ISSN 2224-025X

Наукові записки

Державного природознавчого музею

Випуск 34 / 2018

Національна академія наук України
Державний природознавчий музей

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ

Випуск 34

Львів 2018

УДК 57+58+591.5+502.7:069

Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2018. – Вип. 34. – 156 с.

До 34-го випуску періодичного видання "Наукові записки Державного природознавчого музею" увійшли статті і короткі повідомлення з музеології, екології, зоології, ботаніки, а також інформація про діяльність музею у 2017 році.

Для екологів, біологів, зоологів, ботаніків, працівників музеїв природничого профілю, заповідників, національних природних парків та інших природоохоронних установ і організацій.

Рекомендовано до друку вченою радою Державного природознавчого музею

ISSN 2224-025X

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ
Випуск 34 Львів, 2018 С. 55-68

УДК 502.7: 581.5:631.95:632.51

Малиновський А.К.

ОСНОВНІ НАПРЯМИ ТА РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ФІТОІНВАЗІЙ

Метою роботи є узагальнення основних напрямів та результатів досліджень, пов'язаних з експансією інвазійних видів рослин. Розглядаються основні гіпотези, які пояснюють успішність інвазійних видів – відсутність природних ворогів у вторинному ареалі, вплив гібридизації та алелопатії на процеси інвазій, гіпотеза "порожніх ніш", поява нових генотипів з виразними пристосувальними ознаками, швидкий розвиток генетичних ознак, пов'язаних з тиском природного добору у нових умовах середовища, значення біоекологічних особливостей інвазійних видів – за морфологічною та біоморфологічною пластичністю, екологічною універсальністю, еколого-фітоценотичними стратегіями, особливостями репродукції тощо.

Інвазія чужинних видів спричинена насамперед антропогенною трансформацією природного середовища, яка посилюється змінами клімату. Зростання ступеня натуралізації чужинних видів призводить до модифікації типів оселищ, втрати окремих популяцій природних видів. Процеси натуралізації інвазійних видів підтримуються комплексом специфічних для видів різних систематичних груп чинників. Ефективному контролю за інвазією чужинних видів перешкоджають відсутність дієвої системи моніторингу та інформування. Обґрунтовується потреба у побудові моделей поведінки інвазійних видів і перевірка прогнозів їхньої інвазійної активності.

Ключові слова: *інвазійні види, гіпотези успішності, антропогенна трансформація середовища.*

Поширення інвазійних видів визнано одним із чинників, який має негативний вплив на довкілля. Проблема набула важливого значення, оскільки інвазії завдають непоправної шкоди біорізноманіттю, функціонуванню біосистем та призводять до значних економічних втрат. Насамперед це стосується високоінвазійних видів, що перебувають на стадії розширення свого ареалу, активно захоплюють нові біотопи, проникають у фітоценози, трансформуючи їх. Окрім того, потенційно небезпечний вплив чужинних видів на довкілля – це можливість гібридизації з природними видами та появи гібридів, здатних до вторинних інвазій. Саме тому проблему інвазій слід розглядати як один із пріоритетних аспектів природоохоронної діяльності.

Розробка заходів запобігання біологічним інвазіям, пом'якшення наслідків впливу на середовище та моніторинг обов'язкові для усіх країн, які підписали в 1992 р. Конвенцію про біологічне різноманіття. Поняття "інвазійні чужинні види" визначено Конвенцією як такі, що загрожують екосистемам, оселищам, угрупованням або видам [6]. Раннє виявлення і запобігання впливу чужинних видів на біосистеми є одним з головних напрямів Стратегії ЄЕС щодо збереження біорізноманіття.

Європейська стратегія визначає пріоритети та головні дії щодо запобігання або мінімізації руйнівного впливу інвазійних видів. У 2002 р. Рада Європи з питань довкілля визнала, що інтродукція чужинних видів є однією з головних причин втрати біологічного різноманіття, а також завдає серйозної шкоди економіці та здоров'ю населення. Стратегія з біологічного різноманіття ЄЕС ґрунтується на тому, що присутність або інтродукція чужинних видів або підвидів потенційно може викликати нестійкість і зміни в екосистемах [23].

Прийнятий у 2012 р. Постійним комітетом Бернської Конвенції "Кодекс поведінки щодо інвазійних чужорідних видів для ботанічних садів" містить шість дій (усвідомлення і обізнаність, обмін інформацією, запобігання нових інвазій, заходи контролю, інформаційна діяльність та перспективне планування), рекомендованих до запровадження ботанічним садам.

Аналізуючи склад інвазійних видів та особливості їхнього розселення, відзначають таке: 1) значна частина інвазійних видів є результатом інтродукції; 2) для поширення більшості видів знадобилося всього кілька десятиліть; 3) сучасне розселення практично усіх видів недостатньо документоване як у гербарних матеріалах, так і у публікаціях. Лише невелика частина видів перейшла до стрімкого розселення майже відразу (наприклад, *Heracleum sosnowskyi* Manden.). Зазвичай, види досить довго існували тільки в культурі або у колекціях ботанічних садів і лише пізніше стали активно розселятися – *Acer negundo* L., *Bidens frondosa* L., *Chamomilla suaveolens* (Pursh) Rydb., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Echinocystis lobata* (Michx) Torrey & A.Gray, *Impatiens parviflora* DC., *Galinsoga parviflora* Cav. та ін.

Ефективному контролю за інвазії чужинних видів перешкоджає відсутність дієвої і стандартизованої системи моніторингу. Існуюча інформація щодо поширення інвазійних видів неповна, значна частина не систематизована. Попередження інвазій чужинних видів утруднене ще й тим, що доступ до інформації щодо їхнього інвазійного потенціалу зазвичай відсутній або малодоступний. На підставі результатів досліджень особливостей небезпечних інвазійних рослин в Україні та аналізу літературних джерел, для оцінки ризику фітоінвазій чужинних видів О.С. Абдулоєва та Н.І. Карпенко пропонують визначати інвазійний потенціал за 11 ознаками, що характеризують види чи їхні популяції [1]: за географічним походженням (первинним ареалом), за ступенем екзотичності у складі флори регіону вторинного ареалу, за морфологічною та біоморфологічною пластичністю та пластичністю у розмноженні, екологічною універсальністю, еколого-фітоценотичними стратегіями, щільністю, продуктивністю біомаси, особливостями репродукції, здатністю порушувати механізми екологічного гомеостазу.

