

В.В. Протопопова, М.В. Шевера

ФІТОІНВАЗІЇ. II. АНАЛІЗ ОСНОВНИХ КЛАСИФІКАЦІЙ, СХЕМ І МОДЕЛЕЙ

інвазійні види рослин, класифікації, моделі

Фітоінвазії – складний, багатогранний процес, який досліджують у флористичному, історичному, екологічному, біогеографічному аспектах. Аналіз фітоінвазій включає як встановлення сучасного статусу виду, що інтенсивно поширюється, так і просторово-часовий аспект розширення його ареалу в певній місцевості, еколого-типологічні й фітоценотичні характеристики місцезростань виду, ступінь його натуралізації, темпи поширення, відношення до культури, роль діяльності людини у формуванні вторинного ареалу цього виду тощо. У зв'язку з цим при дослідженні процесу міграції видів адвентивних рослин застосовують різноманітні класифікації, схеми й моделі. Найбільшу кількість класифікацій створено для визначення статусу чужорідного виду. Протікання процесу фітоінвазій диференціюють за: способом занесення і поширення видів, віддаленістю первинних ареалів мігрантів (трансконтинентальні, трансзональні, міжзональні), стадіями розвитку процесу (преадаптація, закріплення, вкорінення), типом формування ареалу (просторовий, еколого-ценотичний) тощо. Розроблені відповідні схеми та моделі експансії. У дослідженнях цього напрямку, враховуючи складність і різноманітність протікання процесу фітоінвазій, використовують різноманітний понятійний апарат, обумовлений різними підходами та метою проведення досліджень окремими авторами. Основні терміни, що вживаються у вітчизняній літературі, проаналізовані нами у попередній публікації [6].

Збільшення адвентивного компоненту в регіональних флорах та прояв специфічного впливу на рослинний покрив різних видів, що відрізняються за ступенем адаптації до умов нової території, викликало необхідність побудови класифікаційних схем. Основними критеріями вже однієї із перших (М. Rikli) [16, 17] було розмежування аборигенного та алохтонного елементів флори із наступним поділом останнього за часом занесення та різним характером трапляння. Основні терміни – апофіт, антропохор, археофіт, неофіт, які запропонував М. Rikli, були покладені в основу наступних класифікацій і широко використовують дотепер.

Класифікація М. Rikli (1903)

1. Апофіти.
2. Антропохори:
 - 2.1. Археофіти;
 - 2.2. Здичавілі з культури;
 - 2.3. Ефемери;
 - 2.4. Колонофіти;
 - 2.5. Неофіти.

Швейцарський ботанік А. Thellung¹, на основі системи М. Rikli, розробив детальну й дуже інформативну класифікацію антропофільного елемента, а потім ще декілька її варіантів [20–22]. До існуючих критеріїв А. Thellung додав ще один, дуже важливий – спосіб занесення виду, а саме: свідомо, з метою культивування, або несвідомо, внаслідок господарської діяльності. У межах цих груп він виділив ще декілька за ступенем участі людини у появі чужорідних видів у антропогенних чи природних місцезростаннях, а також аборигенних – на окультурених ділянках.

¹ Альберт Теллунг (1881–1928) – професор Цюрихського університету, монограф роду *Lepidium* L., досліджував види адвентивних рослин з родів *Aster* L., *Helianthus* L., автор «La Flore adventice Montpellier» (1912), в якій дав комплексну оцінку адвентивної фракції флори на регіональному рівні з концептуальним підходом, що відображає принципи вторгнення видів неаборигенних рослин.

Класифікація O. Naegeli, A. Thellung (1905)

А. Антропохори – рослини, що занесені у дану місцевість людиною.

I. Внаслідок свідомої діяльності – чужинні культурні рослини і їх деривати:

1. Ергазіофіти – культурні рослини, які вирощуються на сільськогосподарських ділянках та в садах.

2. Ергазіоліпофіти – релікти культурних рослин, які раніше культивувалися у природних місцезростаннях і збереглися на них без подальшого догляду людиною.

3. Ергазіофігофіти – втікачі з культури.

