

НАЦІОНАЛЬНА
АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ДЕРЖАВНА УСТАНОВА
«ІНСТИТУТ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ
НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ НАУК
УКРАЇНИ»

NATIONAL ACADEMY
OF SCIENCES OF UKRAINE
INSTITUTE
FOR EVOLUTIONARY
ECOLOGY

ADAPTIVE STRATEGY POPULATIONS OF ALIEN SPECIES

Editor-in-chief
professor R.I. BURDA

*«SCIENTIFIC BOOK»
PROJECT*

KYIV NAUKOVA DUMKA 2018

АДАПТИВНА СТРАТЕГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ АДВЕНТИВНИХ ВИДІВ

За редакцією доктора біологічних наук,
професора Р.І. БУРДИ

*ПРОЕКТ
«НАУКОВА КНИГА»*

КИЇВ НАУКОВА ДУМКА 2018

Автори:

*Р.І. Бурда, Н.А. Пашкевич, О.І. Блінкова, Т.В. Шупова,
С.В. Стукалюк, О.М. Іваненко, А.А. Білушенко*

Адаптацію місцевих популяцій адвентивних видів з різних таксономічних царств вивчено на градієнті антропогенно трансформованих екотопів України. З'ясовано основні типи адаптивних стратегій, завдяки яким види-вселенці успішно натуралізуються та поширюються. Комплексний популяційний аналіз модельних видів на градієнті трансформації середовища дав змогу розробити схеми моніторингу та обґрунтувати заходи щодо зменшення їхньої інвазійної активності з метою збереження місцевого біорізноманіття. Адаптацію популяцій розглянуто як систему ознак і властивостей, використовуючи які, сукупність особин чужорідного виду долає просторовий, кліматичний, географічний, репродуктивний, фітоценотичний бар'єри під час імміграції у нові умови середовища. На прикладі окремих видів рослин, грибів, мурашок, птахів і кажанів продемонстровано їхню здатність до адаптації, розмноження, формування екологічної ніші, освоєння нових оселищ у вторинному ареалі.

Для ботаніків, зоологів, мікологів, екологів, а також освітян, фахівців із природокористування та охорони природи, працівників еколого-економічного менеджменту.

Рецензенти:

доктор біологічних наук, член-кореспондент НАН України,
професор *Я.П. Дідух*
академік НААН України, доктор біологічних наук,
професор *В.П. Федоренко*

*Рекомендовано до друку вченою радою Державної установи
«Інститут еволюційної екології Національної академії наук України»
(протокол № 12 від 18.12.2016 р.)*

***Видання здійснено за кошти Цільової комплексної програми
«Створення та розвиток науково-видавничого комплексу
НАН України»***

Науково-видавничий відділ медико-біологічної,
хімічної та геологічної літератури
Редактор *О.І. Калашникова*

© Р.І. Бурда, Н.А. Пашкевич, О.І. Блінкова,
Т.В. Шупова, С.В. Стукалюк, О.М. Іваненко,
А.А. Білушенко, 2018

© НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН
України», дизайн, 2018

ISBN 978-966-00-1638-5

ПЕРЕДМОВА

Глобальна проблема адвентивних видів не втрачає актуальності. Величезні фінансові збитки та матеріальні втрати від вторгнень біогеографічно чужорідних видів потребують вживання не лише прямих, а й запобіжних заходів. Без глибокої всебічної інформації про біологію організмів-вселенців та їх поведінку в нових умовах неможливо розробити надійні превентивні методи і контроль. Однією з відповідей на загострення ситуації в світі є розроблення Глобальної стратегії щодо інвазії чужорідних видів (The Global..., 2003).

Об'єктом дослідження є біота антропогенно трансформованих екотопів України, представлена місцевими популяціями, за схемою: аборигенний вид еквівалент вселенця ↔ вид-вселенець ↔ екосистема реципієнт, з наголосом на центральній ланці. Предмет дослідження: занесення, адаптація й натуралізація та популяційні стратегії вселенців.

З'ясувати основні типи адаптивних стратегій, що дають змогу видам-вселенцям успішно натуралізуватися і поширюватися в антропогенно трансформованому середовищі, та розробити науково обґрунтовані заходи щодо зменшення їх інвазійної активності в цілях збереження біорізноманіття було нашою метою.

При написанні монографії автори дотримувались основоположних екологічних понять. Популяція рослин і тварин — це здатна до самовідтворення сукупність особин одного виду, що об'єднані спільністю території, подібними еколого-ценотичними умовами існування і наявністю взаємодії між особинами. Популяції властиві внутрішня різноманітність, цілісність, стійкість, динамічність. Адаптацію популяцій розглянуто як систему ознак і властивостей, завдяки яким сукупність особин чужорідного виду долає просторовий, кліматичний, географічний, репродуктивний, фітоценотичний бар'єри в процесі імміграції в нові умови середовища, що змінюється, та формує власну екологічну нішу у вторинному ареалі.

У розділі 1 ґрунтовно проаналізовано існуючі дані щодо стану дослідження впливу на довкілля чужорідних видів у вторинному ареалі, ризики та загрози інвазій. Серед інших оцінено вплив інвазійності чужорідних видів за їх біоекологічними властивостями у процесі натуралізації, яка вдало відображає його сутність, а саме його географічні та екологічні аспекти.

У розділі 2 визначено природні та антропогенні градієнти дії стресових чинників для чужорідних й аборигенних видів. Дію стресових чинників проаналізовано на таких рівнях: за катеною — станом водно-геохімічного ре-

жиму та градієнтом антропогенного впливу, зокрема, градієнтом природних і антропогенних чинників у міських деревних фітоценозах.

У розділі 3 висвітлено структурно-функціональні особливості адаптацій чужорідних і природних видів модельних груп за умов антропогенної трансформації: популяційні адаптації видів роду *Eragrostis* Wolf. на градієнті зміни екологічних умов, а також формування екониші та адаптація здичавілого *Quercus rubra* L. у природних лісах та деревних культурних фітоценозах.

У розділі 4 на прикладі ценопопуляцій ксилотрофних макроміцетів, а саме Basidiomycota (мікоценозу як індикатора стану фітоценозу), показано стан природних і антропогенних угруповань фанерофітів за різних умов антропогенної трансформації. Для оцінювання стану угруповань фанерофітів запропоновано аналіз пов'язаних з ними мікоценозів, зокрема їх видової, систематичної, трофічної та просторової структур.

У розділі 5 наведено результати вивчення біорізноманіття чужорідних й аборигенних видів та їх популяційних структур у модельних групах мурашок. Досліджено наслідки впливу інвазійних видів мурашок і рослин на нативні мірмекокомплекси, оцінено консортивні зв'язки аборигенних видів мурашок з адвентивними видами судинних рослин.

У розділі 6 на прикладі київської та криворізької популяцій горихвістки чорної (*Phoenicurus ochruros* S.G. Gmelin) описано систему адаптацій місцевих популяцій орнітофауни до умов гніздування у різних за ступенем трансформованості середовища біотопах різних регіонів. З'ясовано ступінь та шляхи заселення міста горихвісткою чорною.

У розділі 7 викладено результати дослідження адаптивної стратегії аборигенних і чужорідного видів рукокрилих парку пам'ятки садово-паркового мистецтва «Феофанія» (далі — парк «Феофанія») на фоні Центрального Лісостепу України. Оцінено видове різноманіття та популяційну структуру видів рукокрилих за градієнтом трансформації середовищ існування. Це дало змогу виділити головні механізми, що визначають адаптацію цих тварин.

Для усіх модельних видів складено схеми популяційного моніторингу чужорідних видів біоти в антропогенно трансформованому середовищі.

Книга є підсумком п'ятирічної праці колективу науковців ДУ «Інститут еволюційної екології Національної академії наук України». Деякі результати досліджень, що базувалися на інших біологічних моделях, уже опубліковано. Серед судинних рослин вивчено монокарпіки *Impatiens parviflora* DC., *Balsaminaceae* (Бурда, 2012), *Aegilops ovata* L., *Poaceae*, однорічну ліану *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray, *Cucurbitaceae*, листопадний кущ *Amorpha fruticosa* L., *Fabaceae* (Бурда, Ігнатюк, 2012), деревну ліану *Aristolochia macrophylla*, *Aristolochiaceae* (Бурда, 2014); афілофорові гриби Київського плато (Іваненко, 2012; Ivanenko, 2013), мікроасоціації місцевих видів мурашок (Ihnatiuk, Stukalyuk, 2015) тощо.

Автори щиро вдячні академіку НАН України, професору В.Г. Радченку за постійну увагу, творчу підтримку та заохочення до написання монографії. Складаємо велику подяку провідному інженеру відділу динаміки популяцій Ю.Г. Березніченку за допомогу в опрацюванні матеріалів і підготовці рукопису до друку. Щиро вдячні за допомогу з перекладом Л.П. Лисогор.

СТАН ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ НА ДОВКІЛЛЯ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ У ВТОРИННОМУ АРЕАЛІ

Спонтанне переміщення живих організмів між країнами і континентами на земній кулі відбувається повсякчас. З появою людства біологічним міграціям неабияк сприяли географічні відкриття і торгівля. Наприкінці ХХ ст. переміщення організмів, так звана біологічна інвазія чужорідних видів, істотно пришвидшилося насамперед у зв'язку зі значним зростанням антропогенного навантаження на навколишнє середовище і кліматичними змінами. Інтенсифікація діяльності людини зумовила глобалізацію і спричинила природно-антропогенне явище — масові біологічні міграції. Деякі з багатьох умисно або неумисно занесених видів рослин, тварин і мікроорганізмів вийшли з-під контролю людини та поширилися спонтанно, окремі з них отримали статус «інвазійний вид» (*invasive species*), вид, що натуралізувався і завдає або завдає шкоди аборигенним видам, їх угрупованням чи екосистемам у цілому. Так визначено це поняття у Конвенції ООН «Про біорізноманіття, 1992». Усі категорії видів, наявність у спонтанній біоті яких є наслідком природно-антропогенних міграцій, належать до адвентивних видів (*adventive species*). Їх найпоширеніші синоніми: екзоти (*exotic species*), або ненативні (*non-native species*), неаборигенні (*non-indigenous species*) види. Останні два поняття подекуди вживають навіть ширше. Ними позначають, наприклад, не лише ті види, що спонтанно оселилися, а й культивовані, або свійські, цілеспрямовано ввезені, тобто інтродуковані.

Спонтанне поширення видів біоти супроводжується подоланням біогеографічних бар'єрів і складається з декількох послідовних етапів, що характеризують будь-яку біологічну міграцію, а саме: занесення, створення колоній, утворення адвентивних популяцій, натуралізація — подолання репродуктивного бар'єра, формування еконіші, набуття ценотичного статусу в уже існуючих

місцевих угрупованнях або створення власних моно- і поліценозів, утворення вторинного ареалу. Усі ці етапи супроводжуються формуванням функціональних зв'язків занесених видів з місцевою біотою у місцевих екосистемах. Утворивши вторинний ареал, адвентивний вид набуває статусу чужорідного (*alien species*). Решта адвентивних видів, які ще не досягли такого статусу, складають нестабільний елемент біоти.

В останні роки уточнено уявлення про вплив, нанесений інвазійним видом на довкілля, як зміну властивостей екосистеми через проникнення чужорідного виду. Йдеться про вплив на природну біоту або екосистемні процеси, похідні від саме цього довкілля. Вплив, який змінює середовище таким чином, що призводить до збіднення місцевого біорізноманіття або шкодить функціонуванню екосистем, оцінюють як згубний (Універсальна..., 2014). Диференційовані також механізми впливу — категорії, за якими класифікують вплив чужорідних видів. У Глобальній базі даних інвазійних видів (IUCN GISD — The Global Invasive Species Database) розрізняють 13 категорій впливу, а саме: конкуренцію, хижацтво, гібридизацію, перенесення захворювань серед аборигенних видів, паразитизм, отруєння (токсичність), біологічне забруднення, випас (поїдання), витоптування, небезпеку пожеж, взаємодію з рештою чужорідних видів та ін.

Біологічні інвазії — вторгнення чужорідних видів (видів-вселенців) в екосистеми, що знаходяться за межами їх природних ареалів, зазвичай відбуваються через такі основні причини: розселення організмів у зв'язку з флуктуаціями їх кількості та кліматичними змінами; умисне введення людиною важливих у господарському відношенні «корисних» організмів (рослин, риб, птахів, ссавців); випадкове занесення із сільськогосподарською продукцією, «корисними» інтродуцентами, багажем, тощо.

Дослідження показали, що види-вселенці можуть істотно змінювати місцеіснування аборигенних видів, ставати конкурентами останніх і замішувати їх, переносити чи спричинювати хвороби або бути паразитами місцевих видів. Запаси природних біологічних ресурсів у таких трансформованих екосистемах часто різко знижуються. Проникнення чужорідних видів, які викликають і переносять хвороби та споживають інші організми, зазвичай призводить до істотного зниження біопродукції і в штучних біосистемах (агроценозах, об'єктах аквакультури, парках). Чужорідні види часом поширюють збудників і переносників захворювань людини.

Проблема проникнення чужорідних організмів має дуже важливе соціально-економічне значення для України. Кількість випадків виникнення великих екологічних катаклізмів, зумовлених інвазіями заносних видів, постійно зростає. Досить згадати кілька прикладів небажаних інвазій чужорідних видів щодо нашої країни: бур'яни (амброзія, борщівник Сосновського), комахи-шкідники (колорадський жук, непарний шовкопряд, американський білий метелик), водні безхребетні тварини (рапани, дрейсени), ссавці (сіра білка). Інвазії чужорідних видів спричиняють гомогенізацію біоти, через що змінюється як таксономічне, так і екологічне різноманіття багатьох регіонів Землі. На локальному рівні екосистеми трансформуються, а в окремих випадках і деградують. Останнє пов'язано із втратою екосистемами їх стійкості до будь-яких впливів, зокрема природних. Занесення чужорідних видів та їх розповсюдження можуть призвести до незворотних екологічних катастроф, заподіяти великої шкоди здоров'ю населення. Відповідно, проблема інвазій стає найважливішою стосовно стабілізації екологічної безпеки країни.

З наукового погляду інвазії чужорідних видів є важливою складовою динаміки екосистем, а вселення чужорідних видів — зручною моделлю для перевірки та розвитку основних екологічних концепцій. При цьому інвазійний процес — це важливе джерело знань про механізми адаптацій окремих видів і структуру та функції екосистем. У перспективі екологічне вивчення інвазій чужорідних видів має охоплювати дослідження адаптацій видів-вселенців та видів-аборигенів, які зазнали впливу інвазій. Вивчення екосистем на здатність протистояти інвазіям включає дослідження екологічних параметрів видів, які стали успішними вселенцями, та механізмів адаптації виду-вселенця в екосистемі-реципієнті.

Необхідним є вдосконалення законодавства (особливо щодо контролю інтродукції та ввезення організмів з-за кордону) і створення систем моніторингу та контролю популяцій чужорідних видів. Роботи в цьому напрямі, безумовно, потребують особливої уваги та підтримки, передусім через незворотність наслідків інвазій чужорідних видів.

У березні 2002 р. Рада Європи з навколишнього середовища визнала, що інтродукція інвазійних чужорідних видів є однією з головних причин втрати біологічного різноманіття, а також великих збитків економіки та загроз людському здоров'ю (Еуроре-ан..., 2002). Серед таких загроз інвазійних впливів насамперед

визначено такі: зниження продуктивності популяцій та екосистем; зменшення біорізноманіття екосистем, прямі збитки підприємств (енергетика, сільське господарство, лісове господарство); міжвидова гібридизація і трансгенні перенесення, перенесення паразитних та інфекційних захворювань; пригнічення та заміщення аборигенних видів; загрози здоров'ю населення; трансформація флористичних й фауністичних комплексів і екосистем у цілому.

Деякі інвазійні види можуть впливати в усіх трьох напрямках. Такі види слід вважати екологічно найнебезпечнішими. Переважна більшість чужорідних видів належить до першої групи, будучи переважно «бур'янами», тобто рослинами, які у той чи інший спосіб «шкодять» культурним рослинам, знижуючи їх урожайність і якість продукції.

Основними питаннями, що постають перед дослідниками біологічних інвазій, є адвентизація місцевої біоти, зокрема інвазії окремих видів як індикатор екологічного стану ландшафту, як критерій порушення екологічної рівноваги. При вивченні механізмів інвазії основну увагу приділяють окремим видам або групам видів, що впливають на сукцесійні процеси, та можливості призупиняти ці процеси, змінювати їх напрямок за різних умов.

Зазвичай, чужорідні види інтенсивно не поширюються з перших поодиноких занесень на нові місцезростання. Такі поселення мають спорадичний характер і локально обмежені. Тільки з часом і в разі повторних занесень діаспор чисельність, частота трапляння та ареали чужорідних видів збільшуються. А. Гігон та Е. Вебер (Gigon, Weber, 2005) запропонували розглядати процес інвазії виду за певними часовими періодами, а власне інвазію розділити на чотири фази. Після колонізації доступних місцезростань поширення чужорідних видів сповільнюється, оскільки настає певне насичення (рис. 1.1). Час проходження цих етапів для видів різний і залежить від їх біологічних особливостей, екологічної стратегії та сприятливості умов місцезростання. Так, *Robinia pseudoacacia*, інтродукована в 1623—1635 рр. у Парижі, спонтанно почала поширюватися на теренах Європи лише через 150 років; *Trachycarpus fortunei* вирощують на о-ві Борнео з 1660 р., проте тільки від 1980-х років вид почав дичавіти на околицях населених пунктів. Ще одним прикладом виду-вселенця з часовою затримкою розселення є *Solidago canadensis*, найпоширеніший неофіт у Центральній Європі з 1850-х років, хоча його культивують від 1634 р. в Англії. Причини виникнення латентної

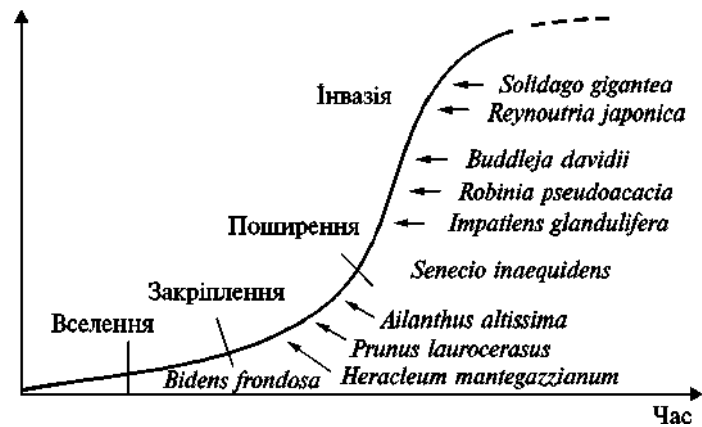


Рис. 1.1. Чотири фази біологічної інвазії. Після колонізації доступних місцезростань поширення чужорідних видів сповільнюється і настає певне насичення (Gigon, Weber, 2005)

фази не мають достатньо обґрунтованого пояснення. Вони можуть бути пов'язані зі збільшенням частоти місцезростань, станом флористичного дослідження, а також з адаптацією виду. Своєрідним каталізатором процесу розселення є гібридизація (Бурда, 2015). Тому найчастіше у видів, які на сьогодні культивують або які поширюються лише поодинокі, можливо, формується адаптаційний комплекс, що може сприяти багатьом успішним інвазіям як у Європі, так і на інших континентах.

Вивчаючи механізм інвазії, J. Faliński (Faliński, 1968) запропонував модель «неофітизму». У механізмі інвазії виду адвентивних рослин у природні ценози він виділив кілька варіантів процесу, серед них заміщення природного виду чужорідним і трансформація чужорідним видом структури ценозу. Пізніше вчений (Faliński, 1997) показав також доцільність дослідження інвазій на різних рівнях: географічному, ценотичному, генетичному.

