

**ЭКОЛОГИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛАПЧАТКИ
POTENTILLA FRAGARIOIDES (ROSACEAE)
НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ**

В.П. Селедец, Н.С. Пробатова¹, Т.Н. Моторыкина²

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, г. Владивосток

²Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, г. Хабаровск

Выявлены этапы формирования экологической ниши широко распространённого на юге Дальнего Востока России южносибирско-дальневосточного скально-лугово-лесного вида *Potentilla fragarioides* L. Анализ экологических ниш субрегиональных совокупностей ценопопуляций различной эколого-ценотической приуроченности в континентальной, переходной, прибрежной и островной биоклиматических зонах, а также на юге Дальнего Востока в целом показал, что наиболее обширная экологическая ниша характерна не для континентальной биоклиматической зоны, где находится основная часть географического ареала вида, а для прибрежной биоклиматической зоны, где наиболее контрастно проявляется взаимодействие континентальных атмосферных явлений и дальневосточного муссонного климата, преобладающего на российской части Восточной Азии. Выявленные закономерности могут найти применение при фитоиндикации биогеографических границ на Дальнем Востоке России, а также при решении проблем систематики и таксономии в сем. Rosaceae.

Ключевые слова: *Potentilla fragarioides*, Rosaceae, ценопопуляция, экологическая ниша, инвазионность, сосудистые растения, Дальний Восток, Россия.

ECOLOGY OF COENOPULATIONS OF *POTENTILLA FRAGARIOIDES* (ROSACEAE) IN THE RUSSIAN FAR EAST

V.P. Seledets, N.S. Probatova¹, T.N. Motorykina²

¹Federal Scientific Center of East Asian Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

²Institute of the Water and Ecological Problems, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Khabarovsk, Russia

Ecological study of coenopopulations of *Potentilla fragarioides* L. in the south of the Russian Far East resulted in conclusion, that forming of its ecological niche takes place under influence of combination of continental and monsoon climatic factors. Ecological conditions on the Pacific coast of the Russian Far East are more favorable for *Potentilla fragarioides* than on inland areas, where the main part of the species' range of geographical distribution is located. Results of the study can be used for phytoindication of biogeographical lines in East Asia as well as for solving of problems of evolution and taxonomy in the Rosaceae Family.

Keywords: *Potentilla fragarioides*, Rosaceae, coenopopulation, ecological niche, invasiveness, vascular plants, Far East, Russia.

Семейство Rosaceae включает около 100 родов и 3000 видов, распространённых в холодной, умеренной и субтропической зонах северного полушария. Во флоре России и сопредельных стран (б. СССР) насчитывается 60 родов, около 1000 видов; деревья, кустарники, кустарнички, многолетние и однолетние травы. Во флоре российского Дальнего Востока (РДВ) известно 29 родов Rosaceae, и видное место в этом семействе занимает род *Potentilla*: 66 видов и 14 гибридов, имеющих бинарные названия (Якубов, 1996). Проблемы идентификации, систематики, чисел хромосом, дифференциации, экологии, биогеографии, инвазионной активности азиатских и особенно – дальневосточных лапчаток привлекали внимание авторов, о чём свидетельствует целый ряд публикаций: Якубов, 1996; Гнутиков и др., 2008; Ермошкин, Моторыкина, 2009; Моторыкина, 2011а, б, 2017; Селедец, Пробатова, 2015, 2016; Курбатский, 2016 и др.

Potentilla fragarioides L. – Лапчатка земляничная. Южносибирско-дальневосточный опушечно-лесной и скально-осыпной вид, с широкой эколого-ценотической амплитудой; мезофит. Ареал его – Сибирь, Монголия, Китай, Корейский п-ов, Япония; на российском Дальнем Востоке (РДВ) – Даурский, Северо- и Южно-Сахалинский, Верхне- и Нижне-Зейский, Буреинский, Амгунский и Уссурийский флористические районы. Встречается в смешанных и лиственных лесах, зарослях кустарников, на суходольных лугах, на каменистых склонах и скалах, залежах, у дорог, выходит и на морские побережья. Это один из самых распространённых видов на юге РДВ.

Неоднократно разными авторами подтверждался полиморфизм *P. fragarioides*. На РДВ предлагается считать (Якубов, 1996), что этот вид представлен двумя разновидностями: var. *fragarioides* – она широко распространена в континентальной части РДВ, и var. *major* Maxim. (к её синонимам относят *P. sprengeliana* Lehm. и *P. sachalinensis* Juz.) распространена на о-ве Сахалин и встречается также в горной стране Сихотэ-Алинь, вплоть до Нижнего Амура.

Цель исследования – на примере *Potentilla fragarioides* типичного представителя аборигенной (иначе – индигенной) флоры РДВ – выявить особенности формирования экологической ниши вида в различных биоклиматических зонах: в континентальных районах, в переходной полосе

от континентальных местообитаний к прибрежноморским, на морских побережьях и островах. В задачи исследования входило также дополнение и уточнение экологических шкал.

Соответственно поставленной цели были определены основные задачи исследования:

1) выявить экологические ниши ценопопуляций *Potentilla fragarioides* на территории, подверженной воздействию континентального климата, и на территории, подверженной воздействию дальневосточного муссонного климата, а также в переходной зоне;

2) проанализировать структуру экологических ниш ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в различных природно-хозяйственных ситуациях, выявить особенности экологических ниш ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в различных биоклиматических зонах;

3) дополнить и уточнить экологические шкалы для *Potentilla fragarioides* на территории РДВ.

