

## Методичні аспекти прогнозування поширення чужорідних видів на основі фітоіндикації

ВАСИЛЬ ВАСИЛЬОВИЧ БУДЖАК

ЯКІВ ПЕТРОВИЧ ДІДУХ

ІЛЛЯ ІЛЛІЧ ЧОРНЕЙ

АЛЛА ІЛАРІОНІВНА ТОКАРЮК

BUDZHAK V.V., DIDUKH YA.P., CHORNEY I.I., TOKARIUK A.I. (2019). **Methodological aspects of prediction of distribution of alien species on the basis of phytosociology.** *Chornomors'k. bot. z.*, **15** (2): 113–123. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–2–2

The penetration of the invasive species into the natural habitats will be successful if ecological optimum of most factors for invading species coincides with the stress zone of these factors for the habitat, that means entering the value range of, so called, «reduced coenotic competition». The hypothesis was verified following analysis of 2,736 geobotanical descriptions of plant communities from the territory of Prut and Siret high basins. This flora includes 106 adventive species and 5 species-transformers among them. There was analyzed the coinciding degree of the ranges of model species' tolerance zones (*Erigeron annuus* (L.) Desf. (species-transformer), *Cichorium intybus* L. (invasive species), *Sisyrinchium septentrionale* E. P. Bicknell (invasive species) and communities towards 12 leading ecological factors such as soil hydrological regimen (Hd), humidification variability (fH), aeration (Ae), acidity (Rc), salification (Tr (SI)), soil carbonate content (Ca), content of assimilable nitrogen (Nt), thermal regimen (Tm), climate humidity (Om), climate continentality (Kn), climate hardness (Cr), light regimen (Lc)). It was found that the model species are present only in the plant communities, where total overlap of tolerance zones of leading ecological factors reach 80–100%. The authors have formed 3D-models that illustrate correlation between the overlap level of species ecological optimum, stress zone and plant communities ecological optimum, which can be used for estimation of alien species invasive possibilities and detecting potential plant communities for their adoption.

*Key words:* plant communities, alien species, ecological factors, ecological optimum, stress zone, models

БУДЖАК В.В., ДІДУХ Я.П., ЧОРНЕЙ І.І., ТОКАРЮК А.І. (2019). **Методичні аспекти прогнозування поширення чужорідних видів на основі фітоіндикації.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **15** (2): 113–123. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–2–2

Проникнення інвазійних видів у природні угруповання буде успішним у тому випадку, якщо зона оптимуму більшості факторів для інвазійного виду буде накладатися (перекривати) на стресову зону цих самих факторів для угруповання, тобто потрапляти у діапазон значень так званої зони «зниженої ценотичної конкуренції». Дана гіпотеза перевірена на основі аналізу 2736 геоботанічних описів трав'яних угруповань, які належать до 26 союзів з території верхніх басейнів Прута та Сірету, у складі флори яких виявлено 106 чужорідних видів, у тому числі 5 видів-трансформерів. Проаналізовано ступінь перекриття діапазонів зон толерантності модельних видів (*Erigeron annuus* (L.) Desf. (вид трансформер), *Cichorium intybus* L. (інвазійний вид), *Sisyrinchium septentrionale* E. P. Bicknell (інвазійний вид) та угруповань у відсотках за відношенням до 12 провідних екофакторів (водний режим ґрунту (Hd), змінність зволоження (fH), аерованість (Ae), кислотний режим (Rc), сольовий режим (Tr (SI)), вміст карбонатів у ґрунті (Ca), вміст засвоєваних форм азоту (Nt), термоклімат (терморезим) (Tm), вологість клімату (омброрезим) (Om), континентальність клімату (контрасторезим) (Kn), суворість зим (кріорезим) (Cr),



освітлення (Lc)). Встановлено наявність модельних видів у складі угруповань тих союзів, де спостерігається сумарне перекриття зон толерантності екофакторів на 80-100%. Сформовано тривимірні моделі, що ілюструють залежність між часткою перекриття зони оптимуму виду, стресової зони та зони оптимуму угруповання, які можна використати для оцінки можливості проникнення інвазійних видів у природні рослинні угруповання та виявити потенційні угруповання для їх закріплення.

*Ключові слова:* рослинні угруповання, чужорідні види, екофактори, зона оптимуму, стресова зона, моделі

Буджак В.В., Дидух Я.П., Чорней И.И., Токарюк А.И. (2019). **Методические аспекты прогнозирования распространения чужеродных видов на основе фитоиндикации.** *Черноморск. бот. ж.*, **15** (2): 113–123. doi: 10.32999/ksu1990–553X/2019–15–2–2

Проникновение инвазионных видов в естественные сообщества будет успешным в том случае, если зона оптимума большинства факторов для инвазионного вида будет накладываться (перекрывать) на стрессовую зону этих же факторов для сообщества, то есть попадать в диапазон значений так называемой зоны «сниженной ценотической конкуренции». Данная гипотеза проверена на основе анализа 2736 геоботанических описаний травяных сообществ, принадлежащих к 26 союзам с территории верхних частей бассейнов Прута и Серета, в составе флоры которых обнаружены 106 чужеродных видов, в том числе 5 видов-трансформеров. Проанализирована степень перекрытия диапазонов зон толерантности модельных видов (*Erigeron annuus* (L.) Desf. (вид трансформер), *Cichorium intybus* L. (инвазивный вид), *Sisyrinchium septentrionale* E. P. Bicknell (инвазивный вид) и сообществ в процентах по отношению к 12 ведущим экофакторам (водный режим почвы (Hd), изменчивость увлажнения (fH), аэрированность (Ae), кислотный режим (Rc), солевой режим (Tr (Sl)), содержание карбонатов в почве (Ca), содержание усваиваемых форм азота (Nt), термоклимат (терморезим) (Tm), влажность климата (омброрезим) (Om), континентальность климата (контрасторезим) (Kn), суровость зим (криорезим) (Cr), освещение (Lc)). Установлено наличие модельных видов в составе сообществ тех союзов, где наблюдается суммарное перекрытие зон толерантности экофакторов на 80–100%. Сформированы трехмерные модели, иллюстрирующие зависимость между долей перекрытия зоны оптимума вида, стрессовой зоны и зоны оптимума сообщества, которые можно использовать для оценки возможности проникновения инвазионных видов в природные растительные сообщества и определить потенциальные сообщества для их закрепления.

