советского Сахалина. Владивосток, 1940. 211 с.

Колесников Б.П. Геоботаническое районирование Дальнего Востока // Дальний Восток: физико-географическая характеристика. М., 1961. С. 181–245.

- Колесников Б.П.* Растительность // Южная часть Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 206–250.
- Комаров В.Л.* Избранные сочинения. Т. 1–12. М.; Л., 1945–1958.
- Комарова Т.А.* Послепожарные сукцессии в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВО АН СССР, 1992а. 224 с.
- Комарова Т.А.* Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток: ДВО АН СССР, 1992б. 182 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.
- Крылов А.Г.* Ценоотический анализ флоры кедровых лесов Алтая // Типы лесов Сибири. Красноярск: СО АН СССР, 1969. С. 3–21.
- Крылов А.Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с.
- Куренцова Г.Э.* Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и южного Приамурья. Новосибирск: Наука, 1973. 230 с.
- Куркин К.А.* Экологическая классификация растительности пойменных лугов как основа для изучения синэкологических оптимумов видов // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 1. С. 31–42.
- Манько Ю.И.* О сезонной мерзлоте почв в лесах из ели аянской // Биогеоценотические исследования в лесах Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 52–58.
- Манько Ю.И.* Классификация лесов в зависимости от их происхождения и влияния экзогенных факторов // Динамические процессы в лесах Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 3–19.
- Манько Ю.И.* Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Манько Ю.И., Гладкова Г.И.* Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов. Владивосток: Дальнаука, 2001. 228 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г.* Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* Современная наука о растительности: Учебник. М.: Логос, 2000. 264 с.
- Пешкова Н.В.* Экологический предел и ценоотическая регуляция уровня продуктивности разнотравно-вейниковых лугов поймы р. Хадыты (Южный Ямал) // Структура, продуктивность и динамика растительного покрова. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. С. 42–48.
- Пробатова Н.С.* Семейство Мятликовые (Poaceae) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. С. 89–382.
- Работнов Т.А.* К истории возникновения фитоценологии // Бот. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 133–134.
- Раменский Л.Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. СПб., 1910. Вып. 7. С. 389–390.
- Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение: На основании геоботанических исследований в Воронежской губ. // Вестн. опыт. дела. Воронеж, 1924. Январь–декабрь. С. 37–73.
- Раменский Л.Г.* Инвентаризация естественных сенокосов и пастбищ СССР и методические основы природно-производственной типологии земель // Тр. ВАСХНИЛ. 1937. Т. 31, № 2. С. 11–36.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков А.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 474 с.

Реймерс Н.Ф. Экология (теория, законы, правила, принципы и гипотезы). М.: Россия молодая, 1994. 367 с.

Селедец В.П. Применение экологических шкал при изучении антропогенной динамики растительности пригородных зон на Дальнем Востоке // Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу. Л.: Наука, 1975. Т. 2. С. 553.

Селедец В.П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Вып. 24. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976а. С. 62–76.

Селедец В.П. Экология злаков морских побережий Дальнего Востока // Экология. 1976б. № 2. С. 19–32.

Селедец В.П. Рекреационная дигрессия травяного покрова чернопихтарников южного Приморья // Природная флора Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 62–80.

Селедец В.П. Антропогенная динамика травяного покрова дубняков лесопарка Владивостока // Актуальные вопросы охраны природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 38–43.

Селедец В.П. Экологические таблицы травянистых растений Приморья и Приамурья, перспективных для фитомелиорации // Рациональное использование и охрана земельных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 160–170.

Селедец В.П. Использование экологических шкал при изучении кормовых угодий советского Дальнего Востока и разработка мероприятий по их улучшению // Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 202–229.

Селедец В.П. Эколого-географическая классификация экотопов редких сосудистых растений советского Дальнего Востока // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 181–195.

Селедец В.П. Антропогенная динамика растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2000а. 148 с.

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

Селедец В.П. Растительный покров памятников природы на островах залива Петра Великого // Биологические исследования на островах северной части Тихого океана. Владивосток, 2000в. № 4. С. 1–72.

Селедец В.П. Характеристика и структура экологических ареалов видов сосудистых растений Дальнего Востока в связи с проблемой охраны биоразнообразия // V Дальневосточная конференция по заповедному делу, посвященная 80-летию со дня рождения академика РАН А.В. Жирмунского. Владивосток, 12–15 октября 2001г.: Материалы конф. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 250–251.

Степанова К.Д. Луга Камчатской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. 236 с.

Христофорова Н.К. Основы экологии: Учебник для биол. и экол. факультетов университетов. Владивосток: Дальнаука, 1999. 516 с.

Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 225 с.

Цаценкин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1970. 250 с.

Цаценкин И.А., Касач А.Е. Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову. Душанбе: Дониш, 1970. 94 с.

Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В., Савченко И.В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1974. 246 с.

Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1978. 301 с.

Цыганов Д.Н. Экоморфы и экологические свиты // Бюл. МОИП, отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 2. С. 128–141.

Цыганов Д.Н. Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1976. 59 с.

Цыганов Д.Н. Фитондикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Рус. изд. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Приложение 1

Экологические шкалы для злаков Дальнего Востока России

(У – режим увлажнения, БЗ – режим богатства и засоленности почвы; проективное покрытие:

m = более 8%, c = 2,5 – 8%, n = 0,3 – 2,5%, p = 0,1 – 0,2%, s = менее 0,1%)

Вид	Шкала	Проективное покрытие, ступени шкал				
		m	c	n	p	s
<i>Agrostis clavata</i>	У	58 – 72	53 – 75	49 – 78	45 – 80	40 – 85
	БЗ	8 – 10	6 – 12	4 – 13	3 – 14	1 – 16
<i>Agrostis scabra</i>	У	62 – 74	61 – 75	60 – 76	59 – 77	57 – 78
	БЗ	7 – 12	6 – 13	6 – 14	5 – 15	4 – 16
<i>Agrostis stolonifera</i>	У	69 – 93	67 – 95	66 – 100	64 – 102	62 – 104
	БЗ	11 – 13	9 – 15	9 – 17	9 – 19	9 – 19
<i>Agrostis tenuis</i>	У	61 – 82	61 – 81	60 – 82	59 – 89	58 – 90
	БЗ	8 – 17	8 – 17	8 – 17	8 – 18	8 – 18
<i>Alopecurus aequalis</i>	У	74 – 92	72 – 95	70 – 96	69 – 100	66 – 403
	БЗ	10 – 15	9 – 16	8 – 17	7 – 19	6 – 20
<i>Arctopoa eminens</i>	У	61 – 94	60 – 96	58 – 97	57 – 98	56 – 99
	БЗ	4 – 20	3 – 21	2 – 21	2 – 22	1 – 22
<i>Beckmannia syzigachne</i>	У	64 – 99	62 – 100	61 – 100	57 – 100	57 – 100
	БЗ	8 – 13	8 – 15	8 – 16	6 – 17	6 – 17
<i>Bromopsis canadensis</i>	У	69 – 75	68 – 75	66 – 80	65 – 81	63 – 83
	БЗ	8 – 11	7 – 12	5 – 14	4 – 15	2 – 20
<i>Bromopsis inermis</i>	У	58 – 73	57 – 76	41 – 88	49 – 88	49 – 88
	БЗ	10 – 13	9 – 13	8 – 13	8 – 17	8 – 17
<i>Bromopsis pumpelliana</i>	У	64 – 72	62 – 75	60 – 77	57 – 79	54 – 84
	БЗ	8 – 13	7 – 15	5 – 16	4 – 18	2 – 20