Необходимость внести изменения в экологические шкалы обусловлена тем, что, хотя важность разработки экологических шкал для каждой природной зоны не вызывает сомнений и предусмотрена автором метода экологических шкал (Раменский, 1971), проблемы учёта степени континентальности климата и влияния Тихоокеанского муссона на индикационные свойства видов ещё далеки от разрешения. Они приобрели особую актуальность на РДВ, где влияние муссонного климата во многом определяет характер растительного покрова. Исследование проводилось с учётом того обстоятельства, что индикационное значение видов сосудистых растений изменяется в зависимости от типа климата. Ценопопуляции *Potentilla fragarioides* представляют интерес как индикаторы состояния растительности и экосистемы в целом. Результаты таких исследований имеют значение как для систематики и таксономии растений, так и для совершенствования метода экологических шкал. Данные об экологии видов и ценопопуляций в различных биоклиматических зонах позволяют уточнить и детализировать региональные экологические шкалы и дать более чёткие ориентиры по их использованию.

Один из подходов к решению этих проблем состоит в том, чтобы рассмотреть фитоиндикационные аспекты экологии растений на ценопопуляционном уровне. В каждой биоклиматической зоне необходимо проанализировать экологические ниши соответствующих совокупностей ценопопуляций с тем, чтобы выяснить, в каком диапазоне каждого из факторов тот или иной вид может служить в качестве индикатора.

Проведенное нами ранее исследование экологических ниш у некоторых адвентивных на РДВ видов на географическом профиле Сибирь – РДВ выявило две тенденции изменения экологических ниш видов: у одних видов максимальная экологическая ниша выявлена в континентальных регионах и сокращается по мере приближения к Тихоокеанскому побережью, у других видов, наоборот, экологическая ниша расширяется в условиях дальневосточного муссонного климата, по сравнению с континентальным

климатом Сибири. По той же методике мы провели исследование индигенных видов рода *Potentilla* на РДВ, с тем, чтобы выяснить, не являются ли ранее выявленные тенденции общей для всего этого рода в пределах РДВ закономерностью трансформации экоареалов видов при переходе из зоны континентального климата Сибири в зону муссонного климата РДВ. Объектами исследования были индигенные сибирско-дальневосточные виды *Potentilla*: *P. flagellaris* D.F.K. Schltdl., *P. fragarioides* L., *P. longifolia* D.F.K. Schltdl. и дальневосточный (отсутствующий в Сибири) *P. chinensis* Ser. (Селедец, Пробатова, 2016). Наблюдалось формирование приокеанических ценопопуляций *P. fragarioides* в восточной части ареала вида. Было установлено, что на морских побережьях *P. fragarioides* отличается повышенным полиморфизмом, выявлены приморские экотипы. Вывод: вид является континентальным, но на РДВ, особенно в приокеанической части его ареала, уже наблюдаются признаки экологической дифференциации, которые при дальнейших исследованиях могут иметь таксономическое значение.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследования – юг Дальнего Востока России (Амурская обл., Еврейская автономная обл., Хабаровский и Приморский края), где находится основная российская часть географического ареала *Potentilla fragarioides*.

Материал исследования – авторские геоботанические описания растительных сообществ, сделанные на территории РДВ в период 1980–2010 гг. по методике Л.Г. Раменского (Раменский, 1915, 1929, 1971; Раменский и др., 1956). На их основе были составлены региональные экологические шкалы (Селедец, 1976, 1980, 2000, 2011), которые позволяют оценивать местообитания растений и описывать экологические ниши и экологические ареалы (частный случай экологической ниши) в определённой системе координат на основе концепции экологического ареала вида у растений (Селедец, Пробатова, 2007; Seledets, Probatova, 2011, 2012), с изменениями и дополнениями к методике исследования, обусловленными тем, что экологический ареал – двухфакторная система координат, а экологическая ниша – многофакторная. Исследование проведено на ценопопуляционном уровне (Работнов, 1950, 1969; Корчагин, 1964; Уранов, 1967; Жукова и др., 1976; Ценопопуляции..., 1976, 1977, 1988; Жукова, Смирнова, 1984; Заугольнова, 1985; Комарова, 1992; Harper, 1977) и осуществлялось поэтапно.

1. Описание экологической ниши ценопопуляций растений на основе метода экологических шкал. Оценка параметров экологической ниши производилась в градациях (ступенях) экологических шкал. По числу учитываемых экологических факторов в экологической нише выделялись секторы: увлажнения (шкала У, 120 ступеней), богатства и засоленности почвы (шкала БЗ, 30 ступеней), антропоустойчивости (шкала А, 10 ступеней). Определялось положение ценопопуляций в каждом из секторов экологической ниши и диапазон варьирования в ступенях соответствующих экологических шкал.

2. Оценка степени освоения экологического пространства. Оценивали степень освоения (заполнения) каждого сектора экологической ниши. Для этого во всех секторах экологической ниши балльные оценки переведены в проценты от максимального значения соответствующей экологической шкалы. За единицу освоения экологического фактора принят один процент от максимального значения соответствующей экологической шкалы. Составляли спектр освоения экологического пространства (гиперпространства экологических факторов) и вычисляли степень освоения (заполнения) экологической ниши в целом.

3. Сравнительный анализ экологических ниш ценопопуляций в различных биоклиматических зонах. Анализ экологических ниш ценопопуляций, охватывающих весь спектр местообитаний вида в каждой биоклиматической зоне позволил выявить оптимальную для данного вида совокупность экологических условий и наиболее соответствующую ей биоклиматическую зону.

