

А.С. МОСЯКІН

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
amosyakin@gmail.com

ОГЛЯД ОСНОВНИХ ГІПОТЕЗ ІНВАЗІЙНОСТІ РОСЛИН

Ключові слова: інвазійні рослини, фітоінвазії, гіпотези інвазійності, біоконтроль, життєві стратегії рослин

Вступ

Інвазії неаборигенних видів організмів — одна з найбільших екологічних проблем сучасності, яка гостро постає у зв'язку з активними процесами біотичної глобалізації [2, 12, 30, 40]. Інвазійні рослини становлять значну загрозу для біорізноманітності, менеджменту екосистем, сільського та лісового господарств тощо. За оцінкою Конвенції з біологічного різноманіття (Convention on Biological Diversity, CBD) інвазії неаборигенних організмів є другою за значенням загрозою для біорізноманітності на світовому рівні (після безпосереднього знищення місць існування) [19, 32, 36]. Усі прийняті на сьогодні стратегії та плани дій боротьби з інвазійними видами (як глобальні, так і регіональні документи) передбачають їх усебічне дослідження. І справді, для забезпечення належного рівня контролю певного виду необхідно детально дослідити всі фактори, що спричинили його інвазійну активність [2, 11, 32, 36]. Уже накопичено масив інформації про причини та фактори інвазійної спроможності різних видів рослин. Ці дані узагальнюються та втілюються в теоріях або гіпотезах інвазійності, які, своєю чергою, мають неабияке теоретичне та практичне значення, зокрема й для боротьби з біотичними інвазіями та запобігання їм у майбутньому.

Метою статті є аналітичний огляд основних гіпотез, що найчастіше застосовують для пояснення інвазій рослин: гіпотези «втечі від природних ворогів», еволюції інвазійності, еволюції підвищеної конкурентоспроможності, «нової зброї», порожньої ніші, гіпотези видового багатства. На основі сучасних публікацій з екологічних позицій розглянуто погляди на рушійні фактори фітоінвазій. Аналізуються переважно основні оглядові та концептуальні публікації, а також деякі обрані приклади яскравих досліджень, оскільки загальна бібліографія з цього питання надто обширна. Ми також залишаємо поза межами статті вітчизняні публікації з проблеми фітоінвазій, оскільки праці таких дослідників, як В.В. Протопопова, М.В. Шевера, Р.І. Бурда та інших, широко відомі вітчизняним читачам і розглядатимуться окремо.

Основні фактори інвазійної спроможності рослин

Стосовно факторів інвазійної спроможності рослин у сучасних публікаціях виокремлюють певні загальні особливості інвазійних видів. Зокрема, вказуються

здатність особин і популяцій пристосовуватися до різних умов середовища, особливості рознесення діаспор (наприклад, здатність до ефективної антропо- та зоохорії), наявність активного вегетативного росту та розмноження, незалежність від специфічних мутуалістів (симбіонти, спеціалізовані запилювачі та агенти рознесення діаспор тощо), постійність насінневого банку, роль життєвих стратегій рослин тощо [11, 20, 23, 42, 43]. Також відзначається пряма кореляція між малим розміром геному та інвазійною спроможністю рослин, хоча ця закономірність виявляється далеко не завжди [21, 43]. Ці особливості в певних комбінаціях можуть бути притаманні різним видам інвазійних рослин, проте жодна з них окремо не пояснює всього комплексу факторів, що спричиняють великомасштабні фітоінвазії.

Для відповіді на найважливіше питання «якими ж є механізми виникнення інвазій?» розробляються гіпотези інвазійності. Запропоновано багато різноманітних гіпотез, кожна з яких стосується певного аспекту даної проблеми, проте жодна не є універсальною.