Вид	Шкала	Прективные окрыгие, ступени шкал				
		m	c	n	p	s
<i>Calamagrostis deschampsio-</i> <i>ides</i>	У	66 – 88	64 – 90	63 – 91	61 – 92	59 – 93
	БЗ	7 – 19	6 – 20	6 – 21	5 – 22	4 – 24
<i>Calamagrostis sachalinensis</i>	У	64 – 75	60 – 76	56 – 76	56 – 76	56 – 76
	БЗ	8 – 10	8 – 10	7 – 10	7 – 10	7 – 10
<i>Calamagrostis</i> <i>sesquiflora</i>	У	69 – 72	66 – 75	64 – 78	62 – 82	58 – 84
	БЗ	3 – 7	2 – 8	2 – 9	1 – 9	1 – 10
<i>Dactylis glomerata</i>	У	60 – 70	60 – 72	60 – 74	59 – 78	59 – 78
	БЗ	8 – 12	8 – 13	8 – 14	7 – 15	7 – 15
<i>Elymus sibiricus</i>	У	57 – 72	55 – 74	55 – 74	55 – 83	55 – 83
	БЗ	11 – 13	10 – 14	5 – 14	5 – 16	5 – 16
<i>Festuca extremiorientalis</i>	У	60 – 67	57 – 69	56 – 72	49 – 77	49 – 77
	БЗ	12 – 15	11 – 17	10 – 18	9 – 19	9 – 19
<i>Festuca pratensis</i>	У	59 – 73	59 – 79	59 – 85	59 – 86	59 – 86
	БЗ	9 – 16	9 – 16	9 – 16	8 – 15	8 – 15
<i>Festuca rubra</i>	У	56 – 70	50 – 75	50 – 80	50 – 87	50 – 87
	БЗ	8 – 14	7 – 15	7 – 15	5 – 15	5 – 19
<i>Glyceria lithuanica</i>	У	-	-	-	78 – 79	78 – 79
	БЗ	-	-	-	9 – 10	9 – 10
<i>Hierochloa alpina</i>	У	70 – 72	69 – 85	68 – 86	67 – 87	67 – 87
	БЗ	5 – 11	4 – 11	3 – 11	2 – 11	1 – 11
<i>Leymus mollis</i>	У	73 – 93	65 – 93	65 – 94	65 – 95	65 – 97
	БЗ	17 – 22	15 – 22	14 – 22	14 – 22	13 – 22
<i>Milium effusum</i>	У	-	-	75 – 78	75 – 78	75 – 78
	БЗ	-	-	10 – 13	10 – 13	10 – 13
<i>Phalaroides arundinacea</i>	У	69 – 90	60 – 100	60 – 100	60 – 103	60 – 103
	БЗ	9 – 14	9 – 14	9 – 14	8 – 14	8 – 14
<i>Phragmites australis</i>	У	62 – 100	62 – 101	58 – 101	58 – 104	58 – 104
	БЗ	10 – 18	9 – 18	7 – 20	3 – 20	3 – 20
<i>Poa angustifolia</i>	У	63 – 47	62 – 69	60 – 70	59 – 71	51 – 72
	БЗ	7 – 13	7 – 13	7 – 13	6 – 14	6 – 14
<i>Poa annua</i>	У	66 – 72	64 – 74	55 – 82	55 – 82	39 – 99
	БЗ	8 – 12	7 – 14	6 – 15	4 – 17	2 – 18
<i>Poa macrocalyx</i>	У	57 – 86	55 – 86	54 – 86	53 – 86	52 – 86
	БЗ	10 – 18	4 – 18	3 – 18	2 – 18	1 – 18
<i>Poa malacantha</i>	У	65 – 71	63 – 74	61 – 76	59 – 77	57 – 79
	БЗ	4 – 8	3 – 9	3 – 10	3 – 10	1 – 13
<i>Poa neosachalinensis</i>	У	60 – 63	58 – 66	57 – 69	55 – 72	53 – 75
	БЗ	4 – 6	3 – 8	3 – 9	2 – 11	1 – 13

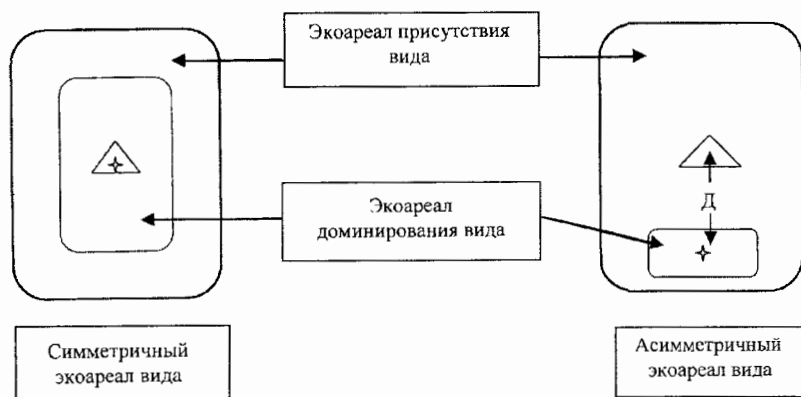
Вид	Шкала	Проективное покрытие, степени шкал				
		m	c	n	p	s
<i>Poa palustris</i>	У	68 – 79	67 – 80	65 – 82	62 – 82	62 – 84
	БЗ	10 – 14	9 – 15	8 – 16	7 – 17	6 – 18
<i>Poa pratensis</i>	У	64 – 76	61 – 79	57 – 83	54 – 83	50 – 90
	БЗ	10 – 13	9 – 14	9 – 15	8 – 15	7 – 16
<i>Poa trivialis</i>	У	67 – 75	67 – 75	65 – 75	62 – 75	60 – 75
	БЗ	9 – 11	9 – 11	9 – 11	5 – 14	5 – 14
<i>Puccinellia geniculata</i>	У	91 – 104	88 – 105	86 – 106	83 – 107	80 – 108
	БЗ	16 – 21	14 – 21	10 – 22	7 – 22	4 – 22
<i>Trisetum sibiricum</i>	У	68 – 70	66 – 72	65 – 73	63 – 75	61 – 77
	БЗ	8 – 11	6 – 13	4 – 15	2 – 17	1 – 19
<i>Trisetum spicatum</i>	У	65 – 70	64 – 74	60 – 75	58 – 79	55 – 80
	БЗ	7 – 11	6 – 12	6 – 12	5 – 13	4 – 14