Запропоноване у статті Д. Ричардсона та співавт. (Richardson et al., 2000) оцінювання впливу інвазійності чужорідних видів за їх біоекологічними властивостями, завдяки яким у процесі натуралізації види здатні долати певні бар'єри: географічний, мікрокліматичний, репродуктивний та ценотичний (порушених та природних ценозів), підтримано і запроваджено українськими науковцями (Загороднюк, 2006; Протопопова, Шевера, 2012). Статус виду-вселенця, який подолав перші географічний та мікрокліма-

тичний бар'єри (*A* та *B*), трапляється спорадично, його оцінено як випадковий, або ефемерофіт. Якщо вид проходить репродуктивний бар'єр (*C*), поширюється (*D*) з постійною частотою та стабільно поновлюється на певній території, то отримує статус виду, що натуралізувався. Здатність до відтворення з великою чисельністю та масове швидке поширення, освоєння трансформованих (*E*) чи природних (*F*) ценозів дають змогу вважати вид інвазійним. Серед них види-трансформери здатні перетворювати екосистему в цілому.

Перед тим як робити висновки стосовно механізмів вторгнення в екосистеми, потрібно окреслити універсальні риси виду-вселенця, аби передбачити великі вторгнення, що можуть призвести до катаклізмів. Зростає кількість досліджень, які демонструють, що успіх інвазій чужорідних видів рослин залежить від комплексу основних екологічних фільтрів (бар'єрів). Проте зміни клімату, постійна трансформація середовища у різних проявах зумовлюють необхідність проведення подібних досліджень на різних живих об'єктах і формування загальних підходів до оцінювання успішності інвазій із застосуванням знань про життєві стратегії вселенців і прогнозування подальших змін місцевого біорізноманіття.

ВИЗНАЧЕННЯ ПРИРОДНИХ І АНТРОПОГЕННИХ ГРАДІЄНТІВ ЧИННИКІВ, СТРЕСОВИХ ДЛЯ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ

Міграції живих організмів зазвичай розглядають як природне явище, що, за виразом В.І. Вернадського, є наслідком «тиску життя». Здійснення біологічних міграцій передбачає наявність таких складових: вид-вселенець ↔ вектор перенесення ↔ екосистема-реципієнт. Антропогенні міграції — це міграції, спричинені різкими трансформаціями одного, двох або усіх трьох ланок міграційного ланцюга у результаті цілеспрямованої або опосередкованої господарської діяльності людини. Важлива роль у міграції належить екосистемі, що приймає новий вид, зокрема структурі її оселищ.

За загальнодоступними літературними даними з урахуванням комплексної дії природних і антропогенних факторів середовища на місцеві спонтанні популяції видів та їх угруповання у розділі проаналізовано дію стресових чинників на фоні різноманітності антропогенних оселищ. Їх розглянуто за катеною — за станом водно-геохімічного режиму залежно від рельєфу і за градієнтом антропогенного впливу залежно від його ступеня та характеру. Особливу увагу привернуто до дії природних і антропогенних екологічних векторів розповсюдження чужорідних видів.

Одне з головних завдань сучасної екології — забезпечити існування різноманітності оселищ у цілях збереження біотичного та ландшафтного різноманіття (Оселищна..., 2012). Досягти поставленої мети без урахування та обліку антропогенних оселищ за умов, що склалися в нашій країні, неможливо. Досі більшість з них формуються внаслідок різких деструктивних порушень, спричинених антропогенними впливами, та негативних змін щодо біотичного та ландшафтного різноманіття. Ясна річ, серед антропогенних оселищ є такі, що несуть стабілізаційну функцію в екосистемах (деревні культурні фітоценози, покращені луки тощо).

Антропогенним є оселище, в якому хоч один з абіотичних або біотичних компонентів зазнав змін через прямий чи опосередкований антропогенний вплив. Найближчим до цього терміна є поняття «тип земель...» — ділянки, що подібно реагують на однакові види і режими використання, на одні й ті самі агротехнічні та меліоративні заходи за їх тривалого впливу. Тип земель — головна господарська одиниця, що орієнтує на певний напрям використання території та систему заходів щодо його поліпшення. Власне поняття «тип земель», як і «типологія земель», обґрунтував Л.Г. Раменський (1938). Звісно, ці уявлення стосуються земель сільськогосподарського призначення (угідь), проте головні принципи типології земель за призначенням придатні і для ширшого використання. В ідеалі нині усі землі мають бути «культурними», у той чи інший спосіб екологічно контрольованими — за будь-якими угіддями має бути передбачено постійний догляд. Разом з тим «тип» — досить широке узагальнене поняття, зручне для групування конкретних ділянок з відкиданням менш суттєвих відмінностей тощо.

Характер і ступінь антропогенної трансформації місцезростань, місцезростань, як і життєвих середовищ, зумовлюють формування особливих властивостей антропогенного оселища. Інакше кажучи, антропогенне оселище — це та частина природно-антропогенної екосистеми, в якій місцева популяція певного місцевого або чужорідного виду формує свою екологічну нішу.

Для класифікації антропогенних оселищ слід спиратися на такі принципи положення.

1. Інтегральне оцінювання основних компонентів: біотопу як комплексу живих організмів (фітотоп, зоотоп, мікроботоп); фізіотопу як комплексу неживих складових (літотоп, гідротоп, аеротоп); педотопу як результату сумісного існування двох попередніх. Обов'язково слід ураховувати наявний комплекс прямих та/або опосередкованих антропогенних чинників.

2. Розподіл оселищ за градієнтом інтенсивності й тривалості дії антропогенного чинника.

3. Ієрархічність розподілу оселищ.

Передумовами створення мотивованої, доцільної, відкритої, зрозумілої, доступної і зручної класифікації антропогенних оселищ є врахування низки їх характеристик. Найважливіші з них такі: місцезростання оселищ щодо рельєфу; місцезростання (цикл життєвих середовищ); недостатність врахування лише домінантів рослинного покриву — обов'язкове залучення детермі-

нантів, які відображують антропогенні зміни біотопу, фізіотопу та педотопу; різноманітність типів природокористування.

Для врахування впливів на формування антропогенних оселищ залежно від їх місцезнаходження в рельєфі зручною є проста схема Б.Б. Полинова (1956). Вона ґрунтується на профілюванні водно-геохімічного режиму в оселищах за закономірною послідовністю розміщення природних комплексів у рельєфі (за катеною). Зокрема, в умовах рівнинної України виділяють 3 типи оселищ: елювіальні, субаквальні й супераквальні. Елювіальні оселища розташовані на підвищених елементах рельєфу (плакорах), отже, для них характерні процеси винесення речовини і енергії з незначним привнесенням їх з атмосфери.

Слід зазначити, що на практиці під час польових обліків елювіальні оселища виділяють як умовні. Зауважимо, що вони є такими лише щодо суміжних оселищ, оскільки абсолютно елювіальні оселища унікальні. Решта оселищ, умовно прийнятих як елювіальні, є насправді супераквальними, схиловими стосовно тальвегу балки чи заплави річки або загального нахилу місцевості щодо рівня Світового океану. Субаквальні оселища — це понижені елементи рельєфу (заплава, тальвег балки). Тут нагромаджується речовина та накопичується енергія, що стікає з балкової системи або річкового басейну. Супераквальні оселища займають проміжне положення — схили або річкові тераси, в них відбуваються то нагромадження, то винесення речовини й енергії, як переміжні процеси. Незавжди уявити сучасне антропогенне забруднення атмосфери в зоні дії будь-якого з цих типів оселищ, проте найвищі обсяги і тривалість, яких досягають продукти змивання, розмивання і механічного сповзання речовини з плакорів і схилів, наявні у субаквальних оселищах. У разі вивчення супераквальних та, особливо, субаквальних оселищ, наприклад в агроландшафті, обов'язково слід зважати на ситуацію з відповідними елювіальними оселищами, що їх оточують.

Важливою передумовою доцільності класифікації антропогенних оселищ є врахування різноманітності типів природокористування у певній місцевості. Уся різноманітність цих типів, на наш погляд, цілком відображена у двоступеневій класифікації антропогенних екосистем Б.В. Виноградова (1998). Учений виділив 6 секцій (напівприродні, трансформовані, екотехнічні або власне антропогенні, парагенетичні, постантропогенні, природоохоронні) та 23 класи антропогенних екосистем.

За величезної різноманітності антропогенних оселищ їх доцільно класифікувати у певній ієрархічній системі. З огляду на традиційний досвід, це мають бути секції, класи та групи антропогенних оселищ. Б.В. Виноградов (1998) виділив секції екосистем за ступенем впливу антропогенних чинників, а класи — за характером їх впливу, тобто за відмінами типів землекористування чи за типами природокористування.

Зіставлення класифікації антропогенних екосистем Б.В. Виноградова (1998) з класифікацією екосистем за гемеробією Г. Сукоппа (Blume, Sukopp, 1976) дає підстави для такої послідовності виділення класів антропогенних екосистем різних типів природокористування за градієнтом антропогенного впливу: олігогемеробні → мезогемеробні → евгемеробні → полігемеробні → метагемеробні (табл. 2.1). Зазначимо, що природні екосистеми, які не зазнали антропогенного впливу, є агемеробними.

У наведеній схемі антропогенних екосистем указано ранг і бал гемеробії (табл. 2.1). Слід наголосити, що цю схему необхідно сприймати критично, зважено, відповідно до конкретної ситуації в оцінюваній екосистемі. Екосистеми деяких класів, що складають суміжні секції, залежно від ступеня антропогенного стресу можуть досягати різного рангу гемеробії, їх оцінюють вищим балом від загального для екосистем відповідної секції. Наприклад, пасовищні та сіножатні екосистеми за різного ступеня навантаження можуть бути оцінені за рангом гемеробії як олігогемеробні або мезогемеробні, а промислові та виробничі екосистеми — як полігемеробні або метагемеробні, тощо.

Деталізована триступенева робоча класифікація міських екотопів на прикладі м. Києва була запропонована раніше (Бурда, Ігнатюк, 2011). У секції екотехнічних серед селітебних екосистем за цією класифікацією виділено 2 відділи, 16 класів і понад 60 груп, серед яких — 36 груп міських екотопів, ідентичних антропогенним оселищам у викладеному тут обсязі.

Робочу схему скориговано і доповнено стосовно міських деревних фітоценозів, оскільки низку модельних популяцій адвентивних видів з різних таксонів вивчали в угрупованнях саме цього типу. У селітебних екосистемах деревні насадження — це визнані цінні осередки місцевого біорізноманіття. Водночас вони виконують важливу соціальну функцію, створюючи естетично привабливе, комфортне середовище для проживання та відпочинку мешканців.

Таблиця 2.1. Схема антропогенних екосистем з рангом їх гемеробії

Секція	Клас	Гемеробія	
		ранг	бал
Природоохоронні Напівприродні	Резерватогенні	Олігогемеробні	2
	Пасовищні Лісосічні Пірогенні Сіножатні Рекреаційні	Мезогемеробні	4
Трансформовані	Польові Плантаційні Фітомеліоративні Гідромеліоративні	Евгемеробні	6, 7
Екотехнічні	Селітебні Промислові Гідробудівні Видобуточно-відвальні Дорожно-лінійні	Полігемеробні	8
Парагенетичні	Повітряно-забруднені Водно-забруднені Парагідролітичні Парагеохімічні	Метагемеробні	9
Постантропогенні	Вторинно-геоморфологічні Вторинно-геохімічні Вторинно-гідролітичні Вторинно-біотичні		

Одними з багатьох специфічних ознак селітебних екосистем (урбаноекосистем), важливих для оселищ чужорідних видів, є їхні поліструктурованість і поліцентричність. Наслідками одночасної дії біофізичних процесів та антропогенних чинників, наприклад, таких як модифікації рельєфу та підвищений ризик занесення чужорідних видів, є просторова фрагментованість і гетерогенність (мозаїчність) міських екосистем, їх складна динаміка та невпорядкованість. Просторова структура міста, що постійно змінюється, спонтанні порушення викликають специфічні поведінку популяцій живих організмів, динаміку, як і характер подальшого формування угруповань.

Порушення — це будь-яка відносно відокремлена у просторі та часі подія, що руйнує існуючу структуру екосистеми, угруповання, популяції, змінює фізичне середовище їх існування. Загалом порушення різної частоти, інтенсивності, тривалості та про-

сторових розмірів створює гетерогенну мозаїку різних стадій сукцесії і є важливим чинником підтримання різноманіття як всередині угруповань, так і на ландшафтному рівні. Позитивну роль порушень у процесі фітоінвазій, зокрема, зазвичай пояснюють вивільненням ресурсів живлення, зменшенням кількості конкурентів і природних ворогів (наприклад, ґрунтових патогенів), а також стимулюванням проростання насіння.

У разі унікальності згаданих чинників як пояснювальних щодо поширення видів-вселенців не було б різниці між інвазією їх у вторинному ареалі та колонізацією ними оселищ у межах природного ареалу (Nieto et al., 2005). Утім показано, що порушення значніше впливають на розповсюдження тих самих видів у їх вторинному ареалі, ніж у природних місцезростаннях.

Важливо також зазначити, що режими антропогенних порушень можуть не відповідати життєвим циклам місцевих видів, однак прийнятні для чужорідних видів. Як наголошено вище, результатом багаторазового ненавмисного занесення та цілеспрямованої інтродукції, наприклад деревних екзотів чи свійських тварин, є інтенсивність надходження чужорідних видів, що є другою, поряд із порушеннями, причиною біологічних інвазій у містах.

АДАПТИВНІ СТРАТЕГІЇ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ РОСЛИН

3.1. Структурно-функціональні особливості адаптацій видів роду *Eragrostis* Wolf у різних екологічних умовах

Великий рід *Eragrostis* Wolf однорічних і багаторічних трав родини *Poaceae* є одним з найбагатших таксонів покритонасінних земної кулі, що ростуть у межах від помірних до тропічних кліматичних зон. Види роду займають переважно пухкі субстрати на посушливих територіях, в степах чи напівпустелях, що пояснюється властивими їм особливостями фотосинтезу С4-типу. Вони добре переносять низькі температури та інсоляцію. Це дуже складний таксономічно рід, що зумовлено високою варіабельністю діагностичних ознак. Тому популяції таких поліморфних груп з розмитими діагностичними ознаками об'єднують у видові комплекси: *E. pilosa* (*E. diffusa* Buckley, *E. multicaulis*, *E. pectinacea* та *E. pilosa* s. str.), *E. mexicana* (*E. mexicana* s. str., *E. neomexicana*, *E. virescens*), *E. curvula* (серед інших *E. chloromelas*, *E. curvula* s. str. та *E. lehmanniana* Nees). Для остаточного з'ясування зазначених таксономічних питань необхідно поєднати морфологічні та молекулярні дослідження.

Найполіморфнішою групою з роду *Eragrostis* на території України є види *E. pilosa*, що трапляються як на вологих пісках, у долинах річок, так і на гранітних скелях, гальці, часто у рудеральних місцях — біля доріг, на полях, у населених пунктах. Це рослини заввишки 10—50 см, з вузьколінійними пластинками листків, волоттю завдовжки до 15—30 см, малоквітковими (4—10) дрібними колосками. Для *E. pilosa* s. lato характерні сухі піщані чи кам'янисті екотопи південних регіонів Європи. Для Східної Європи також наводять *E. pectinacea* (Мосякин, Бортняк, 1994) та *E. rivalis* (Scholz, 1996). Інші дослідники (Шольц та ін., 2002) заперечують специфічні відміни між *E. albensis* та *E. pectinacea*, при цьому відомо, що *E. pectinacea* — гексаплоїд ($2n = 60$), а *E. albensis* та *E. pilosa* — тетраплоїди ($2n = 40$).

Палеосубтропічний вид *E. minor* Host, який є одним з найуспішніших оселенців на території України, оцінено на підставі аналізу мінливості популяційних ознак і властивостей (Лавренко, 1940; Протопопова, 1991).

E. pilosa (L.) Beauv. — кенофіт середземноморського походження, ефемерофіт, епекофіт, ареал — гемікосмополіт, характер розповсюдження — стрічково-дифузний, однорічник, мезофіт, антропохор, бур'ян (Nobis, Nobis, 2009). Рослина 10—50 см заввишки, пластинки листів вузьколінійні, голі, язичок — з волосків. Волоть завдовжки до 15 см, при основі нижніх гілочок — довгі волоски. Колосок 3—5 мм завдовжки з 2—12 квіток, звичайно сірувато-фіолетових, вісь колоска гладенька, колоскові луски ланцетні, значно менші за квіткові, нижня квіткова луска на верхку півчаста, ніжки бічних колосків завдовжки 1,5—6 (8) мм. Цвіте в липні—жовтні (Galera, Sudnik-Wójcikowska, 2010).

Зростає на вологих алювіальних і терасових пісках, у долинах річок і на гранітних скелях, пісках, гальці, біля доріг, на полях, у населених пунктах. Для території Західної і Центральної Європи *E. pilosa* наводять як дуже рідкісний і ефемерний заносний вид.

E. pectinacea (Michx.) Nees — кенофіт центрально-північно-американського походження. Терофіт, мезофіт. Це однорічник, 10—40 см заввишки, з розлогою волоттю завдовжки 7—20 см, вузькопірамідальної форми. Колоскові гілки тонкі, голі, злегка хвилясті, стебло, як правило, розгалужене біля основи. Стебла тонкі, світло-зелені або фіолетові, голі, округлі. Листові пластинки завдовжки 4—9 см, завширшки 1,0—3,0 мм, жовтувато-зелені, зелені, голі, плоскі; листові піхви світло-зелені, з жилками, язичок утворений щільним кільцем з тонких довгих білих волосків. Квіткові колоски завдовжки 5—15, 3—8 мм, лінійні, темно-зелені, блискучі, часто довші за ніжки колосків. Колоскові луски гострі, щільні, завдовжки 1,5—1,6 мм, з 3 жилками, квіткові луски коротші, вийчасті, опуклі.

Зростає на відкритих посушливих місцях, пісках, гальці, гравії, кам'янистих схилах і насипах, у населених пунктах, уздовж автомобільних і залізних доріг, тріщинах у тротуарах і дорогах, на полях і пустках.

Керуючись наявною інформацією для сусідніх країн (Galera, Sudnik-Wójcikowska, 2010), можна спрогнозувати появу на території України *E. virescens* J. Presl та *E. multicaulis* Steud.

Види роду *Eragrostis* відіграють значну ценотичну роль. Як домінуючі та діагностичні види формують угруповання двох класів рослинності (*Plantaginetea majoris* та *Stellarietea media*), а в декількох, як природної, так і порушеної рослинності, беруть участь (наприклад, рослинність класів *Isoeto-Nanojuncetea* та *Sedo-Sclerantethea*). Основну увагу приділено союзу *Eragrostion cilianensi-minoris* Tüxen ex Oberdorfer 1954, оскільки модельні види є едифікаторами досліджуваного синтаксону.

Наводимо синтаксономічну схему рослинності за участю видів роду *Eragrostis*.