Основні гіпотези успішності чужинних видів у складі рослинних угруповань

В Україні зареєстровано 95 інвазійних видів, 66 з яких – кенофіти, а 29 – археофіти [11]. Провідне становище в інвазійному компоненті (51%) займають кенофіти північноамериканського походження. Види з Середземномор’я, Центральної та Східної Азії відіграють меншу роль і складають по 8-10% загального числа видів. Виділяється ядро інвазійного комплексу – види, які активно натуралізуються. До них належать 9 видів, 7 з яких занесені з Америки: *Acer negundo, Ambrosia artemisiifolia* L., *Conyza canadensis, Galinsoga ciliata* Ruiz & Pav., *G. parviflora* Cav., *Helianthus tuberosus* L., *Echinocystis lobata* (Michx) Torr. & A. Gray; 2 – з Центральної Азії: *Impatiens glandulifera* Royle і *I. parviflora*.

Вплив кожного чужинного виду у вторинному ареалі важко передбачуваний з огляду на велику кількість чинників, що проявляються як окремо, так і комплексно. Чужинні види успішно конкурують з аборигенними видами; істотно змінюють структуру фітоценозів; виконують роль нових рослин-господарів для різних паразитів і збудників захворювань; гібридизують з аборигенними видами; витісняють аборигенні види з природних фітоценозів.

Останнім часом вплив чужинних видів рослин на природні екосистеми став дуже виразним, у багатьох випадках інвазійні види витісняють представників місцевої флори, що призводить до збіднення флори конкретного регіону [4, 16, 18-20 та ін.]. Проте однозначного узагальнюючого пояснення причин такої агресивної активності чужинних видів у регіонах вторинного ареалу до цього часу немає.

У роботі присвяченій проблемі інвазій [24] наведено сім основних гіпотез пояснення успіху чужинних видів рослин, що проникають у природні угруповання (табл. 1).

Таблиця 1

Гіпотези успішності чужинних видів у складі рослинних угруповань у вторинному ареалі (за Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M., 2005 [24] зі змінами і доповненнями)

№	Назва гіпотези	Суть гіпотези, основні літературні джерела	Ймовірна першопричина інвазій
1.	Natural enemies	Чужинні види не мають природних ворогів які контролюють ріст їхніх популяцій Darwin (1859), Williams (1954), Elton (1958)	Біологічні особливості інвазійних видів
2.	Evolution of invasiveness	У чужинних видів швидко розвиваються генетичні ознаки, пов’язані з тиском природного добору у нових умовах середовища Blossey & Nötzold (1995), Lee (2002), Stockwell *et al*. (2003)	Біологічні особливості інвазійних видів, антропогенна трансформація середовища
3.	Empty niche	Чужинні види використовують ресурси, які не використовуються аборигенними видами Elton (1958), MacArthur (1970)	Біологічні особливості інвазійних видів, антропогенна трансформація середовища
4.	Novel weapons	Чужинні впливають на види природних популяцій біохімічними методами Callaway & Aschehoug (2000), Bais *et al*. (2003)	Біологічні особливості інвазійних видів, антропогенна трансформація середовища
5.	Disturbance	Чужинні види краще адаптуються на порушених територіях ніж аборигенні види Gray (1879), Baker (1974)	Антропогенна трансформація середовища
6.	Species richness	Багатовидові угруповання стійкіші до проникнення чужинних видів, ніж маловидові Elton (1958), MacArthur (1970, 1972)	Антропогенна трансформація середовища
7.	Propagule pressure	Рівень інвазивності угруповань - реципієнтів визначається кількістю особин інвазійних видів di Castri (1989), Williamson (1996), Lonsdale (1999)	Антропогенна трансформація середовища

Гіпотеза "Natural enemies" [22] ґрунтується на тому, що у природному ареалі популяції чужинних видів уражаються шкідниками та хворобами, тоді як на територіях інвазій подібного явища не спостерігається. Відсутність природних ворогів у місцях занесення чужинних видів дають їм певні конкурентні переваги, що й призводить до їхнього інтенсивного розповсюдження і натуралізації. Саме тому спільні міжнародні дослідницькі проекти, спрямовані на пошук таких перспективних для боротьби з інвазійними видами методів як біоконтроль, є найбільш фінансованими у США і Західній Європі. Метою розробок є зменшення впливу інвазійних рослин на місцеві види та рослинні угруповання до такої міри, коли, принаймні, ріст та розвиток останніх не пригнічується. Найперспективнішим практичним методом останнього часу є пошук природних ворогів (паразитів, патогенів, фітофагів) з природного ареалу конкретного виду рослини [34].

Для біологічної боротьби з інвазійними видами рослин можуть використовуватись різні організми, зокрема, тварини (переважно, комахи), гриби, бактерії, віруси тощо. У публікації А.С. Мосякіна [10] наводиться перелік найперспективніших для біологічної боротьби видів комах: твердокрилих (Coleoptera L., особливо представники родин Chrysomelidae Latreille, Curculionidae Latreille, Cerambycidae Latreille, Buprestidae Leach), лускокрилих (Lepidoptera L., переважно родини Pyralidae Latreille, Arctiidae Leach), двокрилих (Diptera L., зокрема, Tephritidae Newman), напівтвердокрилих (Hemiptera L.: Coccoidea Handlirsch, особливо представники родини Dactylopiidae Signoret) і перетинчастокрилих (Hymenoptera L.). Вказується, що значно менше використовують патогенні гриби, які, за винятком деяких іржастих (Pucciniales Clem. et Shear) та борошнисторосяних (Erysiphales H. Gwynne-Vaughan), є недостатньо видоспецифічними та, відповідно, недостатньо безпечними для використання. У публікації наведено також приклади успішного використання *Puccinia chondrillina* Bubak et Sydenham для регулювання чисельності *Chondrilla juncea* L. (Asteraceae) у США та Австралії, *Uromyces rumicis* (Schumach.) G. Winter – для регулювання *Rumex crispus* L. (Polygonaceae) у Північній Америці, та *Puccinia xanthii* Schw. – для *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae) у Європі.