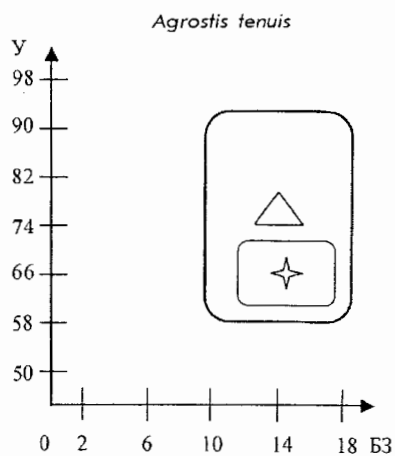
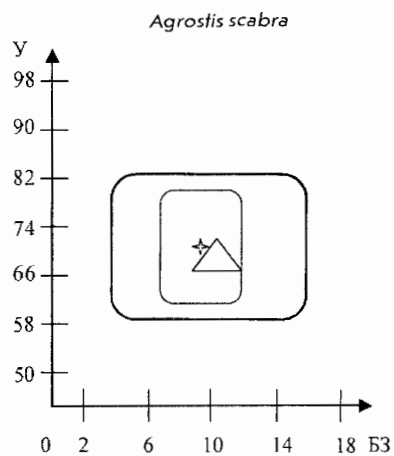
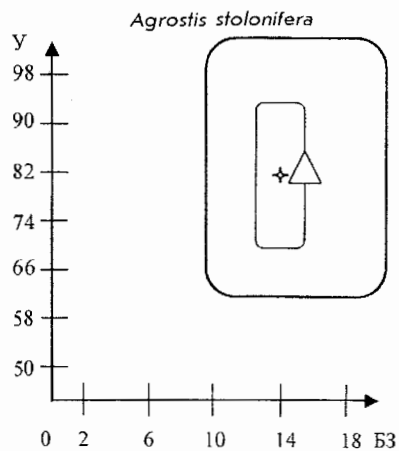
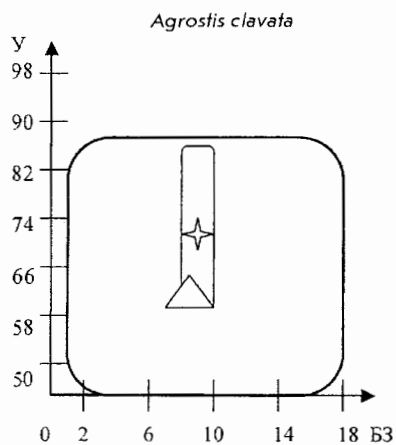
Приложение 2

Экоареалы злаков

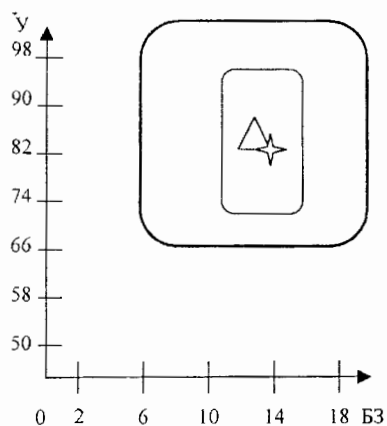
Условные обозначения:

- Границы экоареала присутствия вида
 △ Центр экоареала присутствия вида
 — Границы экоареала доминирования вида
 + Экооптимум (центр экоареала доминирования вида)
 Д Дистанция между центром экоареала присутствия вида и экооптимумом