Для зручнішого орієнтування в цьому розмаїтті гіпотез їх варто поділити на групи залежно від комплексу біотичних та абіотичних факторів, які автори вважають основними причинами інвазійної успішності видів. За кількістю факторів гіпотези інвазійності поділяють на одно-, дво- та багатофакторні. До факторів, які традиційно беруться до уваги, передусім належать біотичні — вплив природних ворогів, мутуалістів, патогенів та конкурентів. Окремим комплексом розглядають абіотичні фактори [23, 26, 31, 32, 45]. Варто зазначити, що серед усіх гіпотез найбільш відомими та вживаними на практиці є саме однофакторні. Це можна пояснити тим, що, розглядаючи кілька факторів, у гіпотезі важко виокремити ефект кожного з них, а отже, вони аналізуються лише у взаємодії [26, 31, 45]. Таким чином, однофакторні гіпотези є аналітичними концепціями, корисними для пояснення багатьох випадків інвазій, а загальноприйнята уніфікована синтетична гіпотеза поки що не розроблена.

Група гіпотез «втечі від природних ворогів»

Однією з найстаріших та найбільш цитованих є так звана **гіпотеза «втечі від природних ворогів»** (Enemy Release Hypothesis, Escape from Enemies тощо), запропонована у кількох варіантах. Загальна суть цієї гіпотези (або групи гіпотез) полягає в тому, що багато видів адвентивних рослин після занесення або натуралізації на новій території звільняються від пресу спеціалізованих природних ворогів (зокрема, фітофагів та патогенів), які зазвичай контролюють чисельність виду або його популяцій у межах первинного ареалу [3, 6, 26, 28, 32—35]. Цю гіпотезу в загальних рисах висловив ще Ч. Дарвін, а згодом підтримали Дж. Елтон та інші дослідники [10, 16, 42, 43]. Отже, популяції занесених рослин набувають селективної переваги порівняно з видами природної флори регіону занесення (а також з популяціями того ж виду в межах первинного ареалу), внаслідок чого адвентивні види мають набагато більшу щільність популяцій, ефективно та швидко поширюються на нових територіях [9, 28, 32, 35].

Попри загальновідомість цієї гіпотези, наразі залишається недослідженим, до якої міри фітофаги та патогени можуть контролювати види рослин на популяційному рівні, навіть у межах первинних ареалів [2, 3, 43, 45]. Насправді ж численні праці екологів засвідчують, що вплив фітофагів та патогенів на популяції рослин у межах первинного ареалу є мінімальним або принаймні не основним лімітаційним чинником [9]. Незважаючи на те, що практика класичного біологічного контролю, яка ґрунтується на цій гіпотезі, доводить пригнічення інвазійних видів на популяційному рівні в разі інтродукції агентів біоконтролю, ці свідчення дуже різняться залежно від конкретного виду і спираються скоріш на якісні, а не кількісні дані [7, 24, 27, 33]. Отже, для чіткого підтвердження й узагальнення цієї гіпотези потрібно детально порівняти механізми та наслідки дії природних ворогів у межах первинних і вторинних ареалів різних видів рослин [2, 26, 40].

Недавні дослідження, що проводилися для порівняння ефективності розвитку та поширення інвазійних рослин у вторинному та первинному ареалах, давали досить суперечливі результати. К. Рейнхарт зі співавторами [44] показали, що інвазії північноамериканського виду *Prunus serotina* Ehrh. (= *Padus serotina* (Ehrh.) Ag., родина *Rosaceae*) в Європі спричинені сприятливою ґрунтовою бактеріальною флорою та мікобіотою цього вторинного ареалу, тоді як у межах первинного ареалу поширення та розвиток *P. serotina* пригнічується патогенними мікроорганізмами ґрунту. Р. Колловей зі співавторами [6, 7] порівнювали зразки ґрунтових мікроорганізмів чотирьох популяцій *Centaurea stoebe* L. sensu lato (*C. maculosa* auct., родина *Asteraceae*) у межах первинного ареалу (Європа) та шести популяцій з Північного Заходу США (вторинний, синантропний ареал). Лабораторні дослідження показали, що внаслідок стерилізації європейських ґрунтів загальна біомаса *C. stoebe* збільшувалася в середньому на 166 %, тоді як стерилізація американських ґрунтів давала лише невелике зростання біомаси (24 %) [6]. Ці дослідження наочно демонструють пригнічення *C. stoebe* мікробіотою європейських ґрунтів (фітопатогенні бактерії, віруси, гриби) значно більшою мірою, ніж це відбувається в межах вторинного ареалу в Північній Америці [6, 49]. Проте деякі дослідники у подібних експериментах на інших видах рослин, зокрема *Ammophila arenaria* (L.) Link (*Poaceae*), отримували однакові рівні пригнічення з боку ґрунтових мікроорганізмів у первинному і вторинному ареалах [1].

