

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ПОЗИЦИИ *HORDEUM JUBATUM* (POACEAE) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

В.П. Селедец¹, Н.С. Пробатова²

¹Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,
690041, Владивосток, ул. Радио, 7, e-mail: seledets@tig.dvo.ru

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
690022, Владивосток, просп. Столетия Владивостока, 159, e-mail: probatova@ibss.dvo.ru

Представлены результаты сравнительного анализа реализованных экологических ниш популяций *Hordeum jubatum* L. (Poaceae) – вида природной флоры на севере Дальнего Востока России и на Аляске (США), широко распространенного в качестве адвентивного, а во многих районах – инвазионного вида в умеренной зоне Северной Америки и Евразии, который показал значительное сужение экологических ниш популяций во вторичном ареале вида по сравнению с экологической нишей в первичном ареале. Рассмотрена разница между реализованной экологической нишей вида в первичном и вторичном ареалах как резерв эколого-биологического потенциала вида, а применительно к инвазионным видам – как его инвазионный потенциал. Его можно измерить в ступенях экологических шкал или в процентах от максимального значения соответствующей экологической шкалы и использовать в целях мониторинга и прогноза. Показано, что инвазионный потенциал *Hordeum jubatum* позволяет этому виду расширять область распространения сначала – в континентальной зоне Дальнего Востока России, а в дальнейшем – на морских побережьях.

Ключевые слова: *Hordeum jubatum* L., Poaceae, инвазионные виды, экологическая ниша, Дальний Восток России.

ECOLOGICAL AND COENOTIC POSITION OF *HORDEUM JUBATUM* (POACEAE) IN THE RUSSIAN FAR EAST

V.P. Seledets¹, N.S. Probatova²

¹Pacific Institute of Geography, FEB RAS,
690041, Vladivostok, Radio str., 7, e-mail: seledets@tig.dvo.ru

²Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS,
690022, Vladivostok, Stoletya Vladivostoka Ave, 159, probatova@ibss.dvo.ru

The comparative analysis of realized ecological niches of populations of *Hordeum jubatum* L. (Poaceae), native species in the North of the Russian Far East and Alaska (USA), widely distributed as adventive and in many areas as invasive plant species in moderate zone of the North America and Eurasia, demonstrated the significant restriction of ecological niches in the secondary distribution area, in comparison with primary one. The difference between realized ecological niches in the primary geographic distribution and the secondary one we consider to be a measure of the species ecological and coenotic capacity, and, being applicable to invasive species, it would be the measure of invasive capacity of the species. It can be measured by grades of ecological scales or percent of their maximal meaning and it can be used for monitoring and forecasting purposes. The invasive capacity of *Hordeum jubatum* permits to enlarge its geographic distribution firstly in continental part of the Russian Far East and further in the coast.

Key words: *Hordeum jubatum* L., Poaceae, invasive species, ecological niche, the Russian Far East.

ВВЕДЕНИЕ

Растительный покров Дальнего Востока России (ДВР) подвержен существенным изменениям в результате хозяйственной деятельности и усиливающейся инвазии чужеродных видов. Распространение инвазионных видов – явление глобального масштаба. Широко расселяясь по разным странам и континентам, они проявляют способность внедряться в различные растительные сообщества на новых для

них территориях, которые подвержены интенсивным природным и антропогенным воздействиям.

Цель исследования – выявить экологические особенности *Hordeum jubatum* L. (Poaceae) в различных климатических зонах и оценить с позиций концепции экологической ниши вида природные и антропогенные предпосылки формирования его инвазионного потенциала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы исследования – авторские геоботанические описания в период 1980–2010 гг., с перерывами, на основе которых разработаны региональные экологические шкалы (Селедец, 2000, 2011). Описания производились на территории Дальневосточного федерального округа (Республика Саха (Якутия), Камчатский, Хабаровский и Приморский края, Магаданская, Амурская области, Еврейская автономная область и о. Сахалин). Сбор полевого материала, его первичная обработка осуществлялись по методу Л.Г. Раменского (1971), а дальнейшая работа по обобщению данных – на основе концепции экологической ниши вида у растений (Селедец, Пробатова, 2003, 2007; Селедец, 2006; Seledets, Probatova, 2012). Работа включала ряд этапов. По литературным данным, гербарным коллекциям и собственным полевым материалам были составлены экологические шкалы, а на их основе – экологические ниши, которые анализировались по следующим позициям: увлажнению, богатству и засоленности почвы, гранулометрическому составу почвы, дренажу, антропо-толерантности, переменности увлажнения, обновляемости почвы, затенению. Экологическая амплитуда оценивалась в ступенях экологических шкал и в процентах от максимального значения соответствующей экологической шкалы. На последних этапах осуществлялся анализ экологических ниш в первичном и вторичном ареалах вида.