Латинские названия растений, географическое распространение и эколого-фитоценотическая приуроченность видов приведены по региональной «Флоре»: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Тт. 1–8. Л.–СПб.: Наука, 1985–1996.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологическая вариабельность ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в различных биоклиматических зонах

Задача состояла в том, чтобы в каждой биоклиматической зоне проанализировать экологические ниши соответствующих совокупностей ценопопуляций и выяснить – в каком диапазоне каждого из факторов тот или иной вид может служить в качестве индикатора. Географическое положение РДВ в экотоне глобального масштаба, где континентальный климатический режим сменяется муссонным, во многом определяет ключевую проблему ботанической географии на РДВ: трансформация экологических ниш видов сосудистых растений на географическом профиле от Внутренней Азии с её континентальным климатом к побережью Тихого океана с муссонным климатом. Имеются существенные различия между островными и континентальными территориями в их растительном покрове (Пробатова, Баркалов, Рудыка, 2007; Баркалов, 2009; Ерёменко, Баркалов, 2009).

Биоклиматическое зонирование РДВ произведено с учётом того, что регион испытывает как охлаждающее влияние Арктики, так и ярко выраженную смену сухого и влажного периодов, обусловленную действием Тихоокеанского муссона (Иванов, 1948; Кайгородов, 1955; Хромов, 1956; Берг, 1958; Занина, 1968; Коляго, 1968; Ветвицкий, 1969; Скрыльник, Скрыльник, 1976; Кузнецова, 1978; Исаченко, 1991; Туркена, 1991; Золоторылин и др., 1992; Киселёв, 2002; Ермошин, 2008; Тунеголовец и др., 2008). Биоклиматические зоны выделялись соответственно изменениям климатических режимов, с учётом их влияния на живые организмы (Веремчук, 2006).

Смена континентального климатического режима на муссонный приводит к существенной трансформации экологических ниш. Амплитуда колебания климатических факторов в континентальном и в муссонном климатах в различные сезоны года существенно различается. В муссонном климате возрастает роль эдафических факторов. Вполне закономерно, экологические ниши ценопопуляций и видов растений в переходной биоклиматической зоне формируются в значительной мере под влиянием эдафических факторов. В переходной биоклиматической зоне виды растений используют свои экологические резервы и нередко представлены ценопопуляциями, эколого-фитоценоотические позиции которых существенно отличаются от тех, какие они занимают в континентальной биоклиматической зоне. В тех случаях, когда эколого-фитоценоотические различия сопровождаются достоверными морфологическими отличиями, речь может идти о формировании новых таксонов. Не только возникновение, но и вымирание видов происходит ускоренными темпами именно в переходной биоклиматической зоне. Это подтверждается результатами анализа распространения на РДВ редких и исчезающих видов растений (Селедец, 1996).

Эколого-фитоценоотические позиции ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в различных биоклиматических зонах существенно различаются. Изменяются все параметры экологической ниши: положение в поле экологических факторов, экологическая амплитуда, соотношение между экологическими амплитудами доминирующих и сопутствующих ценопопуляций, степень освоения различных секторов экологической ниши. Рассмотрим данные по экологической варибельности ценопопуляций *P. fragarioides* в различных биоклиматических зонах юга РДВ (Табл. 1).

Экологическая ниша *Potentilla fragarioides* в континентальной биоклиматической зоне сравнительно невелика: 17,5% от максимально возможной. В её формировании большую роль играет фактор антропоустойчивости, этот сектор занят ценопопуляциями *P. fragarioides* на 30,0% от максимального значения этого фактора. На втором месте – фактор богатства и засоленности почвы (13,4%), на третьем – фактор увлажнения (9,2%).

Экологическая ниша *Potentilla fragarioides* в переходной биоклиматической зоне сопоставима с предыдущей: 14,5% от максимально возможной. В её формировании большую роль играет фактор антропоустойчивости, этот сектор занимает 20,0% от максимального значения этого фактора. На втором месте – фактор богатства и засоленности почвы (13,4%), на третьем – фактор увлажнения (10,0%). Здесь намечается тенденция увеличения роли фактора увлажнения, которая сохранится и усилится в прибрежной биоклиматической зоне.

Экологическая ниша *Potentilla fragarioides* в прибрежной биоклиматической зоне имеет максимальное значение по сравнению со всеми остальными биоклиматическими зонами: 41,4% от максимально возможной. В её формировании большую роль играет фактор антропоустойчивости, этот сектор занят на 30,0%. На втором месте – фактор богатства и засоленности почвы (23,4%), на третьем – фактор увлажнения (10,8%).

Таблица 1. Экологические ниши ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в различных биоклиматических зонах на Дальнем Востоке России
 [Table 1. Ecological niches of the *Potentilla fragarioides*' coenopopulations in different bioclimatic zones of the Russian Far East]

Биоклиматическая зона Bioclimatic zone	Экологическая ниша Ecological niche	Экологический фактор Ecological factor		
		Увлажнение Moistening	Богатство и засолённость почвы Resources and salinity of soil	Антропо-толерантность Man-impact tolerance
Континентальная	Положение	61–72	9–13	2–5
	Диапазон	11	4	3
	Освоение	9,2	13,4	30,0
Переходная	Положение	64–76	12–16	4–6
	Диапазон	12	4	2
	Освоение	10,0	13,4	20,0
Прибрежная	Положение	59–72	9–16	1–10
	Диапазон	13	7	9
	Освоение	10,7	23,4	90,0
Островная	Положение	59–63	6–12	1–2
	Диапазон	4	8	1
	Освоение	3,4	26,7	10,0
Дальний Восток России	Положение	50–95	6–18	1–10
	Диапазон	45	12	9
	Освоение	37,5	40,0	90,0

Примечание. Значения экологических факторов (положение, диапазон) приведены в ступенях экологических шкал, освоение – в процентах
 [Note. Values of ecological factors (position, range) are given in grades of ecological scales, development – in %].

