



Адвентизація ценофлор класів піонерної рослинності України

Дмитро В. ДУБИНА¹, Світлана М. ЄМЕЛЬЯНОВА¹, Тарас В. ДВОРЕЦЬКИЙ², Тетяна П. ДЗЮБА¹, Павло А. ТИМОШЕНКО¹

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
geobot@ukr.net

²Інститут гідробіології НАН України
проспект Героїв Сталінграда 12, Київ 04210, Україна

Dubyna D.V.¹, Iemelianova S.M.¹, Dvoretzkiy T.V.², Dziuba T.P.¹, Tymoshenko P.A.¹ 2019. **Adventization of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(5): 499–510.

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine
geobot@ukr.net

²Institute of Hydrobiology, National Academy of Science of Ukraine
12, Prospect Geroiv Stalingradu, Kyiv 04210, Ukraine

Abstract. The article presents the results of an analysis of the alien fraction of coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine. In plant communities of the newly formed ecotopes, 113 alien species of 32 families and 88 genera were identified. A value of the general index of adventization of coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine is 13.4%. The highest level of anthropogenization was established for the plant communities of *Bidentetea*, *Cakiletea maritimae* and *Isoëto-Nanojuncetea*. The leading families of the alien fraction of the studied coenofloras are *Asteraceae*, *Brassicaceae* and *Poaceae*. It has been revealed that terophytes prevail in the biomorphological spectrum of the alien fraction of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine. The ecological analysis of alien species has shown the predominance of the species with a very wide ecological plasticity in relation to all abiotic factors. It was established that in the investigated coenofloras kenophytes predominate by the time of immigration, and epiphytes – by the degree of naturalization. The analysis and comparison of species composition of the alien fractions of the typological floras of pioneer plant communities by means of Jaccard indices showed the highest similarity between the *Isoëto-Nanojuncetea* and *Bidentetea* classes, as well as *Festucetea vaginatae* and *Helichryso-Crucianelletea maritimae*. For determination of the degree of anthropogenic transformation of coenofloras of the classes of pioneer vegetation of Ukraine, the indexes of archeophytization, kenophytization, modernization and fluctuation of the flora have been calculated. It has been established that 26 species of 11 families and 25 genera are invasive. Among them, *Amorpha fruticosa*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Anisantha tectorum*, *Apera spica-venti*, *Bidens frondosa*, *Centaurea diffusa*, *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Impatiens glandulifera*, *Solidago canadensis* and *Phalacrolooma annuum* are transformers, which constitute the greatest threat to pioneer vegetation due to their diverse impacts.

Keywords: alien species, anthropogenic transformation, invasions, plant communities, transformer species, flora, Ukraine

Submitted 02 July 2019. Published 29 December 2019

Реферат. У статті представлені результати аналізу адвентивних фракцій ценофлор класів піонерної рослинності України. В угрупованнях новоутворених місцезростань виявлено 113 неаборигенних видів з 32 родин та 88 родів. Загальний індекс адвентизації ценофлор класів піонерної рослинності України становить 13,4%. Встановлено, що найвищим ступенем антропогенізації відзначаються ценози *Bidentetea*, *Cakiletea maritimae* та *Isoëto-Nanojuncetea*. До провідних родин адвентивної фракції досліджених ценофлор належать *Asteraceae*, *Brassicaceae* та *Poaceae*. Виявлено, що у біоморфологічному спектрі адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України значно переважають терофіти. Екологічний аналіз видів неаборигенних рослин засвідчив переважання евритопів із дуже широкою екологічною пластичністю по відношенню до усіх абіотичних факторів. Встановлено, що за часом занесення у досліджених ценофлорах переважають кенофіти, за ступенем натуралізації – епекофіти. Проведено аналіз та порівняння видового складу неаборигенних компонент типологічних флор піонерних угруповань за допомогою коефіцієнта Жаккара, виявлено найбільшу подібність між класами *Isoëto-Nanojuncetea* та *Bidentetea*, а також *Festucetea vaginatae* та *Helichryso-Crucianelletea maritimae*. Для визначення ступеня антропогенної трансформації ценофлор класів піонерної рослинності України обчислено показники археофітизації, кенофітизації, модернізації та нестабільності флори. Встановлено, що найбільшою інвазійною спроможністю відзначаються 26 видів з 11 родин та 25 родів. Серед них найбільшу небезпеку для піонерних угруповань становлять види-трансформери – *Amorpha fruticosa*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Anisantha tectorum*, *Apera spica-venti*, *Bidens frondosa*, *Centaurea diffusa*, *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata*, *Elaeagnus angustifolia*, *Impatiens glandulifera*, *Solidago canadensis* та *Phalacrolooma annuum*, які здійснюють різні впливи за ступенем і характером.

Ключові слова: адвентивні види, антропогенна трансформація, види-трансформери, інвазії, рослинні угруповання, флора, Україна

Вступ

На сучасному етапі розвитку продуктивних сил усі екосистеми знаходяться під антропогенним впливом. Одним із його проявів є культивування із подальшим проникненням у антропогенні біотопи чужорідних рослин або їхнє спонтанне поширення. Занесення та натуралізація неаборигенних видів, глобальний характер цих процесів, їхній негативний вплив не лише на біорізноманіття та природні явища, а й на соціально-економічні процеси досягають неабияких розмірів, привертаючи увагу багатьох фахівців та міжнародних організацій (Protopopova et al., 2002).

На території України процес адвентизації набув загрозливого характеру та постав реальною небезпекою для місцевого фітогеноту. Від нього потерпають майже всі рослинні угруповання, оскільки кількість неаборигенних видів невпинно зростає, а їхні фітоценотичний та біотопічний спектри постійно розширюються. З огляду на це посиленої уваги заслуговують особливо вразливі типи організації рослинності, зокрема піонерна. У зв'язку із підвищеною флуктуаційною активністю та високою інтенсивністю екологічних процесів вона має особливий склад та механізми стійкості, відмінні від ценозів більш стабільних місцезростань (Dubyna et al., 2016). Водночас така мінливість факторів середовища забезпечує виключно важливу роль піонерних угруповань у розвитку адаптаційних та формотворчих

процесів. Зростаючи нерідко в умовах екологічних екстремумів, піонерна рослинність є надзвичайно вразливою до абіотичних чи біотичних змін.

Поширення та особливо інвазії видів адвентивних рослин в піонерні угруповання, які характеризуються послабленими ценотичними зв'язками і низькою антропотолерантністю, є надзвичайно небезпечним процесом, що призводить до зниження флористичної та ценотичної різноманітності даних фітосистем, спрощення їхньої структури, порушення функціональної ролі, а подекуди й до цілковитого знищення.

Тому вкрай важливо дослідити неаборигенні компоненти флористичних комплексів угруповань піонерної рослинності та з'ясувати головні напрямки й тенденції процесу адвентизації для запобігання незворотних фітоценотичних втрат.

Метою роботи є виявлення видового складу адвентивної фракції ценофлор (типологічних флор) класів піонерної рослинності України та здійснення його аналізу для виявлення основних тенденцій і потенційних загроз.