Без детальної інформації про вплив патогенів та фітофагів на той чи інший вид рослин у межах первинного ареалу важко оцінювати наслідки його «втечі від природних ворогів» та потенційну інвазійну спроможність. Необхідно вивчати кількісні показники впливу спеціалізованих ворогів на популяційному рівні в межах первинного і вторинного фрагментів ареалу, а також зміни відносин конкуренції між природними та інвазійними видами рослин залежно від зміни тиску організмів-антагоністів. На сьогодні слушність гіпотези «втечі від природних ворогів» переконливо доведена лише для деяких видів [1, 7, 18, 24, 49]. Наприклад, кількісно та якісно доведено, що фітофаги та патогенні мікро-

організми пригнічують розвиток *Clidemia hirta* (L.) D. Don (*Melastomataceae*) і таким чином обмежують поширення цієї рослини на території Коста-Ріки (первинний ареал), проте відсутність природних ворогів призводить до інвазій у лісах на островах Гавайського архіпелагу [15].

Гіпотези еволюції інвазійності та підвищеної конкурентної спроможності

Група гіпотез **еволюції інвазійності** ґрунтується на тому, що розселення деяких видів на синантропних фрагментах ареалу та розвиток їх інвазій відбувається внаслідок швидких генетичних змін і набуття нових селективних переваг над місцевими видами в новому середовищі. Ця гіпотеза активно розвивається протягом останнього десятиліття — значною мірою завдяки застосуванню потужних новітніх методів популяційної генетики та молекулярної біології [4, 8, 27, 37—39].

Зазвичай у випадках інтенсивних інвазій занесення того чи того виду на нові території відбувалося неодноразово. Зважаючи на багаторазове занесення, великою є ймовірність потрапляння різноманітних генотипів виду, які в природі географічно розмежовані, а їхні ареали майже не перекриваються або перекриваються частково. Саме тому гібридизація, генетичні рекомбінації та хромосомні перебудови і можуть бути тими факторами, які спричиняють інвазійну активність таких видів, що слід враховувати, плануючи заходи біоконтролю та збереження природної біорізноманітності [18, 22, 46]. Наразі існує багато наукових підтверджень того, що саме новітні генетичні зміни часто провокують розгортання інвазійного потенціалу рослини. Розглянемо лише деякі яскраві приклади.

Загально визнаними причинами інвазійного успіху виду *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (*Poaceae*) є його здатність ефективно рости в антропогенно порушених екосистемах, у тому числі в умовах сильного промислового забруднення. Однією з причин цього є те, що *P. australis* має надзвичайно широку екологічну амплітуду і є видом-убіквістом. Проте нова альтернативна гіпотеза виводить на перший план саме генетичну компоненту. Згідно з нею інвазійних якостей у Північній Америці набув адвентивний генотип *P. australis*, який раніше не відрізняли від аборигенних популяцій цього виду [46, 47]. Для перевірки такої ідеї проаналізували обрані некодуючі ділянки пластоми 345 рослин *P. australis* з різних частин світу, включаючи гербарні зразки, зібрані до 1910 р. Загалом було виділено 27 гаплотипів. З'ясувалося, що північноамериканські гаплотипи дуже відрізнялися від усіх інших гаплотипів. Значно поширений предковий гаплотип домінував у Європі та континентальній Азії. Серед зібраних до 1910 р. його виявляли на території Північної Америки лише 4 рази (6,4%), винятково на узбережжі Нової Англії. Проте після 1960 р. цей гаплотип захопив майже всю територію Північної Америки і сьогодні є високоінвазійним. Частка цього гаплотипу в США становить понад 60 відсотків. У дослідженнях було показано, як саме він поступово поширювався з припортових територій великих міст США, захоплюючи майже всі місцезнаходження й ак-

тивно витісняючи місцеві гаплотипи [46, 47]. Наведений приклад щодо *P. australis* доводить, що раптовий інвазійний спалах деяких доволі поширених видів може спричинюватися розповсюдженням окремого нового генотипу або гаплотипу і, як наслідок, — виникнення прихованої (криптичної) інвазії.