Клас *Plantaginetea majoris*

Союз *Coronopodo-Polygonion arenastri*

Eragrostio minoris-Polygonetum arenastri Oberd. 1954 corr. Mucina 1993

Клас *Stellarietea media*

Союз *Eragrostion cilianensi-minoris* Tüxen ex Oberdorfer 1954

Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris Tüxen ex von Rochow 1951

Portulacetum oleraceae Felföldy 1942

Eragrostio poaeoidis-Panicetum capillaris Mititelu et Ştephan 1988

Cynodontetum dactyli Gams 1927

Eragrostio-Amaranthesetum albi Morariu 1943

Heliotropio dolosi-Brometum japonica Dubyna, Neuh. et Shelyag 1995

Daturo stramonii-Hibiscetum trioni Bagrikova (1996) 1997

Cynono-Xanthietum spinosi Bagrikova 2002

Tribulo-Tragetum Soo et Timar 1955

Союз *Eragrostion cilianensi-minoris* об'єднує рослинність, що поширена в різних типах синантропних біотопів (Пашкевич, Альошкіна, Дідух, 2011). Він займає орні землі під різними культурами, вищипувані ділянки та останнім часом розповсюджується в інші синантропні екотопи. Ця термофільна рослинність обирає теплі ділянки з піщаними чи кам'янистими ґрунтами. Переважно домінують є однорічні злаки, більшість яких характеризуються C₄-метаболізмом. Союз поширений у Центральній Європі та на Балканах і тяжіє до теплого клімату. У найтепліших регіонах Європи рослинність союзу спостерігається для всіх трьох типів біотопів, а в холодніших і вологіших — тільки у рудеральних місцях (Koch, 1974; Peterson, Giraldo-Canas, 2008). Рослинність союзу при-

урочена переважно до міст. У сучасних наукових дослідженнях їй приділяють недостатньо уваги. Втім останнім часом частка союзу у складі синантропної рослинності набирає все більшої ваги, угруповання за участю видів роду *Eragrostis* просуваються на північ і займають все більші території, часто витісняючи як природні, так і синантропні угруповання. Наприклад, за нашими спостереженнями 2011 р., у природних угрупованнях на гранітних берегах р. Кам'янка класу *Sedo-Sclerantethea* збільшується проективне покриття *E. minor*, а сукулентних природних видів *Sedum acre* та *Portulaca oleraceae* зменшується.

Наприкінці літа на добре освітлених післядемутаційних ділянках з легкими, піщаними, щебенистими з низьким вмістом органічних речовин ґрунтах спостерігаються значні зарості (проективне покриття до 100 %) *Eragrostis minor*. Крім декількох видів роду *Eragrostis* до складу угруповань входять інші однорічні злаки, переважно з метаболізмом типу C_4 (*Digitaria* sp., *Setaria* sp.). Ценози досягають максимальної біомаси у сухий і спекотний період у середині літа, проективне покриття може бути досить значним, що пов'язано з їх здатністю використовувати максимально досяжну вологість ранкової роси. Особливістю таких рудеральних угруповань є те, що вони не витримують регулярного витоптування.

Дуже поширені на дослідженій території угруповання *Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris* Tüxen ex von Rochow 1951. Ценози сформовані невисокими злаками, такими як *Digitaria ischaemum*, *D. sanguinalis*, *Eragrostis minor*, *E. albensis*, *E. pilosa*, *Setaria viridis*, *S. glauca*, досягають свого фенологічного оптимуму в серпні і вересні. Приурочені до орних земель, особливо до просапних культур з добре дренованими ґрунтами, також утворюють ценози на значних територіях (площі від 1 до 10 м²) по краю тротуарів, уздовж доріг і залізниць або в рудералізованих екотопах на піщаних ґрунтах. Такі угруповання часто двоярусні, де верхній ярус утворюють злаки, а нижній — сланкі рослини (*Portulaca oleracea* L., *Convolvulus arvensis* L., іноді розвинений моховий ярус (*Bryum argenteum* Hedw. і *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.) (Пашкевич, 2015).

На дослідженій території ми встановили, що фенологічні особливості ценозоутворювачів є диференціювальними для рудеральних угруповань, сформованих малорічними злаками, — переважна більшість досліджених видів формує ценози лише

2—3 міс за вегетаційний сезон, а решту часу в цих екотопах, що частково можуть змінюватися під дією інсоляції та фактора вологості ґрунту, формуються інші угруповання за рахунок як однорічних злаків, так й інших видів. Спостерігається розподіл угруповань, сформованих малорічними злаками, за градієнтом едафічних факторів, таких як вологість, трофність, вміст нітрогену в ґрунті, що пояснює їх приуроченість до добре освітлених після-демутаційних екотопів з легкими, піщаними, щебенистими з низьким вмістом органічних речовин ґрунтами.

Для з'ясування структурно-функціональних особливостей адаптації видів роду в умовах антропогенної трансформації досліджено ценопопуляції 3 найпоширеніших видів, *E. minor*, *E. pilosa* та *E. rectinasea*, як модельних, у різних екологічних умовах на території України (табл. 3.1).

Збір матеріалу та його камеральну обробку проводили за загальноприйнятими методиками (Злобин, 1989) на генеративній стадії рослин. Морфометричний аналіз здійснювали за 14 ознаками (табл. 3.2), також було обраховано абсолютно суху фітомасу різних фракцій (коренів, листя, суцвіть). Оцінено репродуктивний потенціал (*RE*) усіх ценопопуляцій за таким співвідношенням: (сумарна фітомаса суцвіть на рослині / загальна фітомаса рослини) $\times$ 100 %.

Для оцінювання структурної цілісності за адаптації у різних умовах місцезростання розраховано індекс морфологічної інтеграції (*IP*) за формулою

$$IP = \frac{B}{(n^2 - n) / 2} 100,$$

де *B* — число статистично достовірних коефіцієнтів кореляції в матриці; *n* — число параметрів.

Досліджені ценопопуляції модельних видів різняться за ценотичною приуроченістю, екологічними характеристиками та ступенем антропогенної трансформації ценозу. Кожна досліджена ценопопуляція має свої специфічні значення морфометричних параметрів, що засвідчують індивідуальність усіх ознак досліджених ценопопуляцій, які змінюються у доволі широких межах.

Популяційний аналіз *E. pilosa* виявив, що за морфометричними показниками найвідміннішою серед інших виявилася ценопопуляція P1L8, яка сформувалася в щілинах бруківки біля газо-

ну (рис. 3.1). Вона має велику кількість колосків значних розмірів. Інші ценопопуляції формуються в різних умовах антропогенного впливу. Проте спільною рисою для них є ксеромезофітний або ксерофітний характер умов місцезростання, від бетонного вазона до піщаної галявини соснового лісу чи берега. Саме едафічні умови, а особливо гідрорежим, сприяли формуванню особин, морфометричні ознаки яких за їх середніми значеннями перевищують такі ознаки ксерофітних популяцій інколи вдвічі-втричі. Так, середня довжина рослини ценопопуляцій *E. pilosa* дорівнює 36 см (рис. 3.1), тоді як середня довжина рослин цено-

Таблиця 3.1. Характеристика ценопопуляцій видів роду *Eragrostis* Wolf

Ценопопуляція	Щільність особин на 1 м ²	Проективне покриття виду, %	Загальне проективне покриття	Угруповання
<i>E. pilosa</i>				
PIL1	164	65	15	<i>Eragrostio minoris-Polygonetum arenastri</i>
PIL2	290	10	10	—
PIL3	502	20	20	—
PIL4	72	15	60	<i>Eragrostio minoris-Polygonetum arenastri</i>
PIL5	397	35	90	<i>Portulacetum oleraceae</i>
PIL6	22	7	60	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
PIL7	92	50	40	—
PIL8	76	5	80	<i>Cyperetum flavescens</i>
PIL9	96	2	15	<i>Eragrostio-Amaranthetum albi</i>
<i>E. pectinacea</i>				
PEC1	141	60	25	<i>Eragrostio-Amaranthetum albi</i>
PEC2	179	30	15	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
PEC3	57	3	60	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
PEC4	298	35	50	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
PEC5	15	3	50	<i>Cyperetum flavescens</i>

популяції PIL1 — 23, а PIL8 — 57 см; середня кількість колосків пагона виду — 127, для PIL1 — 59, а PIL8 — 235.

Цікаву тенденцію виявлено у варіюванні кількості генеративних пагонів. Найбільшу (3—17) зафіксовано для ксеромезофітної популяції PIL7 з Труханового острова, де у формуванні ценозу беруть участь ще 2 види *Eragrostis*, а мінімальну (1—8) — в ценопопуляціях, що зростають на найбільш трансформованих субстратах, таких як узбіччя ґрунтових доріг, клумби.

Для оцінювання мінливості морфометричних параметрів застосовано коефіцієнт варіації. Відповідно до аналізу розрахунків,

Характеристика екотопу	Місцезнаходження
Узбіччя ґрунтової доріжки, поживний добре зволожений ґрунт	Околиці м. Києва
Узбіччя ґрунтової доріжки у сосновому лісі, збіднений, слабкозволожений ґрунт	Околиці м. Києва
Узбіччя ґрунтової доріжки, збіднений зволожений ґрунт	м. Київ, Долобецький острів
Бетонна ваза-квітник, збіднений піщаний сухий субстрат	м. Київ
Узбіччя ґрунтової доріжки, збіднений слабкозволожений супіщаний ґрунт	м. Київ, Труханів острів
Узбіччя асфальтованої дороги, піщаний, добре зволожений ґрунт	Те саме
Щілини бруківки біля газону, піщано-щебенистий субстрат	м. Київ
Піщаний берег р. Случ, добре зволожений субстрат	Рівненська обл., Сардинський р-н, околиці с. Люхча
Узбіччя асфальтованої дороги, піщано-щебенистий субстрат з ознаками нітрофілізації	Рівненська обл., Сардинський р-н, околиці с. Бережки
Обабіч тимчасової водойми на узбіччі доріжки, піщаний добре зволожений ґрунт	Околиці м. Києва
Узбіччя асфальтованої дороги, на гравії	Те саме
Узбіччя ґрунтової доріжки, на піщаному зволоженому ґрунті	м. Київ, Труханів острів
Узбіччя асфальтованої дороги, піщаний ґрунт з ознаками засолення	Житомирська обл., околиці м. Новоград-Волинський
Піщаний правий берег р. Случ, на поживному добре зволоженому ґрунті	Рівненська обл., Дубровицький р-н, околиці с. Колки

Ценопопуляція	Щільність особин на 1 м ²	Проективне покриття виду, %	Загальне проективне покриття	Угруповання
<i>E. minor</i>				
MIN1	76	20	30	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
MIN2	256	30	50	<i>Portulacetum oleraceae</i>
MIN3	35	10	100	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
MIN4	451	20	90	<i>Eragrostio-Amaranthetum albi</i>
MIN5	54	10	20	<i>Eragrostio minoris-Polygonetum arenastri</i>
MIN6	644	40	50	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>
MIN7	989	60	70	Te came
MIN8	309	40	100	<i>Portulacetum oleraceae</i>
MIN9	62	5	90	Te came
MIN10	65	15	60	<i>Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris</i>

Таблиця 3.2. Середні значення морфометричних ознак і фітомаси модельних

Ознака	Позначення ознаки	<i>E. pilosa</i>			
		min	max	mean	Sd
Довжина рослини, см	<i>L</i>	23,28	57,01	34,53	10,33
Довжина кореня, см	<i>Lr</i>	2,93	9,82	5,76	2,21
Кількість пагонів	<i>Nrsh</i>	2,00	8,20	5,57	2,06
Кількість листків	<i>Nl</i>	6,71	23,15	15,11	5,29
Кількість суцвіть	<i>Ninfl</i>	1,70	7,00	4,65	2,16
Довжина пагона, см	<i>Lrsh</i>	19,71	47,82	28,26	8,68
Довжина суцвіття, см	<i>Linfl</i>	7,85	21,11	12,54	5,03
Довжина міжвузля, см	<i>Linode</i>	2,69	5,80	4,24	1,14
Довжина листа, см	<i>Ll</i>	3,82	13,44	7,39	3,34
Ширина листа, см	<i>Wl</i>	0,17	0,29	0,22	0,04
Кількість колосків	<i>Nspl</i>	59,19	235,05	118,17	66,30
Діаметр пагона, см	<i>d</i>	0,06	0,15	0,09	0,03
Кількість квіток на суцвітті	<i>Nf</i>	5,25	10,15	6,95	1,54
Довжина квітки, см	<i>Lf</i>	0,33	0,61	0,42	0,09
Фітомаса рослини, г	<i>m</i>	0,09	0,52	0,25	0,14
Фітомаса кореневої системи	<i>mr</i>	0,02	0,08	0,04	0,02
Фітомаса листів рослини	<i>ml</i>	0,01	0,12	0,03	0,04
Фітомаса суцвіть рослини	<i>minfl person</i>	0,03	0,19	0,09	0,05
Фітомаса пагонів	<i>minfl rsh</i>	0,01	0,10	0,05	0,03
Фітомаса 20 колосків	<i>m · 20spl</i>	0,00	0,01	0,01	0,00

Закінчення табл. 3.1

Характеристика екотопу	Місцезнаходження
Щілини бруківки, піщаний ґрунт	Донецька обл., м. Святогірськ
Берег ставка, піщаний ґрунт	Київська обл., Бориспільський р-н, околиці с. Старе
Берег озера, глинистий ґрунт	м. Київ, Деміївська площа
Доріжка гранітного кар'єру, чорноземний ґрунт	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, околиці с. Олександрівка
Ґрунтова доріжка вздовж поля, супіщаний ґрунт	Кіровоградська обл., Світловодський р-н, с. Велика Андрусівка
Щілини асфальтованої доріжки, нітріфікований ґрунт	м. Київ, Виставковий центр
Газон на схилі експозицією 30°	м. Київ, ППСМ «Феофанія»
Клумба, ґрунт з ознаками засолення	м. Київ, просп. Степана Бандери (колишній Московський проспект)
Ґрунтова доріжка, супіщаний ґрунт	м. Київ, Труханів острів
Узбіччя асфальтованої доріжки, супіщаний ґрунт	Те саме

ценопопуляцій видів роду *Eragrostis*

<i>E. pectinacea</i>				<i>E. minor</i>			
min	max	mean	Sd	min	max	mean	Sd
29,08	63,13	43,55	14,07	16,91	72,25	35,45	17,14
5,23	10,78	7,75	1,98	4,43	9,89	6,47	1,84
2,13	8,47	4,17	2,54	4,64	15,09	9,24	3,02
9,13	16,05	12,82	2,91	15,51	33,52	23,56	6,09
1,38	8,42	3,46	2,85	1,56	14,81	6,68	3,96
22,23	55,34	35,12	13,66	10,79	63,14	27,25	16,96
9,59	24,75	16,75	5,94	3,94	15,50	8,63	3,88
2,94	8,60	4,84	2,23	1,75	11,06	4,49	2,91
6,33	20,81	13,07	6,25	2,17	13,43	6,28	4,03
0,19	0,47	0,32	0,11	0,14	0,43	0,28	0,08
81,97	402,58	199,74	123,31	23,38	125,14	71,74	34,56
0,06	0,17	0,12	0,04	0,04	0,11	0,09	0,02
5,88	8,40	6,95	1,04	8,30	15,91	10,77	2,38
0,35	0,55	0,45	0,09	0,46	0,73	0,54	0,10
0,00	0,46	0,27	0,18	0,02	0,24	0,14	0,06
0,00	0,10	0,03	0,04	0,00	0,30	0,09	0,11
0,00	0,08	0,05	0,03	0,01	0,10	0,05	0,04
0,00	0,25	0,11	0,10	0,01	0,08	0,04	0,03
0,00	0,09	0,05	0,04	0,01	0,74	0,26	0,30
0,00	0,01	0,01	0,01	0,00	0,03	0,01	0,01

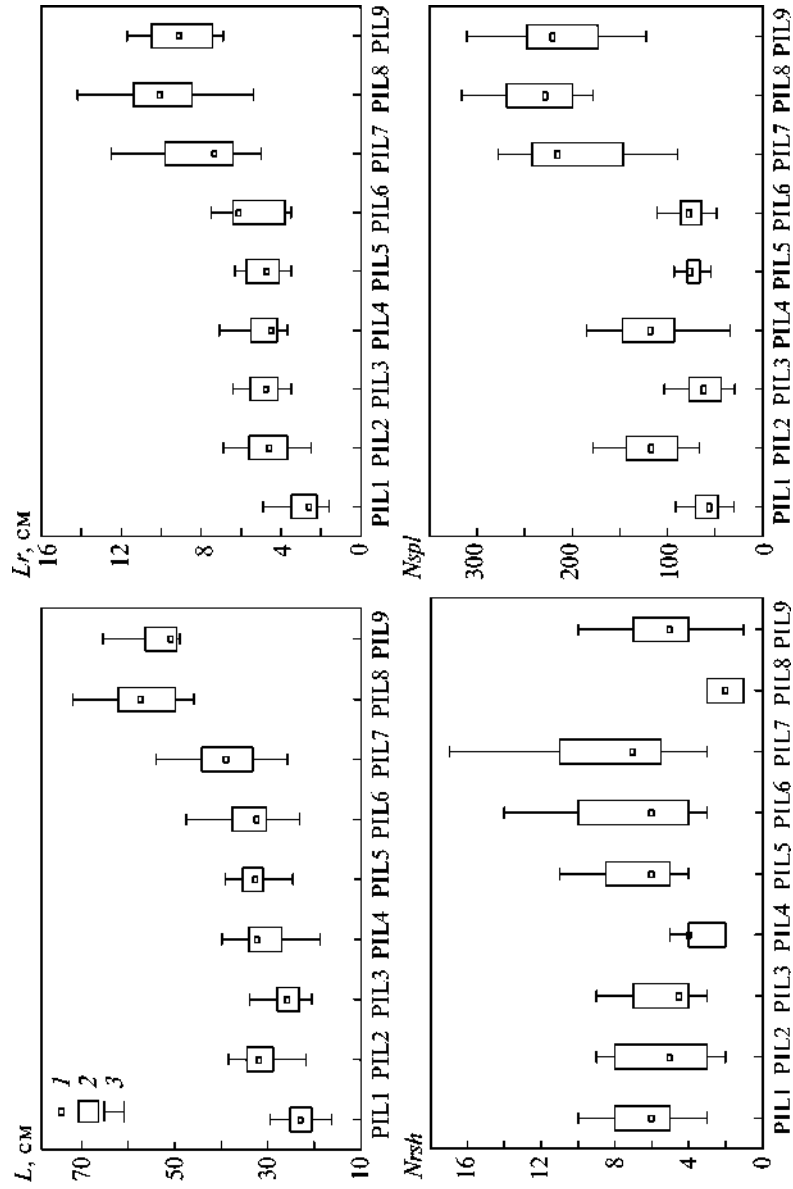


Рис. 3.1. Мілливість морфометричних ознак *Eragrostis pilosa*:
1 — медіана; 2 — те саме, 25—75 %; 3 — розмах без викиду

досліджені ознаки 9 ценопопуляцій *E. pilosa* варіюють у межах від 13 до 53 %. Так, наймінливішою є ознака кількості генеративних пагонів (*Ninfl*), а сталими — ознаки кількості квіток колоса (*Nf*) та довжини колоса, діагностичні для виду. На значну варіабельність ознак генеративної сфери та багатьох вегетативних показників однорічників у літературі вказували неодноразово (Злобін та ін., 2007). Параметри фітомаси характеризуються високим рівнем мінливості, від 29 до 54 %, найстабільнішою є фракція фітомаси 20 квіток у колосі, діагностична для виду.

Для виявлення зв'язку між морфометричними ознаками було застосовано кореляційний аналіз із використанням коефіцієнта кореляції Пірсона (табл. 3.3). З'ясовано, що значуща кореляція (на рівні достовірності 0,95) спостерігається між ознаками довжин рослини (*L*), пагона (*Lrsh*) та кореня (*Lr*), довжин суцвіття (*Linfl*) і листа (*Ll*). Між кількісними ознаками на цьому рівні достовірності кореляцій не зафіксовано. Цікавими виявилися зв'язки між кількістю колосків (*Nspl*) та довжиною кореня (*Lr*), діаметром рослини (*d*), а також промірами листів (*Ll* та *Wl*), суцвіття (*Linfl*) та міжвузля (*Linode*) з довжиною рослини (*L*). Майже не мають зв'язків ознаки кількості суцвіть (*Ninfl*) та листів (*Nl*). Виявлено, що ознака «довжина кореневої системи» має трохи слабші зв'язки майже з усіма дослідженими ознаками, що може засвідчувати залежність функціонування рослин виду від механічного складу субстрату та ґрунтової вологи.