*Ключевые слова:* растительные сообщества, чужеродные виды, экофакторы, зона оптимума, стрессовая зона, модели

Останнім часом зростає актуальність проблеми «інвазійних видів», які потрапивши у нові для них умови створюють серйозну загрозу не тільки аборигенним видам, а й природним угрупованням. Тому проблема біологічних інвазій розглядається сьогодні як одна із загроз біорізноманіттю [RICHARDSON et al., 2000; GLOBAL STRATEGY..., 2001; ПРОТОПОРОВА et al., 2002, 2006; BURDA, PRYDATKO, 2005; A COMPARATIVE ASSESSMENT..., 2011; BLACKBURN et al., 2014; KONVENTSIA ..., 2015; ZAVYALOVA, 2017; FOXCROFT ET AL., 2017].

Єдиної думки про причини успіху видів-переселенців на нових територіях немає, але окремо розглядаються теорії про роль комплексу абіотичних факторів [GRIME, 1979; LONSDALE, 1999; МАК et al., 2000; HIERRO et al., 2005; REJMANEK et al., 2005; MOSYAKIN, 2009; ROUT, CALLAWAY, 2009; FENG et al., 2009]. Деякі автори [PETITPIERRE et al, 2012] вважають, що види, потрапивши у нові для себе умови, не змінюють відношення до абіотичних факторів, тобто діапазон їх толерантності залишається таким же, як і на батьківщині.

Це означає, що об'єм потенційної еконіші зберігається, однак її реалізація залежить від можливостей вселення виду до складу ценозу, тобто «упаковки» цієї ніші

в екопростір [DIDUKH, 2012b]. Результат такої «упаковки» залежить не тільки від відповідних умов існування, а й від того, як даний вид співіснуватиме з іншими. Позитивний результат отримується тоді, коли вселення нового виду не підвищує внутрішню напруженість у ценозі, а, навпаки, розширює екопростір ценозу. Це відбувається за рахунок різних механізмів, які ще недостатньо досліджені. Одним із прикладів таких механізмів є пізніший розвиток і квітування чужорідних видів відносно аборигенних, що є відповіддю на збільшення тривалості вегетативного сезону, а відтак додаткове нарощування енергетичного потенціалу екосистеми, збільшення і розширення різноманітності консортивних зв'язків, зокрема щодо ентомофільних комах, зниження «напруженості» аллопатичних відносин у кореневій системі та низки інших, що потребує спеціальних експериментальних досліджень.

Виходячи з цього важливо вивчати межі толерантності видів-прибульців у нових умовах, а також оцінити їх місце за відношенням до діапазону витривалості угруповань, на основі чого можливо визначити напрямок (вектор) поширення та провести оцінку їх потенційної загрози для біотопу. Провідна роль в оцінці екологічних факторів сьогодні належить біоіндикації, в основу якої покладено закон екологічної толерантності видів [DIDUKH, 2012a].

Відповідно до закону толерантності Шелфорда [SHELFORD, 1931, 1932] існування будь якого організму (угруповання) залежить від комплексу екологічних факторів, стосовно кожного з яких у організму (угруповання) існує певний діапазон витривалості. Загальноприйняте графічне зображення реакції організму (угруповання) на інтенсивність дії фактору (чинника) – крива толерантності, яка нагадує криву нормального розподілу (Рис. 1).

На градієнті будь-якого екологічного фактору поширення виду обмежено межами толерантності (Рис. 1). Між цими межами є відрізок – екологічний оптимум, де умови для конкретного виду (угруповання) найбільш сприятливі і тому формується найбільша біомаса та висока щільність популяції, а відтак він найоптимальніше засвоює та використовує енергію. Ліворуч і праворуч від оптимуму – субоптимальні зони, де умови для існування менш сприятливі, а далі – зона песимуму, у якій вид (угруповання) стають більш уразливими до дії несприятливих факторів абіотичної та біотичної природи.

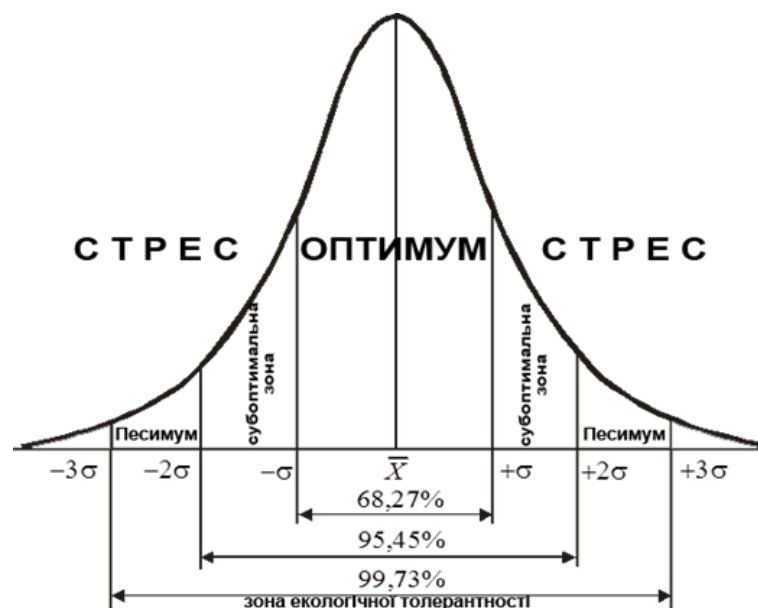


Рис. 1. Крива толерантності та її відповідність закону нормального розподілу на прикладі правила 3σ.