Аналогічний приклад можна навести з видами роду *Tamarix* L. (*Tamaricaceae*), які, за деякими оцінками, у Північній Америці вважаються другими за ступенем інвазійності після *Lythrum salicaria* L. (*Lythraceae*) [17, 18]. На початку ХІХ ст. з південної Європи та Азії до США було завезено близько 12 видів *Tamarix*, використовуваних для захисту ґрунтів від ерозії та декоративного озеленення. У другій половині ХХ ст. види *Tamarix* зайняли близько 600 тис. га прибережних територій та інших вологих екоотопів. Інвазія наразі прогресує швидкими темпами (до 18 тис. га щорічно). Усі спроби контролю за допомогою механічних і хімічних засобів були невдалими. Нещодавно Дж. Гаскін та Б. Шааль провели молекулярно-генетичні дослідження інвазійних видів *Tamarix* у Північній Америці [17, 18]. Було відібрано зразки ДНК *T. chinensis* та *T. ramosissima* зі США та Євразії, причому кожна популяція в дослідженні репрезентувалася 1—8 особинами. Для молекулярно-генетичних досліджень обрано некодуючий інтрон гена фосфоенолпіруват-карбоксилази. За результатами дослідження ідентифіковано 58 гаплотипів. В Євразії найпоширенішими були гаплотипи 1/1 та 2/2 видів *T. ramosissima* і *T. chinensis*, відповідно. У Північній Америці найпоширенішим інвазійним гаплотипом виявився гаплотип 1/2 — гібрид двох зазначених видів. Цей криптичний гібрид майже неможливо визначити морфологічно, проте він має підвищену інвазійну спроможність і домінує в усіх інвазійних популяціях на території США [17, 18].

Однією з модифікацій загальної гіпотези еволюції інвазійності є гіпотеза еволюції підвищеної конкурентоспроможності (Evolution of Increased Competitive Ability — EICA) [4]. Вона ставить під сумнів те, що інвазійні види, які тривалий час розвивалися і поширювалися в ізоляції від спеціалізованих природних ворогів, втрачають засоби захисту від них на генетичному та біохімічному рівнях. Натомість інвазійні рослини скоріше перерозподіляють звільнені ресурси організму з підтримання резистентності до ворогів на інші шляхи: наприклад, збільшення репродуктивних витрат або на інший напрям, який зазнає значного селективного тиску в новому середовищі [4, 8, 28, 39]. Таким чином, гіпотеза еволюції підвищеної конкурентоспроможності акцентує увагу на тому, що звільнення від природних ворогів певною мірою «підштовхує» адвентивні рослини до генетичних змін, спрямованих на збільшення ефективності організмів та їх популяцій в умовах нового адвентивного ареалу. Зокрема, було показано, що адвентивні генотипи *Hypericum perforatum* L. (*Hypericaceae*) зі вторинних ареалів мали значно нижчу резистентність до патогенів та містили меншу кількість біохімічних сполук, які відповідають за захист від фітофагів, порівняно з генотипами з первинних ареалів [33]. Проте, попри знижену резистентність, рослини у вторинному ареалі (Північна Америка) успішно й активно розвиваються, відповідно, вони набувають нових пристосувань до умов цього ареалу.

Гіпотеза «нової зброї»

Ще одна фундаментальна гіпотеза — **гіпотеза «нової зброї»** (Novel Weapon Hypothesis) — передусім ґрунтується на алелопатичних та інших хімічних взаємодіях рослин. Іншими словами: успішність певного інвазійного процесу зумовлена новими типами біохімічної взаємодії між видами у природних рослинних угрупованнях [8, 25].