Для встановлення зв'язку та рівномірності розвитку вегетативних і генеративних органів рослини в різних екологічних умовах обраховано індекс морфологічної інтеграції ІР. Для морфометричних ознак індекс ІР дорівнює 33, а для фракцій фітомаси — 87 %. Це вказує на нерівномірність розвитку вегетативних органів за адаптації до умов середовища, проте стратегія виду спрямована на запасання енергії у фітомасі. Такі взаємозалежності характеризують розвиток більшості органів рослини в різних екологічних умовах. Проте відсутність істотної кореляції можна пояснити впливом стресових чинників, що заважають повноцінному розвитку ценопопуляції, коли відповідні адаптації інвазійного виду до нових екологічних умов ще не сформовані.

Розподіл ценопопуляцій *E. pilosa* за дослідженими морфологічними ознаками оцінено за допомогою РСА-аналізу (рис. 3.2). За I компонентом найбільше вплинула на диференціацію ознака

Таблиця 3.3. Кореляція між морфометричними ознаками *Eragrostis pilosa* (L.) P. Beauv.

<i>Lr</i>	0,94													
<i>Nrsh</i>	0,46	0,42												
<i>Nl</i>	-0,12	-0,01	0,29											
<i>Ninfl</i>	-0,37	-0,25	-0,04	0,52										
<i>Lrsh</i>	0,99	0,92	0,45	-0,16	-0,46									
<i>Linfl</i>	0,88	0,90	0,65	0,00	-0,37	0,88								
<i>Linode</i>	0,61	0,41	0,24	0,10	-0,02	0,59	0,30							
<i>LI</i>	0,92	0,91	0,43	-0,20	-0,44	0,92	0,95	0,37						
<i>Wl</i>	0,84	0,91	0,42	0,04	-0,34	0,84	0,93	0,19	0,90					
<i>Nspl</i>	0,90	0,94	0,41	-0,01	-0,42	0,90	0,95	0,33	0,97	0,96				
<i>d</i>	0,91	0,92	0,62	-0,08	-0,35	0,90	0,99	0,34	0,97	0,91	0,94			
<i>Nf</i>	0,01	0,17	0,26	0,67	0,65	-0,06	0,24	0,02	0,14	0,22	0,20	0,21		
<i>Lf</i>	0,11	0,29	0,21	0,51	0,16	0,10	0,46	-0,22	0,38	0,50	0,47	0,39	0,82	
	<i>L</i>	<i>Lr</i>	<i>Nrsh</i>	<i>Nl</i>	<i>Ninfl</i>	<i>Lrsh</i>	<i>Linfl</i>	<i>Linode</i>	<i>LI</i>	<i>Wl</i>	<i>Nspl</i>	<i>d</i>	<i>Nf</i>	

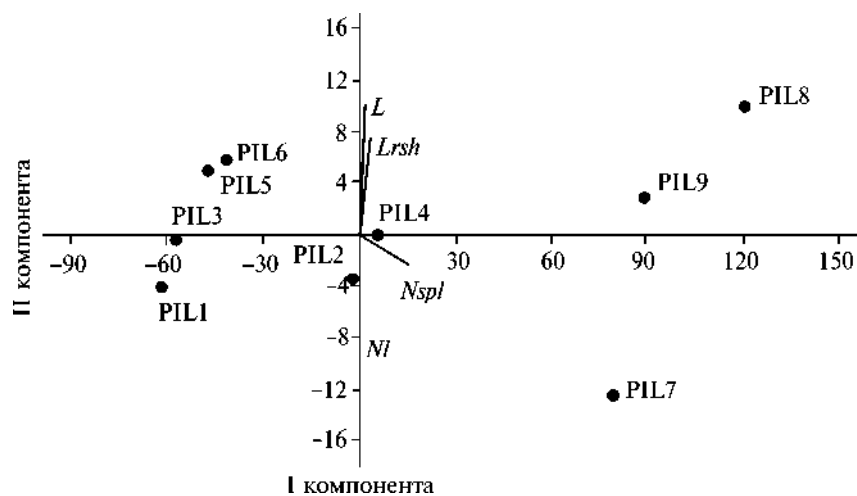


Рис. 3.2. Результати PCA-ординації ценопопуляцій *Eragrostis pilosa* за найвагомішими ознаками.

Умовні позначення див. у табл. 3.1

кількості колосків (*Nspl*). Ценопопуляції PIL7, PIL8 та PIL9 складають дві групи, тоді як інші ценопопуляції за цією ознакою майже повністю перекриваються між собою. На розподіл цено-

популяцій за II компонентом найбільш впливають довжина рослини, довжина та кількість пагонів (L , $Nrsh$) і листів у зворотному напрямку (Nl). Можна дійти висновку, що розвиток кількості колосків (саме ця ознака є диференційовальною) зумовлений як впливом едафічного чинника, що впливає з характеристики екотопу, так і ступенем рекреаційного навантаження.

Для проаналізованих ценопопуляцій *E. pectinacea*, що сформувалась у різних екологічних умовах трьох областей (Київської, Житомирської та Рівненської), відмінною виявилася ценопопуляція *E. pectinacea* PEC2, яка за кількістю колосків удвічі-втричі перевищує інші ценопопуляції та характеризується трохи ширшими листами порівняно з рештою (рис. 3.3).

Найбільшими розмірами пагону, суцвіття та міжвузлів характеризується ценопопуляція PEC5. При цьому вдвічі довші за решту популяції його суцвіття — середня довжина сягає 25 см, що вдвічі більше за довжину інших модельних популяцій. Рослини ценопопуляції PEC3 характеризуються найменшими розмірами, найчисленнішими пагонами, найменшою кількістю колосків у суцвітті та найбільшою фітомасою. Так, за середньої довжини рослини *E. pectinacea* 41,1 см довжина рослин PEC3 становить 18,2—38,3 см, що формують більш як 8 пагонів, за середнього значення для інших ценопопуляцій 2,2; кількість колосків — 45—109 за середнього значення для виду 202, найбільша серед *E. pectinacea* фітомаса рослини цієї ценопопуляції — 0,46 г за середнього значення 0,32 г. Такий компенсаторний механізм запускається видом у разі дії різних стресових чинників (низький рівень зволоження, значне рекреаційне навантаження) і спрямований на максимальну продуктивність.

Установлено, що діагностичні ознаки виду: кількість квіток і довжина колоса, характеризуються незначним рівнем варіювання — 6 і 8 % відповідно. Довжина рослини, суцвіття та пагона, а також кількість і довжина квіток характеризуються невеликим рівнем варіювання (до 20 %). Рівень мінливості кількості пагонів і суцвіть є найвищим (понад 40 %), що відповідає великому рівню варіювання. Трохи стабільнішими, на відміну від ценопопуляцій попереднього виду, виявилися фракції фітомаси дослідженої ценопопуляції — від 15 до 40 %, де фітомаса колосків є найбільш сталою величиною і характеризується невеликим рівнем варіювання (15 %).

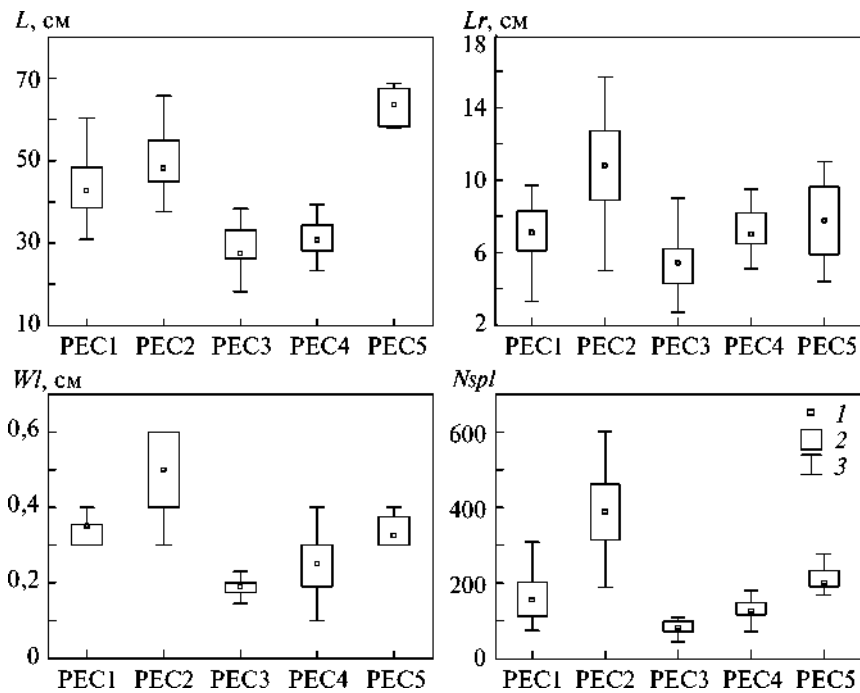


Рис. 3.3. Мінливість морфометричних ознак *Eragrostis pectinacea*.
Умовні позначення див. у табл. 3.1 і на рис. 3.1

За результатами кореляційного аналізу, для ценопопуляцій дослідженого виду *E. pectinacea* не виявлено достовірного кореляційного зв'язку багатьох ознак, як кількісних, так і лінійних (табл. 3.4). З'ясовано, що значуща кореляція спостерігається між ознаками довжини пагона, суцвіття. Діаметр рослини тісно пов'язаний з формуванням вегетативних органів. Цікаво, що для цього виду важливою є ознака ширина (*Wl*) листа, що пов'язана достовірним зв'язком з довжиною кореня (*Lr*), квітки (*Lf*), діаметром стебла (*d*) та кількістю колосків (*Nspl*). Інші числові ознаки, як і кількість листів (*Nl*) та довжина міжвузля (*Linode*), не корелюють із жодною з ознак.

Індекс морфологічної інтеграції для морфометричних параметрів *E. pectinacea* становить 14, для фракцій фітомаси — 33 %. Слабкі та нечисленні зв'язки між дослідженими ознаками та відсутність істотної кореляції на рівні 0,95 можна пояснити екстре-

Таблиця 3.4. Кореляція між морфометричними ознаками *Eragrostis pectinacea*

<i>Lr</i>	0,55													
<i>Nrsh</i>	-0,79	-0,79												
<i>Nl</i>	-0,48	-0,13	0,63											
<i>Ninfl</i>	-0,71	-0,76	0,99	0,69										
<i>Lrsh</i>	1,00	0,47	-0,74	-0,50	-0,66									
<i>Linfl</i>	0,99	0,57	-0,85	-0,54	-0,78	0,98								
<i>Linode</i>	0,75	-0,14	-0,30	-0,49	-0,23	0,81	0,72							
<i>Ll</i>	0,97	0,70	-0,82	-0,46	-0,75	0,95	0,95	0,61						
<i>Wl</i>	0,68	0,94	-0,78	-0,02	-0,71	0,61	0,69	0,04	0,76					
<i>Nspl</i>	0,60	0,96	-0,68	0,00	-0,62	0,52	0,58	-0,05	0,74	0,93				
<i>d</i>	0,40	0,94	-0,77	-0,09	-0,76	0,31	0,46	-0,29	0,51	0,90	0,83			
<i>Nf</i>	0,63	0,37	-0,53	0,02	-0,46	0,62	0,68	0,40	0,52	0,65	0,35	0,47		
<i>Lf</i>	0,51	0,80	-0,65	0,15	-0,59	0,44	0,55	-0,07	0,54	0,93	0,75	0,88	0,80	
	<i>L</i>	<i>Lr</i>	<i>Nrsh</i>	<i>Nl</i>	<i>Ninfl</i>	<i>Lrsh</i>	<i>Linfl</i>	<i>Linode</i>	<i>Ll</i>	<i>Wl</i>	<i>Nspl</i>	<i>d</i>	<i>Nf</i>	

мальними умовами місцезростання ценопопуляції за невірної її структури, що характерно для адвентивного виду, схильного до інвазії на початковій стадії освоєння екониші у вторинному ареалі.

За результатами PCA-аналізу зроблено висновок стосовно незначної подібності між ценопопуляціями, всі вони розвивалися у відмінних екологічних і географічних умовах, що відобразилося на морфометричній їх подібності. Дві з ценопопуляцій мають спільні риси, що і об'єднало їх: PEC3 та PEC4 (рис. 3.4), це найменші значення вимірів досліджених ознак.

Диференціальними ознаками ценопопуляцій *E. pectinacea* між собою за першою головною компонентою (I) є кількість колосків (0,996), як і для *E. pilosa*, за другою (II) — довжина рослини і пагона (0,650).

За морфометричними показниками ценопопуляцій найподібнішими виявилися ценопопуляції з міст Київ та Святогірськ Донецької обл., що формуються в ксерофітних умовах під прямою дією витоптування. Інші ценопопуляції утворюються у напівприродних умовах зі значним антропогенним впливом. Тому рівень подібності—відмінності між дослідженими ценопопуляціями прямо залежить від їх місцезростання, а саме від едафічних умов, що визначаються, насамперед рівнем зволоженості ґрунту, його поживністю та механічним складом.

Дослідження ценопопуляцій *E. minor* дало змогу вичленити едафічні умови, а особливо гідрорежим місцезростань як лімітую-

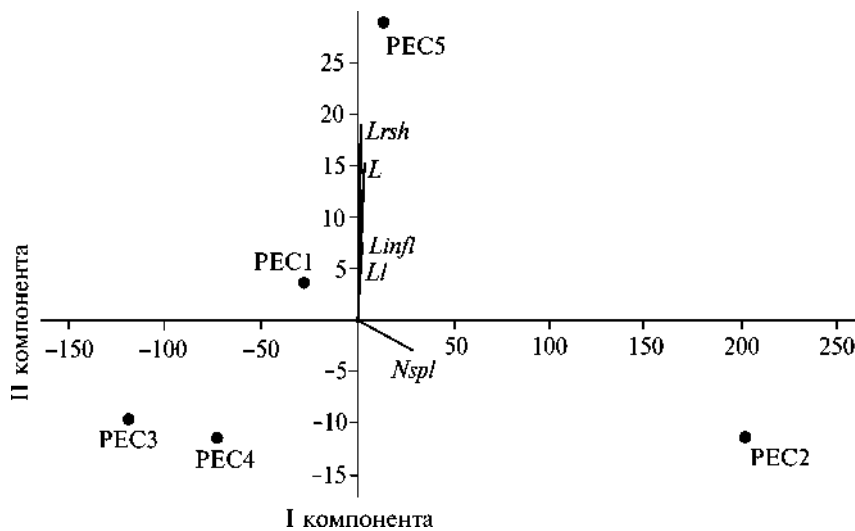


Рис. 3.4. Результати PCA-ординації ценопопуляцій *Eragrostis pectinacea*.
Умовні позначення див. у табл. 3.1

чий фактор у формуванні особин популяцій, морфометричні ознаки яких в умовах достатнього зволоження за середнім значенням перевищує ці ознаки особин ксерофітних популяцій інколи вдвічі-втричі. Так, середня довжина рослини (L) пригнічених популяцій в посушливих умовах становить 16–25, тоді як інших — 26–72 см, кількість колосків ($Nspl$) для перших варіює у межах 23–65, для других — 60–126.

Установлено цікаву тенденцію — зі зростанням рівня витоптування екотопів розмір рослин (L) у популяціях зменшується в 2–3 рази (від 85 до 10 см), при цьому кількість генеративних пагонів ($Nrsh$) особини зростає в багато разів (від 1 до 29). У оптимальних для розвитку екологічних умовах з найменшим рівнем рекреації зростають особини з 1–4 довгими (5,9–20 см) суцвіттями, але при цьому сформованими значною кількістю колосків: від 40 до 190. У пригнічених популяціях кількість суцвіть сягає 24, довжина — від 2,2 до 12,5 см з 14–120 колосками у варіюванні кількості генеративних пагонів (рис. 3.5).

Найбільшу кількість (4–24) генеративних пагонів зафіксовано для ксеромезофітної популяції з Труханового острова MIN10, де у формуванні ценозу беруть участь ще 2 види *Eragrostis*

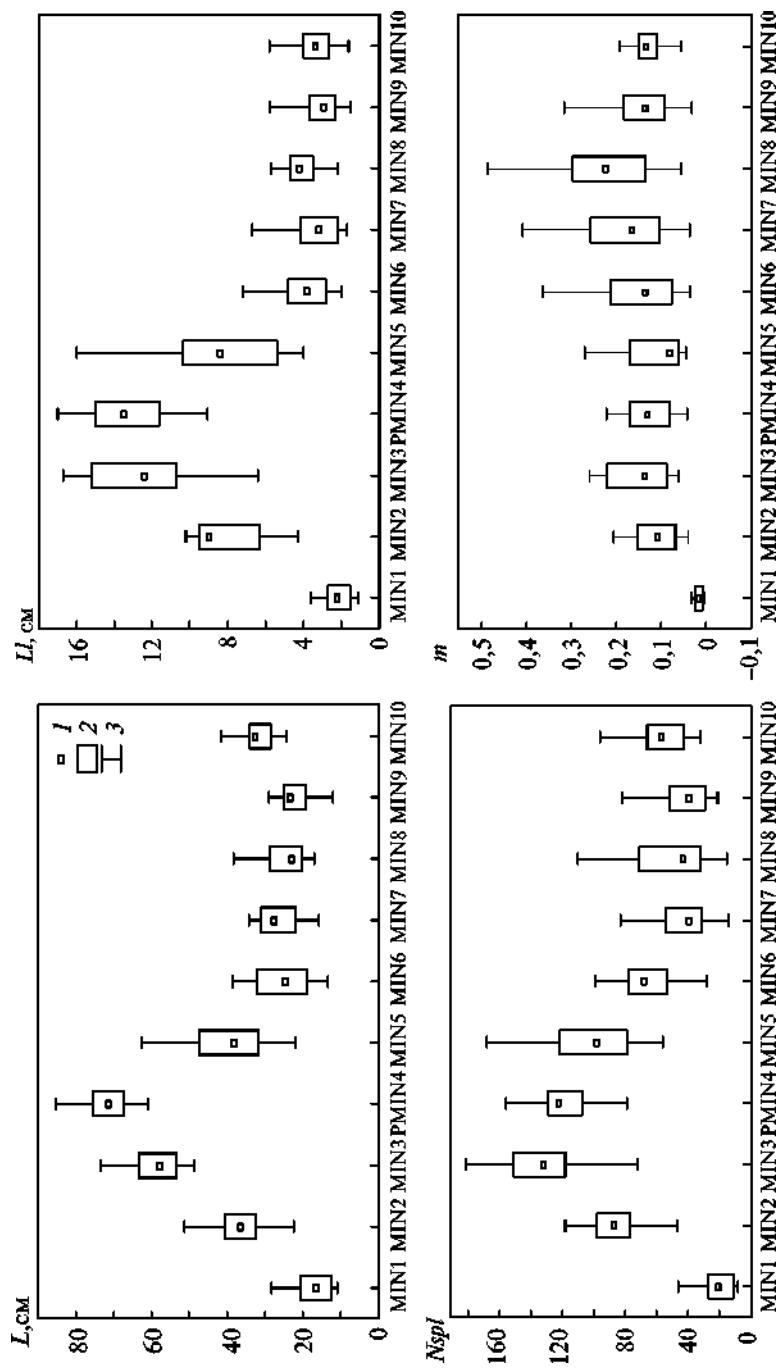


Рис. 3.5. Статистичні характеристики морфометричних ознак *Eragrostis minor*.
Умовні позначення див. у табл. 3.1 і на рис. 3.1

Таблиця 3.5. Кореляція між морфометричними ознаками *Eragrostis minor*

<i>Lr</i>	0,43													
<i>Nrsh</i>	-0,40	0,02												
<i>Nl</i>	0,21	0,34	0,61											
<i>Ninfl</i>	-0,49	-0,04	0,94	0,36										
<i>Lrsh</i>	0,99	0,33	-0,47	0,15	-0,56									
<i>Linfl</i>	0,98	0,36	-0,40	0,28	-0,55	0,98								
<i>Linode</i>	0,98	0,34	-0,51	0,08	-0,58	0,99	0,95							
<i>Ll</i>	0,96	0,38	-0,47	0,25	-0,63	0,97	0,99	0,94						
<i>Wl</i>	0,71	0,01	-0,36	0,13	-0,53	0,73	0,81	0,70	0,79					
<i>Nspl</i>	0,91	0,39	-0,34	0,37	-0,53	0,90	0,96	0,86	0,97	0,85				
<i>d</i>	0,70	0,30	-0,16	0,34	-0,34	0,68	0,79	0,64	0,76	0,92	0,87			
<i>Nf</i>	0,54	0,54	0,14	0,80	-0,11	0,49	0,62	0,40	0,64	0,39	0,72	0,56		
<i>Lf</i>	0,64	0,46	0,00	0,73	-0,23	0,61	0,74	0,52	0,74	0,53	0,82	0,67	0,97	
	<i>L</i>	<i>Lr</i>	<i>Nrsh</i>	<i>Nl</i>	<i>Ninfl</i>	<i>Lrsh</i>	<i>Linfl</i>	<i>Linode</i>	<i>Ll</i>	<i>Wl</i>	<i>d</i>	<i>Nf</i>	<i>Nspl</i>	

(включно з *E. pilosa*), а мінімальну (1—4) — у порушених природних біотопах берега ставка MIN2 та гранітного кар'єру Миколаївської обл. MIN4.