Матеріали та методи

Об'єктами дослідження є ценофлори класів *Ammophiletea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946, *Bidentetea* Tx. et al. ex von Rochow 1951, *Cakiletea maritimae* Tx. et Preising in Tx. ex Br.-Bl. et Tx. 1952, *Crithmo-Staticetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1952,

Crypsitea aculeatae Vicherek 1973, *Festucetea vaginatae* Soó ex Vicherek 1972, *Helichryso-Crucianelletea maritimaе* Géhu et al. in Sissingh 1974, *Koelerio-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novák 1941, *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952 та *Therosalicornieteа* Tx. in Tx. et Oberd. 1958. Для проведення класифікації піонерної рослинності та складання списків видів адвентивних рослин у роботі використано геоботанічні описи новоутворених екотопів України, зроблених авторами, та іншими дослідниками (Dubyna et al., 2016a).

Систематична структура адвентивної фракції ценофлор досліджувалася за підходами, запропонованими О.І. Толмачовим (Tolmachev, 1974). Структура клімаморфотипів подана за К. Раункієром. Прийнято монотиповий стандарт виду. Номенклатура таксонів подана відповідно до таксономічного видання "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Використано історико-географічну класифікацію адвентивних видів за J. Kornaš (1968). Для оцінки ступеня антропогенної трансформації флори застосовано індекси, запропоновані В. Jaskowiak (1990), які визначають відсоткову участь різних щодо антропопресії груп у досліджуваних ценофлорах. Аналіз подібності флор здійснювали за допомогою коефіцієнтів Жаккара (Shmidt, 1980).

Результати та обговорення

Піонерна рослинність України представлена 84 асоціаціями, які об'єднані у 21 союз, 10 порядків та 10 класів, що репрезентують псамофітні, галофітні, літоральні та гігрофільні фітоценосистеми. На новоутворених піщаних екотопах формуються угруповання кількох класів. Так, клас *Festucetea vaginatae* представляє псамофітні степи, *Helichryso-Crucianelletea maritimaе* об'єднує ценози стабілізованих зарослих (сірих) дюн. Клас *Koelerio-Corynephoretea canescentis* включає угруповання, що розвиваються на слабкосформованих рухливих силікатних малопотужних ґрунтах.

Галофітні піонерні фітоценокомплекси репрезентовані класом *Therosalicornieteа* (його утворюють здебільшого однорічні сукуленти на ділянках що періодично заливаються) та класом *Crypsitea aculeatae*, що складений облігатно галофітними та слабконітрофільними угрупованнями. Літоральна піонерна рослинність представлена класами *Ammophiletea* (репрезентує

угруповання піщаних дюн морських узбереж), *Cakiletea maritimaе* (об'єднує галонітрофільну рослинність піщаних та галькових морських узбереж біля верхньої межі прибою) і *Crithmo-Staticeteа* (включає ценози валунно-галькових пляжів абразійних берегів, що формуються під впливом морських солоних бризок). На перезволожених новоутворених місцезростаннях формуються угруповання класу *Isoëto-Nanojunceteа*, який включає унікальні рослинні комплекси низькорослих терофітів з коротким терміном онтогенезу, та класу *Bidenteteа*, що представляє піонерні угруповання високорослих однорічників.

За даними польових досліджень авторів та літературними матеріалами ценофлори класів піонерної рослинності України загалом нараховують 844 види судинних рослин, які належать до 338 родів і 80 родин (Dubyna et al., 2017). В їхньому складі є чужорідними 113 видів із 88 родів, 32 родин, 2 класів, 1 відділу (*Magnoliophyta*).

Загальний індекс адвентизації ценофлор класів піонерної рослинності України становить 13,4% і суттєво не відрізняється від аналогічного показника для флори України в цілому (14%) (Protoporova et al., 2002). Серед рослинних угруповань найвищим ступенем антропогенізації відзначаються ценози *Bidenteteа* (33,0%), *Cakiletea maritimaе* (21,3%) та *Isoëto-Nanojunceteа* (17,6%) (рис. 1). Це зумовлено тим, що ценози класів займають перезволожені нітрифіковані екотопи, де умови є цілком сприятливі для появи видів адвентивних рослин та успішної реалізації ними своїх еколого-ценотичних стратегій. Близький до загального індексу мають типологічні флори класів *Ammophiletea* та *Helichryso-Crucianelletea maritimaе*. Найменша кількість неаборигенів відмічена у складі угруповань *Therosalicornieteа*, *Festucetea vaginatae* та *Koelerio-Corynephoretea canescentis*. Невеликий відсоток алохтонного компоненту в ценофлорах цих класів пояснюється лімітуючим впливом провідних факторів екологічної диференціації їхніх угруповань. Для *Therosalicornieteа* це високі концентрації мінеральних солей у ґрунті, для *Festucetea vaginatae* та *Koelerio-Corynephoretea canescentis* – підвищена кислотність ґрунтового розчину.

У систематичному спектрі адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України домінують представники класу *Magnoliopsida*, їхня питома вага досягає 84,1%, на *Liliopsida* припадає відповідно 15,9% видів (табл. 1).

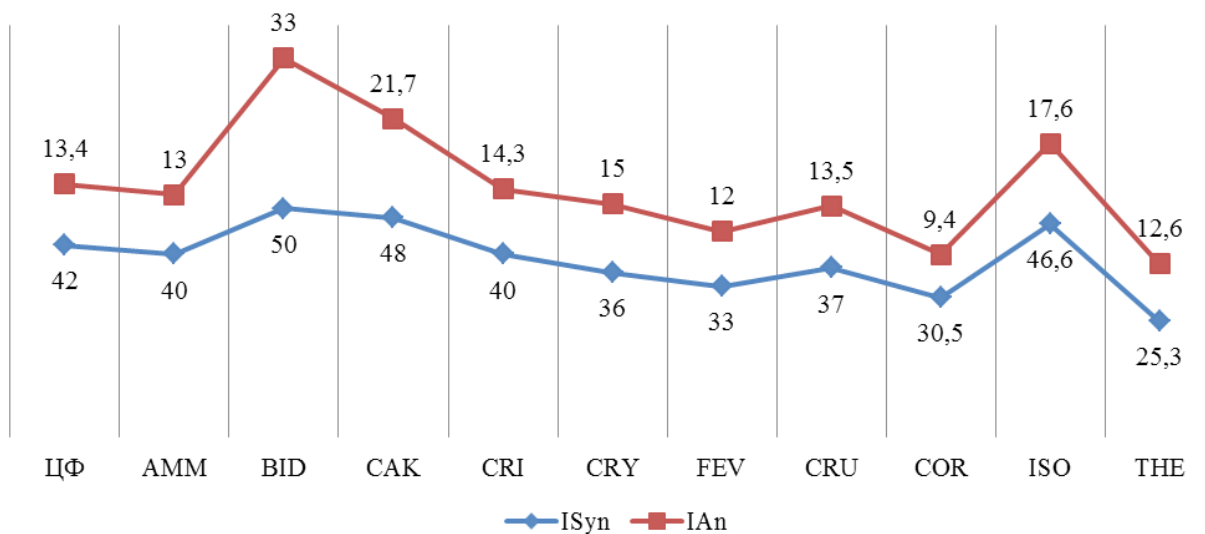


Рис. 1. Індеси синантропізації (ISyn) та антропогенізації (IAn) у ценофлорах класів піонерної рослинності України. Тут і далі в рисунках і таблицях: ЦФ – ценофлори класів піонерної рослинності України. Для позначення окремих класів використано мнемокоди, запропоновані Л. Муциною зі співавторами (Mucina et al., 2016): AMM – *Ammophiletea*, BID – *Bidentetea*, САК – *Cakiletea maritimaе*, СРІ – *Crithmo-Staticetea*, СРҮ – *Crypsietea aculeatae*, ФЕВ – *Festucetea vaginatae*, СРУ – *Helichryso-Crucianelletea maritimaе*, ІСО – *Isoëto-Nanojuncetea*, СОР – *Koelerio-Corynepforetea canescentis*, ТНЕ – *Therosalicornitea*