II. Занесені несвідомо – чужинні бур'яни.

4. Археофіти – вже у доісторичний час, що стійко закріпилися польові або городні бур'яни:

а) на окультурених ділянках (власне археофіти),

б) ті, що переходять на рудеральні місця.

5. Неофіти – новоприбульці, що відносно часто й звичайно трапляються на природних місцезростаннях, часто формують угруповання разом з індигенними рослинами, незалежно від подальшого впливу людини.

6. Епекофіти – неприродні види, що натуралізувалися на антропогенних місцезростаннях, але залежать від подальшого впливу діяльності людини.

7. Ефемерофіти – прибульці, що трапляються лише поодинокі, є нестійкими й майже завжди на штучних місцезростаннях.

Б. Апофіти – індигенні рослини, які перейшли на штучні місцезростання.

I. В результаті свідомої діяльності людини:

8. Екіофіти – місцеві культурні рослини, декоративні і господарські.

II. Спонтанно:

9. Спонтанні апофіти:

а) апофіти ділянок, які обробляються (переходять на поля з сухих сонячних схилів),

б) апофіти-рудерали.

Незважаючи на те, що деякі терміни неоднозначно трактувалися і розумілися іншими авторами, запропонована А. Thellung схема стала базовою для розробки переважної більшості класифікацій історико-географічного напрямку й відіграла важливу роль у галузі дослідження чужорідних рослин. Основними критеріями класифікацій цього напрямку є спосіб занесення чужорідного виду (свідомий та несвідомий), час занесення (археофіти та неофіти, або у більш пізніх схемах кенофіти), пристосування до нового середовища. Як сучасники, так і послідовники [3, 4, 7, 14, 19 та ін.] високо оцінили внесок дослідника у вивчення антропофільного компонента флори, зокрема ще Scheuermann (1948) зауважив, що «учений започаткував дослідження в галузі неаборигенних рослин і вперше запропонував переконливий підхід до їхньої класифікації» [14].

Підхід до класифікації видів адвентивних рослин значно удосконалив D. Lousley [19], який звернув увагу на важливість такої ознаки, як стійкість занесених видів, розділивши їх на наступні категорії: а) види, що натуралізувалися (на окультурених і природних місцезростаннях); б) види, які пристосувалися (лише на окультурених ділянках); в) види випадкові, які не мають ні певного місцезростання, ні місцезнаходження.

Оригінальною є класифікація М.С. Камишева [5, 19], в основу якої покладені наступні критерії: а) тип місцезростання, б) ступінь натуралізації, в) пристосування до антропохорії, г) еволюційні перетворення занесених видів у зв'язку із історією землеробства. Автору належить і широко вживаний термін *агіофіт*.

У тому ж руслі, але за іншою структурою (зокрема, групи кожної із ознак розглядаються самостійно, а не підпорядковано) побудовані класифікації W. Kreh і F.G. Schroeder [19]. Так, наприклад, W. Kreh запропонував класифікувати види адвентивних рослин за часом і способом проникнення та ступенем вкорінення в новій області, він наводив свої варіанти класифікацій за цими ознаками. F.G. Schroeder будує свою класифікацію за трьома основними критеріями: час занесення, спосіб занесення та ступінь натуралізації, які були покладені в основу розробки подальших класифікацій цього напрямку. Більшість наступних класифікацій характеризується

