

## ТРАНСФОРМАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В РАЗЛИЧНЫХ БИОКЛИМАТИЧЕСКИХ ЗОНАХ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

В.П. Селедец

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

Выявлены этапы трансформации реализованных экологических ниш широко распространенных индигенных и адвентивных видов флоры Приморского края на географическом профиле: озеро Ханка (континентальная биоклиматическая зона) – побережье Японского моря, залив Петра Великого (прибрежная биоклиматическая зона). Предложена типология видов по степени их инвазивности.

**Ключевые слова:** биоклиматическая зона, инвазивность, ценопопуляция, экологическая ниша, экологический потенциал, сосудистые растения, Приморский край, Дальний Восток России.

## TRANSFORMATION OF ECOLOGICAL NICHES OF PLANT SPECIES IN DIFFERENT BIOCLIMATIC ZONES (PRIMORSKII KRAI, FAR EAST OF RUSSIA)

V.P. Seledets

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

Ecological niches of common in Primorskii Krai (Far East of Russia) indigenous and adventive species are described. The stages of forming of realized ecological niches of the species in the transect from Khanka Lake (continental bioclimatic zone) to the Sea of Japan Coast (coastal bioclimatic zone) were revealed. Typology of species on the base of their invasiveness is proposed.

**Key words:** bioclimatic zone, invasiveness, coenopopulation, ecological niche, ecological potential, vascular plants, Primorskii Krai, Far East of Russia.

### ВВЕДЕНИЕ

Отношение к трансформации экологических ниш индигенных и адвентивных видов растений в различных биоклиматических зонах существенно различается в зависимости от степени инвазивности этих видов и от угрозы чужеродных видов для местной флоры и растительности. Осознание важности биологической инвазии произошло в середине XIX в., но исследование этой проблемы обрело прочную теоретическую базу в последней четверти XX в., задолго до того, как инвазионная тематика стала подразделом экологии (Rušek, 1995; Richardson et al., 2000). Инвазия – явление глобальное (Crawley et al., 1996; Goodwin et al., 1999). Место инвазивных видов во флоре определяется по схеме: виды подразделяются на индигенные и адвентивные, адвентивные → на культивируемые и некультивируемые, некультивируемые → на случайные и натурализовавшиеся, натурализовавшиеся → на неинвазивные и инвазивные, инвазивные → на невретоносные, трансформеры и сорняки. Различия между индигенными (нативными) и адвентивными (чужеродными) видами относительно их инвазивности не для всех исследовате-

лей принципиально важны. Инвазивность связана с прямыми или косвенными антропогенными воздействиями. Термин “инвазия” обычно применяется в тех случаях, когда распространение и обилие видов растений изменяется в результате антропогенных воздействий. Этот подход разделяется не всеми. В ряде современных учебников по экологии антропогенные воздействия не включаются в число критериев при обосновании термина “инвазия” (Rušek et al., 2004). Таким образом, подход к инвазивности видов растений находится в стадии корректировки общепризнанных взглядов (Rejmanek, 1996; Lonsdale, 1999).

Наш подход к инвазивности видов растений основан на анализе изменений экологических ниш видов при переходе из одной биоклиматической зоны в другую. Если при таком переходе происходит значительное расширение экологической ниши, то это может рассматриваться как проявление инвазивности. Степень инвазивности может быть незначительной, недостаточной для того, чтобы считать вид инвазивным. Граница между инвазивными и неинвазивными видами условная. Ее мож-

но установить по взаимной договоренности исследователей с учетом региональных особенностей природных экосистем и природно-хозяйственной ситуации (Злотина и др., 1994).

Реализованная экологическая ниша вида в той или иной биоклиматической зоне определяется по совокупности экологических оценок местообитаний по шкалам Л.Г. Раменского. Известны различные экологические шкалы (Ландольта, Элленберга и др.), но только шкалы Л.Г. Раменского имеются для всех регионов бывшего СССР, что и определило наш выбор.

Район исследования – Приморский край Российской Федерации. Цель исследования – выявить особенности формирования экологической ниши вида на географическом профиле озеро Ханка

(континентальная зона) – побережье Японского моря, залив Петра Великого (прибрежная зона).