Fig. 1. Synanthropogenization (ISyn) and anthropogenization (IAn) indices values of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine.

Here and below: ЦФ – coenofloras of classes of pioneer vegetation in Ukraine. Classes are accepted following L.Mucina et al. (2016): AMM – *Ammophiletea*, BID – *Bidentetea*, САК – *Cakiletea maritimaе*, СРІ – *Crithmo-Staticetea*, СРҮ – *Crypsietea aculeatae*, ФЕВ – *Festucetea vaginatae*, СРУ – *Helichryso-Crucianelletea maritimaе*, ІСО – *Isoëto-Nanojuncetea*, СОР – *Koelerio-Corynepforetea canescentis*, ТНЕ – *Therosalicornitea*

Десять провідних родин адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності об'єднують 88 видів або 76,2% їхньої загальної кількості (табл. 2). На перші три родини припадає 55,8% усього флористичного списку. Спектр провідних родин адвентивної фракції досліджених ценофлор загалом відповідає аналогічному для флори

України в цілому (Protoporova, 1991). Зокрема, перше та друге місця за кількістю видів не-аборигенних рослин займають *Asteraceae* (26; 23%) та *Brassicaceae* (22; 19,5%) відповідно. До складу найчисельніших родин також входять *Poaceae* (15; 13,3%), *Chenopodiaceae* (6; 5,3%), *Fabaceae* (5; 4,4%) та *Lamiaceae* (4; 3,5%). Такий розподіл вказує на середземноморський характер спектра та суттєву роль аридних флористичних центрів у формуванні адвентивного ядра досліджених ценофлор.

Таблиця 1. Кількісний розподіл таксономічних одиниць і основні флористичні пропорції адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України

Table 1. Quantitative distribution of taxa and main floristic proportions of the alien fraction of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

Класи	Кількість						Пропорції
	родин		родів		видів		
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	
<i>Magnoliopsida</i>	28	87,5	75	85,2	95	84,1	1,0:2,7:3,4
<i>Liliopsida</i>	4	12,5	13	14,8	18	15,9	1,0:3,25:4,5
Всього	32	100	88	100	113	100	1,0:2,75:3,5

За аналізом таксономічних спектрів адвентивних фракцій різних угруповань піонерної рослинності в систематичному положенні провідних родин виявлено певні відмінності, що корелюють із ботаніко-географічними та екологічними особливостями окремих класів.

Встановлено, що як і в загальному розподілі представники *Asteraceae* переважають в угрупованнях *Ammophiletea*, *Bidentetea*, *Crithmo-*

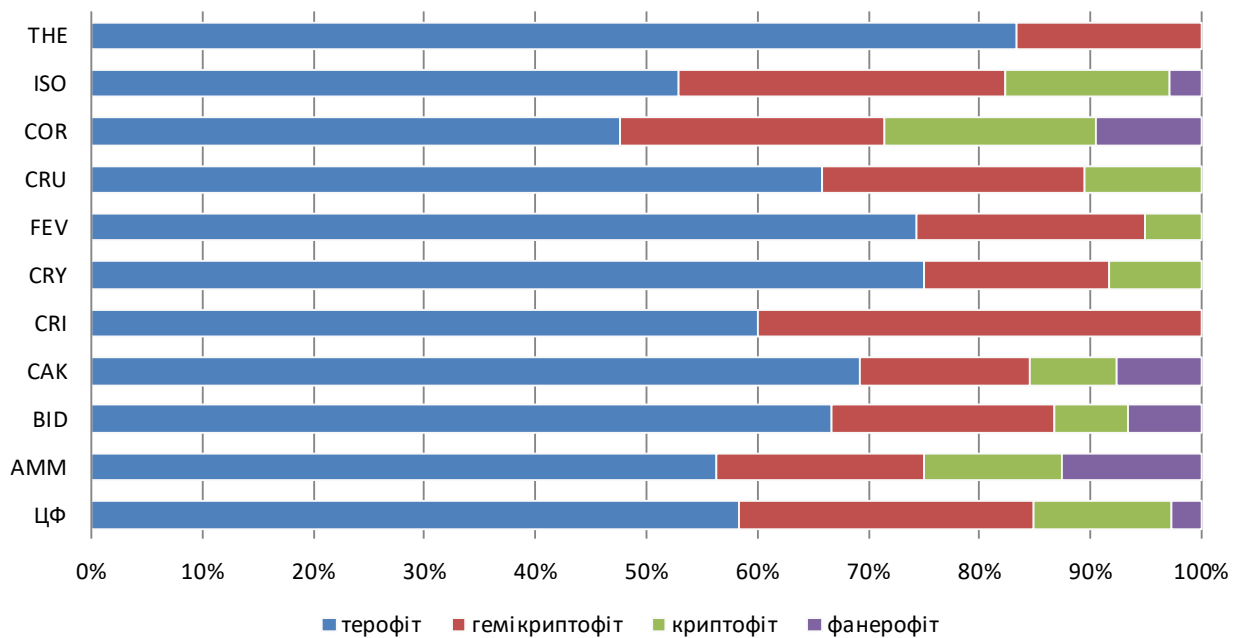


Рис. 2. Розподіл видів адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України за кліматормами
 Fig. 2. Distribution of alien species of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

Staticetea, *Crypsietea aculeatae* та *Isoëto-Nanojuncetea*. Натомість родина *Brassicaceae* очолює систематичні спектри *Cakiletea maritimaе*, *Festucetea vaginatae* та *Helichryso-Crucianelletea maritimaе*. А в ценозах *Therosalicornietea* однаково високу питому вагу мають представники вище наведених родин, а також види *Chenopodiaceae*.

Родовий спектр адвентивної фракції досліджених ценофлор загалом формують 88 родів, з яких більшість – 67 (76,1%) є моновидовими. 20 (22,7%) родів нараховують 2–4 види, один рід (1,2%) представлений п'ятьма таксонами. Провідні роди об'єднують третину (30,6%) усіх видів, середня кількість останніх у роді становить 1,3. Очолюють родовий спектр типові аридні *Sisymbrium* (5 видів), *Lepidium* (4), *Anisantha* (3) та *Atriplex* (3 види).