Згідно з цією гіпотезою алелопатичні речовини інвазійних рослин зазвичай не справляють сильного інгібуючого впливу в межах їх природного ареалу, адже ці рослини зростають поряд з видами, які пройшли певний шлях біохімічної ко-еволюції та взаємної адаптації в екосистемах. Проте в межах вторинного ареалу інвазійні рослини пригнічують ріст і розвиток тих видів, що не мають відповідних захисних пристосувань проти нових привнесених алелопатичних агентів [8, 25]. Для розвитку гіпотези «нової зброї» необхідна інтеграція різних методів і підходів, зокрема біо- та філогеографії, фізіології, біохімії рослин, популяційної екології тощо. Алелопатичні взаємодії інвазійних рослин з середовищем досить детально вивчені на деяких видах роду *Centaurea* (*C. diffusa* Lam., *C. stoebe* s. l. тощо), *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara et Grande (*Brassicaceae*) та інших [8, 25, 49]. Зокрема, продемонстровано, що коренева система інвазійного на території Північної Америки виду *C. stoebe* s. l. виділяє в ґрунт речовини з групи катехінів, які справляють фітотоксичний ефект щодо багатьох видів північноамериканських злаків [25, 26, 49]. Було відзначено, що ґрунтова концентрація катехінів у межах вторинного ареалу *C. stoebe* майже вдвічі перевищує концентрацію цих сполук в європейських ґрунтах. Окрім того, дослідження *C. stoebe* в Європі підтвердили, що європейські види злаків, на відміну від північноамериканських, є резистентними до фітотоксичної дії катехінів і в них лише зрідка спостерігаються характерні порушення росту та розмноження [25, 49].

Гіпотези «порожньої ніші» та видового багатства

Гіпотеза «порожньої ніші» (Empty Niche Hypothesis) передбачає здатність окремих адвентивних видів використовувати ресурси нового середовища, недоступні для місцевих видів [5, 13, 14, 26, 41]. Наразі в екології рослин домінує думка про те, що у багатих за видовим складом рослинних угрупованнях ресурси середовища використовуються досить повно та ефективно, отже, ці угруповання є більш резистентними до інвазій адвентивних видів, ніж збіднені та антропогенно трансформовані угруповання. Цю концепцію одним з перших обґрунтував Дж. Елтон у 1958 р. [16], хоча подібні думки висловлювали й раніше, зокрема Ч. Дарвін.

Відповідно, гіпотеза «порожньої ніші» «споріднена» з іншими гіпотезами інвазійності, а саме з **гіпотезою видового багатства** (Species Richness Hypothesis) [14, 20, 29, 45, 48]. Гіпотезу порожньої ніші добре ілюструють численні випадки інвазій птахів, риб, інших представників морської біоти. Її можуть також проілюструвати деякі приклади рослин. Так, інвазійна успішність *Centaurea solstitialis* L. sensu lato (*Asteraceae*) у трав'яних угрупованнях Каліфорнії (США)

пов'язана з тим, що ця рослина має добре розвинену кореневу систему для використання ресурсів води, які знаходяться у ґрунті нижче рівня 60 см. Для переважної більшості місцевих рослин цей ресурс є недоступним [45]. Досліджували резистентність угруповань до *C. solstitialis* залежно від присутності місцевих однорічників з глибокою кореневою системою. Результати показали, що за наявності *Hemizonia congesta* DC. (*Asteraceae*) [49] — саме такої місцевої однорічної рослини, угруповання мали значно більшу резистентність до інвазій *C. solstitialis*. Таким чином, заповнення екологічної ніші зменшує ймовірність порушення цілісності угруповання інвазійними видами.

Останнім часом гіпотеза видового багатства, згідно з якою фітоценози з багатим аборигенним видовим складом є стійкішими до інвазій, зазнає досить гострої критики, зокрема від екологів США. Так, дані масштабних спостережень і досліджень рослинних угруповань вказують на кореляцію між високою видовою різноманітністю та вразливістю до виникнення інвазій. Але водночас експериментальні дослідження, що проводяться на дослідних ділянках, показують протилежні закономірності. Нещодавно на основі всебічного вивчення фітоінвазій у Північній Америці Т. Стольгрен з колегами [48] дійшли висновку, що найсприятливішими для інвазій є переважно найбагатші за видовим складом екосистеми. Це наштовхує на думку, що світові центри унікальної біорізноманітності, особливо острівні або географічно ізольовані, вразливі до нових інвазій, що ми й бачимо на прикладах Австралії, Південної Африки, Гавайських островів, Каліфорнії, Середземномор'я та деяких інших світових центрів фіторізноманітності.