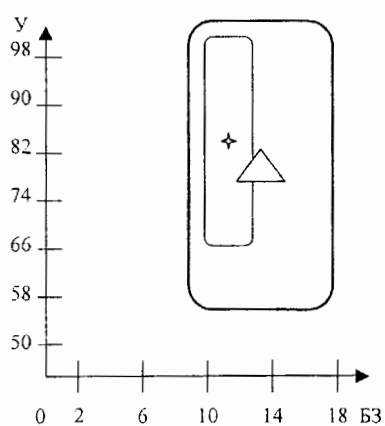




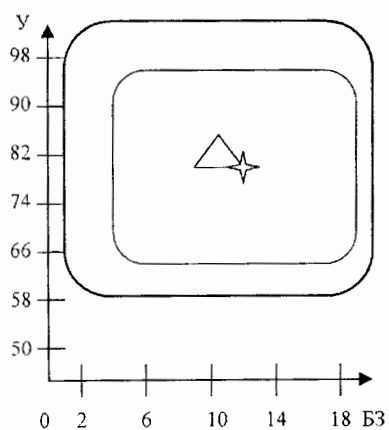
Alopecurus aequalis



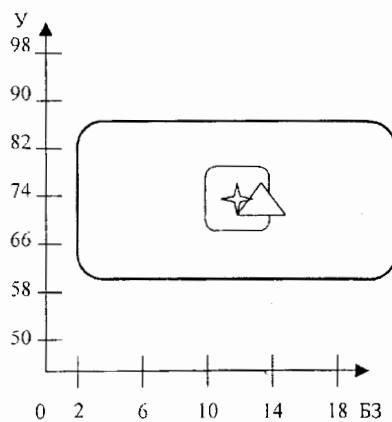
Beckmannia sysigachne



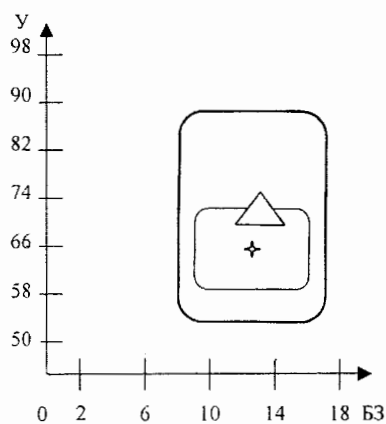
Arctopoa eminens



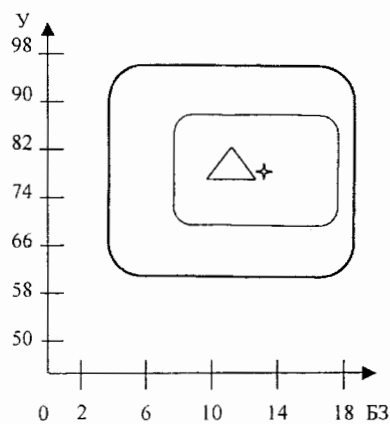
Bromopsis canadensis



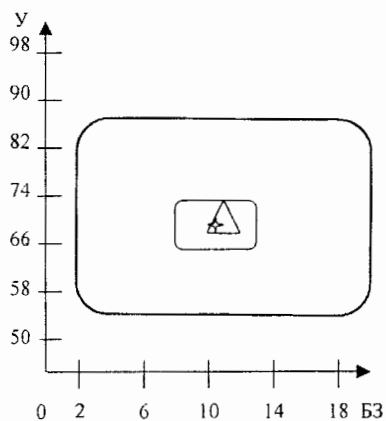
Bromopsis inermis



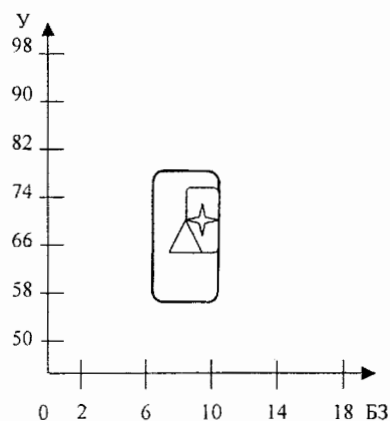
Calamagrostis deschampsoides