Экологическая ниша – один из важнейших признаков вида, но когда ее описание сводится к словесной характеристике, это сильно затрудняет ее визуализацию и в большинстве случаев исключает математическую обработку. Выйти из этой ситуации можно, обратившись к экологическим шкалам, разработанным исходя из концепции Л.Г. Раменского (1971), которые позволяют дать балльную оценку по каждому экологическому фактору, и тогда экологическую нишу вида можно изобразить графически или представить в виде системы цифровых обозначений, соответствующих результатам экологической оценки местообитаний по растительному покрову.

Анализ реализованной экологической ниши *Hordeum jubatum* в первичном и вторичном ареалах включал следующие этапы: определение диапазонов у факторов среды обитания вида; описание реализованных экологических ниш видов и их анализ; выявление закономерностей изменения экологических характеристик *Hordeum jubatum* в различных климатических зонах.

Метод анализа экологической ниши вида основан на том, что у каждого вида – своя, свой-

ственная только этому виду экологическая ниша, которая, однако же, изменяется на протяжении географического ареала. Особенно это заметно при переходе из континентальных районов Сибири к Тихоокеанскому побережью России (Селедец, Пробатова, 2007).

Экологическая ниша вида характеризуется комплексом признаков: положением в поле экологических факторов, величиной, конфигурацией, областью присутствия и областью доминирования вида, соотношением между ними, соотношением центров этих областей.

Характеристики экологической ниши вида являются результатом адаптации вида к комплексу экологических факторов, они могут служить индикаторами различных способов адаптации видов и различных стадий адаптации, а также позиции вида в растительном покрове конкретной территории и места в географическом ареале вида. Мы считаем, что смещение экологического оптимума относительно геометрического центра в соответствующем секторе экологической ниши вида можно рассматривать как вектор экологической дифференциации. Основные параметры экологической ниши вида и их индикационное значение рассмотрены в ряде наших публикаций (Пробатова, Селедец, 1998, 1999; Селедец, Пробатова, 2003, 2007; Селедец, 2006).

Анализ экологической ниши – один из способов оценки перспектив развития вида, изменение характеристик экологической ниши является индикатором эволюционных процессов. Эти процессы специфичны для разнонаправленных филюлогических линий (прогрессирующих и угасающих). У гибридогенных таксонов экологические ниши обычно значительно шире, чем у возможных исходных форм, если, конечно, последние сохранились (Пробатова, 2007).

Анализ диапазонов экологических факторов (различных секторов экологических ниш) позволяет выявлять закономерности трансформации экологических ниш в переходных зонах. Особое внимание привлекает экотон глобального ранга – от материка к океану. Анализ экологических ниш привел нас к выявлению феномена континентализации экологических ниш, когда амплитуда по одним экологическим факторам закономерно увеличивается, а по другим – сокращается (Seledets, Probatova, 2012). Одной из задач исследования было выяснить, насколько это явление характерно для инвазионных видов.

Названия растений приведены по “Флоре российского Дальнего Востока” (2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Hordeum jubatum L. – Ячмень гривастый. На ДВР вид встречается в Чукотском, Анюйском, Анадырско-Пенжинском, Корякском, Колымском, Охотском, Алданском, Камчатском, Северо-Сахалинском, Нижне-Зейском, Буреинском, Уссурийском, Южно-Сахалинском, Южно-Курильском (о-ва Итуруп, Зеленый, Анучина) флористических районах вдоль дорог, на пустырях, выгонах; общее распространение – Восточная Европа, Кавказ, Сибирь, Центральная Азия (всюду заносное). Полиморфный вид. Растения из северных районов материковой части ДВР заметно отличаются распростертой формой роста и яркой красновато-малиновой окраской колосьев, в то время как у растений из Хабаровского и Приморского краев колосья светло-зеленые. Этот вид очень интенсивно расселяется на ДВР в результате деятельности человека, особенно при строительстве и эксплуатации шоссейных дорог (Пробатова, 1985). На карте распространения *Hordeum jubatum* (Там же) видно, что оно крайне неравномерное: имеются сгущения местонахождений в Магаданской области, на юге Хабаровского, на юге и крайнем западе Приморского края, между сгущениями местонахождений на севере и на юге ДВР – большой разрыв, на п-ове Камчатка, на Сахалине и Курильских островах – лишь отдельные местонахождения. Все это наводит на мысль о том, что *Hordeum jubatum* – вид континентальный. Несмотря на то что *Hordeum jubatum* широко распространен на всей территории ДВР, включая побережье Северного Ледовитого океана, ни на одном из островов Дальневосточного морского заповедника он выявлен не был (Чубарь, 2015). На основании имеющихся данных доказательно очертить естественный и вторичный ареалы *Hordeum jubatum* на ДВР не представляется возможным. Необходимы дополнительные полевые исследования по специальной методике.