Біоморфологічна структура видів адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності є подібною до відповідного спектра неаборигенних видів України (Protopopova, 1991). Характерною особливістю досліджених ценофлор є значна питома вага терофітів, яких більше половини (66 видів або 58,4% загальної кількості). Така перевага зберігається в межах усіх класів піонерної рослинності та є відображенням несприятливих, подекуди екстремальних, екологічних умов,

Таблиця 2. Спектр провідних родин адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України
 Table 2. Spectrum of the leading families of the alien fraction of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

Ранг	Родина	Кількість			
		родів	%	видів	%
1	<i>Asteraceae</i>	20	22,7	26	23,0
2	<i>Brassicaceae</i>	13	14,8	22	19,5
3	<i>Poaceae</i>	10	11,4	15	13,3
4	<i>Chenopodiaceae</i>	5	5,7	6	5,3
5	<i>Fabaceae</i>	4	4,5	5	4,4
6	<i>Lamiaceae</i>	4	4,5	4	3,5
7	<i>Onagraceae</i>	2	2,3	3	2,7
8	<i>Caryophyllaceae</i>	3	3,4	3	2,7
9–10	<i>Ranunculaceae</i>	2	2,3	2	1,8
9–10	<i>Cucurbitaceae</i>	2	2,3	2	1,8
У трьох провідних родин		43	48,9	63	55,8
У десяти провідних родин		65	74,7	88	76,2

у яких формуються угруповання даного типу організації (рис. 2). Частки гемікриптофітів та криптофітів менші й досягають у загальному біоморфологічному спектрі 26,5% (30 видів) та

Таблиця 3. Розподіл видів адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України за екологічними групами залежно від абіотичних чинників

Table 3. Distribution of alien species of coenofloras of pioneer vegetation's classes of Ukraine by ecological groups depending on abiotic factors

Екогрупи	Кількість видів		Екогрупи	Кількість видів	
	абсолютна	%		абсолютна	%
Nd			SI		
субмезофіт	41	36,3	семіевтроф	52	46,0
мезофіт	31	27,4	евтроф	34	30,1
субксерофіт	21	18,6	субглікотроф	13	11,5
гігромезофіт	12	10,6	мезотроф	9	8,0
гігрофіт	4	3,5	глікотроф	3	2,6
ксерофіт	2	1,8	мезогалотроф	1	0,9
пергідрофіт	1	0,9	семіоліготроф	1	0,9
субгідрофіт	1	0,9	Ca		
Rc			гемікарбонатоб	50	44,3
субацидофіл	53	46,9	акарбонатofil	36	31,9
нейтрофіл	50	44,3	гемікарбонатofil	18	15,9
базифіл	4	3,5	карбонатоб	6	5,3
ацидофіл	4	3,5	карбонатofil	3	2,6
перацидофіл	2	1,8	fH		
Nt			гемігідроконтрастофіл	52	46,0
гемінітрофіл	49	43,4	гідроконтрастофіл	29	25,7
нітрофіл	46	40,7	гемігідроконтрастофоб	17	15,1
субанітрофіл	11	9,7	гіпергідроконтрастофіл	12	10,6
еунітрофіл	7	6,2	гідроконтрастофоб	3	2,6

Nd – водний режим ґрунту, SI – загальний сольовий режим ґрунту, Rc – реакція ґрунтового розчину, Ca – вміст карбонатів у ґрунті, Nt – вміст у ґрунті засвоюваних форм азоту, fH – змінність зволоження

12,4% (14 видів) відповідно. Фанерофіти (2,7%, 3 види) представлені незначною кількістю видів, що є характерною рисою неаборигенних компонент в цілому.

Екологічна структура адвентивної фракції досліджених ценофлор визначається комплексною дією багатьох факторів, а розподіл за основними екологічними групами повною мірою відображає значну мінливість провідних абіотичних чинників, зокрема насиченості ґрунтів елементами водно-мінерального живлення та інтенсивності еолових та алювіальних процесів і згінно-нагінних явищ.

У загальному спектрі гідроморф переважають субмезофіти (36,3%), дещо менше мезофітів (27,4%), субксерофітів (18,3%) та гігромезофітів (10,6%) (табл. 3). Питома вага інших екогруп неаборигенних видів за вимогливістю до водного режиму екоотопу є значно нижчою. При аналізі спектру адвентів угруповань піонерної рослинності на відношення до зміни зволоження виявлено переважання видів, що зростають в умовах помірного та незначного зволоження

кореневмісного шару ґрунту. Найчисельнішими за даним абіотичним чинником виявилися групи гемігідроконтрастофілів (46%) та гідроконтрастофілів (25,7%). За відношенням до кислотності середовища види адвентивних рослин досліджених ценофлор розподілилися переважно між субацидофільною та нейтрофільною групами, до складу яких увійшло 46,9% та 44,3% представників відповідно. Екологічний спектр за сольовим режимом едафотопу засвідчив, що неаборигени в піонерних угрупованнях тяжіють до субстратів, добре забезпечених мінеральними сполуками. Зокрема, найбільшою чисельністю відзначаються семіевтрофи (46%) та евтрофи (30,1%). Частка видів адвентивних рослин, що витримують надмірне засолення, у досліджуваних ценофлорах загалом є незначною. За вмістом засвоюваних форм азоту в типологічних флорах піонерних угруповань переважають гемінітрофіли (43,4%) та нітрофіли (40,7%). В екологічному спектрі за карбонатністю субстрату більшість адвентів розділилися між трьома екологічними

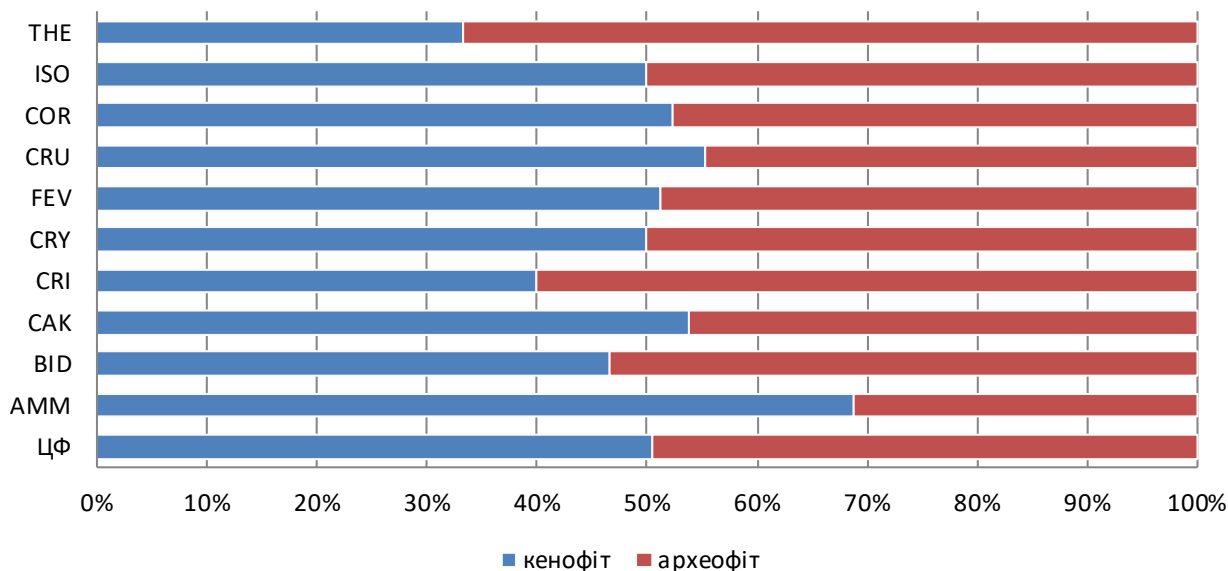


Рис. 3. Розподіл мікрохроноелементів у ценофлорах класів піонерної рослинності України

Fig. 3. Distribution of microchronoelements in coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

групами: гемікарбонатобною (44,2%), акарбонатобільною (31,9%) та гемікарбонатобільною (15,9%).