Слід брати до уваги, що гіпотеза видового багатства не є однозначною. Особливості видової різноманітності рослинних угруповань не завжди прямо корелюють з вразливістю угруповань до інвазій, адже, наприклад, субкліматичні стадії сукцесій можуть мати відносно невелику кількість видів, але бути стійкими, тимчасом як угруповання на перехідних стадіях сукцесії можуть об'єднувати велику кількість видів і бути вразливими до інвазій. Таким чином, видове багатство флор тих чи інших територій не може бути єдиним критерієм, навіть у межах даної гіпотези, оскільки велике значення має також і видове багатство окремих рослинних угруповань на різних стадіях їх розвитку.

Висновки

Біологія інвазій рослин як відносно новий напрямок потребує не тільки подальших детальних досліджень, а й теоретичних узагальнень. Наявні на сьогодні гіпотези інвазійності дуже різноманітні, як правило, достатньо обґрунтовані, але переважно для окремих факторів. Тобто вони здебільшого мають характер часткових пояснень, а не узагальнюючих концепцій. На нашу думку, на даному етапі навряд чи є можливою загальна та всеосяжна теорія інвазійності, яка би пояснювала інвазійний успіх різних видів одним чи небагатьма факторами. Насправді ж велика кількість екологічних та інших чинників, задіяних у процесах інвазій, дає підстави сподіватися на розв'язання проблеми з'ясування

інвазійності лише за рахунок синтезу та поєднання різних гіпотез, різних підходів і різних пояснень *ad hoc* (для конкретних випадків). Екологія рослинних угруповань є критично важливим напрямком для пояснення інвазій, але саме екологічних досліджень та узагальнень бракує на даному етапі. Для практичного розв'язання конкретних проблем біотичного забруднення та стримування скорочення світової біорізноманітності потрібно поглибити дослідження, здійснити синтез наявних знань про закономірності та процеси виникнення і розвитку інвазій. Для цього слід вивчати інвазійні рослини на всіх рівнях — від екосистемного до молекулярно-генетичного, причому дослідження необхідно проводити як у первинному, так і вторинному фрагментах ареалів, найкраще — у порівняльному аспекті. Лише за цих умов ми зможемо наблизитися до розуміння і контролю інвазійних процесів. Але вже нині зрозуміло, що інвазійні процеси контролюються різноспрямованими біотичними та абіотичними факторами, від взаємодії яких і залежить інвазійна спроможність певного виду. Причому ця інвазійна спроможність — не якась фіксована риса, притаманна виду, вона виявляється лише у конкретних екологічних умовах.

1. Beckstead J., Parker I.M. Invasiveness of *Ammophila arenaria*: release from soil-borne pathogens? // Ecology. — 2003. — **84**. — P. 2824–2831.
2. Blossey B. Before, during, and after: the need for long-term monitoring in invasive plant species management // Biol. Invasions. — 1999. — **1**. — P. 301–311.
3. Blossey B., Hunt-Joshi T.R. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores // Annual Review of Entomology. — 2003. — **48**. — P. 521–547.
4. Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis // J. Ecol. — 1995. — **83**. — P. 887–889.
5. Cain M.L., Milligan B.G., Strand A.E. Long-distance dispersal in plant populations // Amer. J. Bot. — 2000. — **87**. — P. 1217–1227.
6. Callaway R.M., Aschehoug E.T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion // Science. — 2000. — **290**. — P. 521–523.
7. Callaway R.M., DeLuca T., Belliveau W.M. Biological control herbivores may increase competitive ability of the noxious weed *Centaurea maculosa* // Ecology. — 1999. — **80**. — P. 1196–1201.
8. Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // Front. Ecol. Environ. — 2004. — **2**. — P. 419–426.
9. Crawley M.J., Edwards P.J. Insect herbivores and plant population dynamics // Annual Review of Entomology. — 1989. — **34**. — P. 531–564.
10. Daehler C.C. Darwin's naturalization hypothesis revisited // Amer. Naturalist. — 2001. — **158**. — P. 324–330.
11. Daehler C.C., Carino D.A. Predicting invasive plants: prospects for a general screening system based on current regional models // Biol. Invasions. — 2000. — **2**. — P. 93–102.
12. Davis M. Biotic Globalization: does competition from introduced species threaten biodiversity? // BioScience. — 2003. — **53**. — P. 481–489.
13. Davis M.A., Thompson K. Eight ways to be a colonizer; two ways to be an invader: a proposed nomenclature scheme for invasion ecology // Bull. Ecol. Soc. Amer. — 2000. — **81**. — P. 226–230.