Л.А. Антонова (2009) считает, что *Hordeum jubatum* – североамериканский вид, который был занесен на ДВР, откуда распространился до западных границ бывшего СССР. До 70-х годов XX столетия он был известен в Приморье и очень редко – на Камчатке, позднее был обнаружен в различных пунктах Хабаровского края, но и в конце прошлого века он еще не был таким массовым видом, как в настоящее время. На юге Хабаровского края *Hordeum jubatum* уже произрастает массово, встречается и в Большехецирском заповеднике (Мельникова, 2012).

Ю.И. Буланый (2012) высказывает другое мнение на то, как *Hordeum jubatum* проник в Россию: не с Тихоокеанского побережья Америки на ДВР и далее на запад – в Сибирь и Восточную Европу,

а из Атлантического побережья США – в Западную Европу и далее на восток до Тихоокеанского побережья России.

Анализ литературных данных позволяет сделать предварительные выводы и определить основное направление дальнейших исследований. *Hordeum jubatum* признается как галофит природной флоры Северной Америки только на Аляске, на остальной же ее обширной территории, на юг до Северной Мексики, этот вид – адвентивный (Flora ..., 2007). В Азии *Hordeum jubatum* считается видом природной флоры только на севере Восточной Сибири (по современному административному делению РФ – север ДВР), в Сибири и Азиатской России в целом он встречается часто как сорное вдоль дорог, близ поселков, на пустырях (Флора Сибири, 1990; Конспект..., 2012). Для Северо-Восточного Китая он указывается как вид лугов и влажных местообитаний (Flora of China, 2006), в Японии известны лишь случайные находки (Illustrated..., 1993: "...*H. jubatum* have been casually found in Japan"... , p. 779). Результаты анализа эколого-фитоценотической приуроченности *Hordeum jubatum* свидетельствуют о том, что везде, кроме Аляски и севера ДВР, этот вид является адвентивным. В процессе расселения по обширным пространствам умеренной зоны Старого и Нового Света *Hordeum jubatum* осваивал все более широкий круг антропогенных местообитаний, все больше внедрялся в зоны постоянных интенсивных антропогенных воздействий, проявляя при этом свойства инвазионного вида. На ДВР он уже внедрился в охранные зоны заповедников и в этом смысле представляет угрозу для этих территорий. В Западной Европе и даже на значительной части Восточной Европы *Hordeum jubatum* – массовый вид в городах и других населенных пунктах, особенно в промышленных зонах и на территориях железных и автомобильных дорог.

В центральных областях России *Hordeum jubatum* относится к группе видов, которые активно расселяются и натурализуются по антропогенно нарушенным местам обитания (Хорун и др., 2012). В лесостепной зоне он становится массовым видом (Истомина, 2012), значительно повысил свою активность в Верхневолжском регионе (Борисова, 2012), его предлагается внести в "Черную книгу" Липецкой области (Ржевуская, 2012).

В Западной Сибири *Hordeum jubatum* по степени натурализации считается успешным вселенцем, рудеральным видом пустырей, обочин дорог, залежей (Гриценко, 2012).

На севере ДВР – в Магаданской области *Hordeum jubatum* считается видом, наиболее активно проникающим в горные экосистемы: «Только один

адвентивный вид (*Hordeum jubatum*) отмечен нами на высоте около 1500 м в бассейне р. Хандыга, на участке дороги “Заячья петля”» (Николин, 2012, с. 152).