З'ясовано, що значуща кореляція за коефіцієнтом кореляції Пірсона (табл. 3.5) спостерігається між ознаками довжина особи (*L*) та пагона (*Lrsh*). Ознаки довжин пагона (*Lrsh*), суцвіття (*Linfl*), міжвузля (*Linode*) та листа (*Ll*) тісно пов'язані з довжиною рослини (*L*) і між кожною з ознак, а також з кількістю колосків (*Nspl*). Інші числові ознаки та довжина кореня (*Lr*) не корелюють із жодною з ознак.

Такі взаємозалежності засвідчують рівномірний розвиток усіх органів рослини в різних екологічних умовах, але їх кількісні характеристики між собою пов'язані слабо, крім генетично детермінованої ознаки, що пов'язана з репродукцією, — кількості колосків суцвіття (*Nspl*). Індекс ІР для морфометричних ознак *E. minor* (43 %) і фракцій фітомаси (73,3 %) вказує на те, що процес адаптації виду супроводжується рівномірністю розвитку вегетативних і генеративних органів рослини у різних екологічних умовах.

Згідно з аналізом мінливості морфометричних параметрів, досліджені ознаки 10 ценопопуляцій *E. minor* варіюють у межах від 27 до 82,4 %. Так, наймінливішою є ознака кількості суцвітть, а найстабільнішими, з невеликим рівнем варіювання, — ознаки довжини колоса та кількості квіток у ньому, діагностичні для виду. Значну варіабельність (60—68 %) ознак виявлено для вегетатив-

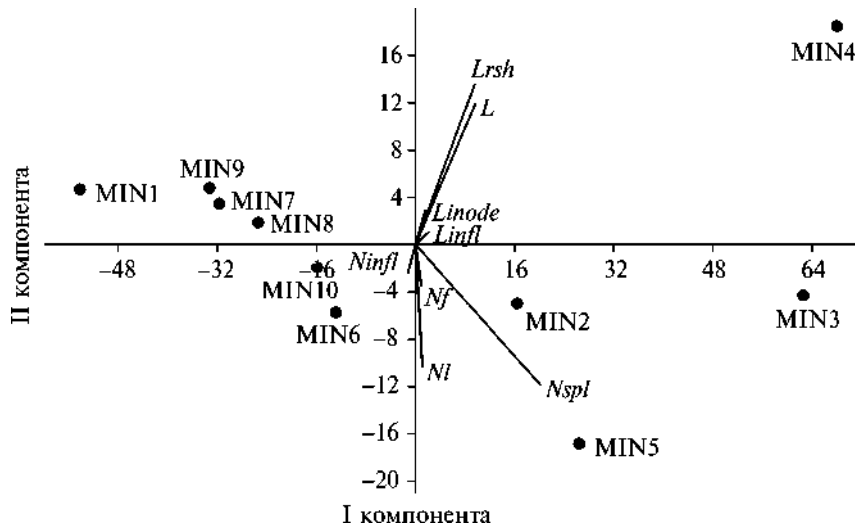


Рис. 3.6. Результати PCA-ординачії ценопопуляцій *Eragrostis minor*.
Умовні позначення див. у табл. 3.1

них показників, таких як довжина пагона, міжвузля, листа, кількість пагонів і суцвіть.

Згідно з результатами PCA-аналізу (рис. 3.6), за I компонентою, найбільший внесок в яку зробили ознаки кількості колосків (*Nspl*) (0,81), ценопопуляції MIN2—MIN5 диференціюються в окремі групи, тоді як інші майже повністю перекриваються між собою та дуже близькі до MIN1. На розподіл ценопопуляцій за II компонентою найбільше впливають кількісні ознаки листів, пагонів, суцвіть і колосків (*L*, *Lrsh*, *Nl*, *Nspl*). Можна зробити висновок, що розвиток кількості колосків (тому що саме ця ознака є диференційовальною) зумовлений як впливом едафічного чинника, так і високим ступенем рекреаційного навантаження.

Загалом статистичне й аналітичне оцінювання морфометричних ознак та ознак фітомаси показало, що ценопопуляції найбільших рослин сформувалися у ксеромезофітних умовах напівприродного ценозу (степового, прибережного) на поживних ґрунтах. Найдрібніші особини характерні для ценопопуляції також степової зони, але сформувалися на бруківці у ксерофітних умовах і за незначного рівня витоупування. При цьому найдовші корені та найбільшу кількість листів виявлено у рослин ценопопуляції, що поширилася на багатих чорноземних ґрунтах. Для цієї популяції

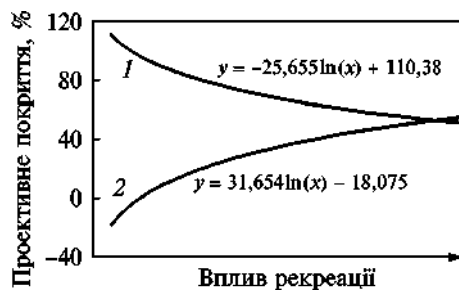


Рис. 3.7. Залежність між щільністю особин (1) і репродуктивним зусиллям (2) ценопопуляцій виду *Eragrostis Wolf* ($r = -0,8$) за різних екологічних умов

встановлено також найбільш розвинені репродуктивні органи, наприклад: середнє число квіток у суцвітті варіює від 12 до 22 за довжини колоса від 0,5 до 1,1 см.

Аналіз ценопопуляцій дав змогу оцінити рівень і характер мінливості видів *E. pilosa*, *E. pectinacea* та *E. minor* за морфометричними критеріями та фракціями фітомаси залежно від екологічних умов, що змінюються в разі значного антропогенного впливу. Для встановлення зв'язку та рівномірності розвитку вегетативних і генеративних органів рослини в різних екологічних умовах було обраховано індекс морфологічної інтеграції ІР, що виявився невисоким для морфометричних ознак і досить значним для фракцій фітомаси. Значення індексу прямо пропорційно залежить від сукупності екологічних умов, які визначають процвітання чи занепад ценопопуляцій. Таким чином, процес адаптації чужорідних видів супроводжується нерівномірністю розвитку вегетативних і генеративних органів у різних екологічних умовах.

За даними популяційного аналізу *E. minor* у різних екологічних умовах встановлено достовірну зворотну кореляцію ($r = -0,7$) між щільністю особин на 1 м^2 (P) і репродуктивним потенціалом (RE) (рис. 3.7). Показник репродуктивного зусилля збільшується разом зі зменшенням щільності особин, незалежно від умов рекреаційного навантаження, лише від показників едафічних факторів. З'ясовано, що у ценопопуляціях *E. minor* реалізація репродуктивного потенціалу зростає вдвічі зі зниженням щільності особин на ділянці майже в 20 разів.

Аналіз для двох інших модельних видів не виявив достовірної кореляції між щільністю особин і репродуктивним зусиллям ($r = -0,2$). Репродуктивне зусилля 9 модельних ценопопуляцій *E. pilosa* змінюється від 22 до 502 особин на 1 м^2 , а 5 ценопопуляцій *E. pectinacea* — від 15 до 298 особин на 1 м^2 , тобто приблизно у 20 разів. Проте показник репродуктивного зусилля

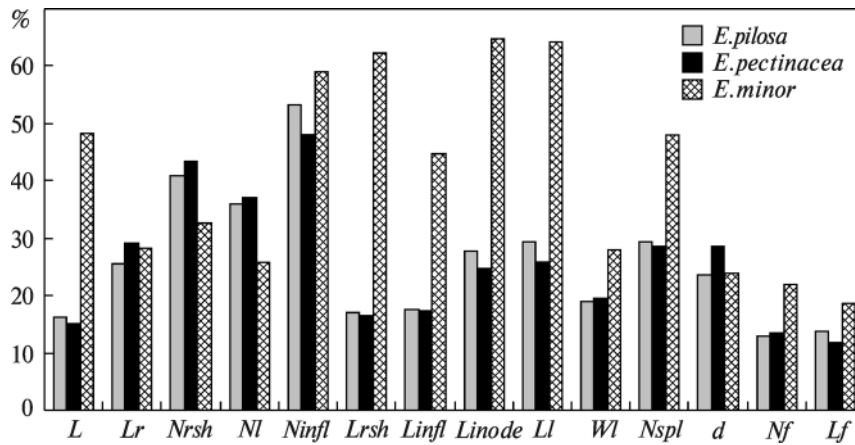


Рис. 3.8. Мінливість морфометричних ознак ценопопуляцій видів роду *Eragrostis* Wolf за середнім значенням коефіцієнта варіації (K_v)

ценопопуляцій *E. pilosa* становить 28—45, а *E. pectinacea* — 27—57 і не корелює з показником щільності особин обох видів. Це може засвідчувати різну екологічну стратегію досліджених видів під час адаптації до умов середовища.

Для оцінювання мінливості морфометричних параметрів було застосовано коефіцієнт варіації (рис. 3.8). Так, наймінливішими для всіх трьох видів виявилися ознаки кількості суцвіть і пагонів рослини (33—58 %), а найстабільнішими, з рівнем варіювання до 22 %, — кількість і довжина квіток у колосі. Ознаки кількості та довжини квіток у колосі є діагностичними ознаками видів роду, зафіксований нами низький рівень мінливості підтверджує їх використання. Рівень мінливості більшості ознак ценопопуляцій *E. minor* є набагато вищим (для ознак довжини вдвічі) за рівень інших видів.

Рівень мінливості фракції фітомаси для досліджених видів також має різний характер (рис. 3.9). Так, рівень мінливості ценопопуляцій *E. minor* за загальною фітомасою на 20 % вищий за такий *E. pilosa* і на 30 % за такий *E. pectinacea*. Мінливість фракції фітомаси квіток *E. minor* вища на 60 та 75 % відповідно.

Дискримінантний аналіз ценопопуляцій 3 видів за всіма морфометричними параметрами показав, що вони утворили 2 основні групи. До першої увійшли усі досліджені нами ценопопуляції *E. minor*, до другої — ценопопуляції *E. pilosa* та *E. pectinacea*.

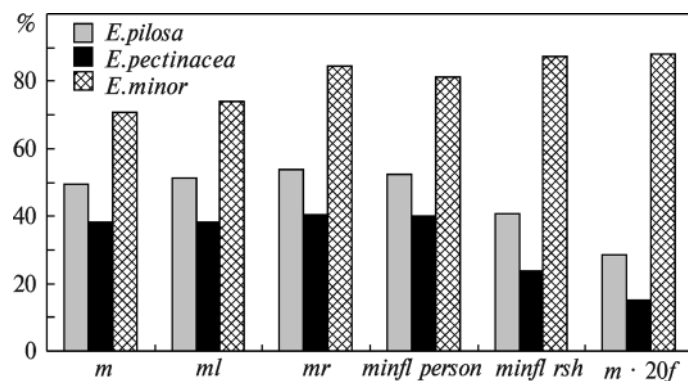


Рис. 3.9. Мінливість фракцій фітомаси ценопопуляцій видів роду *Eragrostis* Wolf за середнім значенням коефіцієнта варіації (K_v)

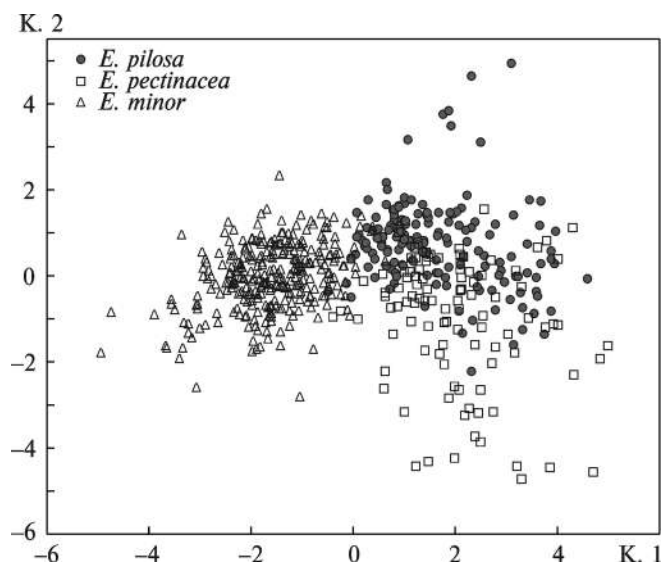


Рис. 3.10. Розподіл ценопопуляцій видів роду *Eragrostis* Wolf за функціями дискримінації:

K. 1 і *K. 2* — канонічні змінні

(рис. 3.10). У межах другої групи за другою канонічною змінною (*K. 2*) крім групи сформованої ценопопуляціями *E. minor* утворився блок, де перекриваються ценопопуляції *E. pilosa* та *E. pectinacea*, і 2 розмежовані блоки цих видів. Обрахований нами F-кри-

терій показав, що у диференціацію досліджених ценопопуляцій найбільший достовірний внесок за морфометричними ознаками зробила ознака довжини суцвіття (131,4). На диференціацію за першою канонічною змінною (К. 1) також впливали ознаки кількості колосків пагона і кількості квіток, а за другою — кількості та довжини квіток.

Такий характер диференціації пояснюється екологічною приуроченістю видів: перша підгрупа зростає на гальці, біля доріг, на полях, у населених пунктах, а друга — на вогких алювіальних і терасових пісках, у долинах річок й на гранітних скелях. Отже, комплекс адаптацій на міжвидовому рівні зумовлений не лише генетичними відмінностями видів, а й екологічною пластичністю в межах норми реакції виду.

За аналізом віталітетних спектрів за трьома ознаками (довжини суцвіття, кількості квіток у суцвітті та фітомаси особини) встановлено, що більшість досліджених ценопопуляцій є депресивними хоча б за однією з ознак (табл. 3.6). Три ценопопуляції *E. minor*, одна *E. pilosa* та дві *E. pectinacea* є депресивними за всіма трьома ознаками. За ознакою довжина суцвіття з 24 досліджених ценопопуляцій 11 з них є процвітаючими, 13 — депресивними. За кількістю квіток спостерігаємо кращий життєвий стан ценопопуляцій — 10 депресивних, 13 процвітаючих, 1 рівноважна. За ознакою фітомаси, яка є однією з найуніверсальніших та інтегральних параметрів для оцінювання віталітету, виявилось, що лише 3 ценопопуляції *E. minor* є процвітаючими, 1, *E. pilosa*, — рівноважною, а решта — депресивними. Таким чином, можна припустити, що розвиток генеративних органів у стратегії видів роду є пріоритетним, а розвиток вегетативної сфери відбувається лише в оптимальних умовах, як, наприклад, у ценопопуляції MIN4 та MIN9, при цьому знижується репродуктивний потенціал.

Цікаво, що найчастіше саме найстабільніша ознака кількості квіток у суцвітті відображує процвітаючий життєвий стан, тобто для більшості досліджених ценопопуляцій характерна висока частота трапляння особин з максимальною кількістю квіток у суцвітті. Іншими словами, адаптація видів спрямована насамперед на максимальне потомство за мінімальних затрат на вегетативну частину. Останнє засвідчує лівосторонній віталітетний спектр, який описує слабкий розвиток фітомаси рослини у більшості ценопопуляцій.

Таблиця 3.6. Віталітетний спектр ценопопуляцій видів роду *Eragrostis* Wolf

Вид	Ценопопуляція	Ознака		
		Довжина суцвіття	Кількість квіток у суцвітті	Фітомаса однієї рослини
<i>E. pilosa</i>	PIL1	Депресивна	Процвітаюча	Депресивна
	PIL2	Процвітаюча	»	»
	PIL3	»	Депресивна	Рівноважна
	PIL4	»	Процвітаюча	Депресивна
	PIL5	»	Депресивна	»
	PIL6	Депресивна	»	»
	PIL7	Процвітаюча	»	»
	PIL8	»	»	»
	PIL9	»	Процвітаюча	»
<i>E. pectinaceae</i>	PEC1	Депресивна	»	»
	PEC2	Процвітаюча	»	»
	PEC3	Депресивна	Депресивна	»
	PEC4	»	»	»
	PEC5	Процвітаюча	Процвітаюча	»
<i>E. minor</i>	MIN1	Депресивна	Депресивна	»
	MIN2	Процвітаюча	Процвітаюча	»
	MIN3	»	»	»
	MIN4	Депресивна	Рівноважна	Процвітаюча
	MIN5	»	Процвітаюча	Депресивна
	MIN6	»	»	»
	MIN7	»	Депресивна	»
	MIN8	»	»	»
	MIN9	»	Процвітаюча	Процвітаюча
	MIN10	»	»	»

Отже, встановлено, що в умовах антропогенної трансформації біотопів ценопопуляції видів роду *Eragrostis* формують комплекс адаптивних ознак, які сприяють успішному розвитку і збереженню потенціалу, але не достатні для значної трансформації місцезростань. Модельні види роду *Eragrostis* Wolf види характеризуються змішаним SR-типом стратегії з переважанням рис патієнтності, як встановлено на підставі комплексного популяційного аналізу, що є їх адаптацією до зростання в екстремальних умовах у вторинному ареалі.