Серед інвазійних видів рослин на території України можна виділити групу особливо агресивних, високоінвазійних, серед яких найнебезпечнішими є борщівник Сосновського (*Heracleum sosnowskyi*) та, меншою мірою, борщівник Мантегацці (*Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier). Перший завезений в Україну як силосна культура, а борщівник Мантегацці – як декоративна культура, яка нині росте в Українських Карпатах [28].

Основні заходи контролю борщівника – ручне чи механічне викопування із кореневищами, скошування, випас, застосування покривних матеріалів, внесення гербіцидів, оранка й посів трав чи висаджування лісових культур. Загалом хімічні та механічні методи є сьогодні найрозповсюдженішими заходами контролю. Проте останнім часом широко впроваджуються біологічні методи боротьби.

Борщівник Сосновського є монокарпіком, тому основний принцип боротьби з ним – знищення насіння. Борщівник починає вегетацію і зацвітає раніше інших видів зонтичних, тому проблемним була синхронізація часу активності комах-фітофагів і відповідної стадії розвитку борщівника. Вже зараз можна застосовувати певні види комах – *Lixus iridis* Olivier, *Epermenia chaerophyllella* (Goeze), *Dasypolia templi* (Thunberd), *Depressaria radiella* (Goeze) та *Phytomyza pastinacae* Handel., які знищують до 80% зав’язей [7]. Найперспективнішими для використання у біологічному контролі вважаються два види лускокрилих: *Dasypolia templi* і *Depressaria radiella*. Літературні дані щодо видів роду *Depressaria* свідчать про те, що личинка спочатку харчується на центральній парасольці, потім переходить на бічні парасольки у міру їхнього розпускання, а коли всі зав’язі знищені, може перейти на харчування листям тієї ж рослини-господаря [33].

Управління чисельністю популяцій чужинних видів пріоритетне у комплексі заходів по збереженню біологічного різноманіття природних екосистем з огляду на потенційну загрозу економічних і екологічних втрат. Пропонуються також й інші різноманітні методи профілактики утворення популяцій чужинних видів (стерилізація, вирощування одностатевих і умовно-стерильних особин) та боротьби з уже сформованими популяціями цих видів ("троянські" гени, гібридизація з генетично відмінними формами, зміна генофонду господарів для боротьби з патогенами тощо) [9].

Гіпотеза "evolution of invasiveness" стверджує, що у чужинних видів швидко розвиваються генетичні ознаки, пов'язані з тиском природного добору у нових умовах середовища, деякі види досягають домінування у вторинному ареалі тому, що зазнають швидких генетичних змін [31]. Прискорена еволюція у таких умовах збільшує конкурентну здатність виду, водночас чужинні види звільняються від своїх специфічних ворогів. На практиці ж вивчення генетичних змін чужинних видів з природного і вторинного ареалів дає суперечливі результати [12].

Спільною рисою натуралізованих видів є відносна генетична бідність інвазійних популяцій. Відносне генетичне збіднення обумовлено походженням ініціальної популяції від однієї або декількох насінин. Між появою інвазійного виду на новій території і його впровадженням у природні ценози проходить тривалий час – період накопичення мікромутацій, у деяких видів до 100 змін поколінь [4].

Незважаючи на високий технологічний рівень сучасних методів, які використовуються при вивченні інвазійних видів, отримані за їхньою допомогою результати потребують правильної інтерпретації. При аналізі генотипу методами ампліфікації, зазвичай, вивчається лише обмежений набір генів, який не може репрезентативно представляти весь генотип. Незважаючи на загальну прийнятність застосуванням різних генетичних маркерів, необхідно вкрай обережно ставитися до інтерпретації отриманих результатів.

Інвазійні види здатні використовувати ресурси, які не використовують аборигенні види стверджує **гіпотеза "порожніх ніш"** (empty niche hypotesis) [22]. Чужинні види краще пристосовуються до різних типів і ступеню інтенсивності порушень природного середовища, оскільки мають ширшу норму реакції.

На початковому етапі інвазій чужинні види активно поселяються в порушених екотопах, витісняючи аборигенні види через більшу конкурентну здатність за існуючі ресурси. Експерименти з порівняльної оцінки конкурентоспроможності близьких видів, один з яких інвазійний (*Bidens frondosa*), інший – аборигенний (*B. tripartita* L.), продемонстрували перевагу першого за приростом у висоту і за нарощуванням біомаси (у 2-3 рази), за насіннєвою продуктивністю – у 3-5 разів [4]. Гіпотеза підтверджена також при вивченні *Acorus calamus, Amaranthus albus, Ribes aureum, Aronia mitschurinii, Acer negundo, Impatiens glandilifera, I. parviflora, Epilobium adenocaidon, E. rubescens, Echinocystis lobata, Bidens frondosa, Conyza canadensis, Chamomilla suaveolens, Galinsoga parviflora, G. quadriradiata.* Виявлено загальну для цих видів рису – усі вони на батьківщині ростуть також поза зоною екологічного оптимуму і тому володіють більш широкою нормою реакції [4].

Гіпотеза "novel weapons" надає особливого значення алелопатичним властивостям чужинних видів, їхньому впливу на природні популяції біохімічними способами [15]. Автори вважають, що летючі речовини, які виділяють деякі види, не впливають на адаптовані до такого впливу видів-сусідів у природному ареалі, але впливають на сусідні рослини в умовах вторинного ареалу. Наприклад, *Centaurea diffusa* Lam., вид євроазійського походження, інвазійний у Північній Америці, негативно впливає лише на північноамериканські природні види в умовах вторинного ареалу.

Гіпотезу підтверджує повна відсутність (навіть тіньовитривалих видів) трав'яного ярусу у заплавних лісах з *Acer negundo* і *Fraxinus pennsylvanica*, що є хоча і непрямим, але цілком достатнім підтвердженням. Попередні досліди дозволили припустити, що екстракт з *Solidago canadensis* може впливати на інші види як алелопатичний засіб, *Cardaria draba* є активним алелопатичним видом, її виділення пригнічують сходи інших видів. Завезена в Америку з Європи в XIX ст. *Alliaria petiolata* швидко розселяється, витісняючи види місцевої флори. Одна з можливих причин витіснення – речовини, що виділяються, перешкоджають розвитку симбіотичних грибів, необхідних для росту аборигенних видів дерев [3].

Підтвердженням істотного значення алелопатії є утворення одновидових монодомінантних угруповань, а також уразливість видів первинних угруповань до хімічних речовин, що виділяються інвазійними видами. Багато дослідників схильні вважати, що саме алелопатія сприяє процесу натуралізації окремих видів і їхнього домінування в угрупованнях [15].