деталізацією груп, виділених за цими критеріями, залежно від мети дослідження, особливостей і розмірів території, для якої розроблялася та чи інша класифікація. У багатьох із них як окремий критерій виокремлюється роль людини. Через різноманітність розвитку фітоінвазій на різних територіях і поставлених завдань дослідження в обіг запропоновано багато нових термінів, які (як і деякі існуючі) часто вживалися у різному значенні, що створювало плутанину і не сприяло широкому використанню цих класифікацій. Для визначення способу імміграції найбільш уживаними залишаються такі терміни: *ергазіофіти* (Naegeli, Thellung, 1905) [19, 20–22] – види свідомо занесені людиною; *кенофіти* (Domin, 1947) [19] – види несвідомо занесені в результаті господарської діяльності; *аколютофіти* (Schroeder, 1969) [19] – види, що спонтанно оселилися на створених людиною місцезростаннях. Найбільш різноманітна термінологія характерна для визначення ступеня натуралізації, основні із цих термінів: *агріофіти* (Камышев, 1959) [5, 19] – види, які досягли вищого ступеня натуралізації і вкорінюються у напівприродні та природні місцезростання; *епекофіти* (Thellung, 1905) [19, 20–22] – види, які повністю натуралізувалися на антропогенних місцезростаннях; *колонофіти* (Rikli, 1903) [16, 17, 19] – види, які формують на антропогенно трансформованих або рідко напівприродних ділянках невеликі, але більш або менш стабільні колонії і не виявляють тенденції до подальшого поширення; *ефемерофіти* (Thellung, 1905) [19, 20–22] – види, які періодично заносяться у певну місцевість, але швидко зникають, та *ергазіофіти* (Thellung, 1905) [19, 20–22] – види, що здичавіли з культури, з обмеженою здатністю до розселення. Основні групи за часом занесення – *археофіти* та *неофіти* (Rikli, 1903) [16, 17, 19], або *кенофіти* (Kornas, 1968) [13, 19], але термін неофіт вживається і в іншому значенні: як загалом новий для даного регіону вид і як вид, який має високий ступінь натуралізації; виділяється також група *ев-кенофіти* – недавно занесені види, але час їх занесення датується неоднозначно: середина або кінець ХХ століття, чи в останні десять років.

До географо-історичного напрямку належать також класифікації Т. Savulescu (1927), К. Domin (1947), J. Holub, V. Jirásek (1967), J. Kornas (1968, 1981), А. Krawecowa, К. Rostański (1972), J. Ponert (1977), Н. Trzcińska-Tacik (1979) та ін., найбільш повний огляд яких наведений у «Słownik z zakresu synantopizacji szaty goslinnej» [19]. Найбільш вживаною з них наразі є класифікація J. Kornas [13], за якою найбільш вдало диференціюються основні групи видів адвентивних рослин.

Інший напрямок побудови класифікаційних схем бере початок від робіт Н.С. Simmons [18, 19] та К. Linkola [19], які в основу розмежування груп антропофільних рослин поклали їхнє відношення до культури. Так, Н.С. Simmons поділяє антропофіли на гемерофоби і гемерофіли, перші класифікуючи за особливостями їхніх місцезростань, а другі – за часом занесення і стійкістю їх до нових місцезростань. К. Linkola до цих основних груп додає ще групу гемерадіофори (індеферентні до культури) і виділяє численні, більш дрібні, одиниці залежно від частоти трапляння видів на окультурених та природних місцезростаннях, сучасного і минулого їхнього поширення, а також звертає увагу на те, які рослинні угруповання є постачальниками бур'янів. Остаточо цей напрямок сформувався завдяки праці J. Jalas (1955) [12], який виділив групи рослин за їхньою здатністю рости на місцезростаннях, у різному ступені окультурених.

Класифікація J. Jalas (1955)

1. Еугемероби – вплив культури постійний та сильний, ґрунт повністю змінений культурою (поля, сади, городи, узбіччя тощо).
2. Мезогемероби – вплив культури слабкий або періодичний (луки, межі полів, пасовища, відвали тощо), ґрунт не змінений або повертається до природного стану.
3. Олігогемероби – вплив культури зовсім слабкий, ґрунт майже не змінений (ліс проріджений або такий, що слабо випасається).
4. Агемероби – вплив культури відсутній.

Класифікація J. Jalas відіграла значну роль в оцінюванні реакції видів на антропогенний вплив і антропотолерантності різних екосистем. Ця класифікація особливо інформативна у до-

слідженні урбанофлор та інших антропогенно трансформованих ландшафтів, а також інвазійної спроможності видів, вона часто використовується дослідниками урбанізованих територій з певними модифікаціями.

J. Jalas (1955) [4, 12, 19] також намагався конкретизувати значення найбільш вживаних термінів (наприклад, антропохор) і запропонував свою класифікацію.