Аналіз розподілу видів адвентивних фракцій у межах класів піонерної рослинності України за провідними абіотичними чинниками засвідчив у цілому відповідність загальній диференціації між екологічними групами. Відмінності виявлені для неаборигених компонент окремих типів угруповань. Зокрема, для екологічного спектру видів алохтонних рослин *Ammophiletea* властиве переважання мезофітів. Екологічний розподіл неаборигенів в угрупованнях *Bidentetea*, *Crypsitea aculeatae* та *Isoëto-Nanojuncetea* відзначається високою відсотковою участю гігромезофітних видів та домінуванням нітрофілів. У алохтонному елементі ценофлор *Festucetea vaginatae* та *Helichryso-Crucianelletea maritimaе* виявлене незначне переважання акарбонатобілів. А в екологічних спектрах *Cakiletea maritimaе*, *Therosalicornieteа* та *Crypsitea aculeatae* превалюють види адвентивних рослин, які здатні зростати в умовах надлишкового засолення.

Характерною особливістю екологічної структури адвентивної фракції ценофлор класів піонерної рослинності України, як в цілому, так і в межах окремих угруповань є переважання євритопних видів із дуже широкою екологічною пластичністю по відношенню до усіх абіотичних факторів, що

пояснюється необхідністю швидких адаптацій до різкозмінних умов середовища та короткого періоду онтогенезу.

Аналіз видів адвентивних рослин у ценофлорах піонерних угруповань України за часом занесення виявив, що частки археофітів та кенофітів майже однакові – 49,5% та 51,5% відповідно (рис. 3). Загальне співвідношення між цими групами становить 1,0 : 1,02 і значно відрізняється від такого для неаборигенної флори України (1,0 : 4,5) (Protoporova et al., 2002). Така пропорція між мікрохроноелементами відображає специфічність процесу проникнення чужорідних видів у піонерні ценози. Попри те, що новоутворені місцезростання є досить сприятливим середовищем-реципієнтом і характеризуються вільним екологічним простором для появи і поширення нових видів, у т. ч. й адвентивних, різкозмінні, а подекуди й екстремальні абіотичні умови, в яких формуються угруповання піонерної рослинності, є лімітуючим фактором безперешкодного вселення та швидких адаптацій неаборигенів.

У розподілі між археофітами та кенофітами в межах окремих класів рослинності виявлені деякі відмінності. Зокрема, про активні процеси поповнення флористичного складу алохтонним компонентом свідчить значне переважання кенофітів (70%) і незначний вміст археофітів (30%) у ценозах *Ammophiletea*. Останні потерпають

від багатьох антропогенних чинників, серед яких провідними є рекреація та будівництво туристичних комплексів, що й зумовлюють занесення та розповсюдження видів чужорідних рослин. Натомість у класі *Therosalicornietea*, у спектрі якого помітно превалюють археофіти (66,7%, кенофіти – 33,3%), вселення адвентів інтенсивно відбувалося в минулому. Також виявлено, що у ценозах *Cakiletea maritimae* (кенофіти – 53,8%, археофіти – 46,2%), *Festucetea vaginatae* (51,3% та 48,7%), *Helichryso-Crucianelletea maritimae* (55,3% та 44,7%) та *Koelerio-Coryneporetea canescentis* (52,4% та 47,6%), як і в загальному спектрі, зберігається невелике переважання кенофітів над археофітами. У класах *Crypsietea aculeatae* і *Isoëto-Nanojuncetea* ці групи рівновеликі, а незначна перевага археофітів характерна для угруповань абразивних пляжів і кліфів (*Crithmo-Staticetea*) (археофіти – 60%, кенофіти – 40%), а також нітрифікованих перезволожених екоотопів (*Bidentetea*) (53,3%/46,7%).

За ступенем натуралізації серед видів неаборигених рослин у піонерних угрупованнях України переважну більшість становлять епекофіти (68,1%) (рис. 4). Майже однакову кількість у адвентивній фракції досліджених ценофлор мають агріо-епекофіти (10,6%) та агріофіти (9,7%). Найменш чисельними є групи нестабільних флористичних елементів – ергазіофітів (5,3%) та ефемерофітів (6,2%).

Подібний розподіл за ступенем натуралізації властивий більшості досліджених рослинних угруповань. Однак у ценозах *Therosalicornetea*, *Crypsietea aculeatae* та *Crithmo-Staticetea* діафіти відсутні. Це зумовлено специфічними умовами розвитку названих ценозів (зокрема, надмірне зволоження та/або засолення субстрату), що суттєво обмежує вільне проникнення та подальшу натуралізацію адвентивних рослин.

Встановлено, що походження більшості видів адвентивних рослин піонерних угруповань України пов'язане з Древнім Середземномор'ям. Серед них 27,5% мають середземноморсько-ірано-туранський, 24,8% – середземноморський, 8,8% – ірано-туранський тип первинного ареалу (рис. 5). Відсоткові частки неаборигенів генетично поєднаних з північноамериканським та азійським флористичними центрами рівновеликі – по 15%. У складі адвентивної фракції досліджених типологічних флор 7% видів мають європейське походження. Належність до тієї чи іншої

Таблиця 4. Коефіцієнти Жаккара адвентивних фракцій ценофлор класів піонерної рослинності України
Table 4. Jaccard indices of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

	AMM	BID	CAK	CRI	CRY	FEV	CRU	COR	ISO
BID	0,09								
CAK	0,1	0,07							
CRI	0,08	0,05	0,2						
CRY	0,07	0,1	0,19	0					
FEV	0,08	0,07	0,06	0,04	0,08				
CRU	0,12	0,09	0,18	0,11	0,11	0,4			
COR	0,12	0,13	0,03	0,07	0	0,13	0,08		
ISO	0,08	0,3	0,02	0,02	0,1	0,14	0,09	0,17	
THE	0,17	0,07	0,13	0,16	0,2	0,1	0,13	0,06	0,17

ареалогічної групи видів *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl та *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. залишається невстановленою.