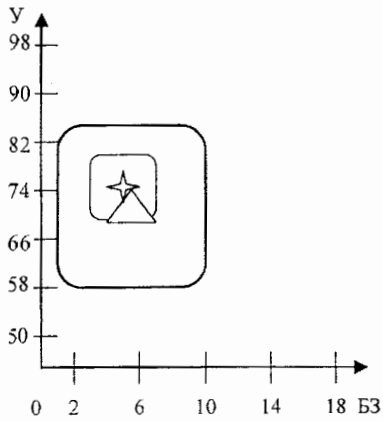
Bromopsis pumpelliana



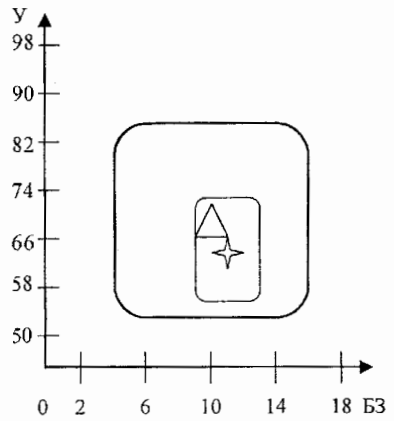
Calamagrostis sachalinensis



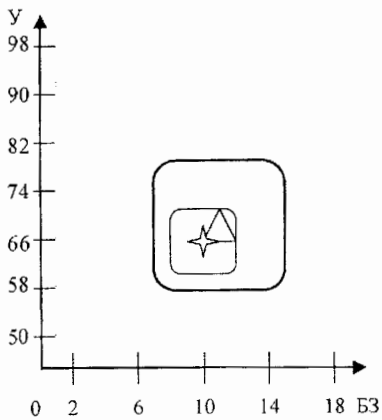
Calamagrostis sesquiflora



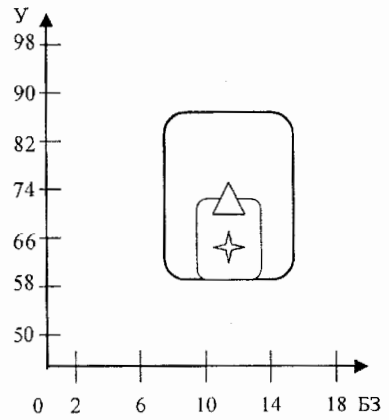
Elymus sibiricus



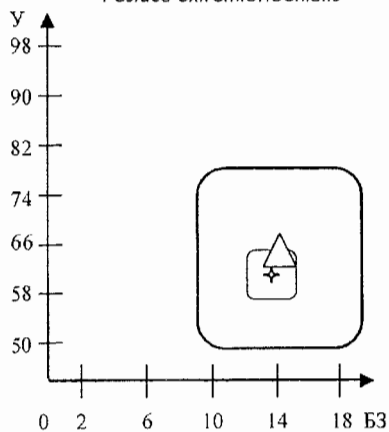
Dactylis glomerata



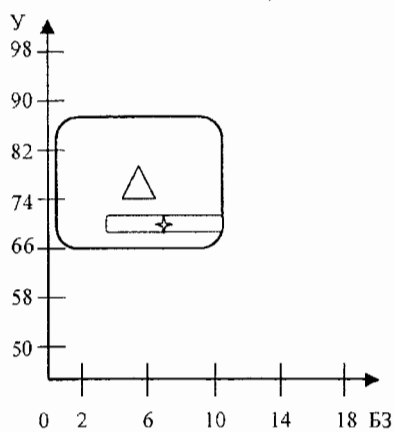
Festuca pratensis



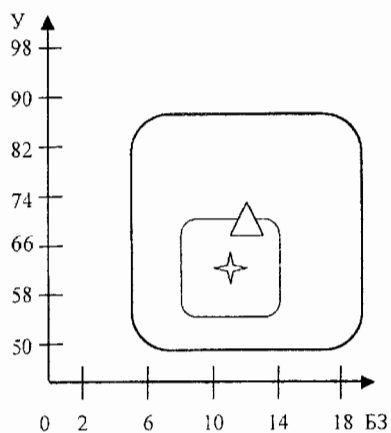
Festuca extremiorientalis