В результате специального исследования инвазионных и потенциально инвазионных видов Сибири (Эбель и др., 2014) *Hordeum jubatum* включен в число 28 видов с высокими показателями инвазионного статуса и постоянства: у этого вида – наивысший балл постоянства (12); таких видов в Сибири только 3 (два других – *Echinochloa crusgalli* и *Echinocystis lobata*). На высшей ступени инвазионной активности этот вид находится, согласно авторам, в Алтайском крае, Республике Хакасия, Иркутской области и Забайкальском крае.

Исходя из того, что *Hordeum jubatum* в Восточной Европе освоил широкий круг антропогенных местообитаний и стал массовым адвентивным видом, а в Сибири и на ДВР он встречается преимущественно на обочинах автомобильных дорог, пустырях и выгонах, представляется наиболее вероятным, что этот вид из хозяйственно освоенных территорий Северной Америки был первоначально занесен на хозяйственно освоенные территории Западной Европы и только позже по мере развития сети железных и автомобильных дорог проник в Восточную Европу, Сибирь и на юг ДВР. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, мы осуществили сравнительный анализ обобщенных реализованных экологических ниш субрегиональных совокупностей ценопопуляций *Hordeum jubatum* на севере ДВР, где этот вид аборигенный (первичный географический ареал), и на юге ДВР, где он адвентивный (вторичный географический ареал).

Для эколого-фитоценотической характеристики *Hordeum jubatum* (табл. 1, 2) использованы 220 авторских описаний растительных сообществ. Они были объединены в 22 группы описаний, соответствующие типам местообитаний, по 10 описаний в каждой группе. Для каждого вида растений указано среднее проективное покрытие, что позволило выполнить экологическую оценку местообитаний по экологическим шкалам, разработанным по методу Л.Г. Раменского (Селедец, 2011). Поскольку для каждого экологического фактора предусмотрена своя шкала, а количество градаций (ступеней, по Л.Г. Раменскому) в различных шкалах различное, то для того чтобы оценки были сопоставимыми, значения диапазонов экологических факторов были переведены в проценты от максимального значения соответствующей экологической шкалы, что мы назвали освоением экологической ниши (табл. 3).

Из табл. 1 видно, что на севере ДВР эколого-фитоценотическая приуроченность *Hordeum jubatum* зависит от степени континентальности клима-

та. В Республике Саха (Якутия) от г. Якутска до низовьев р. Лены *Hordeum jubatum* обычен в составе естественных разнотравно-злаковых сообществ различного состава и топологической приуроченности. В зоне влияния муссонного климата на материковой части Камчатского края этот вид обычно встречается на нарушенных лугах, а также на каменисто-щебнистых осыпях, обнажениях и песчано-галечных берегах рек.

На юге ДВР (см. табл. 2) *Hordeum jubatum* приурочен преимущественно к антропогенным местообитаниям – обочинам дорог, рекреационным полянам, каменисто-щебнистым обнажениям обычно искусственного происхождения. Минимальный уровень богатства и засоленности почвы, приемлемый для *Hordeum jubatum*, на юге ДВР на три ступени выше, чем на севере ДВР. Это обстоятельство нам представляется важным для объяснения причин активного расселения *Hordeum jubatum* на юге ДВР: чем выше содержание минеральных солей в почве, тем более благоприятны условия для галофита *Hordeum jubatum*. Однако еще предстоит объяснить, почему вид практически не выходит на морские побережья юга ДВР – возможно, из-за крайней напряженности условий обитания на побережьях.

Сравнение экологических ниш *Hordeum jubatum* на севере и юге ДВР (см. табл. 1–3) позволяет выявить тенденции экологической адаптации этого вида к комплексу условий произрастания в различных климатических зонах. Качественное изменение экологической ниши в направлении с севера на юг состоит в смещении диапазона увлажнения в сторону более ксерофильных местообитаний. Это относится как к минимальным, так и к максимальным значениям увлажнения. При этом наблюдается также сдвиг в сторону более плодородных и более засоленных почв, особенно это заметно по минимальным значениям почвенного плодородия. По сравнению с севером ДВР южные ценопопуляции *Hordeum jubatum* занимают местообитания с преобладанием более мелких фракций в гранулометрическом составе почвы. Они тяготеют к более дренированным местообитаниям. По отношению к антропогенным воздействиям минимальный приемлемый уровень повышается, а максимальный – снижается. Как нижний, так и верхний пределы переменной увлажненности, приемлемые для *Hordeum jubatum*, на юге ДВР ниже, чем на севере. Минимальный и максимальный уровни обновляемости почвы на юге ДВР для этого вида значительно ниже, чем на севере.