Класифікація J. Jalas (1955)

1. Гемерофіли
 - Апофіти
 - Аугапофіти
 - Кенапофіти
 - Леїмонапофіти
 - Ергазіоапофіти
 - Хомапофіти
 - Екіофіти
 - Антропохори (sensu Rikli, 1903)
 - Види занесені несвідомо (ксенофіти)
 - Ефемерофіти
 - Епекофіти
 - Археофіти
 - Види впроваджені свідомо
 - Ергазіофіти
 - Ергазіофігофіти
2. Гемерадіафори
3. Гемерофоби

З активізацією процесу поширення видів адвентивних рослин, характер і темпи якого постійно збільшувалися, та протіканням експансій ряду видів виникла потреба у більш детальному розгляді фітоінвазій. На перших етапах дослідження інвазії неаборигенних рослин розглядали переважно у географічному аспекті, як швидке просування та збільшення кількості особин виду на нових теренах, тобто як територіальне поширення. Подібного погляду на цю проблему дотримувався зокрема П. Троян (1975) [11], який інвазію або експансію визначав як «колонізацію особинами нових територій, які до цього часу не були заселені популяцією даного виду». Але згодом, після публікації праці Ch. Elton «The ecology of invasions by animal and plants» (1958) [8], стали звертати увагу і на біоекологічні аспекти цього процесу, зокрема розглядали його часові та територіальні складові частини (Udvardy, 1975) [11]. Згодом фітогеографи все більше звертали увагу на роль екологічних факторів, які часто були основною перешкодою у поширенні чужорідних рослин. У свій час на неоднорідність процесу експансій звертали увагу також геоботаніки та екологи. До одних із перших таких робіт належать праці J. Faliński [9], який запропонував модель неофітизму (рис. 1). Так, автор, вивчаючи механізми вкорінення виду адвентивних рослин у природні ценози, виділив декілька варіантів цього процесу, а саме як: а) доповнення, б) заміщення певного виду, в) витіснення місцевого виду, г) змінення чужорідним видом структури ценозу.

У подальших роботах J. Faliński довів, що успішність фітоінвазій слід розглядати на різних рівнях: а) географічному, б) ценотичному, в) генетичному [10].

Спираючись на дані подібних досліджень, В. Jackowiak [11], вивчаючи динаміку поширення аборигенних видів рослин у біотопах різного ступеня трансформованості, запропонував розглядати явище біологічної експансії, як два процеси: 1) експансія екологічна – поширення аборигенного виду в інші типи біотопів, переважно антропогенні, у природному ареалі та 2) експансія хорологічна або територіальна – проникнення виду за межі природного ареалу. Вивчаючи пристосування виду до нових екотопів, автор у запропонованій моделі застосував поняття екологічний бар'єр (рис. 2а), який рослини долають відповідно своїм адаптаційним можливостям (експансія екологічна), і географічний бар'єр – при поширенні виду за межами свого ареалу (експансія хорологічна або територіальна) (рис. 2б).