Таким чином, основним напрямком адвентизації угруповань піонерної рослинності України є формування здебільшого ксерофільних фітокомплексів та розширення флорогенетичних зв'язків із аридними територіями. Така тенденція властива для всіх досліджених класів, окрім *Bidentetea*, в якому переважають види північноамериканського походження. Представники цієї хорологічної групи тягнуть до більш мезофітних умов, характерних для ценозів названого класу.

Аналіз та порівняння безпосередньо видового складу неаборигених компонент типологічних флор піонерних угруповань за допомогою коефіцієнта Жаккара виявили найбільшу якісну подібність відповідних спектрів екологічно близьких класів – *Isoëto-Nanojuncetea* та *Bidentetea*, а також *Festucetea vaginatae* та *Helichryso-Crucianelletea maritimae* (табл. 4). Проте багато спільних видів також відмічено і в угрупованнях, які відрізняються за умовами формування, що свідчить про високу екологічну пластичність та активні адаптивні стратегії видів адвентивних рослин.

Аналіз просторового розподілу та частоти трапляння видів адвентивної фракції досліджених ценофлор засвідчив, що найбільшу постійність у ценозах новоутворених екоотопів мають *Xanthium albinum* (Widder) H.Scholz та *Conyza canadensis* (L.) Cronq., які зафіксовані у шести із 10 класів піонерної рослинності України. В п'яти класах відмічені *Atriplex prostrata* Boucher ex DC., *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, *Senecio vulgaris* L. і *Cardaria*

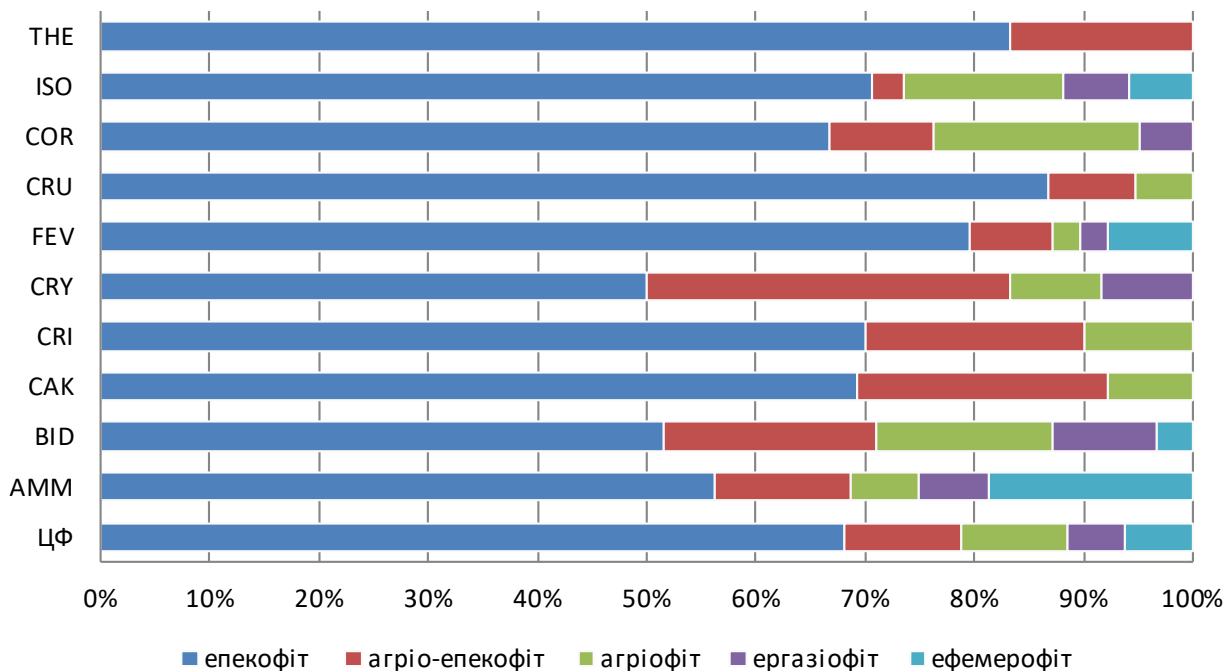


Рис. 4. Розподіл видів адвентивних рослин ценофлор класів піонерної рослинності України за ступенем натуралізації
 Fig. 4. Distribution of the species of alien plants of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine by naturalization degree

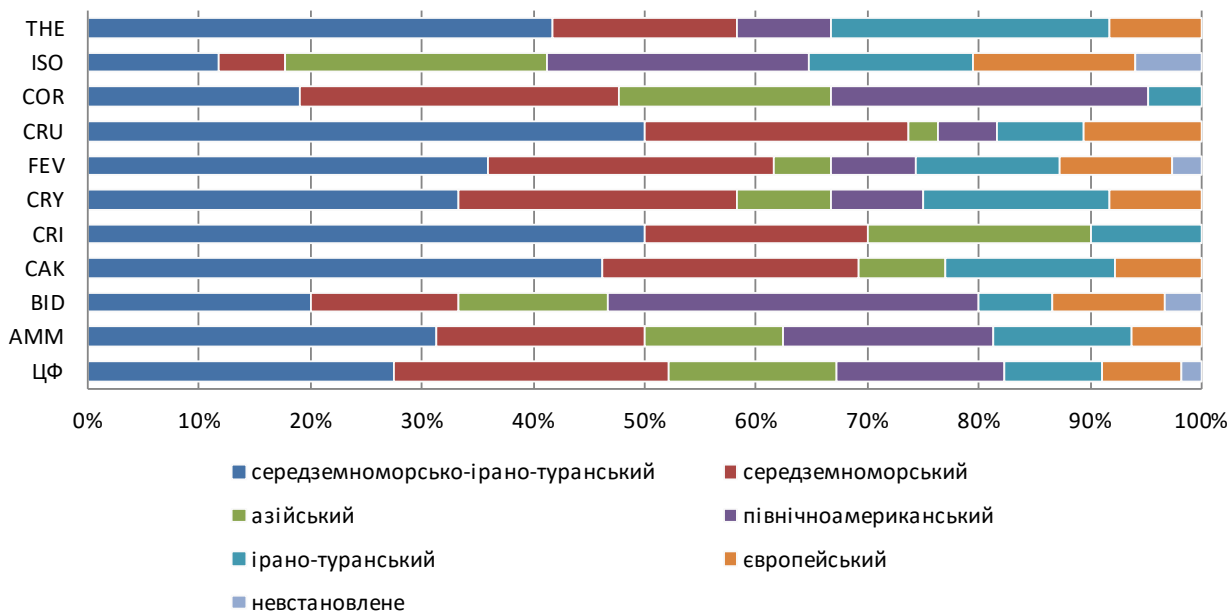


Рис. 5. Розподіл видів адвентивних рослин ценофлор класів піонерної рослинності України за походженням
 Fig. 5. Distribution of the species of adventive plants of the coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine by origin