Огляд різних літературних джерел показує, що єдиний підхід до моніторингу інвазії чужорідного виду не може задовольнити всі потреби (Blackburn et al., 2011; Bleker, 2012; Bogaart-Scholte et al., 2014; Büttger et al., 2014; European Commission..., 2014; Comtet

et al., 2015). Навпаки, різні види моніторингу необхідні, щоб охопити різні варіанти, але всі вони пов'язані з проходженням етапів і бар'єрів під час поширення адвентивних рослин. Нанесення шкоди навколишньому середовищу чужорідним видом потрібно оцінювати під час проходження ним кожного з екологічних бар'єрів та запобігати цьому. Види-вселенці різняться здатністю виживати в різних екологічних умовах через різну швидкість розмноження, росту і поширення. Проте сприятливим фактором для їх успішного вселення є ступінь порушеності екосистеми, зокрема рівень трансформації рослинного покриву. При цьому створюються умови для проходження видом усіх бар'єрів, які обмежують поширення видів адвентивних рослин. На рис. 3.11 показано схему моніторингу чужорідних видів рослин від випадкового заносу до формування ним вторинного ареалу, зокрема, формування екологічної ніші у природних і порушених природних ценозах.

Вид необхідно фіксувати під час подолання першого географічного бар'єра, а дані поширювати для активізації уваги спеціалістів. Шлях, який проходить чужорідний вид від першої фіксації до його поширення, тобто шлях подолання мікрокліматичного та репродуктивного бар'єрів, може бути від року до десятків років і більше, залежно від його біологічних та екологічних особливостей та сприятливості умов середовища (стан порушення, подібність мікрокліматичних умов, наявність конкурентів тощо). У результаті формуються різного ступеня стійкості локальні популяції, з нестабільним відновленням. Цей етап вселення виду потрібно відслідковувати за допомогою точкового картування регіону занесення та створення баз даних з особливостями, що їх набуває вид-вселенець у нових умовах. Під час формування нових екотипів, стійких до умов екосистеми-реципієнта, вид проходить наступний бар'єр, поширюючись на значній території і формуючи стійкі популяції, що є первинним етапом натуралізації. Як моніторинг на цьому етапі пропонуємо досліджувати морфометричні, фізіологічні, еколого-ценотичні особливості виду, що сформувалися. Це дасть змогу у подальшому спостерігати мінливість виду в нових умовах і оцінювати його здатність до пристосування та розповсюдження на інші території. Якщо вид проходить усі ці бар'єри з постійною частотою та стабільно поновлюється на певній території, він отримує статус виду, що натуралізувався. Здатність до відтворення у великій кількості за масового швидкого поширення та освоєння

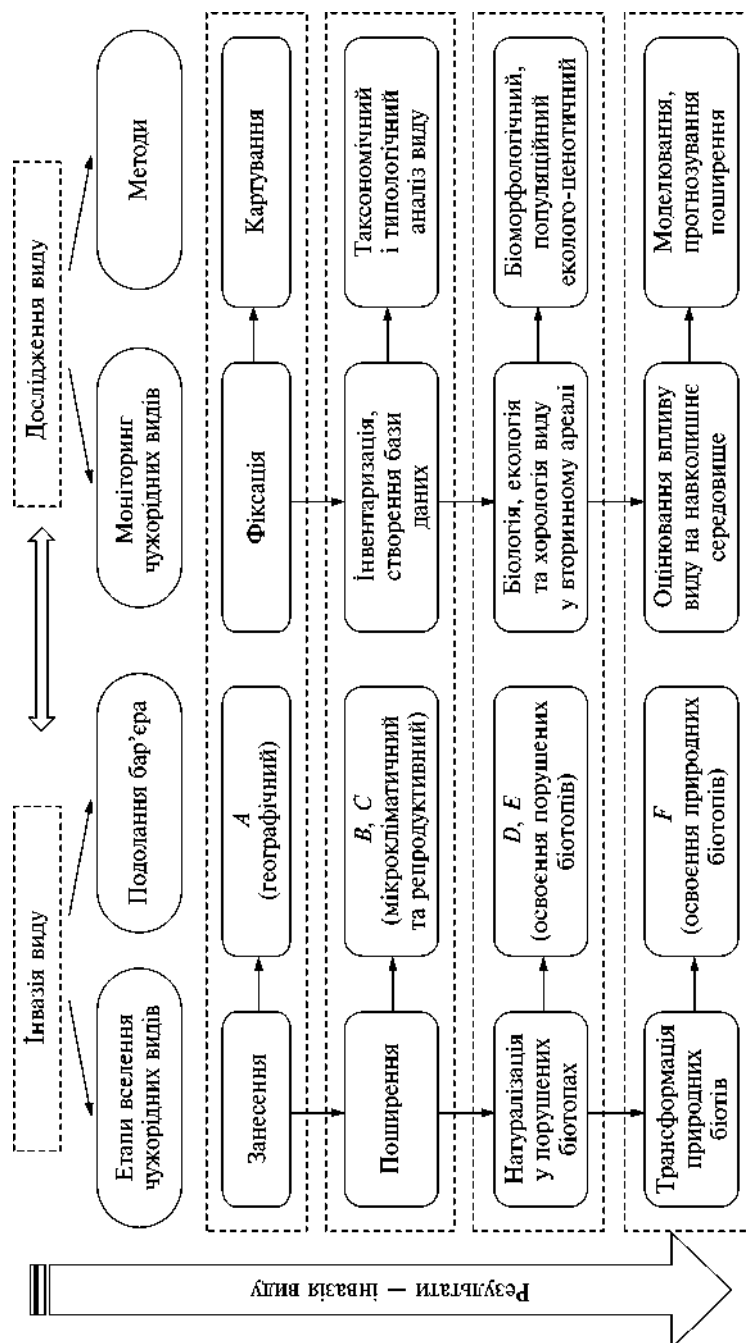


Рис. 3.11. Схема моніторингу чужорідних видів рослин

трансформованих (*E*) чи природних (*F*) ценозів надає виду статусу інвазійного і засвідчує проходження ним усіх бар'єрів. На цьому етапі моніторинг потрібен для випрацювання механізмів не лише запобігання (що було актуально на попередніх етапах), а й контролю різними методами. Тому необхідні ґрунтовні дослідження на популяційному рівні (кількість, частота трапляння, екологічна стратегія, віталітет тощо) біологічних та екологічних особливостей у різних умовах місцезростань, оцінювання впливу популяцій виду на навколишнє середовище (на ценози, їх структурно-функціональні характеристики, що змінюються під впливом вида-вселенця), а також на підставі аналізу адаптаційного потенціалу прогнозування та моделювання подальших шляхів інвазії та збитків від неї. Моніторинг може бути продовжений у часі залежно від цілей програми.

3.2. Особливості адаптації *Quercus rubra* L. (*Fagaceae* Dumort.) за різних зональних умов

У підтриманні стабільності функціонування біосфери визначальну роль відіграють ліси внаслідок значної площі, тривалості розвитку, стійкості, продуктивності, складності структурно-функціональної організації тощо (Высоцкий, 1950; Молчанов, 1973; Гродзінський, 1979; Генсірук, 1992; Мигунова, 1993; Голубець, 2003). Саме лісові екосистеми є важливими структурними елементами європейської екомережі та інших програм, в яких бере участь Україна. Водночас в Україні з кожним роком зростає негативний вплив неаборигенних видів рослин на довкілля. На сьогодні ця проблема набула вкрай важливого значення, оскільки інвазії адвентивних видів рослин порушують структурно-функціональні ланки лісових екосистем. Унаслідок опанування довкілля чужорідними видами з часом аборигенна флора України поступово деградує, тому що інтенсивне самовідновлення окремих інтродуцентів має катастрофічні наслідки (Гродзінський, 1979; Смаглюк, 1984; Міркін, 2012). Так, А.М. Гродзінський (1979) зазначив: «Для переконання доцільності введення будь-якого інтродуцента у фітоценоз потрібні десятки років. При цьому не виключено, що новий інтродуцент може виявитися занадто агресивним і перетворитися на бур'ян». В Україні подібні явища тією чи іншою мірою спостерігаються у насадженнях з окремими деревними інтродуцентами. Серед них це передусім ті наса-

дження, що характеризуються високим рівнем насінневого і паросткового відновлення, зокрема популяції *Quercus rubra*.

В Україні *Q. rubra* вперше з'явився у 1809 р. у акліматизаційному саду ім. І.Н. Каразіна у м. Харків. У парки та дендрологічні сади України *Q. rubra* був інтродукований у 40-х роках XIX ст. У 1920-х роках у дослідних лісництвах Київської обл. проводили виробничі випробування в лісових культурах інтродуцентів, насамперед *Q. rubra*. Після тривалих дискусій серед лісівників значно пізніше від 1940—1950-х років вид був запроваджений у лісові культури на території України. Основними аргументами щодо введення його у лісові культури були: висока зимостійкість, невибагливість до родючості ґрунту, середня вибагливість до світла та вологи, інтенсивний ріст та щорічний урожай жолудів (Гурский, 1953; Бродович, 1957; Двоглазов, 1958; Полякова, 1996; Прикладовская, 1996; Майборода, 2000; Івченко, 2002).

Фундаментальні дослідження з інтродукції *Q. rubra* під час розробки принципів використання різних видів деревних рослин у зеленому будівництві було проведено у 1950-х роках у Центральному республіканському ботанічному саду АН України. Саме тут було створено велику колекцію з різних видів дубів, зокрема *Q. rubra*. В Українській сільськогосподарській академії І.Н. Гегельський (1971) узагальнив результати інтродукції *Q. rubra* у лісових культурах різних природних зон України. Дещо пізніше ці дані дослідники доповнили розробленням еколого-біологічних основ інтродукції дубів на території України (Каплуненко, 1981; Трофіменко, 1986). Загалом, починаючи з 1950-х років з'явилася тенденція щодо збільшення лісових площ за участі *Q. rubra*. Так, за даними І.Н. Гегельського (1971) площа насаджень сягала 10 тис. га, за даними Н.Ф. Прикладовської (1996), у 1970-х роках площа лісових культур з перевагою у складі дослідженого виду лише в Державному лісовому фонді Західного регіону України перевищувала 6 тис. га. Разом з тим А.І. Івченко (2002) наводить значно більшу цифру — 40 тис. га у 1990-ті роки.

У цілому досвід показав, що найпродуктивнішими в Україні виявилися чисті насадження *Q. rubra* та змішані із *Pinus sylvestris* L., *Larix decidua* Mill. та *Fraxinus excelsior* L. (Гурский, 1953; Двоглазов, 1958; Прикладовская, 1996; Майборода, 2000; Івченко, 2002). Утім досі залишаються недостатньо дослідженими особливості адаптації інтродукційних популяцій *Q. rubra* до трансформованих умов навколишнього середовища.

3.2.1. Оцінювання екологічної ніші *Quercus rubra* L.

Дуб червоний (*Q. rubra* L.) належить до північноамериканських дубів, які з'явилися у Європі у XVII ст. Деякі автори стверджують, що вид був поширений на території Європи до льодовикового періоду, в районі Альп (Sander, 1965; Robert, 1971; Johnson, 1975; Kriebel, 1982). Це найвищий і найбільш швидкорослий вид дуба, на території Північної Америки сягає висоти 20—30 м, діаметр 61—91 см (Robert, 1971). За надзвичайно сприятливих умов рослини можуть сягати висоти 49 м, у діаметрі — 2,4 м (Kriebel, 1982). Дерево характеризується коротким стовбуром, розлогою, асиметричною кроною, сірою або сірувато-коричневою корою, сильно розвиненим головним коренем. Жолуді приблизно 20—33 мм завдовжки, з дрібними у формі блюдця чашечками, зберігаються у землі протягом зимово-весняного періоду. Найінтенсивніше плодоношення у *Q. rubra* L. зафіксовано у 25-річному віці, жолуді дає кожні 2—5 років (Гурский, 1953; Sander, 1965; Robert, 1971; Johnson, 1975; Borset, 1976; Kriebel, 1982; Лебедев, 1996).

Раніше у літературі трактування назви *Q. rubra* було неоднозначним (Калуцький, 1986; Майборода, 2000; Івченко, 2002). Проте в останні роки вид ідентифіковано, як *Q. rubra*. Існують також різні думки щодо рівня пошкоджень і хвороб *Q. rubra*, зокрема стійкості до *Microsphaera alalphitoides* Griff. et Maubl. (Эйзенрейх, 1959; Харитонович, 1968). Загалом найсуттєвіші пошкодження та хвороби виду такі: пошкодження копитними молодих культур (до повного знищення) за відсутності достатньої кількості інших листяних порід; локальні ураження непарним шовкопрядом незімкнених культур у сухі періоди (Эйзенрейх, 1959; Харитонович, 1968; Холявко, 1981; Майборода, 2000). Слід зазначити, що серед багатьох інтродукованих в Україні деревних видів *Q. rubra* задовільно переносить низькі зимові температури. Рідше, ніж дуб звичайний, його пошкоджують пізні весняні приморозки. Тріщини й нарости від морозу на ньому трапляються майже в однаковій кількості з *Q. robur* та пов'язані виключно з низькими температурами повітря. Крім того, *Q. rubra* є стійкішим до аерополутантів порівняно як з *Q. robur*, так і з іншими аборигенними породами, зокрема *Pinus sylvestris* L. У літературі наводять також дані щодо мінімального пошкодження *Q. rubra* сніголамом: крони пошкоджуються ожеледдю. Це стосується, головним чином,

тих дерев, які ростуть на узліссі, де на гілках нагромаджується велика кількість льоду (Sander, 1965; Robert, 1971; Калущкий, 1986; Гордієнко, 2005; Досвід., 2005). Найоптимальнішими умовами місцезростання для *Q. rubra* є діброви та судіброви лісостепової зони. Цілком успішно він зростає і набуває поширення також у степовій зоні України, а останнім часом — у Криму (Майборода, 2000). Насадження *Q. rubra* є менш вибагливими до родючості ґрунтів не тільки порівняно з насадженнями *Q. robur*, а й з іншими породами.

Основним лімітуючим чинником поширення *Q. rubra* на території України є рівень вологості повітря (Двоеглазов, 1958; Прикладовская, 1996; Івченко, 2002) (табл. 3.6). Слід зауважити, що *Q. rubra* більш вологолюбивий порівняно з *Q. robur* (Эйзенрейх, 1959; Харитонович, 1968; Холявко, 1981). За даними П.І. Лакиди

Таблиця 3.7. Порівняльна характеристика екологічних параметрів *Quercus robur* L. та *Quercus rubra* L.

Екологічні індикатори	<i>Q. robur</i>			<i>Q. rubra</i>		
	За Еллен-бергом	За Ландольтом	За Цигановим	За Еллен-бергом	За Ландольтом	За Цигановим
Температура	6	4	6—12	6	4	10—15
Континентальність	0	3	4—12	0	2	7—12
Омброкліматичний режим	—	—	6—9	—	—	6—9
Кріокліматичний режим	—	—	6—11	—	—	9—13
Зволоження ґрунту	0	3	8—17	0	3	9—16
Кислотність ґрунту	0	0	1—13	0	3	3—11
Вміст азоту	0	3	—	0	3	—
Вміст мінерального азоту	—	—	1—9	—	—	3—9
Гумус	—	4	—	—	4	—
Гранулометричний склад	—	4	—	—	4	—
Загальний сольовий режим	—	—	4—11	—	—	3—9
Освітлення	8	3	1—8	0	4	1—7

Примітка. Тип ареалу для обох видів, за Н. Meusel (1978), — European; Temperate—Submeridional. Життєві форми для обох видів, за Ch. Raunkiaer (1934), — summer-green; mesomorphe Phanerophyte. Відношення до флори України: *Q. robur* L. — original; *Q. rubra* L. — північноамериканський, заносний. Еколого-ценотична група: *Q. robur* L. — Nemoral; *Q. rubra* L. — Advent.

(2002), у молодняках запас насаджень *Q. rubra* більший у декілька разів, у середньовікових і старших ця різниця у дібровах становить 45—50 % на користь *Q. rubra*. У судібровах різниця зменшується до 20—30 %, а зріджені насадження дуба червоного у дібровах переважають несуттєво. Зрозуміло, що порівнювати ріст зріджених культур *Q. rubra* у судібровах, суборах з *Q. robur*, у дібровах також недоцільно. Слід порівнювати нагромадження фітомаси. Так, у дібровних умовах місцезростання перевага за всіма компонентами фітомаси інтродукованих популяцій *Q. rubra* перевищує подібні показники *Q. robur* у молодняках у 3—4 рази, у старшому віці — у середньому в 2 рази. Зі зниженням густоти, продуктивності та погіршенням лісорослинних умов ця перевага зменшується, проте навіть у суборах *Q. rubra* накопичує більшу фітомасу, ніж найпродуктивніші популяції *Q. robur* у дібровах. *Q. rubra* — порода зі спадаючим типом росту. З віком бонітет насаджень знижується. У C_3-D_3 до 50 років вони ростуть за I^c-I^d класами бонітету, а з 70 років — уже за I^a-I^b . Молодняки дуба червоного продуктивніші від культур дуба звичайного на 3 (4) класи бонітету, в 60—70 років — на 2 класи, після 80 років — на 1 клас (Гурский, 1953; Бродович, 1957; Полякова, 1996; Прикладовская, 1996).

На відміну від *Q. rubra* вид *Q. robur* є аборигенним для території України, сягає висоти 20—40 м, діаметр 0,8—1,5 м. Деревя характеризуються добре розвиненим головним коренем. Крона густа, шатроподібна, пірамідальна, асиметрична з товстим стовбуром. У молодих дерев стовбур неправильний, колінчастий. Кора темно-сіра, товста. У віці 20—30 років на корі утворюються глибокі тріщини. Вид — теплолюбивий. За температури нижче -41°C морозами пошкоджуються дерева переважно середньовікові та пристигаючі. Винятково вимогливий до світла порівняно з *Q. rubra*, поступаючись при цьому лише *Larix decidua* L., *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* L. та *P. sylvestris*. Характеризується уповільненим ростом до 10—15 років. *Q. robur* росте на досить різноманітних ґрунтах, не витримує лише кислі ґрунти, солонці та солончаки (Савченко-Погребняк, 1955; Лосицкий, 1963; Харитонович, 1968; Качалов, 1970; Генсірук, 1992; Гордієнко, 2005; Поляков, 2009). К.Б. Лосицький (1963) зазначав, що вимогливішою до родючості ґрунту є пізня форма *Q. robur*. З.Ф. Савченко-Погребняк (1955) вважав, що дуб звичайний є посухостійкою породою, цінною для степового лісорозведення. Однією з причин погір-

шення стану *Q. robur* на території України, за літературними даними, є кліматичні умови: переважання кількості опадів над обсягом випаровування з окремими посушливими періодами влітку, поєднання низьких зимових температур з весняним перезволоженням верхніх горизонтів ґрунту, які пересихають у літній період, що призводить до масового розмноження шкідників (Мигунова, 1993). Наведені чинники поряд з біологічними особливостями *Q. robur* (виняткова світлолюбність, рідкі врожайні роки, повільніший ріст у молодому віці) та антропогенним впливом (підкислення атмосферних опадів, створення лісових культур посадкою) на цей час спричиняють незадовільний санітарний стан деревостанів дуба звичайного на території України (Крюков, 1980; Мигунова, 1993; Гордієнко, 2005).

Інтенсивність росту *Q. robur* та *Q. rubra* за основними морфометричними показниками (висотою, діаметром та об'ємом стовбура) залежить від їхніх біологічних особливостей і відповідних абіотичних, біотичних та антропогенних чинників. Так, максимальний приріст за висотою *Q. robur* дібровного екотипу в лісових культурах спостерігається у 20—160 років і становить 4,0—6,5 м. З віком приріст уповільнюється і вже у 90—100 років дорівнює 0,3—1,0 м. Б.А. Шутов (1930) вважав, що *Q. robur* у дібровах Лісостепу і Степу України має однакову інтенсивність росту. За даними науковця, максимальний приріст за об'ємом незалежно від екологічних умов, спостерігається з 50—60 років і триває до 70—80 років. У *Q. robur* та *Q. rubra* існує гомологічний ряд внутрішньовидової мінливості. Зокрема, у *Q. robur* також є весняні (рання та пізня форми) фенологічні відміни. За аналогією з дубом звичайним О.Г. Полякова (1996) виділила осінні фенологічні групи *Q. rubra*: ранньолистопадну (*Praecocior*) та пізньолистопадну (*Tardiuscula*). Древа пізньолистопадної фенологічної групи за товщиною стовбурів на 22,7 % переважають ранньолистопадну. В разі створення мішаних культур *Q. robur* та *Q. rubra* перший відстає за основними морфометричними показниками (діаметр, висота, запас тощо) та опиняється у II ярусі. Ця відмінність росту та розвитку посилюється з погіршенням ґрунтових умов.