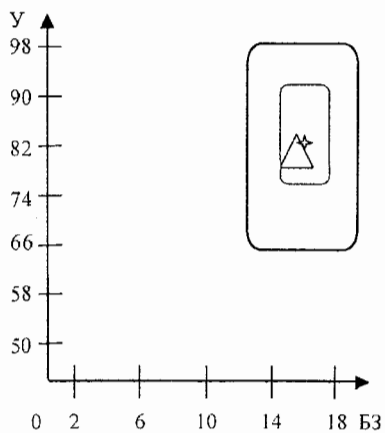
Hierochloë alpina



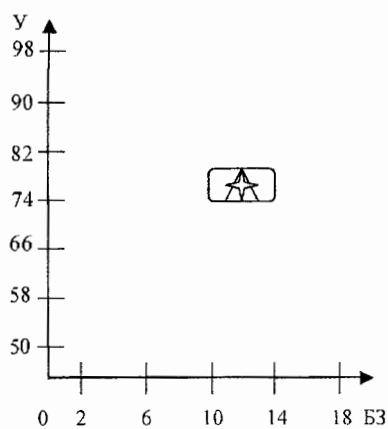
Festuca rubra



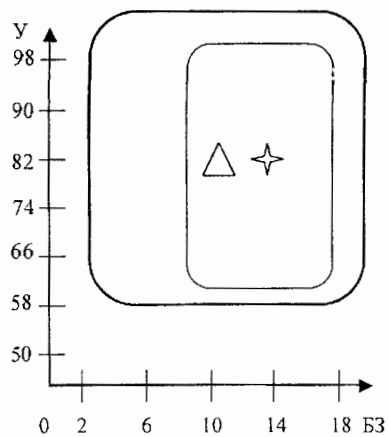
Leymus mollis



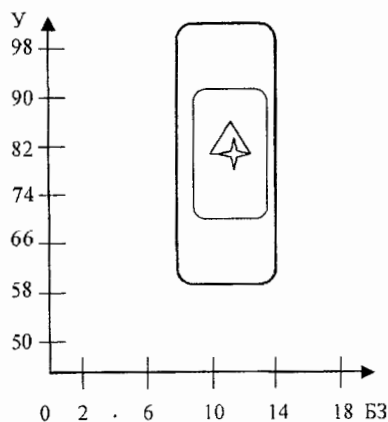
Millium effusum



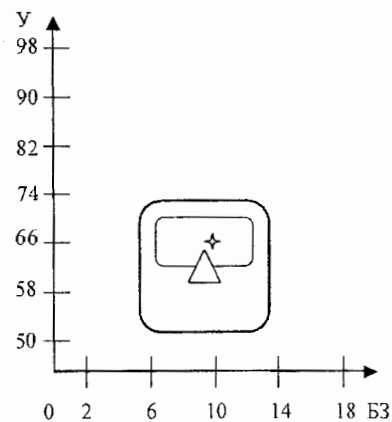
Phragmites australis

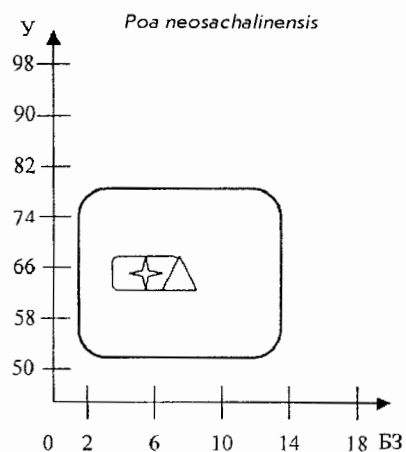
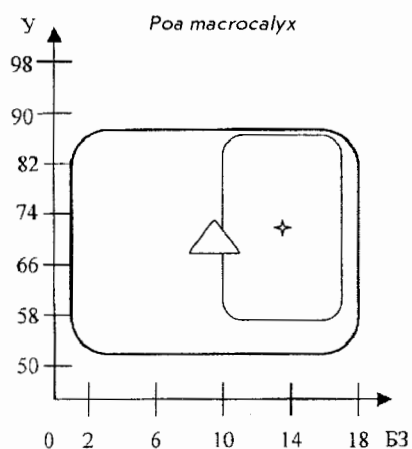
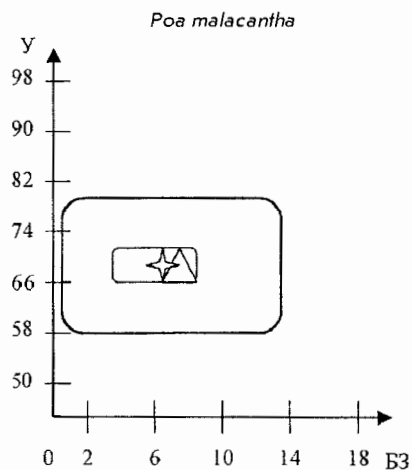
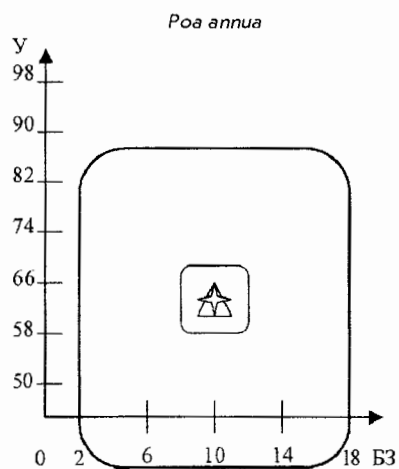