Виявлено, що витяжки з ґрунту, взяті під кронами *Ailanthus altissima* та *Acer negundo*, мають високу алелопатичну активність і містять інгібітори росту в усіх вивчених концентраціях розчинів. Встановлено, що витяжки з ґрунту під кроною *A. altissima* в концентрації 1:10 володіли найбільш сильною інгібуючою дією і практично повністю пригнічували розвиток тест-об’єктів у порівнянні з контролем, мали високі показники вмісту гальмівників зростання й індексу алелопатичної активності. Відзначено, що алелопатична активність витяжок з верхнього шару ґрунту під досліджуваними рослинами, поступається активності водної витяжки листяного опаду цих же видів. Отже, фізіологічно активні речовини, що містяться в ґрунті під кронами інвазійних видів, діють, в основному, як інгібітори росту, що може виступати одним з чинників, що впливають на формування рослинного покриву під наметом *A. altissima* і *A. negundo* [5].

Гіпотеза "disturbance" стверджує, що чужинні види краще адаптуються на порушених територіях ніж аборигенні, по суті повторючи гіпотезу " empty niche".

Багатовидові угруповання стійкіші до інвазій чужинних видів, ніж маловидові, що послужило підставою для висунення **гіпотези «видового багатства»** (species richness hypotesis) [22]. У рамках цієї гіпотези стверджується, що угруповання з меншою видовою різноманітністю мають ослаблені міжвидові зв’язки і велику кількість незаповнених екологічних ніш, що робить бідні видами угруповання більш уразливими до інвазій [22, 27].

Збільшення видового багатства значно знижує можливості для інвазій тому, що більш різноманітні угруповання повніше і ефективніше використовують екологічні ніші. Зниження видового різноманіття, таким чином, створює сприятливі умови для інвазій в систему, потенційно прискорюючи втрату різноманітності та гомогенізацію біоти. Ця гіпотеза, розроблена на основі теоретичного моделювання, згодом була підтверджена експериментально у лабораторних умовах. Однак правомірність гіпотези для природних угруповань залишається дискусійною, оскільки експериментальних даних, отриманих саме у природних умовах, недостатньо.

На ґрунті експериментальних даних зі штучного впровадження *Bidens frondosa* у природні угруповання з різною кількістю і з різними домінантами [3]. Усупереч теорії виявилося, що на ділянках без виразних домінантів і з мінімальним числом видів у фітоценозі, схожість насіння *B. frondosa* була найнижчою і становила 10%.

Зовсім не проросло насіння на ділянці без домінантів з максимальним числом видів у фітоценозі. Проте 100%-ва схожість спостерігалася на двох ділянках: на першому монодомінантом була *Zizania aquatica* і росло ще шість видів, а на другому – монодомінантом виступала *Carex rostrata* і росло ще п'ять видів. У полідомінантних угрупованнях незалежно від числа видів схожість становила 10-40%. Отже, крім біорізноманіття фітоценозів, істотну роль відіграє і їхня структурованість. Угруповання протистоїть тискові чужинних видів, якщо складається з 2-3 домінуючих і 6-10 супутніх видів [3].

Питання про закономірності формування видового багатства рослинних угруповань однозначно вирішити не вдається. Видове багатство рослинного угруповання – відносна його характеристика, оскільки на його формування впливає величезна кількість чинників, насамперед потенційний запас видів регіону, "видовий пул", загальне багатство флори, зі складу якої можуть відбиратися види для формування того чи іншого угруповання, сприятливість умов для проростання видів, які формують фітоценоз, мінливість середовища (насамперед зміна зволоження), за якого видове багатство підвищується/понижується. На видове багатство впливає також структура угруповання – наявність потужних віолентів, за появи яких видове багатство різко знижується, наприклад, бідні видами букові ліси, майже позбавлені ґрунтового покриву, фітоценотично вироблені і флористично бідні угруповання сосни гірської тощо. Помірний режим порушень перешкоджає посиленню ролі віолентів і тим самим сприяє підвищенню видового багатства (гіпотеза "високого видового багатства за помірних порушень"). У процесі дрібномасштабних циклічних змін угруповань у процесі яких види з подібною конкурентною здатністю по черзі займають одну і ту ж екологічну нішу. Такі цикли найбільш виразні у лісових угрупованнях: при випаданні окремих видів дерев формуються "вікна" зі своїм специфічним видовим складом та ін. Усі перераховані чинники взаємодіють у різних комбінаціях, інколи заміщують один одного, чим і пояснюється складність оцінки і прогнозу видового багатства угруповання.

Гіпотеза "Propagule pressure" ґрунтується на тому, що рівень інвазивності угруповань-реципієнтів визначається кількістю особин інвазійних видів. Мінливість рівня інвазивності різних природних угруповань залежить від числа чужинних видів, що проникають в угруповання [35].

Інвазивність, схильність до інвазії (invasibility) – властивість стійкості угруповання (оселища, екосистеми, ландшафту) до інвазій, може бути охарактеризована як кількість або частка інвазійного таксону в угрупованні (оселищі, екосистемі, ландшафті), коли ефекти тиску пропагул (propagule pressure) залишаються сталими. Таким чином, з певними застереженнями, угруповання можна розділити на "інвазивні" і "неінвазивні". Первинні природні угруповання слід вважати стійкими до інвазій.

Загалом рослинним інвазіям сприяють: різні форми порушення первинного рослинного покриву, високий рівень вмісту поживних речовин у ґрунті, низька швидкість демутаційних сукцесій. Важливим є також екологічна сумісність природних умов існування виду і умов у межах вторинного ареалу. Інвазивність угруповань певною мірою збігається з "гіпотезою тиску діаспор", на інвазивність об'єктивно впливає репродуктивна стратегія виду.

Інвазійні процеси розвиваються на різних стадіях демутацій. Важливу роль відіграє величезна кількість діаспор, продукованих інвазійними видами. Тривалість існування в нових умовах, тобто тривалість часу, починаючи з інтродукції таксона у вторинному ареалі відображає ще одну сторону гіпотези тиску діаспор. Вона полягає у тому, що існує кореляція між числом місць знаходження натуралізованих видів і мінімальною тривалістю їхнього існування на певній території [14, 30].