Количественные различия в экологической нише на севере и юге ДВР сводятся к существенному сужению на юге региона секторов реализованной экологической ниши *Hordeum jubatum*: по увлажнению – на 2 ступени, по богатству и засолен-

**Эколого-фитоценологическая характеристика *Hordeum jubatum*
на севере Дальневосточного федерального округа**

Параметр	Номер группы описаний									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Увлажнение, %	55	61	62	63	66	67	71	71	74	74
Богатство и засоленность почвы	15	12	6	10	7	10	8	8	13	14
Гранулометрический состав почвы	3	17	3	11	12	11	3	3	9	6
Дренаж	6	10	2	11	7	10	3	3	6	5
Антропогенность	4	4	2	3	8	3	2	2	5	8
Переменность увлажнения	10	10	12	15	14	15	8	8	10	10
Обновляемость почвы	10	20	18	13	18	7	14	14	13	13
Затенение	3	3	8	1	3	2	3	3	8	3
Проективное покрытие, %										
Вид										
<i>Agrostis anadyrensis</i>	-	-	1	+	10	-	+	-	-	-
<i>Alopecurus aequalis</i>	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-
<i>A. glaucus</i>	-	+	-	-	-	-	-	30	-	-
<i>Arctophila fulva</i>	-	+	-	-	-	-	60	30	-	-
<i>Arctopoa subfastigiata</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	1	-
<i>A. trautvetteri</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Artemisia arctica</i>	-	+	-	+	-	-	-	1	-	-
<i>Beckmannia syzigachne</i>	-	-	-	-	-	30	-	-	-	-
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	-	-	+	3	-	-	-	-	-	-
<i>C. neglecta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40
<i>Elymus confusus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>E. macrourus</i>	-	+	3	-	-	-	-	+	-	-
<i>Elytrigia repens</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	50	+
<i>Festuca rubra</i>	-	30	-	-	-	-	-	+	1	-
<i>Hordeum jubatum</i>	+	+	30	+	+	+	+	+	+	+
<i>Leymus interior</i>	80	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Poa alpigena</i>	-	+	1	+	+	-	5	+	-	-
<i>P. arctica</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>P. palustris</i>	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
<i>P. pratensis</i>	1	-	-	-	10	-	-	-	1	-
<i>Polygonum aviculare</i>	-	+	+	+	20	-	-	-	-	-
<i>Potentilla norvegica</i>	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>P. reptans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>P. stolonifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-
<i>P. paradoxa</i>	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puccinellia hauptiana</i>	-	-	60	-	40	60	-	-	-	-
<i>Rorippa barbareaifolia</i>	-	-	-	+	+	-	10	-	-	-
<i>Thymus diversifolius</i>	-	-	-	90	-	-	-	-	-	-
<i>Vicia amoena</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-

Примечание. Номерам описаний соответствуют ассоциации: 1 – *Leymus interior*, Республика Саха (Якутия), окр. г. Якутска, Чучур-Муран, старица р. Лены, песчаная сухая надпойменная терраса; 2 – *Festuca rubra*, Республика Саха (Якутия), низовье р. Лены, Булунский р-н, пос. Булун, устье р. Булунки, высокая песчаная грива, крутой северо-восточный склон; 3 – *Puccinellia hauptiana* + *Hordeum jubatum*, Камчатский край, Пенжинский р-н, с. Аянка, правый берег р. Пенжины, долинный луг – припоселковое пастбище; 4 – *Thymus diversifolius*, Магаданская обл., Тенькинский р-н, 360-й км Тенькинской трассы, щебнистый откос в полосе отчуждения автомобильной дороги; 5 – *Puccinellia hauptiana*, Камчатский край, с. Аянка, вертолетная площадка на песчано-галечной приречной террасе; 6 – *Puccinellia hauptiana* + *Beckmannia syzigachne*, Магаданская обл., Тенькинский р-н, 340-й км Тенькинской трассы, щебнистая осыпь; 7 – *Arctophila fulva* + *Alopecurus aequalis*, Камчатский край, с. Аянка, долина р. Аянки, временный водоем, ежегодно заливаемый тальми водами; 8 – *Arctophila fulva* + *Alopecurus glaucus*, Республика Саха (Якутия), низовье р. Лены, Булунский р-н, пос. Булун, устье р. Булунки, надпойменная терраса; 9 – *Elytrigia repens* + *Arctopoa subfastigiata*, Республика Саха (Якутия), окр. г. Якутска, Чучур-Муран, старица р. Лены, песчаная сухая надпойменная терраса; 10 – *Calamagrostis neglecta*, Республика Саха (Якутия), окр. г. Якутска, Чучур-Муран, старица р. Лены, песчаная сухая надпойменная терраса.