Fig. 1. The curve of tolerance and its compliance with normal distribution by the case of 3σ rule.

Як зазначає Ю. Одум (1975), чим ширший діапазон толерантності, тим вид має більше поширення, але водночас при цьому рівень спеціалізації знижується. Чужорідні види відзначаються якраз тим, що мають широкий діапазон толерантності до зовнішніх умов і низький рівень спеціалізації, тому вони не проникають в біотопи, які формуються в екстремальних умовах. Однак, такий загальний постулат в реальних умовах порушується тим, що між показниками широти екологічних амплітуд видів за різними факторами часто не корелює. Організми можуть мати широкий діапазон толерантності щодо одного фактора і вузький діапазон щодо іншого. Тобто, і в екології можна говорити про принцип «гетеробатмії» [ТАКНТАДЗАН, 2001], тому важливою є кількісна оцінка екологічних амплітуд видів за відношенням до дії тих чи інших екофакторів.

Одним з важливих напрямів такої оцінки є фітоіндикація, у процесі якої як індикатори використовують ознаки та властивості рослин чи їх певну сукупність. Такі ознаки рослин та їх угруповань, як чутливість, візуальність, емерджентність, визначають придатність фітоіндикації для екологічних досліджень, експертиз, прогнозування поведінки, стану і розвитку екосистем чи окремих видів [DIDUKH, 2012b].

Процес проникнення нового виду в угруповання супроводжується конкурентною боротьбою з аборигенними видами, і чим більше збігатимуться межі їх толерантності, тим гострішою буде ця боротьба. Зважаючи на це можна припустити, що проникнення інвазійних видів у природні угруповання буде успішним у тому випадку, якщо зона оптимуму більшості факторів для інвазійного виду буде накладатися (перекривати) на стресову зону цих самих факторів для угруповання (рис. 2), тобто потрапляти у діапазон значень так званої зони «пониженої ценотичної конкуренції» [DIDUKH, 1988].

### Матеріали та методи досліджень

Для перевірки цього припущення нами використано 2736 геоботанічних описів трав'яних угруповань, які належать до 26 союзів з території верхніх басейнів Прута та Сирету. У складі флори цих угруповань виявлено 106 чужорідних видів, у тому числі 5 видів-трансформерів. Для аналізу було обрано три модельні види (*Erigeron annuus* (L.) Desf. (вид трансформер), *Cichorium intybus* L. (інвазійний вид), *Sisyrinchium septentrionale* E. P. Bicknell (інвазійний вид)). Нами проаналізовано ступінь перекриття діапазонів зон толерантності модельних видів та угруповань у відсотках за відношенням до 12 провідних екофакторів. Окремо враховували перекриття зон оптимуму модельного виду і стресової зони для угруповання та максимальне проективне покриття модельного виду у складі угруповань. Розрахунок фітоіндикаційних показників провідних екологічних факторів: (водний режим ґрунту (Hd), змінність зволоження (fH), аерованість (Ae), кислотний режим (Rc), сольовий режим (Tr (Sl)), вміст карбонатів у ґрунті (Ca), вміст засвоюваних форм азоту (Nt), термоклімат (терморезим) (Tm), вологість клімату (омброрезим) (Om), континентальність клімату (контрасторезим) (Kn), суворість зим (кріорезим) (Cr), освітлення (Lc)) здійснювали за методикою Я.П. Дідуха й П.Г. Плюти [ЕКОФЛОРА ..., 2000] на основі екологічних шкал [DIDUKH, 2011]. Виділення основних синтаксонів рослинності та розрахунок бальних показників проводили в середовищі програми JUICE [TICHU, 2002; KUZEMKO et al., 2015].

Для кожного фактору розраховували середню арифметичну (M) та середнє квадратичне відхилення (стандартну похибку) (SD). Діапазон значень фактору  $M \pm SD$ , нами прийнято як ширину зони оптимуму, а значення що знаходяться за межами  $\pm 1SD$  – зона стресу.