Задачи исследования: 1) описать экологические ниши ценопопуляций широко распространенных индигенных и адвентивных видов флоры Приморского края на территории, подверженной воздействию континентального климата (континентальная биоклиматическая зона), и на территории, подверженной воздействию дальневосточного муссонного климата (прибрежная биоклиматическая зона); 2) проанализировать структуру экологических ниш видов в различных биоклиматических зонах; 3) выявить характеристики экологических ниш субрегиональных совокупностей ценопопуляций в пределах континентальной и прибрежной биоклиматических зон.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал исследования – гербарные сборы и авторские геоботанические описания растительных сообществ, сделанные на территории Приморского края в период 1970–2010 гг. по методике Л.Г. Раменского (Раменский, 1915, 1929, 1938, 1971; Раменский и др., 1956). На их основе 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 определенной системе координат с учетом 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.

Использование экологических шкал в настоящее время получает все более широкое признание (Shurupova et al., 2017).

Прибрежная биоклиматическая зона в Приморском крае представляет собой и границу ареала вида, поэтому прибрежные популяции являются периферическими. Адаптация периферических популяций как реакция на изменение среды обитания – постоянно развивающийся процесс (Haldane, 1955; Ivantsev, 2017).

Исследование проводилось 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 реализованных экологических ниш совокупностей ценопопуляций растений. Оценка параметров экологической ниши производилась в ступенях экологических шкал. В экологической нише выделялись секторы: увлажнения

(шкала У, 120 ступеней), богатства и засоленности почвы (шкала БЗ, 30 ступеней), антропоустойчивости (шкала А, 10 ступеней). Определялись положение ценопопуляций в каждом из секторов экологической ниши и диапазон варьирования в ступенях соответствующих экологических шкал.

2. Оценка степени освоения экологического пространства (экологического потенциала). Оценивалась степень освоения (заполнения) каждого сектора экологической ниши. Для этого во всех секторах экологической ниши балльные оценки были переведены в проценты от максимального значения соответствующей экологической шкалы. За единицу освоения экологического фактора был принят 1 % от максимального значения соответствующей экологической шкалы. Составляли спектр освоения экологического пространства (гиперпространства экологических факторов) и вычисляли степень освоения (заполнения) экологической ниши в целом.

3. В анализ вовлекали совокупность ценопопуляций, охватывающую весь спектр местообитаний вида в каждой биоклиматической зоне. По результатам анализа экологических ниш ценопопуляций в различных биоклиматических зонах выявляли характерную для данного вида совокупность экологических условий и описывали экологическую нишу.

4. По результатам анализа изменения экологических ниш видов при переходе из одной биоклиматической зоны в другую определяли степень инвазивности вида.

5. Предложена типология видов растений по степени их инвазивности.

Латинские названия растений, географическое распространение и эколого-фитоценологическая приуроченность видов приведены по региональной “Флоре”: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л.; СПб., 1985–1996.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биоклиматическое зонирование Приморского края выполнено с учетом ярко выраженной смены сухого и влажного периодов, обусловленной действием тихоокеанского муссона (Иванов, 1948; Кайгородов, 1955; Хромов, 1956; Берг, 1958; Занина, 1968; Коляго, 1968; Ветвицкий, 1969; Скрыльник Г.П., Скрыльник Т.А., 1976; Кузнецова, 1978; Исаченко, 1991; Туркень, 1991; Золоторылин и др., 1992; Ермошин, 2008; Тунеголовец и др., 2008). Биоклиматические зоны выделялись соответственно изменениям климатических режимов, принимая во внимание их влияние на живые организмы (Матюхин, 1971; Веремчук, 2006). Учитывались различия между островными и континентальными территориями (Пробатова и др., 2007; Баркалов, 2009). Биоклиматические зоны Приморского края приведены по Л.В. Веремчук (2006), переходная биоклиматическая зона рассматривается здесь как часть прибрежной биоклиматической зоны.

В эколого-географический анализ нами наряду с индигенными (нативными, аборигенными) включены также адвентивные виды. Проблема адвентивных видов давно привлекает к себе внимание ботаников (Воробьев, 1954; Шлотгауэр, 1986; Антонова, 2009). Наиболее широко распространенный подход к этому явлению состоит в том, чтобы найти ту область экологического пространства, где чужеродные виды растений занимают прочные эколого-фитоценологические позиции, становятся доминантами растительных сообществ и могут вытеснять виды индигенной флоры. Представляется перспективным подойти к вопросу об адвентивных видах с точки зрения динамики их экологических ниш в различных биоклиматических зонах (Селедец, Пробатова, 2007; Seledets, Probatova, 2011, 2012).