Біологічні інвазії мають виразну просторово-часову динаміку [29]. Розрізняють період повільного початкового розселення (lag-phase), коли вид має декілька ізольованих місць виростання. За цією фазою наступає фаза швидкої експансії (exponental-phase), після якої настає третя фаза, яка не завжди спостерігається, – це коротка фаза скорочення ареалу. Найбільший інтерес представляють чинники, що визначають довжину лаг-фази між первинним проникненням та експонентним зростанням. Статистично розмежувати лаг-фазу і експонентну фазу складно, постійні спостереження не проводяться, зазвичай описуються окремі, розірвані у часі стадії інвазій [36].

Розселення залежить від наявності придатних біотопів та відстаней між ними, а також від біологічних особливостей виду. Оцінка швидкості розселення може проводитись за допомогою підрахунку площі території, захоплюваної видом за певний відтинок часу. Швидкість розселення зазвичай визначається за літературними даними або за даними гербарних зборів, на що істотно впливає динаміка флористичних досліджень і може призвести до істотних помилок в оцінці норм розселення.

Загалом щодо просторово-часової динаміки розселення формулюється висновок, що вона залежить від рівня гетерогенності екотопів і, отже, від відстані між придатними екотопами [29]. При цьому окремі дослідження не дають підстав для висновку про те, що існує зв'язок між нормою розселення і конкретними біологічними особливостями інвазійних видів, специфічні видові риси не дають однозначного пояснення механізмів і закономірностей у швидкості розселення [25].

Інші гіпотези успішності інвазійних видів

1. Гіпотеза видового пулу, видова повночленність і ефект компенсації щільністю [2]. Співвідношення загального числа видів на ділянці (S) і число видів у видовому пулі (N) теоретично може бути використане для оцінки потенціалу стійкості угруповань до інвазій. Найчастіше таке співвідношення аналізується при тестуванні гіпотези видового пулу, яка стверджує, що видове багатство ценозів значною мірою визначається розміром їхнього видового пулу, слабко залежить від умов середовища і біотичних взаємодій, рідко досягає верхньої межі (повночленності). Уразливість усіх неповночленних угруповань до інвазій повинна бути, відповідно до гіпотези видового пулу, приблизно однаковою. У повночленних угрупованнях вона може варіювати у залежності від величини N, проте в усіх випадках повинна бути нижче, ніж у неповночленних. Результати досліджень показали, що високим потенціалом інвазивності характеризуються багатовидові, ізольовані, відносно еволюційно молоді і непорушені угруповання.

2. Чужинні види утворюють гібриди з аборигенними, у результаті чого виникає новий вид, здатний до подальшої експансії, а іноді і до витіснення батьківських видів. Таким чином виник, наприклад, болотний злак *Spartina anglica* C.E. Hubbard – природний гібрид афроєвропейского *S. maritima* (Curtis) Fernald з американським *S. alterniflora* Loisel завезеним на південне узбережжя Англії на початку XIX ст. Зараз *S. anglica* став майже космополітом, захопивши величезні території на узбережжі Англії, Франції, Північної і Південної Америки, Австралії та Нової Зеландії [Gufinfigou, Levasseur, 1993, цит. по 4].

З видів, що входять до інвазійного компоненту флори Середньої Росії гібридогенного походження, є *Reynoutria bohemica* Chrtek & Chrtková – гібрид між *R. japonica* Houtt. і *R. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai. Гібрид у експериментальній посадці дає більший приріст біомаси, ніж батьківський вид *R. japonica*. Високу активність проявляє *Symphytum uplandicum* Nyman, гібрид між місцевим *S. officinale* L. і кавказьким *S. asperum* Lepech. *Amelanchier spicata* (Lam) K. Koch, ймовірно, також є гібридом між північноамериканським *A. canadensis* (L.) Medik., інтродукованим у 1590 р. з провінції Квебек (Канада) для королівського ботанічного саду в Парижі, і введеного в культуру в 1596 р. *A. ovalis* Medik., що є єдиним видом з європейським ареалом [8].

Гібридизація інвазійних видів з представниками місцевої флори – істотна загроза для біорізноманіття тому, що гібриди можуть володіти більшою конкурентоспроможністю і витісняти аборигенні батьківські таксони. За даними DAISIE, у країнах Європи 41 інвазійний вид є продуктом спонтанної гібридизації, що становить 2% загального числа чужинних для регіону видів [29]. Наводиться низка прикладів гібридів, що мають або не мають таксономічний статус, інвазійність яких явно прогресувала після гібридизації [21], де 24 з 28 наведених у роботі прикладів – це трав'яні рослини, більшість з них (19) багаторічники. Вважається, що багаторічні гібриди загалом стійкіші, ніж однорічні, мають більше часу для стабілізації, особливо у випадку, якщо можуть утворювати клони.

У більш ніж половині гібридів, що наводяться в роботі Н. Ельстранд та К. Ширенбек [21], один з батьківських видів був адвентивним. Це демонструє, що розповсюдження чужинних видів створює додаткові умови для гібридизації. Окрім того, усі наведені у роботі гібридні таксони ростуть у порушених екотопах, принаймні у частині свого ареалу. Саме трансформованість середовища створює нові ніші, які більше відповідають екологічним вимогам гібридів. Авторами запропоновано декілька гіпотез стосовно того, як гібридизація впливає на еволюцію інвазійності: 1) гіпотеза **"еволюційної новизни"** полягає в ефекті появи нових генотипів з виразними пристосувальними ознаками; 2) гіпотеза **"генетичної варіабельності"** ґрунтується на тому, що популяції гібридних таксонів мають вищий рівень генетичної мінливості, ніж батьківські види, вони демонструють вільну рекомбінацію усередині гібридного комплексу; 3) гіпотеза **"фіксованого гетерозису»** розглядає генетичні і репродуктивні механізми, які стабілізують отримані гібриди; 4) гіпотеза **"небажаного генетичного вантажу"** ґрунтується на припущенні, що ізольовані популяції можуть накопичувати шкідливі мутації. Н. Ельстранд та К. Ширенбек [21] вказують на антропогенний вплив як чинник, що підсилює ймовірність гібридизації і формування нових екологічних ніш для гібридів. Зростаюче антропогенне навантаження сприяє об'єднанню розрізнених популяцій та утворення нових гібридних зон.