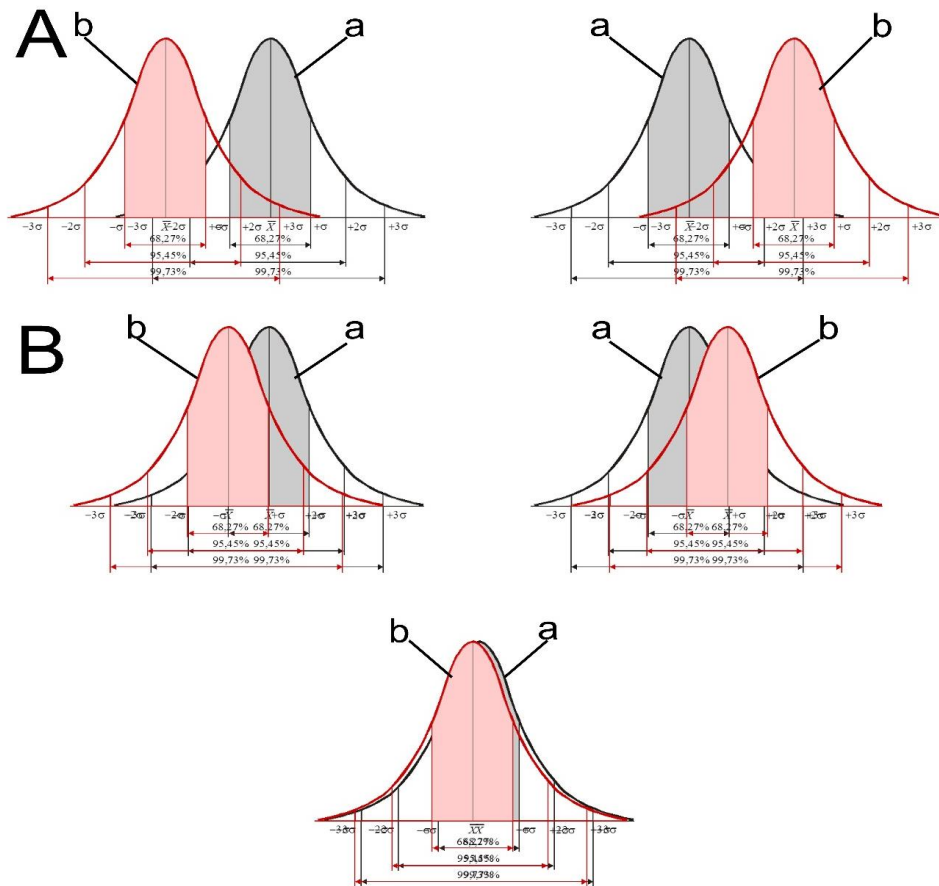


Рис. 2. Варіанти накладання меж толерантності інвазійного виду (b) на межі толерантності угруповання (a): А) зона оптимуму інвазійного виду перекриває стресові зони угруповання; В) зона оптимуму інвазійного виду перекриває зону оптимуму угруповання. (червоний – межі толерантності інвазійного виду; сірий – діапазон толерантності угруповання).

Fig. 2. Overlap versions of the invasive species' tolerance zones (b) on the edge of tolerance of plant community (a): A) the invasive species' ecological optimum overlaps the stress zones of plant community; B) the invasive species' ecological optimum overlaps the ecological optimum of plant community (red indicates the limits of the invasive species' tolerance, gray - the range of tolerance of plant community).

### Результати досліджень

Встановлено (Таблиця 1–3), що модельні види присутні у складі угруповань тих союзів, де спостерігається сумарне перекриття зон толерантності екофакторів на 80–100 %. На основі отриманих даних у програмі Statistica сформовано тривимірну модель (Рис. 3), яка чітко ілюструє залежність між часткою перекриття зони оптимуму модельного виду стресової зони та зони оптимуму угруповання. Отримані середні (оптимальні) показники кліматичних факторів (Таблиця 4) досить близькі і свідчать про те, що зазначені види за відношенням до шкали термоклімату є субмезотерми, континентальності – геміконтинентали (крім *Sisymbrium septentrionale* – геміокеаніст), кріорежиму – гемікріофіти, омброрежиму – субаридофіти-субомброфіти. Ці показники відповідають середній (оптимальній) частині відповідної екологічної шкали, яка у цьому діапазоні є найширшою (евритопною) [Didukh et al., 2000]. Запропонована нами [Didukh, 2008] методика аналізу положення цих середніх показників за відношенням до ізохор певних кліматичних факторів свідчить про те, що точка їх перетину (тобто оптимум угруповань) знаходиться дещо південніше, у зоні Молдавської височини. У даному, розташованому північніше регіоні (верхня частина басейнів Прута і Сірету), ці угруповання знаходяться поза зоною оптимуму, у субоптимальній, а, можливо, і стресовій зоні.

Таблиця 1

Матриця збігу діапазонів толерантності *Erigeron annuus* (L.) Desf. та трав'яних угруповань верхніх басейнів Прута і Сірету

Table 1

Coincidence matrix of tolerance ranges of *Erigeron annuus* (L.) Desf. and grass communities of Prut and Siret high basins

ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР	СОЮЗИ*	ART-03A	SES-01C	SES-01G	FES-05C	FES-01B	FES-02A	FEP-01A	FEP-01C	TRI-02B	MOL-01A	MOL-05B	MOL-01C	MOL-05D	MOL-08D	MOL-08A	MOL-08E	MOL-05A	MOL-10A	MOL-03A	MUL-02C	MUL-02A	MUL-02B	NAR-01D	NAR-01B	SCH-01A	GER-01B		
		% збігу	100.0	58.3	58.3	66.7	100.0	100.0	100.0	75.0	41.7	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	75.0	83.3	100.0	91.7	100.0	75.0	50.0	50.0	91.7	75.0	50.0	100.0	
	оптимум	100.0	58.3	41.7	58.3	100.0	75.0	100.0	58.3	33.3	100.0	75.0	83.3	91.7	66.7	41.7	75.0	83.3	75.0	66.7	58.3	50.0	41.7	41.7	50.0	91.7	41.7	25.0	83.3
	стрес	0.0	0.0	16.7	8.3	0.0	25.0	0.0	16.7	8.3	0.0	25.0	16.7	8.3	33.3	33.3	8.3	25.0	25.0	25.0	41.7	25.0	8.3	8.3	41.7	33.3	25.0	16.7	
	% описів за участю виду	20.0				5.8	11.5	19.1			22.1	8.1	5.6	9.5	6.7		6.3			4.9								26.9	
	максимальний % покриття	2.0				5.0	2.0	3.0			22.0	3.0	15.0	20.0	0.1		0.5			3.0								13.0	
Водний режим ґрунту (гідроморфа)	Hd	оптимум	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес					+						+	+	+	+					+									
Змінність зволоження	fH	оптимум	+			+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+					+	+		+	
	стрес								+																				
Кислотний режим ґрунту	Rc	оптимум	+	+	+		+	+	+		+	+			+	+	+	+	+	+							+	+	
	стрес				+								+	+							+	+			+				
Сольовий режим	Sl	оптимум	+			+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+									
	стрес															+				+					+			+	
Вміст карбонатів у ґрунті	Ca	оптимум	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес						+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Вміст засвоюваних форм азоту	Nt	оптимум	+	+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес																		+						+	+		+	
Аерованість ґрунту	Ae	оптимум	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+					+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес			+			+					+		+						+									
Термоклімат (терморезим)	Tm	оптимум	+			+	+	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+								+	
	стрес												+	+	+					+	+				+	+			
Вологість клімату (омброрезим)	Om	оптимум	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес								+											+	+				+	+		+	
Континентальність клімату (контрасторезим)	Kp	оптимум	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес			+												+		+		+	+					+			
Суворість зим (кріорезим)	Cr	оптимум	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес									+					+	+											+		
Освітлення	Lc	оптимум	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
	стрес																												
		оптимум	12	7	5	7	12	9	12	7	4	12	9	10	11	8	5	9	9	8	7	6	5	5	6	5	3	10	
		стрес	0	0	2	1	0	3	0	2	1	0	3	2	1	4	4	1	3	3	5	3	1	1	5	4	3	2	