**Экологические предпосылки для выявления инвазивных видов** определены в результате анализа экологических ниш совокупностей ценопопуляций широко распространенных в Приморском крае видов различной эколого-фитоценологической приуроченности. Были выявлены этапы трансформации реализованных экологических ниш видов на географическом профиле: озеро Ханка (континентальная биоклиматическая зона) – побережье Японского моря, залив Петра Великого (прибрежная биоклиматическая зона). Предложена типология видов по степени их инвазивности. Она основана на локализации экологических оптимумов совокупностей ценопопуляций в континентальной или прибрежной биоклиматической зоне, на степени освоения экологического пространства (экологического потенциала), эколого-географической приуроченности видов и позволяет оце-

нить способность видов преодолеть экологический барьер между биоклиматическими зонами. Выявленные закономерности трансформации экологических ниш видов в различных частях их географических ареалов могут найти применение при определении биогеографических границ на Дальнем Востоке и в других регионах России, а также при решении проблем систематики и таксономии.

**Эколого-географическая типология видов.** Обобщающей характеристикой, позволяющей оценить эколого-фитоценологические позиции вида в различных частях его географического ареала, является степень освоения им экологического пространства. Виды, более успешно осваивающие экологическое пространство в континентальных условиях, мы считаем континентальными, а виды, более успешно осваивающие экологическое пространство в зоне влияния морей и океанов, – прибрежными. Как среди континентальных, так и среди прибрежных видов имеются виды индигенные (аборигенные) и адвентивные. С учетом этих обстоятельств виды, изученные в эколого-географическом отношении на профиле оз. Ханка – побережье Японского моря, подразделяются на четыре типа: 1) континентальные индигенные, 2) континентальные адвентивные, 3) прибрежные индигенные, 4) прибрежные адвентивные.

Инвазивность – характеристика видов, которая может служить для оценки степени освоения ими экологического пространства (экологический потенциал) в различных биоклиматических зонах, приведена в табл. 1. Экологический потенциал низкоинвазивных видов – менее 5 %, умеренно инвазивных – от 5 до 10 %, высокоинвазивных – более 10 %. Инвазивность континентальных видов приведена в табл. 2, прибрежных – в табл. 3.

*Индигенные виды, мигрирующие из континентальной в прибрежную биоклиматическую зону.* Максимального размера экологические ниши видов этого типа достигают в континентальных районах Приморского края. Низкоинвазивные виды среди континентальных не выявлены; у умеренно инвазивных видов экологический потенциал варьирует от 6.0 % у *Quercus mongolica* до 7.1 % у *Galium verum*.

*Адвентивные виды, мигрирующие из континентальной в прибрежную биоклиматическую зону.* От экологических ниш видов первого типа экологические ниши континентальных адвентивных видов отличаются тем, что на географическом профиле оз. Ханка – побережье Японского моря различия в размерах экологической ниши гораздо более существенные: от 2.8 % у *Elytrigia repens* до 10.3 % у *Oenothera biennis*.

Таблица 1

Освоение видами экологического пространства  
в континентальной (К) и прибрежной (П)  
биоклиматических зонах (%)