Перераховані чинники і механізми можуть поширюватися і на внутрішньовидову гібридизацію (міжвидова гібридизація у родах *Helianthus* L., *Iris* L., *Senecio* L.), так як інтродукція особин одного виду з різних частин ареалу збільшує вірогідність інвазійності. Ймовірність контактів між видами, попередньо ізольованими один від одної географічно і екологічно, посилюється останнім часом зі зростанням трансформації природного середовища [21].

3. Інвазійні види, що відносяться до родів, поширених в обох півкулях, мають вищу здатність до колонізації, ніж види, що належать до родів із більш обмеженим поширенням [32]. Більшість інвазійних видів "чорного списку" Європи походить з Північної Америки, меншою мірою з помірно-кліматичних областей або гірських районів Азії, натомість інвазійні види середземноморського походження не становлять істотних загроз фітоінвазій [1].

4. Інвазійні види, що поєднують вегетативний і генеративний способи розмноження мають істотну перевагу. Наприклад, видам роду Elodea Michx., *Egeria densa* (Planch.) Casp., *Hydrilla verticillata* (L.F.) Royle, *Lagarosiphon major* (Ridl.) Moss (Hydrocharitaceae), *Hygrophila polysperma* (Roxburgh) T. Anderson (Acanthaceae) та *Myriophyllum aquaticum* (Vellozo) Verdcourt (Hydrocharitaceae) притаманне неспеціалізоване вегетативне розмноження шляхом регенерації фрагментів пагонів. У екстремальних умовах ці види, за винятком *Hygrophila polysperma*, здатні до утворення спеціалізованих органів вегетативного розмноження. Генеративне розмноження не відіграє при цьому суттєвої ролі, особливо з огляду на те, що більшість перерахованих вище еугідатофітів – дводомні рослини, а при занесенні у нові регіони часто потрапляють або лише чоловічі, або жіночі екземпляри. Розмноження фрагментацією кореневищ характерно для *Hygrophila polysperma, Eichhornia crassipes* (Martius) Solms, *Vallisneria spiralis* Linné. У останнього виду, як і у *Pistia stratioles* Linné, формуються також підземні або підводні столони, що сприяють швидкому захопленню простору [13]. Швидкому вегетативному розмноженню та розселенню видів вищої водної флори сприяє відсутність конкуренції та сприятливі екотопи.

5. Інвазійні види, що володіють перехресним запиленням, мають істотну конкурентну перевагу, проте іншими дослідженнями таке положення не підтверджується [4]. Вказується також, що спосіб розмноження не має істотного впливу на натуралізацію: до успішних колонізаторів належать як вегетативно-рухомі, так і само- і перехреснозапильні види. Проте спосіб розмноження визначає механізм адаптацій. У перехреснозапильних адаптація здійснюється шляхом перекомбінації генів і подальшого природного добору, а у самозапильних і апоміктів найбільш вірогідні виникнення вже в ініціальній популяції мікромутацій щодо фізіологічних ознак, пов’язаних з розширенням норми реакції, і збереження їх у чистих лініях, здатних до подальшої натуралізації.

6. Інвазійні види володіють спеціалізованими пристосуваннями для поширення тваринами, вітром або водою. Здатність поширюватися за допомогою спеціалізованих способів – характерна риса багатьох чужинних видів рослин, переважно завдяки різним пристосуванням та за допомогою природних агентів, головним чином водотоками, вітром і тваринами. Чіпкі та клейкі плоди і насіння розносяться на незначні відстані тваринами, а на більші – транспортом. Наприклад, сім’янки *Xanthium spinosum* L., які вкриті колючою, опушеною обгорткою, розносяться тваринами, транспортом і водою. У *Amaranthus albus* L. дрібне гладеньке насіння легко висипається з коробочки і густо вкриває землю біля материнської рослини, розноситься дощовими потоками і талим снігом на більші відстані. Рослина, утворюючи життєву форму перекотиполя, переноситься вітром досить далеко і засмічує ґрунт на значній площі. Дрібне насіння щириці білої разом з землею легко прилипає і розноситься на великі відстані. Інтенсивне розповсюдження, за відсутності спеціалізованих засобів перенесення діаспор у борщівник Сосновського, компенсується високою насіннєвою продуктивністю, за деякими даними до 35 тис. життєздатних насінин на особину.

Висновки

Успішність розселення інвазійних видів неможливо пояснити лише однією причиною, одною "гіпотезою успішності". Кожна гіпотеза підтверджує свою правомірність, переважно, на прикладах окремих видів або груп систематично близьких видів.

Процес натуралізації підтримує комплекс чинників, для різних видів визначальні чинники у цьому комплексі будуть відмінними. Інвазійні види рослин – види різних систематичних груп, життєвих форм, володіють відмінними біологічними особливостями і нормами реакцій, а відтак для кожного окремого виду притаманні особливості та інтенсивність процесів інвазій.

У різних екологічних умовах і у різному часовому і просторовому масштабі біологічні особливості інвазійних видів відіграють різну роль, а адаптаційний потенціал у різних середовищах визначається поєднанням різних абіотичних і біотичних чинників. Виявлення алгоритму процесу впровадження інвазійного виду в угруповання утруднене, а одержувані результати часто суперечливі. Проте загальні причини адвентизації рослинного покриву досить виразно пов’язані з антропогенною трансформацією природного середовища. У природних первинних угрупованнях з виробленою ценотичною структурою екологічні ніші щільно упаковані, їхні ємності наближаються до оптимальної ефективності використання ресурсів, що обмежує або унеможливлює проникнення чужинців.

Ознаки, що сприяють проникненню окремого інвазійного виду у нове для нього угруповання, визначаються, зазвичай, досить легко, проте на сьогодні не виявлено узагальненої для всіх видів ознаки (ознак), котра детермінує успішність інвазії. При цьому у різних умовах конкретні переваги для інвазій видам дають абсолютно різні ознаки. Іноді вид успішно розселяється завдяки лише одній ознаці, а види, які володіють набором таких ознак, виявляються нездатними до інвазії і не приживаються у нових умовах. У підсумку адвентивна флора будь-якого регіону досить різноманітна.