Экологическая ниша *Potentilla fragarioides* в островной биоклиматической зоне имеет минимальный размер: 13,4% от максимально возможной. В её формировании важнейшую роль играет фактор богатства и засолённости почвы, этот сектор занят ценопопуляциями *P. fragarioides* на 26,7% от максимального значения этого фактора. На втором месте – фактор антропо-толерантности (10,0%), на третьем – фактор увлажнения (3,4%).

Освоение ценопопуляциями *Potentilla fragarioides* экологического пространства в различных биоклиматических зонах и вида в целом на Дальнем Востоке России показано в Табл. 2. Ценопопуляции прибрежной биоклиматической зоны вносят наибольший вклад в формирование видовой экологической ниши *P. fragarioides*, для которой характерна высокая степень освоения экологического пространства (55,8% от максимально возможного) и ведущая роль фактора антропо-толерантности (90,0% от максимально возможного значения этого фактора); фактор богатства и засолённости почвы – второй по значению (40,0% от максимально возможного значения этого фактора), на третьем месте – фактор увлажнения (37,5%).

Таблица 2. Освоение ценопопуляциями *Potentilla fragarioides* экологического пространства на Дальнем Востоке России
 [Table 2. Development of ecological area by *Potentilla fragarioides*' coenopopulations in the Russian Far East]

Биоклиматическая зона Bioclimatic zone	Освоение экологического пространства Development of ecological area
Континентальная	17,5
Переходная	14,5
Прибрежная	41,4
Островная	13,4
Дальний Восток России	55,8

Примечание. Освоение экологического пространства – в процентах.
 [Note. Development of ecological area – in %].

Результаты наших исследований позволяют внести изменения и дополнения в ранее опубликованные экологические шкалы для *Potentilla fragarioides* (Селедец, 2011). Изменения (Табл. 3) касаются минимального проективного обилия (< 0,1%, единичное, s).

Таблица 3. Экологические шкалы для *Potentilla fragarioides* на Дальнем Востоке России [Table 3. Ecological scales for *Potentilla fragarioides* in the Russian Far East]

Шкала Scale	Проективное покрытие, % Projective cover, %				
	> 8,0 массовое, m mass	2,5-8,0 обильное, c abundant	0,2-2,5, умеренное, n moderate	0,1-0,2, малое, p small	< 0,1, единичное, s solitary
У	57-70	56-72	56-78	54-79	50-95
БЗ	9-12	9-12	8-13	8-13	6-18

Примечание. У – увлажнение, БЗ – богатство и засоленность почвы
 [Note. У – moistening, БЗ – resources and salinity of soil].

Эколого-фитоценологические позиции ценопопуляций *Potentilla fragarioides* и степень их инвазионности в различных биоклиматических зонах Дальнего Востока России

Эколого-фитоценологическая неоднородность ценопопуляций *Potentilla fragarioides* сопровождается более или менее выраженными морфологическими различиями. Одни ценопопуляции занимают прочные позиции в континентальных местообитаниях, другие – на морских побережьях и островах. Ценопопуляции, более жизнеспособные в той или иной биоклиматической зоне, проявляют в этой зоне признаки инвазионности.

Проблема инвазионности на РДВ давно привлекает к себе внимание ботаников (Воробьев, 1954; Шлотгауэр, 1967, 1986; Шлотгауэр, Небайкин, 1984; Нечаева, Полийчук, 1976; Нечаева, Цвелёв, 1989; Небайкин, 1986; Басаргин, 1989; Недолужко, 1989; Павлова, 1989; Небайкин, Антонова, 1990; Антонова, 1991а, б, 1992, 2003а, б, 2004а, б, в, 2005а, б, 2006а, б, 2008а, б., 2009). Наиболее широко распространённый подход к явлению инвазионности

состоит в том, чтобы выявить ту область экологического пространства, где чужеродные виды растений занимают прочные эколого-фитоценоотические позиции, становятся доминантами растительных сообществ и могут вытеснять виды аборигенной флоры (Селедец, Пробатова, 2007; Seledets, Probatova, 2011, 2012). Однако нам представляется возможным говорить не только об инвазионных видах, но и о феномене инвазионности на различных таксономических уровнях, в том числе и на ценопопуляционном.

Нам представляется, что объяснение следует искать в процессе адаптации ценопопуляций к экологическим особенностям различных биоклиматических зон, а усиление эколого-фитоценоотических позиций ценопопуляций в той или иной биоклиматической зоне следует рассматривать в контексте инвазионности видов растений в широком смысле слова, не увязывая инвазионность как общебиологическое явление с видовым уровнем организации. Кроме инвазионных видов, несомненно, существуют и инвазионные подвиды, и инвазионные ценопопуляции. Они выполняют ту же эволюционную функцию, что и инвазионные виды: расширяют свой географический ареал под воздействием природных и антропогенных факторов и вытесняют менее жизнеспособные подвиды и ценопопуляции. Таким образом, они приводят растительный покров в соответствие с постоянно изменяющейся природно-хозяйственной ситуацией.

Potentilla fragarioides не является видом заносным на РДВ и уже по этой причине не может считаться инвазионным видом, но феномен инвазионности в смысле усиления эколого-фитоценоотических позиций в определённых условиях обитания к нему относится, и на это явление нам хотелось бы обратить особое внимание.