14. *Dukes J.S.* Species composition and diversity affect grassland susceptibility and response to invasion. // *Ecol. Applications* — 2002. — **12**. — P. 602–617.
15. *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii* / Ed. by H.A. Mooney, J.A. Drake. — New York: Springer-Verlag, 1986. — 321 p.
16. *Elton C.S.* The ecology of invasions by animals and plants. — London: Methuen, 1958. — 181 p.
17. *Gaskin J.F., Shafroth P.B.* Hybridization of *Tamarix ramosissima* and *T. chinensis* (saltcedars) with *T. aphylla* (athel) (*Tamaricaceae*) in the southwestern USA determined from DNA sequence data // *Madro o.* — 2005. — **52**. — P. 1–10.
18. *Gaskin J.F., Schaal B.A.* Molecular phylogenetic investigation of U.S. invasive *Tamarix* // *Syst. Bot.* — 2003. — **28**. — P. 86–95.
19. *Global Strategy on Invasive Alien Species* // Convention of Biological Diversity, SBSTTA Sixth Meeting. — Montreal, 2001. — ix + 52 p. [www.biodiv.org]
20. *Goodwin B.J., McAllister A.J., Fahrig L.* Predicting invasiveness of plant species based on biological information // *Conservation Biology*. — 1999. — **13**. — P. 422–426.
21. *Gray A.J.* Do invading species have defineable genetic characteristics? // *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B.* — 1986. — **314**. — P. 655–674.
22. *Gressel J.* Molecular biology of weed control // *Transgenic Research*. — 2000. — **9**. — P. 355–382.
23. *Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. — Chichester; New York; Brisbane & Toronto: John Wiley & Sons, 1979. — xi + 222 p.
24. *Harlan J.R., de Wet J.M.J.* Some thoughts about weeds // *Econ. Bot.* — 1965. — **19**. — P. 16–24.
25. *Hierro J.L., Callaway R.M.* Allelopathy and exotic plant invasion // *Plant Soil*. — 2003. — **256**. — P. 29–39.
26. *Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M.* A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // *J. Ecol.* — 2005. — **93**. — P. 5–15.
27. *Hufbauer R.A., Roderick G.K.* Microevolution in biological control: Mechanisms, patterns, and processes // *Biol. Control*. — 2005. — **35**. — P. 227–239.
28. *Joshi J., Vrieling K.* The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores // *Ecol. Lett.* — 2005. — **8**. — P. 704–714.
29. *Kennedy T.A., Naeem S., Howe K.M. et al.* Biodiversity as a barrier to ecological invasion // *Nature*. — 2002. — **417**. — P. 636–638.
30. *Lambinon J.* Introduction of non-native plants into the natural environment // *Nature and Environment* (Strasbourg: Council of Europe Publishing). — 1997. — **87**. — P. 1–29.
31. *Lonsdale W.M.* Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility // *Ecology*. — 1999. — **80**. — P. 1522–1536.
32. *Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M. et al.* Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control // *Issues in Ecology*. — 2000. — N 5. — P. 1–20.
33. *Maron J.L., Vilà M.* When do herbivores affect plant invasions? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses // *Oikos*. — 2001. — **95**. — P. 361–173.
34. *McEvoy P.B.* Insect—plant interactions on a planet of weeds // *Entomol. Exp. Appl.* — 2002. — **104**. — P. 165–179.
35. *Mitchell C.E., Power A.G.* Release of invasive plants from fungal and viral pathogens // *Nature*. — 2003. — **421**. — P. 625–627.