\* – тут і далі назви союзів подано за «Vegetation of Europe...» [MUCINA et al., 2016]: ART-03A – *Convolvulo arvensis-Agrophyron repentis*; SES-01C – *Caricion ferrugineae*; SES-01G – *Festuco saxatilis-Seslerion bielzii*; FES-05C – *Bromo pannonici-Festucion cikhegyensis*; FES-01B – *Cirsio-Brachypodium pinnati*; FES-02A – *Festucion valesiaca*; FEP-01A – *Festucion pseudovinae*; FEP-01C – *Puccinellion limosae*; TRI-02B – *Juncion trifidi*; MOL-01A – *Arrhenatherion elatioris*; MOL-05B – *Calthion palustris*; MOL-01C – *Cynosurion cristati*; MOL-05D – *Deschampsion cespitosae*; MOL-08D – *Filipendulion ulmariae*; MOL-08A – *Filipendulo-Petasition*; MOL-08E – *Mentho longifoliae-Juncion inflexi*; MOL-05A – *Molinion caeruleae*; MOL-10A – *Potentillion anserinae*; MOL-03A – *Trisetio flavescens-Polygonion bistortae*; MUL-02C – *Calamagrostion arundinaceae*; MUL-02A – *Calamagrostion villosae*; MUL-02B – *Trisetion fusci*; NAR-01D – *Nardo-Agrostion tenuis*; NAR-01B – *Violion caninae*; SCH-01A – *Caricion davallianae*; GER-01B – *Trifolion medii*.

Таблиця 2  
Матриця збігу діапазонів толерантності *Cichorium intybus* L. та трав'яних угруповань верхніх басейнів Прута і Сірепу

Table 2  
Coincidence matrix of tolerance ranges of *Cichorium intybus* L. and grass communities of Prut and Siret high basins

ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР	СОЮЗИ		ART-03A	SES-01C	SES-01G	FES-05C	FES-01B	FES-02A	FEP-01A	FEP-01C	TRI-02B	MOL-01A	MOL-05B	MOL-01C	MOL-05D	MOL-08D	MOL-08A	MOL-08E	MOL-05A	MOL-10A	MOL-03A	MUL-02C	MUL-02A	MUL-02B	NAR-01D	NAR-01B	SCH-01A	GER-01B		
	% збігу		100.	58.3	66.7	75.0	100.	100.	100.	100.	75.0	33.3	100.	83.3	100.	100.	91.7	41.7	75.0	100.	75.0	100.	66.7	41.7	41.7	91.7	66.7	41.7	100.	
	оптимум		100.0	50.0	50.0	58.3	100.0	83.3	100.0	100.0	58.3	25.0	100.0	75.0	91.7	66.7	58.3	16.7	75.0	75.0	58.3	58.3	41.7	16.7	16.7	33.3	41.7	41.7	16.7	66.7
	стрес		0.0	8.3	16.7	16.7	0.0	16.7	16.7	0.0	16.7	8.3	0.0	8.3	8.3	33.3	33.3	25.0	0.0	25.0	16.7	16.7	25.0	25.0	8.3	50.0	25.0	25.0	33.3	
	% описів за участю виду		20.0				9.7	18.4	19.1				47.5		11.5	4.8		12.5		20.0	4.2								11.5	
	максимальний % покриття		3.0				3.0	3.0	2.0				10.0		50.0	1.0		0.5		0.5	3.0								13.0	
Водний режим ґрунту (гідроморфа)	Hd	оптимум	+	+	+		+		+	+	+	+		+							+	+			+				+	
		стрес						+							+				+				+	+		+				
Змінність зволоження	fH	оптимум	+			+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+		+				+	+			+	
		стрес								+																				
Кислотний режим ґрунту	Rc	оптимум	+		+		+	+	+			+	+			+	+	+	+	+								+	+	
		стрес		+		+								+	+							+				+				
Сольовий режим	Sl	оптимум	+			+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+	+									+	
		стрес																				+				+			+	
Вміст карбонатів у ґрунті	Ca	оптимум	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+					+	+	
		стрес									+		+	+	+	+						+	+				+		+	
Вміст засвоюваних форм азоту	Nt	оптимум	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
		стрес			+	+															+					+	+	+	+	
Аерованість ґрунту	Ae	оптимум	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
		стрес						+													+								+	
Термоклімат (терморезим)	Tm	оптимум	+			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+								+	
		стрес															+					+	+			+	+			
Вологість клімату (омброрезим)	Om	оптимум	+			+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+							
		стрес								+									+	+	+	+				+	+		+	
Континентальність клімату (контрасторезим)	Kp	оптимум	+			+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+						+	
		стрес			+													+	+	+	+	+						+		
Суворість зим (кріорезим)	Cr	оптимум	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
		стрес																+	+	+	+	+		+		+	+	+	+	
Освітлення	Lc	оптимум	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
		стрес																						+		+	+	+	+	
		оптиму м	12	6	6	7	12	10	12	7	3	12	9	11	8	7	2	9	9	7	7	5	2	4	5	5	2	8		
		стрес	0	1	2	2	0	2	0	2	1	0	1	1	4	4	3	0	3	2	5	3	3	1	6	3	3	4		