Мы не видим оснований увязывать инвазионность только с адвентивными видами. Для адвентивных видов ключевым словом является «чужеродный». Если «спуститься» на ценопопуляционный уровень, то вопрос о чужеродности уже не выглядит таким простым и ясным. На территории, длительное время испытывающей значительные антропогенные нагрузки, в результате непреднамеренного искусственного отбора формируются ценопопуляции с более высокой степенью антропоотолерантности, чем на территории со слабой антропогенной нагрузкой. Семезачатки вида, перемещённые с первой территории на вторую в результате антропогенных воздействий, несомненно, являются чужеродными, а если они дают начало ценопопуляции более жизнеспособной и потенциально доминирующей, то это уже инвазионный процесс. Если адвентивные виды становятся инвазионными, их не только заносят в ту или иную «Чёрную книгу», но и поднимают тревогу среди мировой научной общественности. Инвазионные ценопопуляции неадвентивных (аборигенных) видов – не менее важный фактор эволюции растительного покрова. Они, несомненно, также заслуживают внимания исследователей.

По нашим наблюдениям, *Potentilla fragarioides* на морских побережьях встречается гораздо чаще, чем в континентальных районах, и по мере усиления влияния дальневосточного муссона эколого-фитоценоотические

позиции этого вида усиливаются, особенно на антропогенно нарушенных местообитаниях. Хотя этот вид к инвазионным формально не относится (Антонова, 2009), на морских побережьях юга РДВ его роль в растительном покрове существенно возрастает; прибрежноморские ценопопуляции *Potentilla fragarioides* характеризуются экологическими признаками инвазионных видов и их можно отнести к инвазионным ценопопуляциям береговой зоны дальневосточных морей. Такой взгляд на прибрежноморские ценопопуляции *Potentilla fragarioides* не противоречит теоретическим построениям и многочисленным классификациям инвазионных видов растений: вид в одних частях своего географического ареала может быть инвазионным, а в других – нет. Любой вид растений с расширяющимся географическим ареалом и усиливающимися эколого-фитоценоотическими позициями в тех или иных регионах следует рассматривать в контексте инвазионности как явления глобального по масштабу и всеобъемлющего по существу. К явлению инвазионности применительно к адвентивным видам относятся не только расширение географического ареала вида и усиление его эколого-фитоценоотических позиций, но также особая роль антропогенных факторов в распространении семезачатков и создании благоприятных условий для внедрения заносного вида в естественный растительный покров.

Мы предлагаем подойти к вопросу об инвазионности видов и ценопопуляций с точки зрения динамики их экологических ниш в различных биоклиматических зонах.

Поскольку влияние антропогенного фактора на растительный покров юга РДВ стало всеобъемлющим, то антропотолерантность вида включается в число важнейших параметров экологической ниши вида и ценопопуляции, и о том, какие виды и в каких частях их географического ареала можно считать инвазионными (расширяющими свой географический ареал под воздействием природных и антропогенных факторов, прогрессирующими в смысле усиления роли в растительном покрове), стабильными или сокращающимися и исчезающими, можно судить по изменению их экологических ниш в различных биоклиматических зонах.

В тех случаях, когда наблюдается инвазионная активность внутри естественного ареала вида, вид в целом не может считаться инвазионным, но инвазионные ценопопуляции этого вида заслуживают особого внимания, поскольку такие ценопопуляции являются индикаторами дробления экологической ниши вида, выделения ценопопуляций лучше других приспособленных к конкретным экологическим условиям той или иной биоклиматической зоны. Применительно к *Potentilla fragarioides* имеются основания предполагать наличие групп ценопопуляций, уже достаточно далеко разошедшихся в результате адаптации к различным биоклиматическим зонам.

Возможно, что ценопопуляции *Potentilla fragarioides* допустимо также рассматривать как объект для изучения криптических инвазий – инвазий видов, слабо различимых или практически не различимых по морфологическим признакам, но явно различающихся на генетическом уровне (Morais, Reichard,

2018; Jarić et al., 2019), каких примеров немало во флоре РДВ, что можно предполагать уже по многолетним исследованиям чисел хромосом и выявлению переменной плоидности у видов флоры региона из различных семейств (Пробатова, Соколовская, 1981; Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984; Пробатова, 2014; Пробатова и др., 2006а, б, 2007, 2009; Шнеер и др., 2018; Probatova et al., 2014; и др.). Проблема криптических видов и, в особенности, криптических инвазий вызывает большой интерес в последнее время в связи с развитием молекулярно-генетических методов и открывшейся возможностью идентификации таких таксонов. Криптические инвазии требуют внимания, поскольку, как и любые другие инвазии, они могут вызвать изменения в функционировании экосистем и их продуктивности, длительное время оставаясь при этом незамеченными.

ВЫВОДЫ

1. *Potentilla fragarioides* занимает устойчивые эколого-фитоценоотические позиции на юге РДВ и осваивает там 55,8% экологического пространства, максимально возможного для этого вида.

2. В различных биоклиматических зонах степень освоения ценопопуляциями *Potentilla fragarioides* экологического пространства существенно различается: наибольшая (41,4%) – в прибрежной, наименьшая (13,4%) – в островной биоклиматической зоне (что не удивительно для континентального вида!), а в континентальной и переходной биоклиматических зонах – соответственно 17,5% и 14,5%. Эти различия можно объяснить тем, что в переходной биоклиматической зоне происходят наиболее существенные изменения условий произрастания, поскольку переход от континентального климатического режима к прибрежноморскому отражается на всей совокупности экологических факторов. На морских побережьях наблюдается наибольшее разнообразие местообитаний и наивысшая напряженность геодинамических процессов, что способствует ускоренной экологической дифференциации ценопопуляций *Potentilla fragarioides*.

3. Анализ экологических ниш ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в различных биоклиматических зонах позволил уточнить экологические шкалы для этого вида применительно к территории РДВ.

4. Трансформация экологических ниш ценопопуляций *Potentilla fragarioides* на географических профилях от континентальных территорий к морским побережьям РДВ и островам происходит во всех секторах экологических ниш. В секторе «увлажнение» экологический диапазон увеличивается по мере приближения к морским побережьям. Режим увлажнения на островах характеризуется более умеренным варьированием по сравнению с морскими побережьями материка.