Stosunek neofitów do innych komponentów zbiorowiska

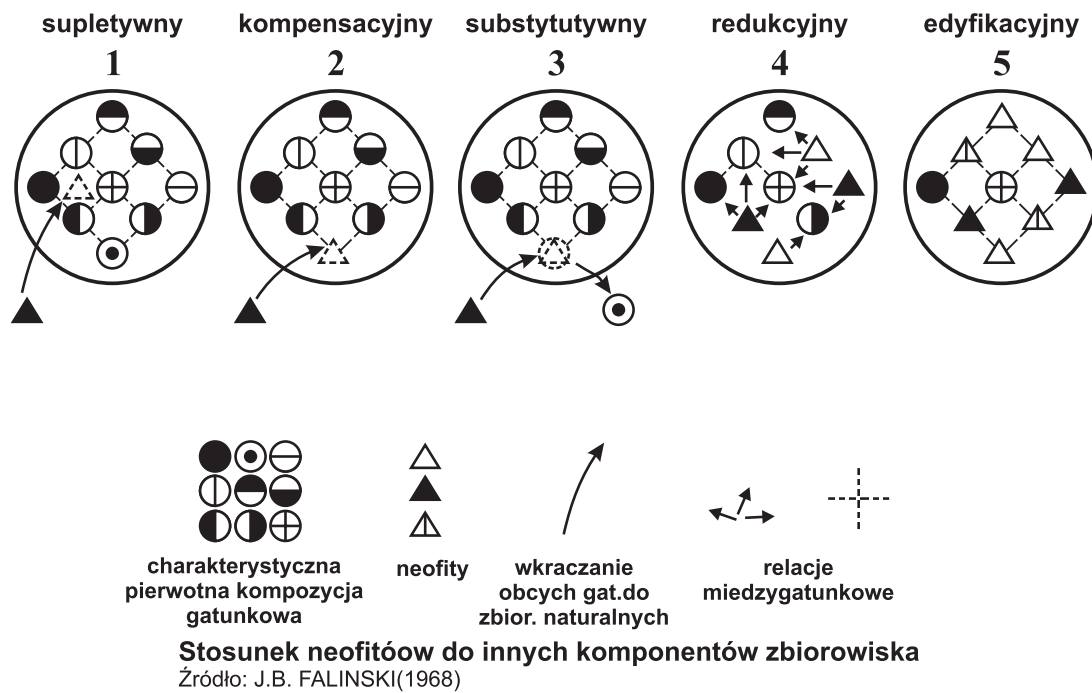


Рис. 1. Відношення неофітів до інших компонентів середовища (за Faliński, 1968)

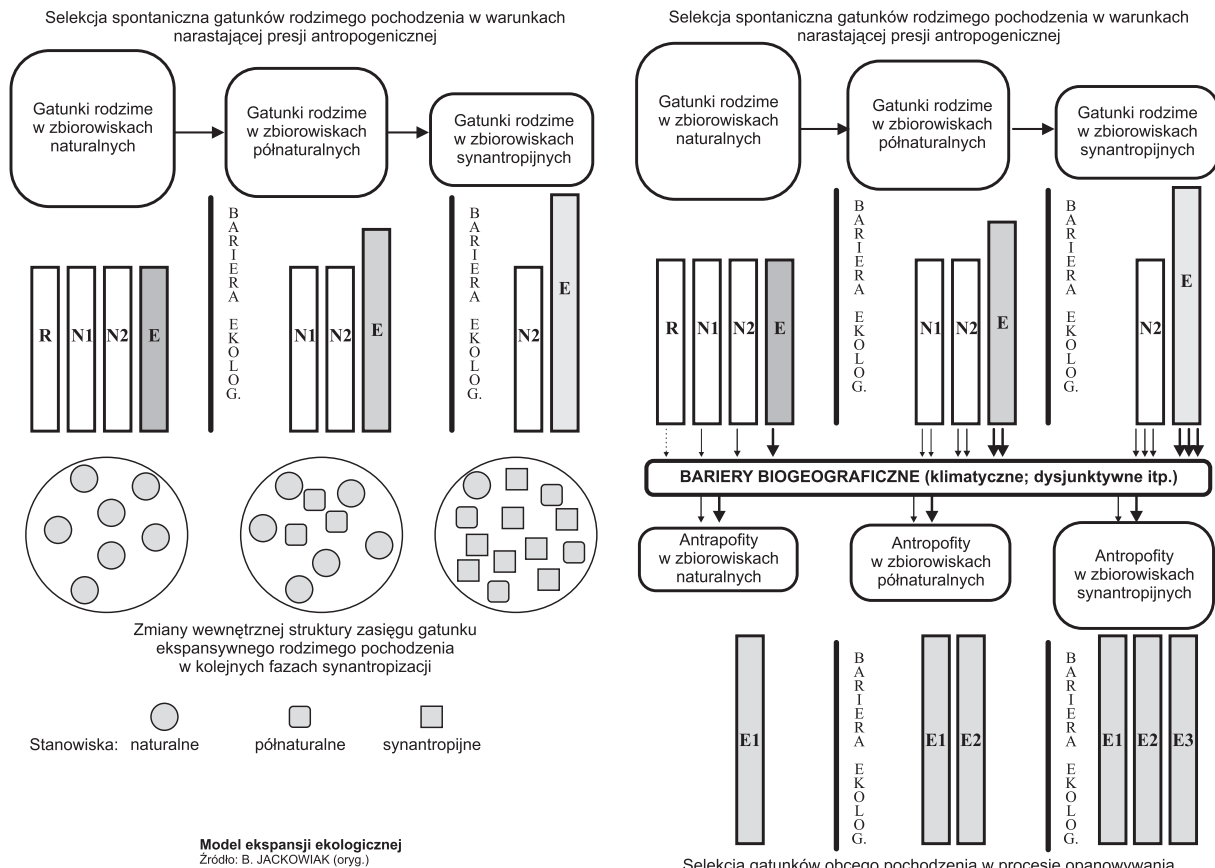


Рис. 2а. Модель екологічної експансії (за В. Jackowiak, 1999)