Процеси натуралізації інвазійних видів підтримуються комплексом специфічних для видів різних систематичних груп чинників. Основні складові ознаки інвазійності – репродуктивна сфера. Закріпитися на новій території можуть тільки види з ефективною системою самопідтримки, високою насіннєвою продуктивністю, має значення способи перенесення діаспор, поєднання вегетативного і генеративного розмноження, пластичності, стосунки з фітофагами, еколого-ценотичні стратегії, життєвість інвазійних популяцій. Висока фенотипічна пластичність багатьох інвазійних видів дозволяє генетично однорідним популяціям пристосовуватися до різних середовищ існування, унаслідок чого виникає генетична диференціація популяцій, що може призвести до подальшого швидкого розселення.

Таким чином, підвищення рівня антропогенного навантаження на біотопи (оселища) призводить до підвищення ступеня натуралізації чужинних видів, може спричинити втрату окремих популяцій природних видів; популяції інвазійних видів рослин у стресових умовах спроможні до компенсаторно-пристосувальних перебудов своєї структурно-функціональної організації.

Інвазія чужинних видів спричинена насамперед антропогенною трансформацією природного середовища, ймовірно, посилюється змінами клімату. Підвищення рівня трансформації середовища призводить до зростання ступеня натуралізації чужинних видів, а унаслідок модифікації оселищ, втрати окремих популяцій природних видів. Процеси натуралізації інвазійних видів підтримуються комплексом специфічних для видів різних систематичних груп чинників.

Для ефективного контролю за інвазією чужинних видів необхідна розробка регіональної системи моніторингу біологічного забруднення довкілля. Вона повинна включати створення баз даних щодо інформації про нові локалітети первинного поширення інвазійного виду, повний аналіз його біологічних, екологічних, морфологічних особливостей, відомі і нові перспективні заходи боротьби, передбачувані шляхи і способи занесення, прогноз подальшого поширення, дані про основні джерела занесення в регіоні, створення карт динаміки поширення, зонування території за ознаками біозабруднень, практичні рекомендації щодо запобігання їхнього розповсюдження. Насамперед це стосується високоінвазійних видів-трансформерів – *Fraxinus pennsylvanica, Acer negundo, Acorus calamus, Bidens frondosa, Conyza canadensis, Heracleum sosnowskyi, Impatiens glandulifera, I. parviflora, Lupinus polyphyllus* Lindl, *Populus alba* L., *Solidago canadensis* та ін.

Створення такої мережі дасть можливість не тільки заощадити кошти, які витрачаються на боротьбу з інвазійними видами, але й дозволить запобігти їхньому поширенню.

1. Абдулоєва О.С., Карпенко Н.І. Обґрунтування критеріїв інвазійного потенціалу чужинних видів рослин в Україні // Черноморск. бот. ж. – 2012. – Т. 8, № 3: – С. 252-256.
2. Акатов В.В., Акатова Т.В. Видовой пул, видовое богатство, эффект компенсации плотностью и инвазибельность растительных сообществ // Росс. журн. биол. инвазий. – 2012. – № 3. – С. 2-19.
3. Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода Bidens) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. – М.: Ботан. сад МГУ, 2003. – С. 31-33.
4. Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). – М.: ГЕОС, 2009. – 494 с.
5. Ерёменко Ю.А. Аллелопатическая активность инвазионных древесных видов // Росс. журн. биол. инвазий. – 2014. – № 2. – С. 33-39.
6. Конвенція про біологічне різноманіття. – К.: [б. в.], 1996. – 15 с.
7. Кривошеина М.Г. Насекомые-вредители борщевика Сосновского в Московском регионе и перспективы их использования в биологической борьбе // Бюлл. МОИП. Отделение Биология. – 2009. – № 114 (1). – С. 26-29.
8. Куклина А.Г. Возможные пути происхождения некоторых видов ирги // Нетрадиционные и редкие растения, природные соединения и перспективы их использования: VII Междунар. симпоз., Белгород, 24-27 мая., 2006. – С. 16-19.
9. Махров А.А., Карабанов Д.П., Кодухова Ю.В. Генетические методы борьбы с чужеродными видами // Росс. журн. биол. инвазий. – 2014. – № 2. – С. 110-126.
10. Мосякін А.С. Сучасні методи біологічного контролю (біологічного регулювання) активності інвазійних рослин: приклади й перспективи застосування // Наук. основи збереж. біотич. різноманітності. – 2012. – Т. 3(10), № 1. – С. 93-109.
11. Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. – К.: Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2002. – 32 с.
12. Хорун Л.В. Проблемы инвазионной экологии в зарубежной научной литературе // Вест. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о земле. – 2014. – Вып. 3. – С. 64-77.