Phalaroidis arundinaceae

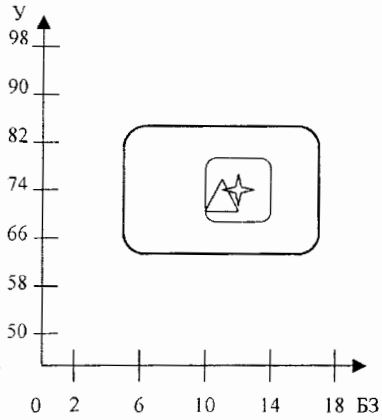


Poa angustifolia

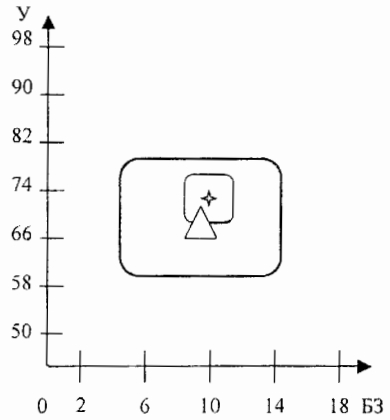




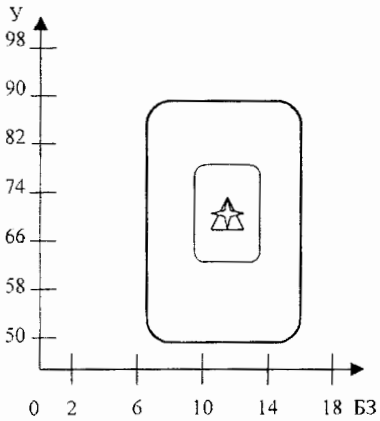
Poa palustris



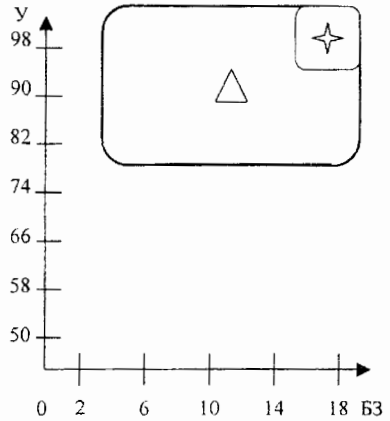
Poa trivialis

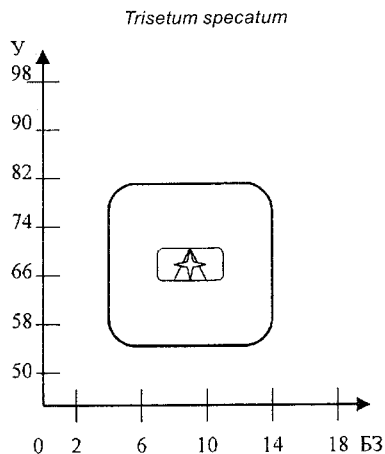
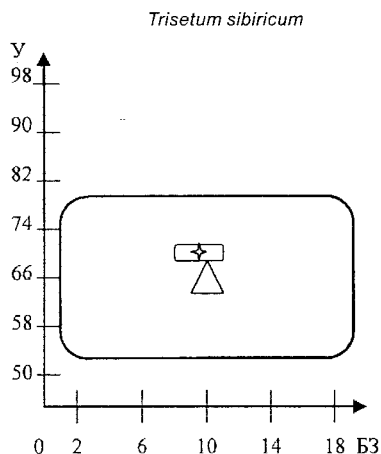


Poa pratensis



Puccinellia geniculata





Приложение 3

Характеристики экоареалов злаков Дальнего Востока России

(А – тип экоареала; Б – величина экоареала присутствия; В – величина экоареала доминирования; Г – реализованность экоареала, %; Д – оптимальный тип местообитаний; Е – дистанция между экооптимумом и центром экоареала присутствия вида, количество ступеней;

Ж – тенденция изменения структуры экоареала)

Виды злаков	Характеристики экоареалов						
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
<i>Agrostis clavata</i>	130	675	28	4	63	4	6
<i>Agrostis scabra</i>	128	252	60	24	64	1	4
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	104	420	48	11	74	1	3
<i>Agrostis tenuis</i>	127	320	180	6	64	5	5
<i>Alopecurus aequalis</i>	95	518	90	17	74	1	2
<i>Arctopoa eminens</i>	141	860	528	61	74	2	7
<i>Beckmannia syzigachne</i>	96	473	175	87	74	2	8
<i>Bromopsis canadensis</i>	131	360	18	5	64	2	2
<i>Bromopsis inermis</i>	131	585	45	8	64	2	1
<i>Bromopsis pumelliana</i>	130	540	40	7	64	1	3
<i>Calamagrostis eschampsoides</i>	130	800	264	33	74	1	6
<i>Calamagrostis sachalinensis</i>	120	60	22	37	64	2	6
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	118	153	12	8	62	1	6

Виды злаков	Характеристики экореев						
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
<i>Dactylis glomerata</i>	129	152	40	26	64	2	2
<i>Elymus sibiricus</i>	128	308	30	10	64	3	8
<i>Festuca pratensis</i>	129	149	98	66	64	3	8
<i>Festuca extremiorientalis</i>	127	280	21	8	65	0	9
<i>Festuca rubra</i>	131	518	84	16	54	3	1
<i>Hierochloa alpina</i>	127	200	12	6	65	4	8
<i>Leymus mollis</i>	138	288	100	35	77	1	6
<i>Milium effusum</i>	129	9	9	100	74	0	9
<i>Phalaroides arundinacea</i>	93	258	155	60	74	2	8
<i>Phragmites australis</i>	96	748	304	40	75	2	5
<i>Poa angustifolia</i>	83	147	24	16	64	3	5
<i>Poa annua</i>	124	960	24	3	64	0	9
<i>Poa macrocalyx</i>	123	578	300	52	65	5	6
<i>Poa malacantha</i>	118	264	24	9	62	1	2
<i>Poa neosachalinensis</i>	118	264	6	2	52	2	2
<i>Poa palustris</i>	128	264	44	17	64	2	6
<i>Poa pratensis</i>	131	360	36	10	64	0	9
<i>Poa trivialis</i>	119	135	16	12	64	2	5
<i>Puccinellia geniculata</i>	95	504	65	13	96	6	2
<i>Trisetum sibiricum</i>	91	288	126	40	64	3	5
<i>Trisetum spicatum</i>	127	250	20	8	63	0	9