Рис. 2б. Модель територіальної експансії (за В. Jackowiak, 1999)

Цей напрямок пізніше було розвинуто у працях G. Sukopp, U. Sukopp (1993, 1994) [11].

Процес інвазії рослин описували також як серію стадій, що проходить від при поширенні за нових умов (Carlton, 1985; Williamson, Fitter, 1996; Richardson et al., 2000; Kolar, Lodge, 2001 та ін) [1, 15]. Деякі автори (Williamson, 1996; Freckleton et al., 2006) виділяли три стадії – потрапляння, пристосування та поширення, інші (Ricklefs, 2005; Reise et al., 2006) – чотири, додаючи до названих ще регулювання, або й шість (Henderson et al., 2006) – вторгнення, пристосування, натуралізація, розсіювання, поширення популяції й розвиток інвазії [1].

Оригінальним підходом вирізняється одна із останніх класифікацій, запропонована D. Richardson et al. [15], за основу якої прийнято біоекологічні властивості видів чужорідних рослин, завдяки яким у процесі їхньої натуралізації вони здатні долати певні бар'єри: географічний, репродуктивний та ценотичний (рис. 3).

Статус виду адвентивних рослин, який подолав лише географічний бар'єр («А» і «В») і трапляється локально та непостійно, визначають як випадковий або ефемерофіт; репродуктивний («С») і самостійно стабільно підтримує своє існування на певній території («D–F») – відносять до тих, що натуралізувалися у цьому регіоні. Види останньої групи, що утворюють потомство у великій кількості й масово та швидко поширюються на значні відстані, вкорінюючись у антропогенні («Е») і/або природні («F») ценози, відносять до інвазійних.