Методика та умови досліджень. Для дослідження особливостей адаптації інтродукованих популяцій *Q. rubra* до трансформованих умов навколишнього середовища модельними було вибрано ділянки в природних лісах і лісових культурах, паркових насадженнях різних природних зон України, зокрема Лісостепу, Полісся та

в Українських Карпатах. У межах Полісся дослідження проводили на Боярській лісодослідній станції (БЛДС) (Київське Полісся). Площа лісів БЛДС становить 21,1 тис. га, розташована в околицях м. Боярка Києво-Святошинського р-ну Київської обл. Лісові культури за участі інтродукованих популяцій *Q. rubra* в її межах займають площу 2275 га (Результати..., 1960; Полякова, 1997; Досвід..., 2005). Згідно з лісорослинним районуванням, територія дослідження належить до Полісся, межуючи з лісостеповою зоною. Клімат характеризується високою кількістю опадів і відносно високими середньорічними температурами. Ґрунти дерново-слабопідзолисті глеюваті, за механічним складом глинисто-піщані, на флювіогляціальних пісках, що підстилаються мореною (Досвід..., 2005). Залежно від складу деревостану було закладено екологічний профіль з 5 пробних площ (ПП) у Плесецькому лісництві БЛДС (свіжий субір) та екологічний профіль з 3 пробних площ у лісовому заказнику загальнодержавного значення «Дзвінківський» (судіброва) (табл. 3.8, 3.9).

У межах Лісостепу особливості адаптації аборигенних та інтродукованих популяцій роду *Quercus* L. за градієнтом антропогенної трансформації досліджували на території проектного національного природного парку (НПП) — Лісового масиву «Холодний Яр». За модельний культурфітоценоз взято найбільш навантажений «Сквер партизанського руху». В ідентичних за лісівничо-таксаційними показниками насадженнях *Q. robur* X класу віку було закладено екологічний профіль з 3 пробних площ

Таблиця 3.8. Лісівничо-таксаційна характеристика деревостанів *Quercus rubra* у Плесецькому лісництві БЛДС

ПП	Квартал, виділ	Склад	Порода	$H_{\text{сер}}, \text{м}$	$D_{\text{сер}}, \text{см}$	$N, \text{шт./га}$	$G, \text{м}^3/\text{га}$	Зімкненість деревного намету
1	281,3	9С + 1Д _ч	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. rubra</i>	15,5 12,3	12,5 10,1	550 195	160	0,8
2	281,3	7С + 3Д _ч	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. rubra</i>	14,0 13,2	10,8 10,7	494 210	190	0,85
3	281,4	6С + 4Д _ч	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. rubra</i>	15,9 14,0	12,9 11,2	586 301	175	0,85
4	328,5	10Д _ч	<i>Q. rubra</i>	22,2	16,2	802	180	0,95
5	328,5	10С	<i>P. sylvestris</i>	20,1	20,2	605	155	0,71

Таблиця 3.9. Лісівничо-таксаційна характеристика деревостанів *Quercus rubra* у лісовому заказнику загальнодержавного значення «Дзвінківський»

ПП	Квартал, виділ	Склад	Порода	$H_{\text{сер}}$, м	$D_{\text{сер}}$, см	N , шт/га	G , м ³ /га	Зімкненість деревного намету
1	301,5	8С + 2Д _ч + Лш	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. rubra</i>	15,0 12,5	16,5 10,2	475 191	200	0,80
2	301,5	10Д _ч	<i>Q. rubra</i>	20,9	15,8	677	220	0,86
3	301,5	6Д _ч + 4С	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. rubra</i>	15,5 13,2	10,8 10,7	501 205	226	0,88

на різній відстані від туристичного пікнікового майданчика і основної лісової дороги: у зонах інтенсивного (ПП1), середнього (ПП2) та помірного (ПП3) рекреаційного навантаження НПП. «Холодний Яр» від 1968 р. — комплексна пам'ятка природи республіканського значення (853 га). Природний комплекс «Холодний Яр» розміщується в межах Чигиринського та Кам'янського районів Черкаської обл. Біолого-географічну основу НПП складає цілісний природний лісовий масив, сформований урочищами «Креселецька Дача», «Грушківська Дача», «Атаманський парк», «Кам'янське лісове господарство» (Заповідна ..., 2003).

Модельними ділянками в Українських Карпатах було вибрано ділянки Закарпатської низовинної області в лісових культурах Свалявського лісового господарства в околицях м. Свалява (Закарпатська обл.), де цілий рік також є постійний потік рекреантів та відпочивальників. Залежно від різного складу деревостану за градієнтом антропогенної трансформації було закладено екологічний профіль з 3 ідентичних пробних площ у Свалявському (помірний вплив), Ганьковицькому (середній вплив) та у Полянському лісництвах (високий вплив) у свіжій буковій діброві (D₂-бкД) (табл. 3.10, рис. 3.12). Зазначений тип лісу доволі поширений до висоти 500 м н. р. м. Пробні площі розташовані в басейні р. Латориця, яка бере початок на схилі Вододільного хребта Верецького перевалу на висоті 800 м н. р. м., впадає в р. Бодрог — правобережну притоку р. Тиса. Довжина р. Латориця в межах області 144 км (загальна довжина 191 км), площа водозбору 4900 км² (загальна площа водозбору 7860 км²).

Ґрунти дерново-підзолисті на алювії низьких терас Притисенської низовини на середньосуглинистих терасах з ускладненою

поверхнею, частими мікроформами рельєфу у вигляді невисоких горбів і понижень. Гумусово-елювіальний горизонт неглибокий, безструктурний і розпилений. Елювіальний горизонт чітко відокремлений, сильно вилугуваний, пористий. Ґрунти малогумусні, у верхньому шарі містять до 2,8 % перегною, кислотні та слабко забезпечені доступними для рослин формами азоту та фосфору (Поварніцин, 1950; Білик, 1971; Геренчук, 1981). За геоботанічним районуванням пробні площі екопрофілю розташовані в окрузі букових лісів, райони грабово-букових і букових Дубриничко-Свалявських лісів Закарпатської геоморфологічної низовинної області (рис. 3.12). Фітоценотичне ядро складають свіжі букові діброви, які представлені асоціацією маренкових дібров, а на затінених місцях вологими буковими дібровами з домінуванням у трав'яному покриві *Dentaria bulbifera* L.

Для порівняння особливості адаптації інтродукованих популяцій видів роду *Quercus* L. і стан рослинного покриву за градієнтом антропогенної трансформації досліджували в об'єкті природно-заповідного фонду України, на території заповідного урочища «Боржава» Закарпатської низовинної області. Вид *Q. rubra* (самосів) у межах пробних площ заповідного урочища є лише у невеликій кількості (табл. 3.11).

Таблиця 3.10. Лісівничо-таксаційна характеристика деревостанів за участі *Quercus rubra* у Свалявському лісовому господарстві

Квартал, виділ	Склад	Порода	$H_{\text{сер}}, \text{ м}$	$D_{\text{сер}}, \text{ см}$	$N, \text{ шт/га}$	$G, \text{ м}^3/\text{га}$	Зімкненість деревного намету
1, 14	4Д _з 3Д _ч 2Бкл1Яв	<i>Q. robur</i>	16,2	20,1	220	127,5	0,8
		<i>Q. rubra</i>	19,2	22,0	205		
		<i>F. sylvatica</i>	14,5	18,2	125		
		<i>Acer pseudoplatanus</i>	14,0	14,0	45		
2, 6	3Д _ч 3Д _с 3Бкл1Яв	<i>Q. rubra</i>	19,3	21,8	197	126,4	0,7
		<i>Q. petraea</i> L.	16,5	16,0	185		
		<i>F. sylvatica</i>	14,5	18,0	150		
		<i>A. pseudoplatanus</i>	14,2	14,0	50		
3, 7	3Д _з 6Д _ч 1БклЯв,	<i>Q. robur</i>	15,8	19,5	170	125,8	0,7
		<i>Q. rubra</i>	19,3	20,5	275		
		<i>F. sylvatica</i>	13,7	17,8	55		
		<i>A. pseudoplatanus</i>	14,0	13,8	18		

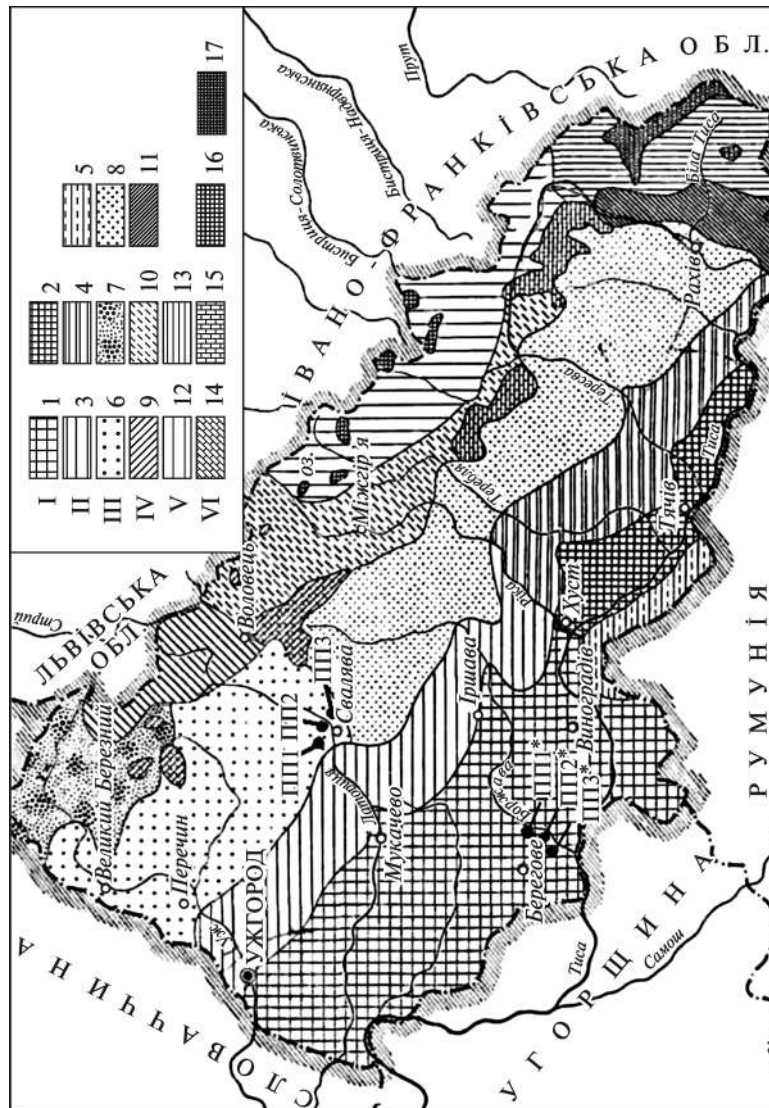


Рис. 3.12. Схема розташування екологічних профілів і пробних площ у Закарпатській низовинній області [Геренчук, 1981].

І. Округ дубових лісів з дуба звичайного. Райони: 1 — грабово-дубових лісів Чоп-Мукачівської низовини, 2 — Солотвинської улоговини. **ІІ. Округ дубових, буково-дубових і дубово-букових лісів із дуба скельного.** Райони: 3 — дубових, буково-дубових, букових лісів Вигорлат-Гутинського вулканічного хребта, 4 — буково-дубових, дубово-букових лісів Липчансько-Великобичківського передгір'я, 5 — буково-дубових, дубово-букових,

Таблиця 3.11. Лісівничо-таксаційна характеристика пробних площ заповідного урочища «Боржава»

ПП	Квар- тал, виділ	Висота над рівнем моря, м	Склад	Порода	H, мм	D, см	N, шт/га	G, м³/га	Зімкне- ність намету
1*	81,3	150	7Дз2ЯВл1Гз+ + Дч	<i>Q. robur</i> <i>F. angustifolia</i> <i>C. betulus</i>	2,2 0,5 2,1	7,3 8,1 4,5	20 20 10	80 72 20	0,88
2*	81,2	200	6Дз3ЯВл1Гз+ + Дч	<i>Q. robur</i> <i>F. angustifolia</i> <i>C. betulus</i>	1,0 1,0 2,2	4,1 9,2 4,7	18 25 8	78 75 108	0,80
3*	81,4	280	6Дз4ЯВл + + Дч	<i>Q. robur</i> <i>F. angustifolia</i>	30,5 0,2	2,9 7,8	92 12	101 109	0,68

Природний комплекс заповідного урочища «Боржава» має унікальне біорізноманіття: понад 237 видів флори та 117 видів фауни, з яких 22 види флори та 21 вид фауни занесені до додатків Конвенції про охорону дикої флори і фауни, природних середовищ існування в Європі та до додатків — CITES Конвенції про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (Стойко, 1968; Природні., 1987; Сабадош, 2006). Панівним типом лісу у заповідному урочищі є волога заплавно-ясенева діброва, яку підстеляють сірі лісові та заплавні лучні ґрунти (просторі незначні зниження серед загального рівнинного рельєфу низовини) (Стойко, 1968). Річка Боржава, що протікає у заповідному урочищі, яка є улюбленим місцем відпочинку, бере початок на південно-західному схилі полонини Боржава, що розміщується на Полонинському хребті. Довжина річки 112 км, площа водозбору — 1450 км², гірський характер

букових Шаяно-Кривських лісів. **III. Округ букових лісів.** Райони: 6 — грабово-букових і букових Дубриницько-Свалявських лісів, 7 — букових, ялицево-букових Верхньо-ужоцьких лісів, 8 — букових лісів південних меґасхилів Вододільного хребта. **IV. Округ темнохвойно-букових, буково-темнохвойних лісів Вододільного хребта.** Райони: 9 — Бескидських смереково-ялицево-букових лісів, 10 — Міжгірських смереково-ялицево-букових і буково-ялицево-смерекових лісів, 11 — Рахівських смереково-ялицево-букових, буково-ялицево-смерекових лісів. **V. Округ смерекових гірсько-карпатських лісів.** Райони: 12 — Горганських смерекових лісів, 13 — Чорногірсько-Мармароських смерекових лісів. **VI. Округ криволісся, субальпійських, альпійських лук.** Райони: 14 — низькогірних полонин Кременця, Рівної, Пікуя, Боржави, 15 — середньогірних полонин Красної, Свидівця, Рахівського Менчулу, 16 — Горганських гірсько-соснових заростей, мохово-лишайникових пустищ, кам'яних розсипищ, 17 — Чорногірсько-Мармароських заростей криволісся, субальпійських і альпійських лук

має тільки у верхній частині с. Довге, протікаючи по гірській V-подібній долині у південному напрямку. Швидкість течії 0,6—1,2 м/с, середні витрати 10,1 м³/с (Стойко, 1968). Для виявлення та оцінювання рекреагенних змін рослинного покриву, відповідно до принципів порівняльної екології, в ідентичних за лісівничо-таксаційними показниками насадженнях, що вирізняються за градієнтом рекреаційної трансформації, було закладено екопрофіль з трьох пробних площ (ПП1* — контроль; ПП2* — середня зона; ПП3* — інтенсивна зона) (табл. 3.11). Непорушених ділянок у заказнику немає, тому контролем вважали найменш трансформовану пробну площу ПП1, віддаленішу від джерела екологічної загрози — місць відпочинку, пляжу на березі р. Боржава.

Для дослідження особливостей адаптації популяцій *Q. rubra* (вік А 60—70 років) за градієнтом рекреагенної трансформації середовища мегаполіса модельними було вибрано ділянки в культурфітоценозах і парках м. Київ. Залежно від складу деревостану, за градієнтом рекреагенної трансформації, було закладено І екологічний профіль з 4 пробних площ у парку «Дружба народів» (ПП1, помірний вплив), Солом'янського ландшафтного парку (ПП2, середній вплив), лісопаркової зони масиву «Виноградар» (ПП3, інтенсивний вплив) і парку культури та відпочинку «Перемога» (ПП4, інтенсивний вплив) (табл. 3.12, рис. 3.13).

Таблиця 3.12. Лісівничо-таксаційна характеристика деревостанів за участі *Quercus rubra* на пробних площах за градієнтом рекреагенної трансформації у м. Київ

ПП	Рівень впливу	Склад	Порода	$H_{\text{сєр}}$, мм	$D_{\text{сєр}}$, см	N , шт/га	G , м³/га	Зізнєність деревного намету
1	Помірний	5Д _ч 3К _г 2Г _{кз}	<i>A. platanoides</i> <i>Q. rubra</i> <i>A. hippocastanum</i>	4,2 4,1 1,1	7,8 6,1 3,7	120 110 135	125,9	0,7—0,8
2	Середній	4Д _з 4Д _ч 1К _л 1Л	<i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i> <i>A. platanoides</i> <i>T. cordata</i>	13,8 14,0 10,2 10,0	16,1 16,0 17,1 14,3	160 155 80 65	111,3	0,6—0,7
3	Сильний	6С _{зв} 2Д _з 2Д _ч	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. rubra</i>	17,1 13,5 13,7	21,8 11,0 14,2	115 107 120	127,4	0,5—0,6
4	Сильний	5С _{зв} 5Д _ч	<i>P. sylvestris</i> <i>Q. rubra</i>	15,8 13,3	19,5 13,7	90 78	84,9	0,3—0,4



Рис. 3.13. Схема розташування пробних площ у м. Києві

Як відомо, м. Київ розташоване на межі лісової та лісостепо-вої зон на правому та лівому берегах р. Дніпро ($50^{\circ} 28'$ пн. ш. та $30^{\circ} 29'$ сх. д.). Площа території мегаполіса становить $835,6 \text{ км}^2$, з яких $43,6$ тис. га займають парки. Середньорічна температура повітря у м. Київ за період 1961—2014 рр. дорівнює $8,5^{\circ}\text{C}$. Тривалість вегетаційного періоду ($>5^{\circ}\text{C}$) — 204 дні, починається з 10 квітня. Тип клімату — геміконтинентальний, характерний для Лісостепу України. Геоморфологічна будова визначається належністю території міста до трьох геоморфологічних областей: Південнополіської області пластово-акумулятивних низовинних рівнин, Придніпровсько-Приазовської області пластово-денудаційних височин і низовин та Придніпровської геоморфологічної області пластово-акумулятивних рівнин (Гаврилюк, 1956; Білик, 1977). У межах м. Київ основу складають дерново-підзолисті, сірі лісові та дернові лучні типи ґрунтів (Гаврилюк, 1956; Білик, 1977). Місто розташоване на межі двох геоботанічних областей: Європейської широколисто-лісової, яка представлена підпровін-

цією хвойно-широколистих лісів Полісся, та Євразійської степової — української Лісостепової підпровінції дубових лісів, остепнених лук і лучних степів (Білик, 1977).