Таблиця 3

Матриця збігу діапазонів толерантності *Sisyrinchium septentrionale* Bicknell та трав'яних угруповань верхніх басейнів Прута і Сирету

Table 3

Coincidence matrix of tolerance ranges of *Sisyrinchium septentrionale* Bicknell and grass communities of Prut and Siret high basins

ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР	СОЮЗИ	ART-03A	SES-01C	SES-01G	FES-05C	FES-01B	FES-02A	FEP-01A	FEP-01C	TRI-02B	MOL-01A	MOL-05B	MOL-01C	MOL-05D	MOL-08D	MOL-08A	MOL-08E	MOL-05A	MOL-10A	MOL-03A	MUL-02C	MUL-02A	MUL-02B	NAR-01D	NAR-01B	SCH-01A	GER-01B	
	% збігу	66.7	91.7	91.7	50.0	100.0	41.7	66.7	58.3	66.7	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	58.3	91.7	100.0	41.7	100.0	91.7	83.3	75.0	100.0	100.0	75.0	33.3	100.0
	оптимум	50.0	66.7	41.7	25.0	75.0	33.3	50.0	25.0	33.3	91.7	66.7	100.0	100.0	58.3	25.0	75.0	100.0	16.7	16.7	100.0	66.7	25.0	41.7	91.7	83.3	33.3	91.7
	стрес	16.7	25.0	50.0	25.0	25.0	8.3	16.7	33.3	33.3	8.3	33.3	0.0	0.0	41.7	33.3	16.7	16.7	0.0	25.0	0.0	25.0	58.3	33.3	8.3	16.7	41.7	8.3
	% описів за участю виду					2.3						6.5	3.1						43.8		6.0				1.5	3.7		
	максимальний % покриття					2.0						3.0	3.0						2.0		3.0				1.0	0.5		3.0
Водний режим ґрунту (гідроморфа)	Hd																											
	стрес	+						+	+										+									
Змінність зволоження	fH																											
	стрес								+																			
Кислотний режим ґрунту	Rc																											
	стрес			+																								
Сольовий режим	Sl																											
	стрес			+	+																							
Вміст карбонатів у ґрунті	Ca																											
	стрес	+	+																									
Вміст засвоюваних форм азоту	Nt																											
	стрес	+	+																									
Аерованість ґрунту	Ae																											
	стрес																											
Термоклімат (терморезим)	Tm																											
	стрес	+	+	+	+	+	+	+	+																			
Вологість клімату (омброрезим)	Om																											
	стрес			+	+																							
Континентальність клімату (контрасторезим)	Kp																											
	стрес																											
Суворість зим (кріорезим)	Cr																											
	стрес	+	+	+	+	+	+	+	+																			
Освітлення	Lc																											
	стрес	+	+	+	+	+	+	+	+																			
	оптимум	6	8	5	3	9	4	6	3	4	11	8	12	12	7	3	9	12	2	12	8	3	5	11	10	4	11	
	стрес	2	3	6	3	3	1	2	4	4	1	4	0	0	5	4	2	0	3	0	3	7	4	1	2	5	1	

Таблиця 4

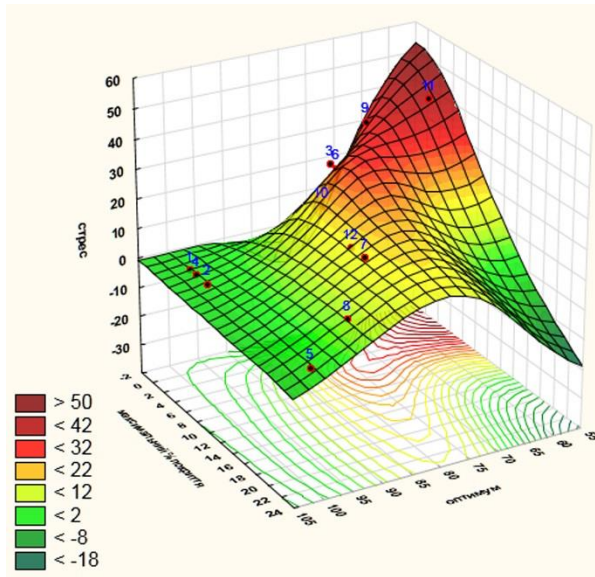
Середні показники кліматичних факторів інвазійних видів

Table 4

Average climatic conditions of invasive species

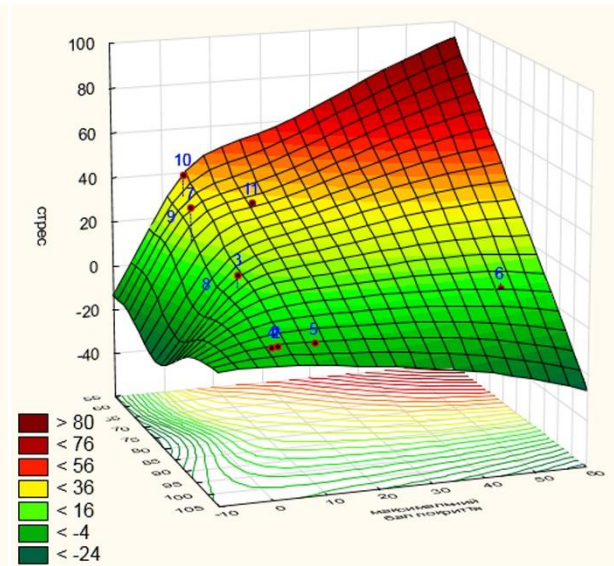
Вид	Tm	Cr	Kp	Om
<i>Ambrosia artemisifolia</i>	9,1	8,63	8,86	11,47
<i>Erigeron annuus</i>	8,65	8,45	8,41	12,2
<i>Solidago canadensis</i>	8,92	8,57	8,58	12,05
<i>Cichorium intybus</i>	8,67	8,49	8,59	12,02
<i>Sisyrinchium sepseptentrionale</i>	8,15	8,42	7,96	12,93