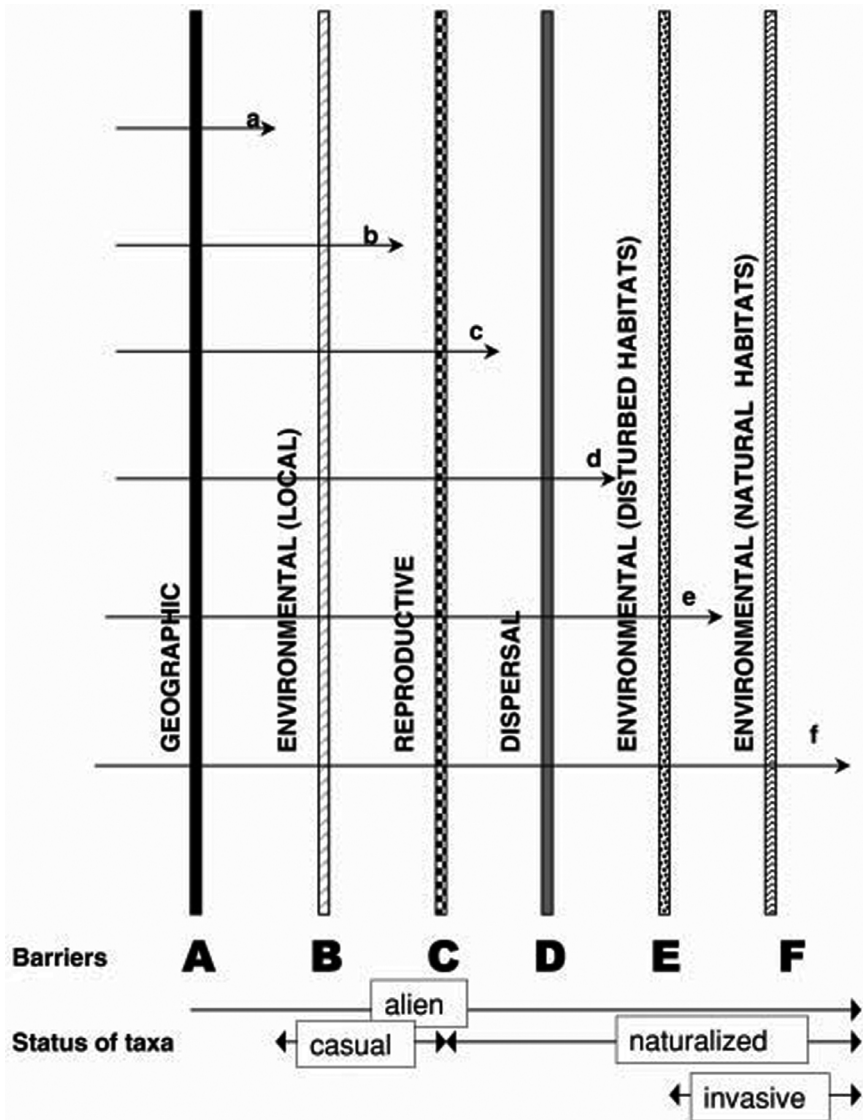


Рис. 3. Схема основних бар'єрів, які обмежують поширення видів адвентивних рослин (за Richardson et al., 2000)

У складі останніх виділяють ключові види або трансформери, які здатні перетворювати умови певної екосистеми. Виділені авторами групи за ступенем натуралізації не чітко відмежовані і тому більші групи включають менші, а терміни за змістом дещо відрізняються від таких, що використовуються у класифікаціях історико-географічного напрямку. Через це схема Richardson et al. неоднозначно сприймається дослідниками (Виноградова и др., 2010; Гельтман, 2003; Григорьевская, 2004 та ін.) [1–3], але все ж вона вдало відображає сутність процесу фітоінвазій, а саме географічні та екологічні аспекти й конкретизує статус виду.

Іншим напрямком є класифікація рослинних угруповань, які в тій чи іншій мірі трансформовані, зокрема J. Faliński (1969), J. Kornaś (1972) Z. Mirek (1981) та ін. [19].

У даній роботі звичайно наведено тільки основні серед численних та різноманітних класифікацій і схем, які характеризують певні напрямки досліджень видів адвентивних рослин та процеси фітоінвазій. Поштовхом до створення нових класифікацій було накопичення фактів, яке вимагало аналізу на відповідному рівні. Вони відповідають меті та завданням досліджень, що ставилися різними авторами, конкретизуючи той чи інший аспект адвентивізації рослинного покриву.