**Эколого-фитоценологическая характеристика *Hordeum jubatum*
на юге Дальневосточного федерального округа**

Параметр	Номер группы описаний											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Увлажнение	56	56	56	59	63	64	66	67	67	69	71	71
Богатство и засоленность почвы	15	15	15	15	9	11	12	12	12	15	13	11
Гранулометрический состав почвы	6	6	6	5	14	2	15	11	11	11	2	6
Дренаж	5	5	5	5	10	11	11	11	11	11	6	5
Антропоотолерантность	5	5	5	6	3	4	6	5	5	6	5	4
Переменность увлажнения	14	14	14	12	8	7	9	12	12	11	10	10
Обновляемость почвы	7	7	7	10	8	4	13	18	18	3	4	16
Затенение	3	3	3	3	7	7	2	2	3	3	3	3

Проективное покрытие, %

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Adenophora triphylla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Agrostis clavata</i>	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-
<i>Anthriscus sylvestris</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Artemisia gmelinii</i>	-	-	-	-	30	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. koidzumii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>A. vulgaris</i>	30	50	30	-	-	-	1	3	3	-	-	-
<i>Arundinella anomala</i>	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	25
<i>Chenopodium album</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-
<i>Cirsium setosum</i>	-	3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cleistogenes kitagawae</i>	3	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Elymus woroschilowii</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	10
<i>Elytrigia repens</i>	+	+	+	80	-	+	-	3	3	-	-	-
<i>Filipendula palmata</i>	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Geranium eriostemon</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>G. sibiricum</i>	-	-	-	-	+	-	5	-	-	-	-	-
<i>G. yesoense</i>	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-
<i>Geum aleppicum</i>	-	-	-	-	-	-	5	5	5	5	-	-
<i>Hordeum jubatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	3	+	40	60	+
<i>Koeleria tokiensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>Lepidium densiflorum</i>	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ligusticum hultenii</i>	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-
<i>Poa macrocalyx</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>P. palustris</i>	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-
<i>P. pratensis</i>	-	-	-	-	-	-	1	+	+	-	-	-
<i>P. sichotensis</i>	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-
<i>Potentilla chinensis</i>	-	-	-	-	25	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. paradoxa</i>	-	-	-	-	-	-	-	5	6	+	-	-
<i>Rubus sachalinensis</i>	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-
<i>Schedonorus pratensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	15	15	-	-	-
<i>Senecio vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	3	-	-
<i>Sisymbrium loeselii</i>	5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sorbaria sorbifolia</i>	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-
<i>Thermopsis lupinoides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	+
<i>Thlaspi arvense</i>	5	+	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trifolium repens</i>	-	-	-	-	-	+	5	70	50	20	5	2
<i>Vicia cracca</i>	+	+	+	-	-	30	-	-	-	+	-	1

Примечание. Номерам описаний соответствуют ассоциации: 1 – *Artemisia vulgaris* + *Sisymbrium loeselii*, Приморский край, Хасанский р-н, с. Мраморное, пустырь на окраине села; 2 – *Artemisia vulgaris* + *Cirsium setosum*, Приморский край, Хасанский р-н, с. Мраморное, пустырь на окраине села; 3 – *Artemisia vulgaris* + *Thlaspi arvense*, Приморский край, Хасанский р-н, с. Мраморное, пустырь на окраине села; 4 – *Elytrigia repens* + *Lepidium densiflorum*, Приморский край, Хасанский р-н, с. Мраморное, рекреационная поляна в приморском дубовом лесу; 5 – *Artemisia gmelinii* + *Arundinella anomala*, Приморский край, Октябрьский р-н, с. Чернятино, опушка дубового леса; 6 – *Sorbaria sorbifolia* + *Vicia cracca*, Сахалинская обл., окр. г. Корсаков, склон морской террасы; 7 – *Agrostis clavata* + *Geranium sibiricum*, Хабаровский край, г. Советская Гавань, каменисто-щебнистый склон к морю; 8 – *Schedonorus pratensis* + *Trifolium repens*, Хабаровский край, г. Советская Гавань, приморский луг; 9 – *Trifolium repens*, Хабаровский край, г. Советская Гавань, приморский луг; 10 – *Hordeum jubatum* + *Trifolium repens*, Приморский край, Шкотовский р-н, с. Смоляниново, пойменный луг; 11 – *Hordeum jubatum*, Приморский край, Шкотовский р-н, с. Смоляниново, придорожный галечник; 12 – *Calamagrostis langsdorffii* + *Artemisia koidzumii*, Сахалинская обл., Макаровский р-н, пос. Тихий, склон морской террасы.