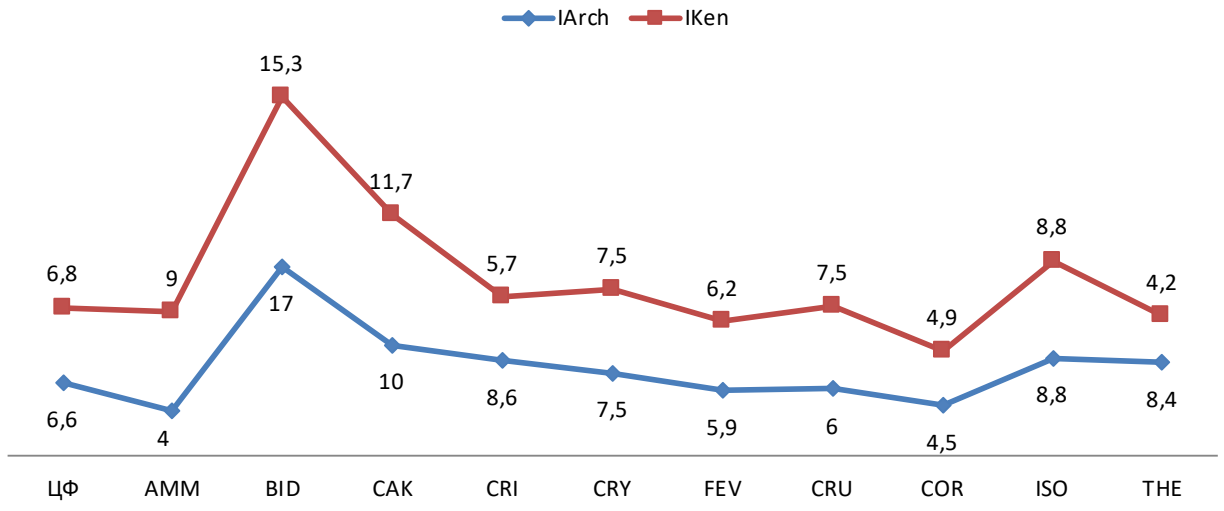


Рис. 6. Індеси археофітизації (*IArch*) та кенофітизації (*IKen*) у ценофлорах класів піонерної рослинності України
 Fig. 6. Indices of archeophytization (*IArch*) and kenophytization (*IKen*) of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

draba (L.) Desv., для чотирьох типів є *Bromus squarrosus* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) P.Beauv., *Erysimum repandum* L., *Kochia laniflora* (S.G. Gmel.) Borbás, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski та *Cichorium intybus* L. Одночасно 19 видів зафіксовані в угрупованнях трьох, а 31 – у ценозах двох класів. Лише в одному класі трапляються 50 адвентивних видів.

Для визначення ступеня антропогенної трансформації ценофлор класів піонерної рослинності України використано показники археофітизації, кенофітизації, модернізації та нестабільності флори. Загальний індекс археофітизації досліджених ценофлор становить 6,6%, а індекс кенофітизації – 6,8% (рис. 6). На стійке вкорінення неаборигенних видів у флористичний склад відповідних угруповань вказують великі значення показника археофітизації ценофлор класів *Bidentetea* (17%) і *Cakiletea maritima* (10%). Високі індекси кенофітизації вже згаданих *Bidentetea* (15,3%) і *Cakiletea maritima* (11,7%), а також *Ammophiletea* (9%) свідчать про активні процеси занесення адвентивних рослин у сучасний період, а також поглиблення

процесів трансформації флори цих угруповань під впливом новітніх антропогенних факторів. Загалом, неаборигенні види вже стали не лише стабільним елементом флористичної структури піонерних ценозів, але мають високу вірність і є діагностичними для багатьох синтаксонів різного ієрархічного рівня. Так, види адвентивних рослин є сталим компонентом діагностичних блоків асоціацій *Secali sylvestri-Brometum tectori*, *Anisantho tectorum-Helychrisetum arenarii*, *Anisantho tectorum-Medicagetum kotovii*, *Myosoto aquatici-Bidentetum frondosae*, *Junco bufonii-Bidentetum connatae*, *Pulicario vulgaris-Menthetum pulegii* та ін.

Загальний індекс модернізації ценофлор класів піонерної рослинності України становить 50,4% (табл. 5). Клас *Ammophiletea* відзначається його найбільшим значенням (60%), що підтверджує значні якісні зміни видового складу угруповань приморських піщаних дюн за рахунок еукенофітів, особливо із високою інвазійною спроможністю. Натомість специфічні екологічні умови ценозів абразивних пляжів і кліфів та періодично zalivних солончаків є лімітуючим фактором інтенсивних інвазій у класах *Therosalicornietea* та *Crithmo-*

Таблиця 5. Індеси модернізації (ІМ) та нестабільності (ІІ) ценофлор класів піонерної рослинності України
 Table 5. Indices of modernization (IM) and fluctuation (IJ) of coenofloras of the classes of pioneer vegetation in Ukraine

Індекс	ЦФ	АММ	ВІД	САК	СРІ	СРІ	СРІ	СРІ	СРІ	СРІ	СРІ
ІМ	50,4	68	46,6	53,8	40	50	51,3	55,3	52,4	50	33,3
ІІ	1,5	3	4,3	-	-	8,3	1,2	5,2	0,4	2,1	-

Таблиця 6. Матриця розподілу видів-трансформерів в угрупованнях піонерної рослинності України
Table 6. Distribution matrix of transformers in plant communities of pioneer vegetation of Ukraine

Вид	АММ	BID	САК	CRI	CRY	FEV	CRU	COR	ISO	THE
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>										
<i>Amorpha fruticosa</i>										
<i>Anisantha tectorum</i>										
<i>Apera spica-venti</i>										
<i>Bidens frondosa</i>										
<i>Centaurea diffusa</i>										
<i>Conyza canadensis</i>										
<i>Echinocystis lobata</i>										
<i>Elaeagnus angustifolia</i>										
<i>Impatiens glandulifera</i>										
<i>Solidago canadensis</i>										
<i>Phalacrolooma annuum</i>										

Staticetea. Індекси модернізації тут найнижчі (33,3% та 40% відповідно). Індекс нестабільності ценофлор класів піонерної рослинності України є невисоким (1,5%). У різних класах його значення коливаються від 0,4% (*Koelerio-Corynephoretea canescentis*) до 8,3% (*Crypsieteae aculeatae*). Флуктуаційні зміни флористичної структури не виявлені в класах *Cakiletea maritimae*, *Therosalicornietea* та *Crithmo-Staticetea*.

Виділено інвазійне ядро адвентивної фракції досліджених ценофлор та проведено його аналіз. З'ясовано, що найбільшою інвазійною спроможністю відзначається майже чверть усіх неаборигенів, виявлених у піонерних угрупованнях, 26 видів, які належать до 11 родин та 25 родів. Встановлено незначні відмінності у систематичній структурі інвазійних видів порівняно із адвентивною фракцією. Найчисельнішою залишається родина *Asteraceae* (12 видів або 42,3%), на другому місці *Poaceae* (3; 11,5%), на третьому *Brassicaceae* (2; 7,7%), на четвертому *Fabaceae* (2; 7,7%). Решта родин є одновидовими. Таким чином, систематичний спектр провідних родин інвазійного ядра зберігає основні риси адвентивної флори досліджених ценозів.