5. Трансформация экологических ниш ценопопуляций *Potentilla fragarioides* в секторе «богатство и засоленность почвы» происходит более равномерно по сравнению с сектором «увлажнение». Диапазон значений этого

фактора постепенно увеличивается по направлению от континентальных местообитаний к прибрежным морским и островным.

6. Влияние антропогенного фактора на растительный покров в наибольшей степени проявляется на морских побережьях, что в значительной степени способствует усилению инвазионной активности прибрежно-морских ценопопуляций *Potentilla fragarioides*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 1-04-00240, № 11-04-00485, 12-04-01586а), Программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле (проект № 09-1-ОНЗ-18), Программы Тихоокеанского института географии ДВО РАН (№ 09-III-A-09-509).

ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Л.А.** Материалы к адвентивной флоре Приамурья // Бюлл. ГБС АН СССР. 1991а. Вып. 160. С. 21–23.
- Антонова Л.А.** Особенности формирования адвентивной флоры южной части Хабаровского края // Проблемы организации территории регионов нового освоения // Матер. конф. Ч. 2. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1991б. С. 56–59.
- Антонова Л.А.** Адвентивная флора Приамурья как элемент экологического мониторинга // Междунар. симп. «Человеческое измерение региональных проблем». Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1992. Ч. 2. С. 117–119.
- Антонова Л.А.** Адвентивная флора транспортных объектов Хабаровского края и Еврейской автономной области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Москва-Тула, 2003а. С. 15–17.
- Антонова Л.А.** Адвентивная флора Нижнего Приамурья // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда Русского ботан. общества (18–22 августа 2003 г. Новосибирск–Барнаул). Барнаул, 2003б. Т. 1. С. 318–320.
- Антонова Л.А.** Синантропная флора южных районов Еврейской автономной области // Природные ресурсы Хабаровского края: проблемы науки и образования. Хабаровск, 2004а. С. 38–41.
- Антонова Л.А.** Антропофильная флора районов золотодобычи на юго-западе Приохотья // Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами. Тез. междунар. конф. Улан-Удэ (Россия) – Улан-Батор (Монголия), 1–8 сентября 2004 г. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004б. Т. 1. С. 103.
- Антонова Л.А.** Синантропная флора Верхнебуреинского района Хабаровского края // Новые исследования (Биология. Экология. Образование). Хабаровск, 2004в. С. 41–43.

- Антонова Л.А.** Адвентивный компонент во флоре Нижнего Приамурья // Тез. докл. II междунар. симп. «Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2)», 27 сентября – 1 октября 2005 г., Рыбинск–Борок, 2005а. С. 42–43.
- Антонова Л.А.** Адвентивный компонент флоры северо-восточного Сихотэ-Алиня // Результаты охраны и изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящённой 70-летию со дня образования Сихотэ-Алинского государственного заповедника, п. Терней, Приморский край, 20–23 сентября 2005 г. Владивосток: ОАО «Приморполиграфкомбинат», 2005б. С. 118–119.
- Антонова Л.А.** Адвентивный компонент флоры береговых экотопов Нижнего Амура // Адвентивная и синантропная флора России и стран Ближнего зарубежья: состояние и перспективы (Ижевск, 19–22 сентября 2006 г.). Ижевск, 2006а. С. 10–11.
- Антонова Л.А.** Новые и редкие адвентивные растения Хабаровского края // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 12. С. 1921–1923.
- Антонова Л.А.** Синантропная флора государственного природного заповедника «Ботчинский» (Хабаровский край) // Современные проблемы регионального развития: Матер. второй междунар. науч. конф. Биробиджан, 6-9 октября 2008 г. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2008а. С. 95–96.
- Антонова Л.А.** Урбоэкосистемы Хабаровского края как очаги адвентизации флоры // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: матер. II междунар. науч.-практ. конф. Ишим: Изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова, 2008б. Вып. 3. С. 70–73.
- Антонова Л.А.** Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток–Хабаровск, 2009. 93 с.
- Баркалов В.Ю.** Флора Курильских островов. Владивосток, 2009. 486 с.
- Басаргин Д.Д.** О некоторых адвентивных видах родов *Euphorbia* L., *Heracleum* L., *Saussurea* DC. южной части советского Дальнего Востока // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 113–115.
- Берг Л.С.** Избранные труды. Т. 2. М., 1958. 426 с.
- Веремчук Л.В.** Системная оценка среды обитания человека и распространение эколого-зависимых заболеваний (на примере бронхо-лёгочной патологии). Автореф. дисс... докт. биологич. наук. Владивосток, 2006. 38 с.
- Ветвицкий Г.Н.** Климат // Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 70–96.
- Воробьёв Д.П.** К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток, 1954. Вып. 4. С. 3–22.
- Гнутиков А.А., Моторыкина Т.Н., Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г.** К изучению чисел хромосом у лапчаток (*Potentilla*, Rosaceae) и мятликов (*Poa*, Poaceae) в Байкальской Сибири и на Дальнем Востоке // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. (Матер. всерос. конф.: Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 3: Молекулярная систематика и биосистематика. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. С. 25–27.