36. Mooney H.A. The SCOPE initiatives: the background and plans for a Global Strategy on Invasive Species // Proceedings of the Norway/UN Conference on Alien Species. Trondheim, 1–5 July 1996 / T.O. Sandlund, P.J. Schei, A. Viken (eds.). — Directorate for Nature Management (DN) and Norwegian Institute for Nature Research (NINA): Trondheim, 1996. — P. 30–33.
37. Mooney H.A., Cleland E.E. The evolutionary impact of invasive species // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2001. — **98**. — P. 5446–5451.
38. Müller-Schärer H., Schaffner U., Steinger T. Evolution in invasive plants: implications for biological control // Trends Ecol. Evol. — 2004. — **19**. — P. 417–422.
39. Müller-Schärer H., Steinger T. Predicting evolutionary change in invasive, exotic plants and its consequences for plant–herbivore interactions // Genetics, Evolution and Biological Control / L.E. Ehler, R. Sforza, T. Maitelle (eds.). — CAB International, 2004. — P. 137–162.
40. Plant invasions: studies from North America and Europe / Brock J.H., Wade M., Pyšek P., Green D. (eds.) — Leiden: Backhuys Publishers, 1997. — 223 p.
41. Pyšek P., Hulme P.E. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: Linking pattern to process // Ecoscience. — 2005. — **12**. — P. 302–315.
42. Pyšek P., Prach K., Šmilauer P. Invasion success related to plant traits: an analysis of Czech alien flora // Plant invasions — General aspects and special problems / Pyšek P., Prach K., Rejmánek M. & Wade M. (eds.). — Amsterdam: SPB Academic Publ., 1995. — P. 39–60.
43. Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? // Nentwig W. (ed.) Biological Invasions, Ecological Studies 193. — Berlin & Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. — P. 97–126.
44. Reinhart K.O., Packer A., Putten V.D. Plant–soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges // Ecol. Lett. — 2003. — **6**. — P. 1046–1050.
45. Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // Vegetation ecology / E. Van der Maarel (ed.). — Oxford: Blackwell Science, 2005. — P. 332–355.
46. Saltonstall K. Microsatellite variation within and among North American lineages of *Phragmites australis* // Molecular Ecology. — 2003. — **12**. — P. 1689–1702.
47. Saltonstall K. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2002. — **99**. — P. 2445–2449.
48. Stohlgren T.G., Barnett D.T., Kartesz J.T. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States // Front. Ecol. Environ. — 2003. — **1**. — P. 11–14.
49. Wilson L.M., Randall C.B. Biology and biological control of knapweed. — USFA, Forest Service, Forest Health Technology Enterprise Team, University of Idaho, 2006. [Technology transfer: Biological Control. Publication FHTET-2001-07 3d Ed., April 2005.] — vi + 101 p.

Рекомендує до друку

Надійшла 16.02.2009

Р.І. Бурда

А.С. Мосякин

Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ОБЗОР ОСНОВНЫХ ГИПОТЕЗ ИНВАЗИОННОСТИ РАСТЕНИЙ

В статье обобщена информация об основных гипотезах инвазивности сосудистых растений. Рассмотрены такие гипотезы, как «бегство от природных врагов», «эволюция инвазивности», «эволюция повышенной конкурентоспособности», «нового оружия», «пустой ниши», «видового богатства» и другие. Гипотезы инвазивности являются, по сути, обобщением всего массива практических данных, которыми располагает современная биология инвазий, следовательно, они имеют большое теоретическое и практическое значение. Однако

ни одна гипотеза не претендует на универсальность, а поясняет инвазионный процесс с точки зрения действия отдельного фактора или группы факторов. Отмечается ключевая роль экологических факторов для разработки гипотез инвазионности и практических мер контроля фитоинвазий.

Ключевые слова: инвазивные растения, фитоинвазии, гипотезы инвазионности, биоконтроль, жизненные стратегии растений.

A.S. Mosyakin

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

AN OVERVIEW OF MAIN HYPOTHESES OF PLANT INVASIVENESS

The article summarizes information concerning main hypotheses of invasiveness of vascular plant. The hypotheses of enemy release, evolution of invasiveness, evolution of increased competitive ability (EICA), novel weapon, empty niche, species richness and others are considered in the current overview. The hypotheses of invasiveness generalize the wealth of information of modern invasive biology and, therefore, they are of great theoretical and practical value. Every single hypothesis does not pretend to be universal; however, each one explains the invasive processes with relation to specific factors or groups of factors. The key role of ecological factors for development of invasiveness hypotheses and applied control of plant invasions is emphasized.

Key words: invasive plants, plant invasions, invasiveness hypotheses, biological control, plant life strategies.