Розподіл за групами інвазійних мікрохроно-елементів свідчить про посилення активних процесів проникнення адвентивних рослин останнім часом, чому сприяють збільшення інтенсивності впливу на ці угруповання та їхня низька антропоотолерантність. Майже вдвічі переважають кенофіти (17 видів, 65,4%), за ними – археофіти (8, 34,6%). За ступенем натуралізації більшість складають епекофіти (11, 42,3%). Високою є участь агріо-епекофітів (9 видів, 34,6%) та агріофітів (6, 23%), що є свідченням небезпечних

тенденцій нині та збереження їх у майбутньому за посилення антропогенного навантаження. Оскільки, перші виявляють сталу активність щодо освоєння напівприродних місцезростань, а другі потенційно є найбільш небезпечними саме для природних угруповань. Найбільш вразливими до фітоінвазій виявилися угруповання класів *Bidentetea*, в яких зафіксовано 14 видів інвазійних рослин (53,8% усіх виявлених у піонерних ценозах) та *Isoëto-Nanojuncetea*, в угрупованнях якого відмічено 13 таксонів (50%) цієї групи.

Особливо загрозливим слід вважати те, що серед усіх видів інвазійних рослин досліджених ценофлор половина є трансформерами, які мають потужну інвазійну спроможність. Серед таких *Amorpha fruticosa* L., *Ambrosia artemisiifolia*, *Anisantha tectorum*, *Apera spica-venti* (L.) P.Beauv., *Bidens frondosa* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Conyza canadensis*, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray, *Elaeagnus angustifolia* L., *Impatiens glandulifera* Royle, *Solidago canadensis* L. та *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort. Ці види в угрупованнях піонерної рослинності, що мають і так послаблені ценотичні зв'язки, легко долають F-бар'єр, особливо за умови посилення антропогенного впливу. Найбільше трансформерів відмічено в ценозах *Bidentetea* (табл. 6), що пояснюється специфікою ценозів класу, які формуються на порушених рудералізованих добре зволжених нітрифікованих ектопах, які вкрай сприятливі для вселення та масового поширення рослин із підвищеною інвазійною спроможністю. За таких умов ці угруповання є потенційним джерелом загрози не лише для екологічно близьких ценозів, зокрема прибережно-водних, але й інших контактних, більш мезофітних. Також значну загрозу види трансформери становлять для

вкрай вразливого й унікального наноефемерету (клас *Isoëto-Nanojuncetea*), оскільки змінюють не лише флористичний склад та ценотичну структуру цих угруповань, а й здатні перетворювати умови середовища за рахунок збагачення ґрунту сполуками азоту або споживання значної кількості водних ресурсів.

У цілому види-трансформери в угрупованнях піонерної рослинності складають потужну конкуренцію аборигенним видам, здійснюючи різні впливи за ступенем і характером. Вони здатні погіршувати життєвість популяцій місцевих видів, пригнічуючи їхній ріст, розвиток, відтворення, стійкість та знижуючи щільність. Небезпечною є потенційна загроза гібридизації із аборигенними видами, особливо тими, що є діагностичними у синтаксонах різного рангу класифікації і що призводить до локального зникнення представників місцевої флори та незворотних змін у складі рослинних угруповань.

Висновки

Адвентивну фракцію ценофлор класів піонерної рослинності України складають 113 видів вищих судинних рослин з 88 родів та 32 родин. Найменш стійкими серед ценозів новоутворених місцезростань є угруповання піщаних та галькових морських узбереж (*Cakiletea maritimae*), низькорослих терофітів, що зростають в умовах періодичної різкої зміни зволоження (*Isoëto-Nanojuncetea*), а також рудералізовані нітрифіковані ценози, які поширені біля водойм та водотоків (*Bidentetea*).

У складі адвентивної фракції значна питома вага належить видам із високим ступенем натуралізації та потужною інвазійною спроможністю. Виявлено 12 видів-трансформерів, які є загрозою для флористичного різноманіття та фітоценотичного багатства цього унікального і водночас вразливого типу рослинності.

У зв'язку з інтенсивним поширенням видів адвентивних рослин, особливо із високим інвазійним потенціалом, актуальним є комплекс заходів, спрямованих на мінімізацію їхнього впливу. Серед них першочерговим є організація екологічного комп'ютеризованого моніторингу за появою та поширенням адвентивних рослин, а також реалізація відповідних, насамперед превентивних заходів, спрямованих на запобігання масовим інвазіям неаборигенних видів у піонерні та контактні з ними фітоценози. Ці завдання

мають стати невід'ємною частиною стратегії збереження піонерної рослинності як особливого та унікального типу.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Dubyna D.V., Dvoretzkyi T.V., Dzyuba T.P., Tymoshenko P.A. 2016a. *Chornomorskyi Botanical Journal*, 12(2): 107–123. [Дубина Д.В., Дворецький Т.В., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. 2016а. Біоморфологічна структура ценофлор піонерної рослинності України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 12(2): 107–123].
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Iemelyanova S.M., Davydov D.A. 2016b. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(1): 11–20. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Ємельянова С.М., Давидов Д.А. 2016б. Сучасний стан та актуальні завдання охорони піонерної рослинності України. *Український ботанічний журнал*, 73(1): 11–20].
- Dubyna D.V., Dvoretzkyi T.V., Iemelyanova S.M., Dzyuba T.P., Tymoshenko P.A. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(5): 421–430. [Дубина Д.В., Дворецький Т.В., Ємельянова С.М., Дзюба Т.П., Тимошенко П.А. 2017. Систематична структура ценофлор класів піонерної рослинності України. *Український ботанічний журнал*, 74(5): 421–430]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.05.421>
- Jackowiak B. 1990. *Antropogeniczne przemiany flory roslin naczyniowych Poznania*. Poznan: Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu Adama Mickiewicza, 232 s.
- Kornaś J. 1968. A geographical-historical classification of synanthropic plants. *Materiały Zakładu Fitosocjologii Stosowanej Uniwersytetu Warszawskiego*, 25: 33–41.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 345 pp. + xxiii.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Carni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomesch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(1): 1–783.
- Protopopova V.V. 1991. *Sinantropnaya flora Ukrainy i puti ee razvitiya*. Kiev: Naukova Dumka, 204 pp. [Протопопова В.В. 1991. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Киев: Наукова думка, 204 с.].
- Protopopova V.V., Mosyakin S.L., Shevera M.V. 2002. *Fito-invazii v Ukraini yak zahroza bioriznomanitnyu: suchasnyi stan i zavdannya na maybutnye*. Kyiv, 32 pp. [Протопопова В.В., Мосякін С.Л., Шевера М.В. 2002. Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє. Київ, 32 с.].
- Shmidt V.M. 1980. *Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike*. Leningrad: Nauka, 176 pp. [Шмидт В.М. 1980. Статистические методы в сравнительной флористике. Ленинград: Наука, 176 с.].
- Tolmachev A.I. 1974. *Vvedenie v geografiju rastenij*. Leningrad: Izd-vo Leningrad. Univ., 244 pp. [Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та, 244 с.].

Рекомендує до друку М.В. Шевера