- Ермошкин А.В., Моторыкина Т.Н.** Род *Potentilla* L. на скалах Среднего и Нижнего Амура // Матер. всерос. конф. (Новосибирск, 9–11 сентября 2009 г.). Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии. Новосибирск: Изд-во «ОФСЕТ», 2009. С. 77–79.
- Ерёменко Н.А., Баркалов В.Ю.** Сезонное развитие растений Южных Курильских островов. Владивосток, 2009. 280 с.
- Ермошин В.В.** Комплексное природное районирование // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX-XXI веков: в 3 т. / колл. авторов; под общ. ред. акад. П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток, 2008. С. 268–294.
- Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.** Введение // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 5–12.
- Жукова Л.А., Смирнова О.В.** Элементы популяций и их дифференциация // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М., 1984. С. 19–33.
- Занина А.А.** Климат СССР. Дальний Восток. Вып. 6. Л., 1968. 167 с.
- Заугольнова Л.Б.** Понятие оптимумов у растений // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 441–451.
- Злотина Л.В., Кочуров Б.И., Митяева Г.Т., Чалов Р.С.** Степень напряжённости экологической ситуации в различных районах России // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5, география. 1994. № 5. С. 45–51.
- Золоторылин А.Н., Канцеевская И.В., Кренке А.Н.** Районирование территории России по степени экстремальности природных условий для жизни // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1992. № 2. С. 16–30.
- Иванов Н.Н.** Ландшафтно-климатические зоны Земного шара // Записки Всесоюзного географ. общ-ва. Новая серия. Т. 1. 1948. 118 с.
- Исаченко А.Г.** Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М., 1991. 366 с.
- Кайгородов А.И.** Естественная зональная классификация климатов Земного шара. М., 1955. 118 с.
- Киселёв А.Н.** Пространственно-временная структура экосистем Дальневосточного региона. Владивосток, 2002. 304 с.
- Коляго В.А.** Классификация и районирование сурового холодного климата Сибири и Дальнего Востока в связи с проблемами хладостойкости металлоконструкций // Докл. Института географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 19. Иркутск, 1968. С. 28–36.
- Комарова Т.А.** Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1992. 188 с.
- Корчагин А.А.** Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 62–125.
- Кузнецова Л.П.** Перенос влаги в атмосфере над территорией СССР. М., 1978. 92 с.

- Курбатский В.И.** Определитель видов рода *Potentilla* L. (лапчатка) Азиатской России. Томск, 2016. 52 с.
- Моторыкина Т.Н.** Видовой состав лапчаток (*Potentilla* L., Rosaceae Juss.) Приморья и Приамурья // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина: матер. Пятой Всерос. конф. с междунар. участием в 2 т. / Е.М. Антипова (отв. ред.); Краснояр. гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск, 2011а. Т. 1. С. 258–266.
- Моторыкина Т.Н.** Экологическая дифференциация и адаптивные признаки у лапчаток *Potentilla* (Rosaceae) флоры Приморья и Приамурья // Вестник КрасГАУ. 2011б. Т. 2. С. 87–93.
- Моторыкина Т.Н.** Распределение видов рода *Potentilla* (Rosaceae) по биоклиматическим зонам в Приамурье и Приморье // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2017. № 2. С. 112–117.
- Небайкин В.Д.** Новые адвентивные виды растений г. Хабаровска // Бюлл. ГБС АН СССР. 1986. Вып. 141. С. 41–42.
- Небайкин В.Д., Антонова Л.А.** Адвентивная флора Хабаровска // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 26–35.
- Недолужко В.А.** Адвентивный элемент в дендрофлоре советского Дальнего Востока // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 111–113.
- Нечаева Т.И., Полийчук Ю.С.** Новые заносные растения Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. 1976. Вып. 13. С. 265–267.
- Нечаева Т.И., Цвелёв Н.Н.** О двух заносных видах крестоцветных (Brassicaceae) Дальнего Востока // Новости сист. высш. раст. 1989. Т. 26. С. 102–104.
- Павлова Н.С.** Синантропные бобовые на советском Дальнем Востоке // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 78–79.
- Пробатова Н.С.** Сем. Мятликовые – Poaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. С. 89–382.
- Пробатова Н.С.** Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России). Владивосток, 2014. 343 с.
- Пробатова Н.С.** О хромосомных числах злаков (Poaceae) флоры России. Дальний Восток // Комаровские чтения. Вып. 68. Владивосток, 2020. С. 29–64.
- Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г.** Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток, 2007. 392 с.
- Пробатова Н.С., Кожевникова З.В., Рудыка Э.Г., Шатохина А.В., Кожевников А.Е., Баркалов В.Ю., Селедец В.П.** Числа хромосом видов флоры Дальнего Востока и Восточной Сибири // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 5. С. 764–780.
- Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Баркалов В.Ю., Нестерова И.А., Кудрин С.Г., Чубарь Е.А.** Числа хромосом сосудистых растений из заповедников Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006а. Т. 91. № 7. С. 1117–1134.

- Пробатова Н.С., Рудька Э.Г., Шатохина А.В., Баркалов В.Ю., Крюкова М.В., Цыренова Д.Ю.** Числа хромосом для видов флоры Приморского края и Приамурья // Бот. журн. 2006б. Т. 91. № 5. С. 785–804.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П.** Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестник ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–92.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П., Соколовская А.П.** Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Владивосток, 1984. Вып. 31. С. 89–116.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П.** Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 92–114.
- Работнов Т.А.** Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
- Работнов Т.А.** Некоторые вопросы изучения ценологических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1969. Т. 74. Вып.1. С. 141–149.
- Раменский Л.Г.** К вопросу о количественном учёте травяного покрова // Материалы по организации и культуре кормовых площадей. 1915. Вып. 12. С. 105–140.
- Раменский Л.Г.** Проективный учёт и описание растительности. М., 1929. 55 с.
- Раменский Л.Г.** Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л, 1971. 335 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков А.Н., Антипин Н.А.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 474 с.
- Селедец В.П.** Применение метода экологических шкал на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1976. Вып. 24. С. 62–76.
- Селедец В.П.** Экологические таблицы травянистых растений Приморья и Приамурья, перспективных для фитомелиорации // Рациональное использование и охрана земельных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток, 1980. С. 160–170.
- Селедец В.П.** Редкие виды сосудистых растений на охраняемых природных территориях в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток, 1996. Вып. 42. С. 139-155.
- Селедец В.П.** Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток, 2000. 248 с.
- Селедец В.П.** Экологические ареалы видов растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Владивосток, 2006. Вып. 53. С. 54–100.
- Селедец В.П.** Экологические ареалы инвазионных видов злаков (Poaceae) на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 2010. Т. 94. № 4. С. 548–562.
- Селедец В.П.** Сравнительный анализ экоареалов *Agrostis trinii* и *Calamagrostis brachytricha* (Poaceae) на восточном пределе распространения видов (Дальний Восток России) // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 9. С. 1305–1318.
- Селедец В.П.** Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток, 2011. 388 с.