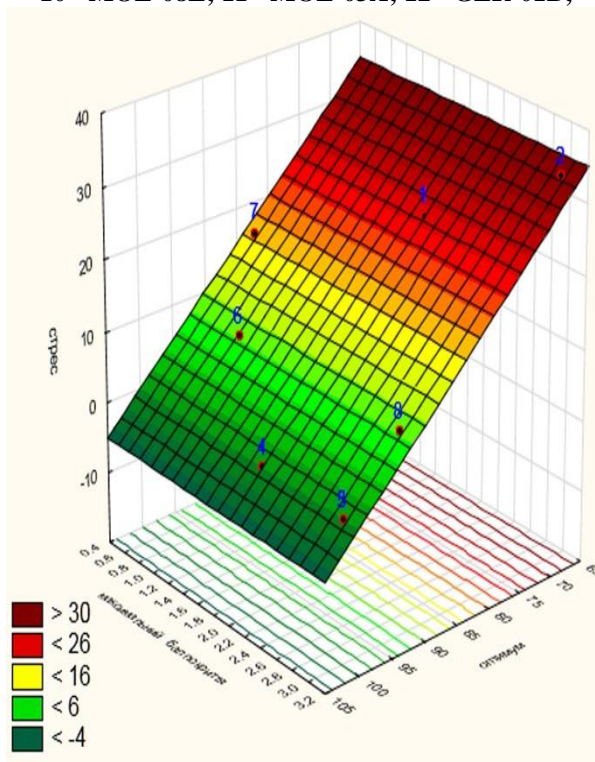
*Erigeron annuus* (L.) Desf.

1 – ART-03A\*; 2 – FES-01B; 3 – FES-02A;  
4 – FEP-01A; 5 – MOL-01A; 6 – MOL-05B;  
7 – MOL-01C; 8 – MOL-05D; 9 – MOL-08D;  
10 – MOL-08E; 11 – MOL-03A; 12 – GER-01B;



*Cichorium intybus* L.

1 – ART-03A; 2 – FES-01B; 3 – FES-02A;  
4 – FEP-01A; 5 – MOL-01A; 6 – MOL-01C;  
7 – MOL-05D; 8 – MOL-08E; 9 – MOL-10A;  
10 – MOL-03A; 11 – GER-01B;



*Sisyrrinchium septentrionale* Bicknell

1 – FES-01B; 2 – MOL-05B; 3 – MOL-01C;  
4 – MOL-05A; 5 – MOL-03A; 6 – NAR-01D  
7 – NAR-01B; 8 – GER-01B

Рис. 3. Залежність між ступенем перекриття меж толерантності модельних видів та природних угруповань і ступінь ризику їх проникнення \* – див. примітку таблиці 1.

Fig. 3. Correlation between the overlap level of model species' ecological optimum and plant communities, and risk level of their adoption (abbreviations of unions are presented in Table 1).

## Висновки

Таким чином, на основі проведеного аналізу встановлено, що чим більша частка екофакторів модельного виду у зоні оптимуму перекриває стресову зону угруповання, тим частіше вид проникає у зазначені угруповання та закріплюється у них.

Отже, запропонований підхід придатний для використання при оцінці можливості проникнення інвазійних видів у природні рослинні угруповання та виявленні потенційних угруповань для їх закріплення.