13. Чорна Г.А. Репродуктивна біологія інвазійних видів вищої флори // Вісн. Харків. нац. ун-ту ім. Н.В. Каразіна. Сер.: Біологія. – 2014. – № 1100, вип. 20. – С. 377-380.
14. Cadenasso M.L., Pickott S.T.A. Effect of edge structure on the flux of species into forest interiors // Conservation Biology. – 2001. – Vol. 15. – P. 91-97.
15. Callaway P.M., Aschchoug E.T. Invasive plant versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion // Science. – 2000. – Vol. 290. – P. 521-523.
16. Cornell H.V. Species assemblages of cynipid gall wasps are not saturated // Amer. Natur. – 1985. – V. 126. – P. 565-569.
17. Cornell H.V. Unsaturated patterns in species assemblage: the role of regional processes in setting local species richness. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives / Eds. Ricklefs R.E., Schluter D. – Chicago: Chicago University Press, 1993. – P. 243-253.
18. Crawley M.J. What makes a community invasible? // Colonization, Succession, and Stability (eds A.J. Gray, M.J. Crawley & P.J. Edwards). – Blackwell, Oxford, 1987. – P. 429-453.
19. Crawley M.J. Insect herbivores and plant population dynamics // Annual Review of Entomology. – 1989. – № 34. – P. 531-564.
20. Crawley M.J. Plant-herbivore dynamics // Plant Ecology (ed. M.J. Crawley). – Blackwell Science, Cambridge, Massachusetts, 2002. – P. 401-474.
21. Ellstrand N.C., Schierenbeck K.A. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2000. – Vol. 97. – P. 7043-7050.
22. Elton C. The ecology of invasions by animals and plants. – London: Methuen & Co, 1958. – 356 p.
23. European Strategy on Invasive Alien Species / Piero Genovesi and Clare Shine Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention). Council of Europe Publishing F-67075 Strasbourg Codex ISBN 92-871-5488-0, June 2004 / Nature and environment, No. 137. – [68 p.] [Електронний ресурс]. – Режим доступу: //www.cbd.int/doc/external/cop-09/bern-01-en.pdf.
24. Hierro J.L., Maron J. L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // J. of Ecology. – 2005. – Vol. 93. – P. 5-15.
25. Higgins S.I., Nathan R., Cain M.L. Are long-distance dispersal events in plants usually caused by non-standard means of dispersal? // Ecology. – 2003. – Vol. 84. – P. 1945-1956.
26. Lonsdale W.M. Global patterns of plant invasions, and the concept of invisibility // Ecology. – 1999. – Vol. 80. – P. 1522-1536.
27. Mack R.N. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control // Ecol. Applications. – 2000. – Vol. 10. – P. 689-710.
28. Protopopova V.V., Shevera M.V., Mosyakin S.L. Deliberate and unintentional introduction of invasive weds: A case study of the alien flora of Ukraine [text] // Euphytica. – 2006. – Vol. 148. – P. 17-33.
29. Pyšek P., Hulme P.E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: linking pattern to process // Ecoscience. – 2005. – Vol. 12. – P. 302-315.
30. Rejmanek M. Invasibility of plant communities // Biological Invasions. A Global Perspective (Eds.: J.A. Drake, H.A. Mooney). – Chichester: John Wiley & Sons, 1989. – P. 369-388.
31. Sakai A.K. The population biology of invasive species // Annual Review of Ecology and Systematics. – 2001. – Vol. 32. – P. 305-332.
32. Smith M.D., Knapp A.K. Exotic plant species in C4-dominated grassland: invasibility, disturbance, and community structure // Oecologia. – 1999. – 120. – P. 605-612.
33. Thompson J.N. The use of ephemeral plant parts on small host plants: How Depressaria leptotaeniae (Lepidoptera: Oecophoridae) feeds on Lomatium dissectum (Umbelliferae) // Journal of Animal Ecology. – 1983. – 52. – P. 281-291.
34. Tokhtar V.K., Khomyakov M.T. Symbiotic interaction of alien plant species and lower fungi in Ukraine // 3 Int. Congr. on Symbiosis (Marburg, August, 2000). – P. 219.

35. Williamson M., Fitter A. The characters of successful invaders // Biological Conservation. – 1996. – Vol. 78. – P. 163-170.
36. Williamson M., Pyšek P., Jarošík V., Prach K. On the rates and patterns of spread of alien plants in the Czech Republic, Britain, and Ireland // Ecoscience. – 2005. – Vol. 12. – P. 424-433.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: akm@museum.lviv.net

Малиновский А.К.
Основные направления и результаты исследований фитоинвазий

Целью работы является обобщение основных направлений и результатов исследований, связанных с экспансией инвазионных видов растений. Рассматриваются основные гипотезы, объясняющие успешность инвазионных видов – отсутствие естественных врагов во вторичном ареале, влияние гибридизации и аллелопатии на процессы инвазий, гипотеза "пустых ниш", появления новых генотипов с выразительными приспособительными признаками, развитие генетических признаков, связанных с давлением природного отбора в новых условиях среды, значение биоэкологических особенностей инвазионных видов – биоморфологическая пластичность, экологическая универсальность, особенности репродукции и т. д.

Инвазия чужеродных видов вызвана прежде всего антропогенной трансформацией среды, которая усиливается изменениями климата. Повышение уровня трансформации среды приводит к возрастанию натурализации чужеродных видов, как следствие модификации типов местообитаний, потери отдельных популяций природных видов. Процессы натурализации инвазионных видов поддерживаются комплексом специфических для видов различных систематических групп факторов. Эффективному контролю за инвазией чужеродных видов препятствуют отсутствие действенной системы мониторинга и средств информирования. Обосновывается необходимость создания моделей поведения инвазионных видов и проверка прогнозов их инвазионной активности.

Ключевые слова: *инвазионные виды, гипотезы успешности, антропогенная трансформация среды.*

Malynovskyi A.K.
Main directions and results of researches of phytoinvasion

The aim of this work is to generalize the main trends and the research results related to the expansion of invasive plant species. The main hypotheses that explain the success of invasive species are reviewed. The hypotheses are: absence of natural enemies in the secondary area, influence of hybridization and allelopathy on the processes of invasion, the hypothesis of vacant niches, the emergence of new genotypes with expressive adaptive features, the rapid development of genetic traits associated with the pressure of natural selection in new environmental conditions, the importance of bioecological features of invasive species – by morphological and biomorphological plasticity, ecological versatility, ecological-phytocoenic strategies, features of reproduction, etc.

Invasion of non-native species is primarily caused by anthropogenic transformation of the natural environment, which is aggravated by climate change. The increasing level of transformation of the environment leads to an increase in the degree of naturalization of non-native species, and as a consequence to modification of types of habitats and to a loss of individual populations of natural species. Processes of naturalization of invasive species are supported by a set of specific various systematic groups of factors. The lack of an effective monitoring system and information tools prevents effective control of invasive non-native species. The necessity to construct models of the behavior of invasive species and to check the predictions of their invasive activity is substantiated.

Key words: *invasive species, hypothesis of success, anthropogenic transformation of the environment.*

ЗМІСТ **СОДЕРЖАНИЕ** **CONTENTS**

Національна академія наук України
Державний природознавчий музей

Наукове видання

НАУКОВІ ЗАПИСКИ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ

Випуск 34

Proceedings of the State Natural History Museum
Научные записки Государственного природоведческого музея

Українською, англійською та російською мовами

Головний редактор Ю.М. Чернобай

Комп'ютерний дизайн і верстка О.С. Климишин, Т.М. Щербаченко

Технічний редактор О.С. Климишин

Адреса редакції:
79008 Львів, вул. Театральна, 18
Державний природознавчий музей НАН України
телефон / факс: (032) 235-69-17
e-mail: editorship@smnh.org
http://science.smnh.org

Формат 70×100/16. Обл.-вид. арк. 12,68. Наклад 150 прим.

Виготовлення оригінал-макету здійснено в Лабораторії природничої музеології
Державного природознавчого музею НАН України.
Друк ТзОВ «Простір М». 79000 Львів, вул. Чайковського, 8.