- Селедец В.П.** Освоение видами злаков (Poaceae) экологического пространства в различных биоклиматических зонах на севере Дальнего Востока России // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 4. С. 488–496.
- Селедец В.П.** Типы экологических ниш видов растений и перспективы фитоиндикации на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 1. С. 25–40.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Экологические ниши некоторых видов рода *Potentilla* (Rosaceae) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Бот. журн. 2015. Т. 100. № 3. С. 290–297
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Освоение видами сосудистых растений экологического пространства на морских побережьях Дальнего Востока России // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. XVI междунар. науч. конф. (18–19 ноября 2015 г., Петропавловск-Камчатский). Тез. докл. Петропавловск-Камчатский: Изд-во "Камчатпресс", 2015. С. 134–137.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Экологические ареалы видов рода *Potentilla* (Rosaceae) в Сибири и на Дальнем Востоке России // Ученые записки Забайкальского государственного университета. Сер. Естеств. науки. 2016. Т. 11. № 1. С. 106–116.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Сравнительная характеристика экологических ареалов у индигенных и адвентивных видов злаков (Poaceae) на Дальнем Востоке России // Ученые записки Забайкальского государственного университета. Сер. Естеств. науки. 2017. Т. 12. № 1. С. 96–106.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С.** Экологическая ниша *Commelina communis* (Commelinaceae) в Приморском крае (Дальний Восток России) // Комаровские чтения. Владивосток, 2020. Вып. 68. С. 90–110.
- Скрыльник Г.П., Скрыльник Т.А.** Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климоморфогеоза. Владивосток, 1976. С. 45–51.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока** / Отв. ред. С.С. Харкевич. Т. 1–8. Л.–СПб.: Наука, 1985–1996.
- Тунеголовец В.М., Гарцман Б.И., Крохин В.В.** Климат и гидрография // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX–XXI веков: в 3 т. / колл. авторов; под общ.ред. акад. П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток, 2008. С. 119–143.
- Туркения В.Г.** Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. Владивосток, 1991. 203 с.
- Уранов А.А.** Возрастной состав ценопопуляций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М., 1967. С. 3–8.
- Хромов С.П.** Муссоны в общей циркуляции атмосферы // А.И. Воейков. Современные проблемы климатологии. Л., 1956. С. 84–108.
- Ценопопуляции растений.** (Основные понятия и структура). М., 1976. 216 с.; 1977, 132 с.; 1988, 183 с.

- Чубарь Е.А., Пробатова Н.С., Селедец В.П.** Сосудистые растения // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Т. II. Биота / Под ред. А.Н. Тюрина. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 373–420.
- Шлотгауэр С.Д.** Географические связи адвентивных растений Комсомольского заповедника // Вопросы географии Приамурья. Хабаровск, 1967. С. 101–105.
- Шлотгауэр С.Д.** Изменение флоры центральной части советского Дальнего Востока в результате антропогенного воздействия // Биол. науки. 1986. Вып. 3. С. 70–75.
- Шлотгауэр С.Д., Небайкин В.Д.** К познанию адвентивной флоры южной части Хабаровского края // Бюлл. ГБС АН СССР. 1984. Вып. 113. С. 42–45.
- Шнеер В.С., Пунина Е.О., Родионов А.В.** Внутривидовые различия в плоидности у покрытосеменных и их таксономическая интерпретация // Бот. журн. 2018. Т. 103. № 5. С. 555–585.
- Якубов В.В.** Род Лапчатка – *Potentilla* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб.: Наука, 1996. С. 168–206.
- Harper J. L.** Population in biology of plants. London, New York, 1977. 892 p.
- Jarić I., Heger T., Castro Monzon F., Jeschke J. M., Kowarik I., McConkey K. R., Ryšek P., Sagouis A., Essl F.** Crypticity in Biological Invasions // Trends in ecology & evolution. 2019. Vol. 34. N 4. P. 291–302. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.008>
- Morais P., Reichard M.** Cryptic invasions: A review // Sci Total Environ. 2018. Vol. 613–614. P. 1438–1448. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.133>
- Probatova N.S., Rudyka E.G., Seledets V.P., Motorykina T.N.** Chromosome numbers in vascular plants from the Russian Far East: Amurskaya Oblast', Khabarovskii Krai, Primorskii Krai // Botanica Pacifica. 2014. Vol. 3. N 2. P. 129–134.
- Seledets V.P., Probatova N.S.** Ecological ranges of plant species in the monsoon zone of the Russian Far East // Horizons in Earth Science Research. Vol. 3. Eds: B. Veress and J. Szigethy. New York, 2011. P. 33–67.
- Seledets V.P., Probatova N.S.** Ecological ranges and ecological niches of plant species in the monsoon zone of Pacific Russia. New York, 2012. 154 p.