Экологическая ниша *Hordeum jubatum* на севере и юге Дальневосточного федерального округа

Параметр	Субрегион					
	Север ДВФО			Юг ДВФО		
	Диапазон	Амплитуда	Освоение, %	Диапазон	Амплитуда	Освоение, %
Увлажнение	55–74	19	15.0	56–71	15	12.5
Богатство и засоленность почвы	6–15	9	30.0	9–15	6	20.0
Гранулометрический состав почвы	3–17	14	93.4	2–15	13	86.7
Дренаж	2–11	9	75.0	5–11	6	50.0
Антропоотолерантность	2–8	6	60.0	3–6	3	30.0
Переменность увлажнения	8–15	7	35.0	7–14	7	35.0
Обновляемость почвы	7–20	13	65.0	3–18	15	75.0
Затенение	1–8	7	46.7	2–7	5	33.4
Освоение экологического пространства, %		52.5			47.2	

Примечание. Освоение экологического пространства – это диапазон экологических факторов, выраженный в процентах.

ности почвы – на 3 ступени, по гранулометрическому составу почвы – на 1 ступень, по дренажу – на 3 ступени, по антропоотолерантности – на 3 ступени, по затенению – на 2 ступени. Эти факты не позволяют утверждать, что инвазия *Hordeum jubatum* происходит путем расселения с севера на юг ДВР. Более вероятным представляется расселение сначала по Северной Америке и Западной Европе, а потом – по Сибири и ДВР, где по мере уси-

ления химизации дорожного и сельского хозяйства и других областей хозяйственной деятельности значительно возрастает численность популяций факультативного галофита *Hordeum jubatum*.

Представляемые нами ниже выводы носят в какой-то мере предварительный характер. Для категорических утверждений необходим убедительный фактический материал из Америки и Западной Европы.

ВЫВОДЫ

1. Эколого-биологический потенциал (степень освоения экологического пространства) *Hordeum jubatum* на севере выше, чем на юге ДВР. Разницу в потенциалах можно рассматривать как неиспользованный резерв биологической активности, а применительно к инвазионному виду – как его инвазионный потенциал. На ДВР он составляет 5.3 %, что не представляется нам достаточным для того, чтобы осваивать обширные пространства, преодолевать несколько природных зон и активно внедряться в растительный покров. Между северными и южными популяциями *Hordeum jubatum* имеется большой “разрыв”, и он преодолевается за счет не северных, а южных популяций. Расширение вторичного географического ареала происходит не с севера на юг, а с юга на север. В последнее время этот вид все чаще регистрируется на п-ове Камчатка и Сахалине.

2. Различия в диапазоне большинства экологических факторов для *Hordeum jubatum* на севере и юге ДВР не превышают 10 %, но по устойчивости к антропогенным воздействиям различия более существенные: на севере ДВР – 60 %, а на юге ДВР – только 30 %. По нашим данным, хотя эколого-биологический потенциал *Hordeum jubatum* на севере ДВР значительно выше, чем на юге региона, *Hordeum jubatum* расселяется и внедряется в рас-

тительный покров преимущественно на юге ДВР, особенно вдоль дорог, которые посыпают солью для защиты от обледенения дорожного полотна, а также на сельскохозяйственных землях, куда вносится значительное количество минеральных удобрений. Галофильная природа, активность *Hordeum jubatum* на антропогенных местообитаниях проявляются в такой степени, что этот вид относят уже не только к антропофитам, но и к инвазионным видам. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть это предположение, необходимы специальные исследования.