Вид	Эколого-фитоценоотическая группа	К	П
<i>Agrimonia coreana</i>	Луговой	46.7	53.7
<i>A. striata</i>	Лесной	50.7	53.7
<i>Agrostis clavata</i>	Луговой	35.0	48.0
<i>A. trinii</i>	»	25.4	28.7
<i>Artemisia gmelinii</i>	Лесной	56.9	61.2
<i>Beckmannia syzigachne</i>	Луговой	37.5	19.9
<i>Cacalia hastata</i>	Лесной	28.1	29.9
<i>Calamagrostis brachytricha</i>	»	59.5	48.8
<i>C. epigeios</i>	Адвентивный, неофит	35.4	40.0
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Адвентивный, археофит	29.0	31.1
<i>Carex appendiculata</i>	Луговой	40.8	24.9
<i>C. nanella</i>	Лесной	41.7	46.9
<i>C. siderosticta</i>	»	50.8	56.3
<i>C. ussuriensis</i>	»	50.1	54.9
<i>Chamerion angustifolium</i>	»	53.4	47.2
<i>Chenopodium album</i>	Адвентивный, археофит	53.5	64.2
<i>Clematis mandshurica</i>	Лесной	43.7	45.0
<i>Dactylis glomerata</i>	Адвентивный, эунеофит	33.7	45.7
<i>Elytrigia repens</i>	Адвентивный, археофит	56.7	53.7
<i>Galium verum</i>	Луговой	59.8	52.7
<i>Hordeum jubatum</i>	Адвентивный, археофит	44.0	51.0
<i>Lespedeza bicolor</i>	Лесной	58.5	59.3
<i>Oenothera biennis</i>	Адвентивный, эунеофит	51.8	41.5
<i>Phleum pratense</i>	Адвентивный, неофит	51.7	44.6
<i>Poa annua</i>	»	53.3	56.5
<i>P. compressa</i>	»	42.7	56.8
<i>Quercus mongolica</i>	Лесной	49.7	43.7
<i>Schedonorus pratensis</i>	Адвентивный, неофит	31.5	26.6
<i>Senecio vulgaris</i>	Адвентивный, археофит	49.1	56.9
<i>Stellaria media</i>	»	40.5	56.2
<i>Syneilesis aconitifolia</i>	Луговой	43.0	36.2
<i>Trifolium repens</i>	Адвентивный, археофит	58.6	62.6

Индигенные виды, мигрирующие из прибрежной в континентальную биоклиматическую зону. Эту группу видов составляют виды, максимальная экологическая ниша которых находится на морских побережьях и островах. Среди низкоинвазивных – лесные виды: *Lespedeza bicolor* (0.8 %),

Таблица 2

Экологический потенциал видов (%),  
мигрирующих из континентальной  
в прибрежную биоклиматическую зону

Вид, группа инвазивной активности	Экологический потенциал
<b>Низкоинвазивные виды</b>	
<i>Elytrigia repens</i>	2.8
<i>Schedonorus pratensis</i>	4.9
<b>Умеренно инвазивные виды</b>	
<i>Quercus mongolica</i>	6.0
<i>Chamerion angustifolium</i>	6.2
<i>Syneilesis aconitifolia</i>	6.8
<i>Galium verum</i>	7.1
<i>Phleum pratense</i>	7.1
<b>Высокоинвазивные виды</b>	
<i>Oenothera biennis</i>	10.3
<i>Calamagrostis brachytricha</i>	10.7
<i>Carex appendiculata</i>	15.9
<i>Beckmannia syzigachne</i>	17.6

Таблица 3

Экологический потенциал видов (%),  
мигрирующих из прибрежной  
в континентальную биоклиматическую зону

Вид, группа инвазивной активности	Экологический потенциал
<b>Низкоинвазивные виды</b>	
<i>Lespedeza bicolor</i>	0.8
<i>Clematis mandshurica</i>	1.3
<i>Cacalia hastata</i>	1.8
<i>Agrimonia striata</i>	2.0
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	2.1
<i>Poa annua</i>	3.2
<i>Agrostis trinii</i>	3.3
<i>Trifolium repens</i>	4.0
<i>Artemisia gmelinii</i>	4.3
<i>Calamagrostis epigeios</i>	4.6
<i>Carex ussuriensis</i>	4.8
<b>Умеренно инвазивные виды</b>	
<i>Carex nanella</i>	5.2
<i>C. siderosticta</i>	5.5
<i>Agrimonia coreana</i>	7.0
<i>Hordeum jubatum</i>	7.0
<i>Senecio vulgaris</i>	7.8
<b>Высокоинвазивные виды</b>	
<i>Chenopodium album</i>	10.7
<i>Dactylis glomerata</i>	12.0
<i>Agrostis clavata</i>	13.0
<i>Poa compressa</i>	14.1
<i>Stellaria media</i>	15.7

*Clematis mandshurica* (1.3 %), *Cacalia hastata* (1.8 %), *Artemisia gmelinii* (4.3 %), *Carex ussuriensis* (4.8 %). Среди умеренно инвазивных имеются лесные виды: *Carex nanella* (5.2 %), *C. siderosticta* (5.5 %). Высокоинвазивные виды для этой группы не характерны.

Адвентивные виды, мигрирующие из прибрежной в континентальную биоклиматическую зону. В этой группе видов наблюдается широкий спектр миграционной активности. Группу низкоинвазивных видов представляют: археофиты *Capsella bursa-pastoris* (2.1 %) и *Trifolium repens* (4.0 %), неофиты *Poa annua* (3.2 %) и *Calamagrostis epigeios* (4.6 %).