## References

- A COMPARATIVE assessment of existing policies on invasive species in the EU member states and in selected OECD countries. Final report by the European Commission (DG ENV) Unit B.2 Bio-diversity.: 258 p. [[http://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/docs/BIO\\_IAS\\_Policies\\_2011.pdf](http://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/docs/BIO_IAS_Policies_2011.pdf)].
- BLACKBURN T.M., ESSL F., EVANS T., HULME P.E., JESCHKE J.M., KÜHN I., KUMSCHICK S., MARKOVÁ Z., MRUGAŁA A., NENTWIG W., PERGL J., PYŠEK P., RABITSCH W., RICCIARDI A., RICHARDSON D.M., SENDEK A., VILÀ M., WILSON J.R.U., WINTER M., GENOVESI P., BACHER S. (2014). A Unified Classification of Alien Species Based on the Magnitude of their Environmental Impacts. *PLoS Biology*, **12**(5): 1–11.
- BURDA R.I., PRYDATKO V.I. (2005). Stan vydiv: chuzhoridni y invaziyni vydy (roslyny). In: *Ahrobioriznomanityta Ukrainy: teoriya, metodolohiya, indykatory, pryklady*. Kyiv: ZAT «Nichlava»: 271–276. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P. (1988). Ekoloho-tsenotycheskye osobennosti povedenyia nekotorykh relyktovykh y redkykh vydov v svete teorii ottesnenyia relyktov. *Botan. zhurn.*, **73** (12): 1686–1698. (in Russian)
- DIDUKH YA.P. (2008). *Heohrafichnyia struktura flory: defekt misheni. Etyudy fitoekolohii*. Kyiv: Aristey: 127–151. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P. (2012). Modern concepts of the ecological niches and approaches to their assessment. *NaUKMA Research Papers. Biology and Ecology*, **132**: 41–48. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P., PLYUTA P.G., PROTOPOVA V.V., YERMOLENKO V.M., KOROTCHENKO I.A., KARKUTSIEV G.M., BURDA R.I. (2000). *Ecoflora of Ukraine*. Kyiv: Phytosocenter, Vol. 2. 284 p. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P., PLYUTA P.H. (1994). Fitindykatsiya ekolohichnykh faktoriv. Kyiv: Naukova dumka, 280 p. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P. (1990). Methodological approaches to the problems of phytoindication of ecological factors. *Ukr. Bot. J.*, **47**(6): 5–12. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P. (2012). *Fundamentals of Bioindication*. Kyiv: Naukova dumka, 344 p. (in Ukrainian)
- DIDUKH YA.P. (2011). *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre: 176 p.
- FENG YU-L., LEI YA.-B., WANG R.-F., CALLAWAY R. M., VALIENTE-BANUET A., INDERJIT, LI YA.-P., ZHENG YU-L. (2009). Evolutionary tradeoffs for nitrogen allocation to photosynthesis versus cell walls in an invasive plant. *PNAS*, **106**(6): 1853–1856.
- FOXCROFT L.C., PYŠEK P., RICHARDSON D. M., GENOVESI P., MACFADYEN S. (2017). Plant invasion science in protected areas: progress and priorities. *Biol Invasions.*, **19**: 1353–1378.
- GLOBAL Strategy on Invasive Alien Species (2001). Convention of Biological Diversity, SBSTTA Sixth Meeting. Montreal: 52 p.
- GRIME J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester; New York; Brisbane & Toronto: John Wiley & Sons, 222 p.
- HIERRO J.L., MARON J.L., CALLAWAY R.M. (2005). A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J. Ecol.*, **93**: 5–15.
- KONVENTSIYA pro biolohichne riznomanityta. P'yatyi natsionalnyi zvit Ukrainy (2015). Kyiv: 68 p. (in Ukrainian)
- KUZEMKO A.A., BUDZHAK V.V., CHORNEY I.I., TOKARYUK A.I. (2015). *Osnovy roboty v seredovyshchi prohram TurboVeg ta JUICE*. Chernivtsi: Chernivetskyi nats. un-t., 64 p. (in Ukrainian)
- LONSDALE W.M. (1999). Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**: 1522 – 1536.
- MACK R.N., SIMBERLOFF D., LONSDALE W.M. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Issues in Ecology*, **5**: 1–20.
- MOSYAKIN A.S. (2009). An overview of main hypotheses of plant invasiveness. *Ukr. Bot. J.*, **66**(4): 466–476. (in Ukrainian)
- MUCINA, L., BÜLTMANN, H., DIERBEN, K., THEURILLAT, J.-P., RAUS, T., ČARNI, A., ŠUMBEROVÁ, K., WILLNER, W., DENGLE, J., GAVILÁN GARCÍA R., CHYTRÝ M., HÁJEK M., DI PIETRO R., IAKUSHENKO D., PALLAS J., DANIÉLS F.J.A., BERGMEIER E., SANTOS GUERRA A., ERMAKOV N., VALA-CHOVIČ M., SCHAMINÉE J.H.J., LYSENKO T., DIDUKH YA.P., PIGNATTI S., RODWELL J.S., CAPELO J.,

- WEBER H.E., SOLOMESHCH 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): 3–264.
- PETITPIERRE B., KUEFFER CH., BROENNIMANN O., RANDIN CH., DAEHLER C., GUISAN A. (2012). Climatic Niche Shifts Are Rare Among Terrestrial Plant Invaders. *Science*, **335**(6074): 1344–1348.
- ПРОТОПОВА V.V., МОСЯКІН S.L., ШЕВЕРА M.V. (2002). *Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманиттю: сучасний стан і завдання на майбутнє*. Kyiv: Instytut botaniky im. M. H. Kholodnoho NAN Ukrainy, 32 p. (in Ukrainian)
- REJMÁNEK M., RICHARDSON D.M., PYŠEK P. (2005). Plant invasions and invasibility of plant communities. In: *Vegetation ecology*. Oxford: Blackwell Science: 332–355.
- RICHARDSON D.M., PYSEK P., REJMANEK M., BARBOUR M.G., PANETTA F.D., WEST C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and distributions*, **6**(2): 93–107.
- ROUT M.E., CALLAWAY R.M. (2009). An invasive plant paradox. *Science*, **324**: 734–735.
- SHELFORD V.E. (1931). Some concepts of bioecology. *Ecology*, **12**(3): 455–467.
- SHELFORD V.E. (1932). Life zones, modern ecology and failure of temperature summing. *The Wilson Bulletin*, **44**: 144–157.
- ТАКНТАДЖАН А. (2001). *Principles of organization and transformation of complex systems: an evolutionary approach*. St. Petersburg: SPCPA Press, 121 p. (in Russian)
- TICHY L. (2002) JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, **13**(3): 451–453.
- ZAVYALOVA L.V. (2017). The most harmful invasive plant species for native phytodiversity of protected areas of Ukraine. *Biological systems*, **9**(1): 87–107. (in Ukrainian)

Рекомендує до друку  
Бойко М.Ф.

Отримано 20.06.2019

Адреси авторів:

V.V. Буджак, І.І. Чорней, А.І. Токарюк  
Чернівецький національний університет імені  
Юрія Федьковича  
вул. Коцюбинського, 2  
Чернівці 58001  
Україна  
e-mail: budzhakv@gmail.com

Authors' addresses:

V.V. Budzhak, I.I. Chorney, A.I. Tokariuk  
Yuriy Fedkovych Chernivtsi  
National University  
2, Kotsyubynsky St.  
Chernivtsi 58012  
Ukraine  
e-mail: budzhakv@gmail.com

Я.П. Дідух  
Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН  
України  
вул. Терещенківська, 2  
Київ, 01004  
Україна

Ya.P. Didukh  
M.G. Kholodny Institute of Botany  
National Academy of Sciences of Ukraine  
Tereschenkivska str., 2  
Kyiv, 01004  
Ukraine