3. Нам представляется наиболее вероятным, что вторичный ареал *Hordeum jubatum* сформировался в процессе расселения этого вида в условиях антропогенной трансформации растительного покрова первоначально в Северной Америке, а позднее в Европе и в умеренной зоне Азии. В настоящее время этот вид представлен на ДВР северными и южными популяциями, между которыми постоянного обмена, по-видимому, нет. Установлены и некоторые морфологические различия между ними. Из результатов наших исследований следует, что имеются также и существенные различия в эколого-фитоценотической характеристике северных и южных популяций. Мы считаем, что различия между ними относятся

к разным направлениям экологической дифференциации. Северные популяции занимают более прочные позиции в естественном растительном покрове, а южные осваивают широкий круг ан-

тропогенных местообитаний, но в естественный растительный покров они проникают преимущественно на хозяйственно освоенных территориях.

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Л.А.** Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток; Хабаровск, 2009. 93 с.
- Борисова Е.А.** Динамика адвентивной флоры Верхневолжского региона // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV Междунар. науч. конф. М.; Ижевск, 2012. С. 31–33.
- Буланный Ю.И.** Адвентивный элемент флоры Саратовской области // Там же. М.; Ижевск, 2012. С. 33–36.
- Гриценко П.П.** История становления адвентивного компонента урбофлоры г. Нефтеюганска (ХМАО – Югра) // Там же. М.; Ижевск, 2012. С. 65–67.
- Истомина Е.Ю.** Адвентивная флора бассейна реки Инзы // Там же. М.; Ижевск, 2012. С. 92–94.
- Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения.** Новосибирск, 2012. 640 с.
- Мельникова А.Б.** Адвентивные растения Большехицирского заповедника и их распространение по территории // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV Междунар. науч. конф. М.; Ижевск, 2012. С. 138–140.
- Николин Е.Г.** Магаданский тракт как основной путь инвазии адвентивных видов растений в Восточное Верхоянье // Там же. М.; Ижевск, 2012. С. 151–154.
- Пробатова Н.С.** Сем. Мятликовые – Poaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. I. С. 89–382.
- Пробатова Н.С.** Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток, 2007. Вып. 55. С. 9–103.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П.** Сосудистые растения в зоне взаимодействия суши и океана: проблемы прибрежноморской ботаники на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате: Материалы Междунар. конф., посвящ. 50-летию Ботан. сада-института ДВО РАН. Владивосток, 1998. С. 51–54.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П.** Сосудистые растения в контактной зоне “континент–океан” // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–92.
- Раменский Л.Г.** Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 335 с.
- Ржевуская Н.А.** Материалы к “Черной книге” Липецкой области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV Междунар. науч. конф. М.; Ижевск, 2012. С. 172–173.
- Селедец В.П.** Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.
- Селедец В.П.** Экологические ареалы растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Владивосток, 2006. Вып. 53. С. 54–100.
- Селедец В.П.** Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток, 2011. 388 с.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток, 2003. Вып. 49. С. 172–212.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Экологический ареал вида у растений. Владивосток, 2007. 98 с.
- Флора** российского Дальнего Востока: Алфавитные указатели к изданию “Сосудистые растения советского Дальнего Востока”: Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток, 2002. 180 с.
- Флора** Сибири. Т. 1. Poaceae (Gramineae). Новосибирск, 1990. 361 с.
- Хорун Л.В., Казакова М.В., Волоскова Л.Ф.** Флористический состав и натурализация адвентивных видов флоры Рязанской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV Междунар. науч. конф. М.; Ижевск, 2012. С. 212–215.
- Чубарь Е.А.** Адвентивные виды сосудистых растений во флоре малых морских островов: типы стратегий, ценогическая активность, уровень адвентизации (на примере Дальневосточного морского заповедника, Приморский край) // Комаровские чтения. Владивосток, 2015. Вып. 63. С. 127–163.
- Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н. и др.** Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири // Бюл. Главн. ботан. сада РАН. 2014. № 1. С. 52–62.
- Flora of China.** V. 22. Beijing; St.; Luis, 2005. 734 p.
- Flora of North America.** V. 24. N.Y., 2007. 911 p.
- Illustrated grasses of Japan.** Tokyo, 1993. 779 p.
- Seledets V.P., Probatova N.S.** Ecological ranges and ecological niches of plant species in the monsoon zone of Pacific Russia. N.Y., 2012. 154 p.