Умеренно инвазивные адвентивные виды приближаются по степени активности к высокоинвазивным: археофиты *Hordeum jubatum* (7.0 %) и *Senecio vulgaris* (7.8 %). Высокоинвазивные адвентивные виды: археофиты *Chenopodium album* (10.7 %) и *Stellaria media* (15.7 %), эунеофит *Dactylis glomerata* (12.0 %), неофит *Poa compressa* (14.1 %).

## ВЫВОДЫ

1. Наш подход к инвазивности видов растений основан на анализе изменений экологических ниш видов при переходе из одной биоклиматической зоны в другую. Если при таком переходе происходит значительное расширение экологической ниши, это может рассматриваться как проявление инвазивности. Предложена типология видов по степени их инвазивности. Она основана на локализации экологических оптимумов совокупностей ценопопуляций в континентальной или прибрежной биоклиматических зонах, степени освоения экологического пространства (экологического потенциала), эколого-географической приуроченности видов и позволяет оценить способность видов преодолеть экологический барьер между биоклиматическими зонами.

2. Степень инвазивности может быть незначительной, недостаточной для того, чтобы считать вид инвазивным. Граница между инвазивными и неинвазивными видами условная. Ее можно установить по взаимной договоренности исследователей с учетом региональных особенностей природных экосистем и природно-хозяйственной ситуации – от резко континентальной до типично муссонной прибрежной.

3. Способность вида растений преодолеть экологический барьер между биоклиматическими зонами определяется разностью экологических потенциалов между ценопопуляциями соседних биоклиматических зон.

4. Мерой экологического потенциала является степень освоения экологического пространства. На примере индигенных видов различной эколого-фитоценотической приуроченности и адвентивных видов, в различное время занесенных на Дальний Восток России, показано, что разность экологических потенциалов между континентальными и прибрежными ценопопуляциями варьирует от 7.0 до 17.6 %.

5. Экологический барьер между биоклиматическими зонами может преодолеваться как из континентальной территории в направлении морского побережья, так и в направлении от морского побережья в глубь континентальной территории.

6. Максимальной способностью преодолевать экологический барьер между биоклиматическими зонами со стороны континентальной биоклиматической зоны обладают луговые виды растений, а со стороны прибрежной – адвентивные виды, преимущественно археофиты.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов № 1-04-00240, 11-04-00485, 12-04-01586а, Программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле в рамках проекта № 09-1-ОНЗ-18 и Программы Тихоокеанского института географии ДВО РАН, № 09-III-A-09-509.*

## ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Л.А.** Конспект адвентивной флоры Хабаровского края / Л.А. Антонова. Владивосток; Хабаровск, 2009. 93 с.
- Баркалов В.Ю.** Флора Курильских островов / В.Ю. Баркалов. Владивосток, 2009. 486 с.
- Берг Л.С.** Избранные труды / Л.С. Берг. М., 1958. Т. 2. 426 с.
- Веремчук Л.В.** Системная оценка среды обитания человека и распространение эколого-зависимых заболеваний (на примере бронхо-легочной патологии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Л.В. Веремчук. Владивосток, 2006. 38 с.
- Ветвицкий Г.Н.** Климат // Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 70–96.