1. Виноградова Ю.К. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России / Ю.К. Виноградова, С.Р. Майоров, Л.В. Хорун. – М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.
2. Гельтман Д.В. Понятие «инвазийный вид» и необходимость изучения этого явления / Д.В. Гельтман // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Мат. науч. конф. (Тула, 15–17 мая 2003 г.). – Под ред. В.С. Новикова и А.В. Щербакова. – М.; Тула: Ботсад МГУ, Гриф и К°, 2003. – С. 35–36.
3. Григорьевская А.Я. Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты / А.Я. Григорьевская, Е.А. Старудубцева, Н.Ю. Хлызова, В.А. Агафонов. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. – 320 с.
4. Дорогостайская Е.В. Сорные растения Крайнего Севера СССР / Е.В. Дорогостайская. – Л.: Изд-во: Наука, 1972. – 172 с.
5. Камышев Н.С. К классификации антропохоров / Н.С. Камышев // Ботан. журн. – 1959. – Т. 44, № 11. – С. 1613–1616.
6. Протопопова В.В. Фітоінвазії. I. Аналіз основних термінів / В.В. Протопопова, М.В. Шевера // Пром. ботан. – 2005. – Вып. 5. – С. 55–60.
7. Шафер В. Основы общей географии растений / В. Шафер. – М.: Изд-во иностран. лит., 1956. – 380 с.
8. Elton C.S. The Ecology of Invasions by Animals and Plants / C.S. Elton – London: Chapman et Hall., 1958. – 181 p.
9. Faliński J.B. Stadia neofityzmu i stosunek neofitow do innych komponentow zbiorowiska / J.B. Faliński // Mater. Zakl. Phytosoc. Stos. UW. – 1968. – № 25. – S. 15–29.
10. Faliński J.B. Invasive alien plants and vegetation dynamics / J.B. Faliński // 4-th International conference on the ecology of invasive alien plants (Berlin, 1–4 Oktober, 1997). – Abstract Book. – Berlin, 1997. – P. 16.
11. Jackowiak B. Modele ekspansji roślin synantropijnych i transgeniczych / B. Jackowiak // Phytocoenosis. – 1999. – Vol. 11 (N.S.) Seminarium geobotanicum 6. – 24 s.
12. Jalas J. Hemerobe und hemerochrome Pflanzenarten. Ein terminologischer reformversuch / J. Jalas // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn. – 1955. – 72 (11). – S. 1–15.
13. Kornaś J. Geograficzno-historyczna klasyfikacja roślin synantropijnych / J. Kornaś // Mater. Zakl. Fitosocjol. Stos. UW. – 1968. – № 25. – S. 33–41.
14. Kowarik I. The first step towards unifying concepts in invasion ecology were made one hundred years ago: revisiting the work of Swiss botanists Albert Thellung / I. Kowarik, P. Pyšek // Diversity Distrib. – 2012. – Vol. 18. – P. 1243–1252.
15. Richardson D.M. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions / D.M. Richardson, P. Pyšek, M. Rejmánek, M.G. Barbour, D.D. Panetta, C.J. West // Diversity Distrib. – 2000. – Vol. 6. – P. 93–107.
16. Rikli M. Die Antropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* DC. / M. Rikli // Ber. Zürich. Bot. Ges. – 1903. – Bd. 13. – S. 71–82.
17. Rikli M. Die Antropochoren und der Formenkreis des *Nasturtium palustre* DC., mit einem Habitusbild / M. Rikli // Bot. Centralbl. – 1904. – Bd. 95, № 1. – S. 12–14.
18. Simmons H.G. Om hemerofila växter / H.G. Simmons // Bot. notis. – 1910. – S. 137–155.

19. *Sudnik-Wójcikowska B.* Słownik z zakresu synantopizacji szaty roślinnej / B. Sudnik-Wójcikowska, B. Kuźniewska. – Warszawa: Wydaw. Uniwersytetu Warszawskiego, 1988. – 93 s.
20. *Thellung A.* La Flore Adventice de Montpellier / A. Thellung // Men. Soc. Sci. Nat. Cherbourg. – 1912. – Bd. 38. – S. 57–728.
21. *Thellung A.* Pflanzenwanderungen unter dem Einfluss des Menschen / A. Thellung // Biebl. zu den Bot. Jahr. Syst. – 1915. – Bd. 53, H. 3/5. – № 116. – S. 37–63.
22. *Thellung A.* Zur Terminologie der Adventiv- und Ruderal-flora / A. Thellung // Allg. Bot. Zeitschrift. Karlsruhe. – 1918/1919. – H. 24/25. – S. 36–42.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

Надійшла 20.10. 2012

УДК 582:581.524.2

ФІТОІНВАЗІЇ. II. АНАЛІЗ ОСНОВНИХ КЛАСИФІКАЦІЙ, СХЕМ І МОДЕЛЕЙ

В.В. Протопопова, М.В. Шевера.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

Автори аналізують основні класифікації, схеми та моделі (М. Ріклі, А. Теллунг, М. Камишев, Г. Сіммонс, Я. Корнась, Я. Ялас, Я. Фалінські, Б. Яцковяк, Д. Річардсон зі співавт. та ін.), стосовно видів адвентивних рослин та фітоінвазій.

UDK 582:581.524.2

PHYTOINVASIONS. II. ANALYSIS OF THE MAIN CLASSIFICATIONS, SCHEMES AND MODELS

V.V. Protopopova, M.V. Shevera

M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine

The authors analyze the main classifications, schemes and models (M. Rikli, A. Thellung, N. Kamyshev, H. Simmons, J. Korñas, J. Jalas, J. Faliński, B. Jackowiak, D. Richardson et al., etc.) of the alien species and phytointvasions.