- Воробьев Д.П.** К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток, 1954. Вып. 4. С. 3–22.
- Ермошин В.В.** Комплексное природное районирование // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX–XXI веков: в 3 т. / кол. авт.; под общ. ред. акад. П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / кол. авт.; 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 / А.А. Занина, Л., 1968. Вып. 6. 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 напряженности экологической ситуации в различных районах России // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 1994. № 5. С. 45–51.
- Золоторылин А.Н., Канцеговская 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 // Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. Нов. серия. 1948. Т. 1. 118 с.
- Исаченко А.Г.** Ландшафтоведение и физико-географическое районирование / А.Г. Исаченко. М., 1991. 366 с.
- Кайгородов А.И.** Естественная зональная классификация климатов земного шара / А.И. Кайгородов. М., 1955. 118 с.
- Коляга В.А.** Классификация и районирование сурового холодного климата Сибири и Дальнего Востока в связи с проблемами хладостойкости металлоконструкций // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Иркутск, 1968. Вып. 19. С. 28–36.
- Комарова Т.А.** Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Южного Сихотэ-Алиня) / Т.А. Комарова. 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 / Л.П. Кузнецова. М., 1978. 92 с.
- Матюхин В.А.** Биоклиматология человека в условиях муссонов / В.А. Матюхин. Л., 1971. 136 с.
- Пробатова Н.С.** Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии / Н.С. Пробатова, В.Ю. Баркалов, Э.Г. Рудыка. Владивосток, 2007. 392 с.
- 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 // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 141–149.
- Раменский Л.Г.** К вопросу о количественном учете травяного покрова // Материалы по организации и культуре кормовых площадей. 1915. Вып. 12. С. 105–140.
- Раменский Л.Г.** Проективный учет и описание растительности / Л.Г. Раменский. М., 1929. 55 с.
- Раменский Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. М., 1938. 620 с.
- Раменский Л.Г.** Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л.Г. Раменский. Л., 1971. 335 с.
- Раменский Л.Г.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л.Г. Раменский [и др.]. 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.** Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России / В.П. Селедец. Владивосток, 2000. 248 с.
- Селедец В.П.** Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову / В.П. Селедец. Владивосток, 2011. 388 с.
- Селедец В.П.** Экологический ареал вида у растений / В.П. Селедец, Н.С. Пробатова. Владивосток, 2007. 98 с.
- Скрыльник Г.П., Скрыльник Т.А.** Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 45–51.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока.** Л.; СПб., 1985–1996. Т. 1–8.
- Тунеголовец В.М., Гарцман Б.И., Крохин В.В.** Климат и гидрография // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX–XXI веков: в 3 т. / кол. авт.; под общ. ред. акад. П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / кол. авт.; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток, 2008. С. 119–143.
- Туркения В.Г.** Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока / В.Г. Туркения. 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.
- Шлотгауэр С.Д.** Изменение флоры центральной части советского Дальнего Востока в результате антропогенного воздействия // Биол. науки. 1986. Вып. 3. С. 70–75.
- Crawley M.J., Harvey P.H., Purvis A.** Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles // Phil. Trans. R. Soc. 1996. V. 351. P. 1251–1259.
- Goodwin B.J., McAllister A.J., Fahrid J.** Predicting invasiveness of plant species based on biological information // Conserv. Biol. 1999. V. 13. P. 422–426.

- Harper J.L.** Population in biology of plants / J.L. Harper. London; New York, 1977. 892 p.
- Haldane J.B.S.** Population genetics // New Biol. 1955. V. 18. P. 34–51.
- Ivanter E.V.** Revising of ecological concept of peripheral populations // Russian J. Ecol. 2017. V. 48, No. 1. P. 81–85.
- Lonsdale W.M.** Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility / W.M. Lonsdale. 1999. V. 80. P. 1522–1536.
- Pyšek P.** Recent trends in studies on plant invasions (1974–1993) // P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmanek, M. Wade (Eds.). Plant invasions: general aspects and special problems. Amsterdam, 1995. P. 223–236.
- Pyšek P., Richardson D.P., Rejmanek M., Webster G.L., Williamson M.** Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists // Taxon. 2004. V. 53 (1). P. 131–143.
- Rejmanek M.** Species richness and resistance to invasions // G.H. Orians, R. Ditzo, J.H. Cushman (Eds.). Diversity and processes in tropical forest ecosystems. Berlin, 1996. P. 153–172.
- Richardson D.P., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J.** Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Divers. Distrib. 2000. V. 6. P. 93–107.
- Seledets V.P., Probatova N.S.** Ecological ranges of plant species in the monsoon zone of the Russian Far East // B. Veress, J. Szigethy (Eds.). Horizons in Earth Science Research. N.Y., 2011. V. 3. P. 33–67.
- Seledets V.P.** Ecological ranges and ecological niches of plant species in the monsoon zone of Pacific Russia / V.P. Seledets, N.S. Probatova. N.Y., 2012. 154 p.
- Shurupova M.N., Zverev A.A., Gureeva I.I.** Ecological ranges and types of rarity in Kuznetsk Alatau of some *Saussurea* DC. species // Contemp. Probl. Ecol. 2017. V. 10, No. 1. P. 28–37.

*Поступила в редакцию 16.03.2018 г.,  
после доработки – 19.05.2018 г.,  
принята к публикации 05.02.2019 г.*