На всіх екопрофілях, пробних площах інтродуковані популяції *Q. rubra* досліджували за комплексом лісівничо-таксаційних та екологічних показників характеристики деревостану, трав'яного покриву та ґрунту відповідно до загальноприйнятих методик (Воробьев, 1967; Анучин, 1982; Дідух, 1992). Площу пробних ділянок розраховували з урахуванням крутості нахилу (Анучин, 1982). Серед флористичного складу трав'яного ярусу виділяли види, які підлягають особливій охороні на території України. Ступінь фітоценотичної подібності пробних площ встановлювали за коефіцієнтом Г. Глізона. Зміну екологічних умов виявляли за структурою трав'яного ярусу, використовуючи шкали Я.П. Дідуха (Дідух, 1992). Стадії рекреаційної дигресії (I—V) визначали за «Нормативно-справочними матеріалами для таксации лесов Украины и Молдавии» (1987).

Стан поверхневого шару ґрунту досліджено за методикою О.Ф. Полякова (2009) і схарактеризовано за категоріями: 1 — ґрунт неушкоджений; 2 — підстилка розпушена (одиничні проходи); 3 — стежка в підстилці; 4 — стежка або дорога без підстилки; 5 — стежка або дорога з розмивами; 6 — наноси й розмиви, утворені через спуск рекреантів на крутих схилах. Визначено стадії дигресії: I — 3—6-та категорії порушеності займають до 2 % площі ділянки; II — від 2 до 10 %; III — від 10 до 25 %; IV — від 26 до 40 %; V — понад 40 % площі ділянки. Механічно пошкодженими вважали дерева та чагарники, які мають зрубану або спилянну живу гілку, рану на стовбурі до камбію або виражені ознаки цих пошкоджень незалежно від часу їх нанесення. Комплексну оцінку стану деревостану на екопрофілі надано, відповідно до «Санітарних правил в лісах України ...» (1995). Індекс стану деревостанів розраховано як суму добутків показника категорії стану на кількість дерев у наявній категорії, поділену на загальну кількість обстежених дерев. Здоровими (I) вважають деревостани з індексом 1—1,5; ослабленими (II) — 1,51—2,50; дуже ослабленими (III) — 2,51—3,50; такими, що всихають, (IV) — 3,51—4,50; «свіжим сухостоем» (V) — 4,51—5,50; «старим сухостоем» (VI) — 5,51—6,50. Щоб уникнути впливу на показник стану деревостану різної інтенсивності лісогосподарських заходів, для кожної категорії стану середньозважений клас Крафта (СКК)

розраховано як суму добутків кількості дерев кожного класу Крафта на його індекс (I—V), поділену на загальну кількість дерев певної категорії стану. Для цього дерева кожної категорії стану розділяли ще на 5 груп за класами Крафта. Класи Va та Vb об'єднували в V клас, тому що дерева цих категорій рідко трапляються у досліджуваних насадженнях. СКК відображає локалізацію зони пошкодження в деревному наметі: чим ближче значення СКК до I класу Крафта, тим вищий ступінь пошкодження, оскільки це свідчить, що стійкіші особини зазнають впливу негативних екологічних факторів.

Таксаційні показники розраховано за даними Н.П. Анучина (1982). Природне поновлення деревостанів оцінювали за шкалою В.Г. Нестерова (1948). Якісну оцінку взаємовідносин між особинами *Q. rubra* розраховано за індексом внутрішньовидової конкуренції за основними морфометричними параметрами деревостанів (ІК1 — індекс конкуренції за середнім значенням діаметра на висоті 1,3 м; ІК2 — індекс конкуренції за середнім значенням висоти; ІК3 — індекс конкуренції за середнім значенням діаметра крони (Кузьмичев, 1989):

$$\text{ІК1} = \Sigma D_{1,3j} / D_{1,3i};$$

$$\text{ІК2} = \Sigma H_j / H_i;$$

$$\text{ІК3} = \Sigma D_{\text{кр}j} / D_{\text{кр}i},$$

де $\Sigma D_{1,3j}$ — сума діаметрів конкурентних дерев на висоті 1,3 м (см); $D_{1,3i}$ — діаметр на висоті 1,3 м центрального дерева (см); ΣH_j — сума висот конкурентних дерев (м); H_i — висота центрального дерева (м); $\Sigma D_{\text{кр}j}$ — сума діаметрів крон конкурентних дерев (м); $D_{\text{кр}i}$ — діаметр крони центрального дерева (м).

3.2.2. Оцінювання адаптації інтродукованих популяцій *Quercus rubra* L. за градієнтом антропогенної трансформації середовища Центрального Лісостепу та Київського Полісся

Як відомо, високий адаптивний потенціал інтродукованих популяцій *Q. rubra* в лісових культурах, створених на дерново-підзолистих ґрунтах, і в природних лісах негативно впливає на сусідні головні деревні породи, зокрема *P. sylvestris* та *Q. robur*, які у свіжих суборах Полісся і Лісостепу України мають високу біологічну стійкість і формують природні корінні насадження (Гурский, 1953; Бродович, 1957; Гурский, 1957; Двоеглазов, 1958; Ні-

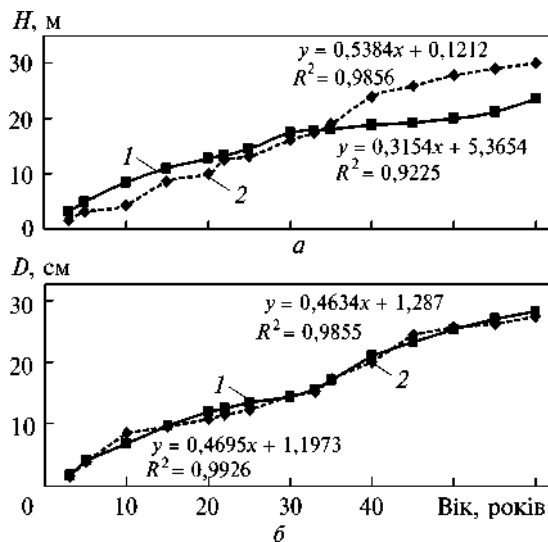


Рис. 3.14. Усереднена динаміка поточного приросту за висотою (а) і діаметром (б) *Quercus rubra* (1) та *Pinus sylvestris* (2) за їх сумісного зростання

кітін, 1960; Прикладовская, 1996; Полякова, 1997; Майборода, 2000; Ївченко, 2002). Проведене нами дослідження сосново-дубових насаджень на модельних ділянках БЛДС протягом 1995—2013 рр. показало, що на деяких пробних площах екологічних профілів змінилися участь головних деревних порід у складі насаджень, санітарний стан насаджень, поточний приріст у висоту та діаметрі. Так, за оцінюванням інтенсивності росту та розвитку *Q. rubra* було проаналізовано поточний приріст інтродуцента за висотою, діаметром і порівняно з аналогічними показниками *P. sylvestris* (рис. 3.14).

Установлено, що кульмінація поточного приросту за висотою у *Q. rubra* настає у 8—15 років, сягаючи максимального значення на ПП4 Плесецького лісництва та ПП2 лісового заказника «Дзвінківський», де ростуть тільки популяції інтродуцента. Менші значення середньої висоти (на 10—15 %) та її поточного приросту (на 3—5 %) властиві культурам *Q. rubra*, що межують з *P. sylvestris*. Зокрема, на ПП1 середня висота *Q. rubra* порівняно з такою на інших пробних площах є мінімальною (див. табл. 3.8, 3.9). Цікавою особливістю є те, що в разі зменшення участі *P. sylvestris* у складі насаджень збільшуються її основні лісівничо-таксаційні показники, зокрема середня висота. Поточний приріст у висоту *P. sylvestris* має подібні тенденції з морфометричними показника-

ми *Q. rubra* і сягає максимального значення на ПП5, яка складається виключно з особин *P. sylvestris*. Слід підкреслити, що дерева *P. sylvestris*, які є суміжними з культурами *Q. rubra*, на 11—12 % мають менший приріст у висоту порівняно з особинами, які знаходяться всередині куліс на ПП3 та ПП3*. На інших пробних ділянках поточний приріст у висоту дерев *P. sylvestris*, які є суміжними з інтродуцентом, виявився меншим за середнє значення цього показника на 5—7 %.

Кульмінація поточного приросту за діаметром у *Q. rubra* настає у 15—25 років, тоді як у *P. sylvestris* дещо раніше, у 8—13 років. Середній діаметр інтродуцента має максимальне значення (15,8—16,2 см) на ПП4 (див. табл. 3.8) і ПП2 (див. табл. 3.9). Найменше значення — на обох ПП1. Порівняно з даними О.Г. Полякової (1997), у Плесецькому лісництві у 2013 р. суттєво змінився склад насаджень на пробних площах екопрофілю, де домінував вид *P. sylvestris*, у бік збільшення частки *Q. rubra* (Полякова, 1997), зокрема, на ПП2: $8C + 2D_q$ (1998 р.) — на $7C + 3D_q$ (2013 р.); на ПП3: $7C + 3D_q$ (1998 р.) — на $6C + 4D_q$ (2013 р.). Це може бути спричинено тим, що культури *Q. rubra* у II ярусі, які мали занадто інтенсивну густоту, не були вчасно проріджені. Як наслідок, прискорився процес природного розрідження та випадання *P. sylvestris* у рядах, що межували з *Q. rubra*, збільшуючи таким чином кількість задовільного природного поновлення насаджень. Установлено, що випадали насамперед дерева *P. sylvestris* нижчих класів Крафта.

На території досліджених пробних площ лісового заказника «Дзвінківський» зміни складу насаджень протягом 13 років (1995—2008) не встановлено. Важливим показником дослідження особливостей адаптації *Q. rubra* до умов навколишнього середовища є також санітарний стан насаджень. Виявлено, що індекс санітарного стану, середні бали життєздатності та протяжності крон *Q. rubra* у досліджуваній період змінювалися по-різному. Однак загалом, за даними 1995—2013 рр., існує тенденція поліпшення санітарного стану інтродукційних популяцій *Q. rubra* на пробних площах обох екопрофілів (рис. 3.15).

Усі досліджені деревостани *Q. rubra* протягом 1995—2013 рр. мали середньозважений індекс санітарного стану I_c деревостану, який не перевищував 1,9. Для ПП1, ПП2, ПП3 лісового заказнику «Дзвінківський» встановлено поступове збільшення кількості здорових особин чужорідного виду. Так, якщо культури агре-

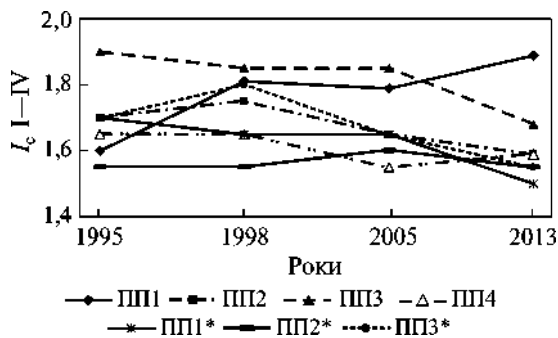


Рис. 3.15. Динаміка середньозваженого індексу санітарного стану лісових культур *Quercus rubra*

сивного інтродуцента *Q. rubra* на ПП3 у 1995 р. мали $I_{c \text{ ПП3}} = 1,7$ (послаблені, слабкий ступінь пошкодження), то у 2013 р. — $I_{c \text{ ПП3}} = 1,55$ (здорові, відсутній ступінь пошкодження); на ПП1* у 1995 р. — $I_{c \text{ ПП1*}} = 1,7$; 1998 р. — $I_{c \text{ ПП1*}} = 1,65$; 2005 р. — $I_{c \text{ ПП1}} = 1,65$; у 2013 р. — $I_{c \text{ ПП1}} = 1,5$. На ПП2 середньозважений індекс I_c *Q. rubra* не змінився і був однаковим у 1995 і 2013 рр. і становив 1,55 (здорові насадження). На території ПП3 Плесецького лісництва санітарний стан насаджень *Q. rubra* також поліпшився у 2013 р. ($I_{c \text{ ПП3}} = 1,68$) порівняно з даними 1995 р. ($I_{c \text{ ПП3}} = 1,9$). Однак санітарний стан деревостану виду є дещо ослабленим на цій ділянці.

На ПП2 стан дубових насаджень був такий: у 1995 р. $I_{c \text{ ПП2}}$ дорівнював 1,7; 1998 р. — 1,75; 2005 р. — 1,65; у 2013 р. — 1,59 (здорові деревостани). На відміну від інших досліджених пробних площ на ПП1, незважаючи на те, що склад насаджень не змінився, суттєвою особливістю є поступове погіршення санітарного стану *Q. rubra*: $I_{c \text{ ПП2}}$ змінюється від 1,6 до 1,89 упродовж 1995 — 2013 рр.

Важливе значення у дослідженні сучасного санітарного стану інтродукційних популяцій *Q. rubra* на екологічних профілях має також розподіл дерев за СКК (табл. 3.13).

Саме «СКК певної категорії стану деревостану» відображає репрезентативність у певній категорії стану особин різного розвитку і стійкості. Чим більше наближено значення СКК до I класу Крафта, тим вищий ступінь пошкодження. Так, зростання значення СКК «дерев, що усихають» (IV категорія стану, $СКК_{\text{ПП1}} = 2,2$), і СКК «мертвий деревостан» (V категорія стану, $СКК_{\text{ПП1}} = 3,5$) на ПП1 засвідчує наростання патологічних процесів

Таблиця 3.13. Сучасний санітарний стан інтродукційних популяцій *Quercus rubra* за даними 2013 р.

ПП	Розподіл дерев за категоріями стану										Індекс стану
	I		II		III		IV		V		
	СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	
1	1,3	1,6	2,2	5,5	3,8	4,3	4,5	1,5	5,5	1,5	1,89
2	1,0	6,0	2,7	4,4	3,8	5,4	4,5	5,2	5,5	2,0	1,59
3	1,1	3,2	2,3	3,2	3,9	6,1	4,4	7,0	5,5	2,5	1,68
4	1,0	9,8	2,1	7,0	3,8	0,5	4,2	7,5	5,5	4,2	1,59
1*	1,0	5,5	2,4	4,0	3,8	5,5	4,8	1,0	—	—	1,50
2*	1,1	5,5	2,5	3,0	3,7	8,0	4,5	5,5	—	—	1,55
3*	1,0	5,5	2,7	3,5	3,7	7,5	4,5	5,5	—	—	1,55

у системі, всихання дерев II і III класів Крафта. Значення СКК на ПП2, ПП3, ПП4 є однаковим для цих пробних ділянок і дорівнює 4,5. Це означає, що всихання дерев *Q. rubra* L. наближене до природного відпаду.

На ПП1*, ПП2*, ПП3* території лісового заказника «Дзвінківський» V категорії санітарного стану деревостану не виявлено. У результаті лісопатологічних обстежень культур *Q. rubra* у 2013 р. на екологічних профілях не виявлено значних осередків шкідників і хвороб. У трав'яному ярусі домінують *Paris quadrifolia* L., *Pteridium aquilinum* Kuhn., *Impatiens parviflora* DC., *Viola canina* L., *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Polygonatum odoratum* L. Загальне проективне покриття на пробній площі екологічних профілів сягає у середньому 65—75 %. Важливим показником для аналізу адаптації інтродукованих популяцій *Q. rubra* до трансформованих умов навколишнього середовища є також оцінка природного поновлення під наметом деревостану (табл. 3.14).

Характерна велика кількість природного поновлення (задовільного) *Q. rubra* на всіх досліджених пробних площах, подекуди спостерігається пригнічення природного поновлення супутніх головних порід. Так, на ПП2, ПП3 кількість рослин природного по-

Таблиця 3.14. Розподіл природного поновлення *Quercus rubra*

ПП	Висота, м		
	До 0,5	0,5—1,5	1,5—2,0
1	1,70	0,255	0,09
2	2,22	0,350	0,175
3	2,45	0,320	0,170
4	3,55	0,295	0,255
1*	1,85	0,320	0,135
2*	3,01	0,325	0,330
3*	2,55	0,295	0,125

новлення *P. sylvestris* заввишки до 0,5 м становить 3,5—3,7 тис. шт/га порівняно зі 2,22—2,45 тис. шт/га *Q. rubra*, на ПП1, ПП3 — лише у 1,7—1,9 раза менше за відповідне поновлення інтродуцента. Тільки на ПП1 кількість природного поновлення *P. sylvestris* усіх трьох груп за відповідними висотами у 6,2—7,5 раза перевищує відповідні показники *Q. rubra*. Слід зауважити, що екземпляри підросту *Q. rubra*, на відміну від *P. sylvestris*, у великій кількості трапляються не тільки на досліджених ділянках, а й далеко за межами створених культур, переважно уздовж доріг, канав і галявин (Блінкова, 2013).

Лісовий масив «Холодний Яр» сформований високопродуктивними мішаними дубовими лісами природного та штучного походження. Внаслідок надмірного антропогенного впливу все більше порушується цілісність природних комплексів, збіднюється біорізноманіття лісових екосистем проектного НПП «Холодний Яр» (Географічна..., 1989; Заповідна..., 2003; Башенко, 2009).

Рекогносцирувальними дослідженнями встановлено, що найбільшого рекреаційного навантаження зазнають лісові екосистеми «Скверу учасників партизанського руху». Породний склад головного намету деревостану у Сквері — 3Яс4Д_{зв}2Д_ч1Г + Кл, од. В3, Б, Ос. Деревостани на пробних площах екологічного профілю мають такий породний склад: на ПП1 — 4Д_{зв}2Д_ч3Яс1Г + Кл; ПП2 — 3Д_{зв}2Д_ч4Яс1Г + Кл; ПП3 — 2Д_{зв}2Д_ч5Яс1Г + Кл (табл. 3.15, рис. 3.16). Вид *Q. robur* у першому ярусі домінує за кількістю особин, проте *F. excelsior* та *Q. rubra* значно вищі та частково пригнічують особини *Q. robur*. Подекуди трапляються *Ulmus glabra* Huds., *Bétula péndula* Roth., *Populus tremula* L. Другий ярус сформований *C. betulus*, *F. excelsior*, *Q. robur* (крім зони інтенсивного впливу, ПП1, де *Q. robur* відсутній), поодинокими куртинами поширені *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *Tilia cordata* Mill., *Pyrus communis* L., *Malus sylvestris* Mill., породний склад 4Г4Я2Д + Кл, од. Кл_п, Гр, ЯБ. Проте на рекреаційно навантажених ділянках співвідношення порід дещо змінюється до 5Г4Я1Д + Кл, од. В3 і навіть до 5Г5Яс + Кл. У деревостані можна виділити також третій ярус, який мало уступає другому і може успішно його замінити. У міру зростання рекреаційного навантаження з помірного (ПП3) до інтенсивного (ПП1) зімкнутість намету знижується з 0,88 до 0,80 через зменшення частки дерев ясена. Підріст головних лісоутворювальних порід ліпше розвинений у зріджених

Таблиця 3.15. Лісівничо-таксаційна і санітарна характеристика

Порода	Середній діаметр, см	Середня висота, м	Сума площ перерізів стовбурів, м ² /га	Щільність, шт/га	Зімкненість намету	I _c
ПП1. I ярус, 8Д2Яс, од. Кл						
<i>Q. robur</i>	45,7	16,4	27,8	71	0,67	2,11
<i>F. excelsior</i>	45,8	14,0	6,3	82	0,13	2,14
Р а з о м	45,6	18,7	34,1	33	0,80	2,25
II ярус, 5Г5Яс+Кл						
<i>C. betulus</i>	25,7	19,4	4,6	37	—	4,44
<i>F. excelsior</i>	34,2	21,5	3,8	29	—	3,58
Р а з о м	30,0	20,5	8,4	66	—	4,01
Підріст, 5Г3Д2Я						
<i>C. betulus</i>	14,6	18,8	3,6	27	—	2,54
<i>Q. robur</i>	18,9	13,7	2,7	20	—	2,61
<i>F. excelsior</i>	17,5	13,9	2,2	17	—	2,52
Р а з о м	17,0	12,1	8,5	64	—	2,55
Підлісок						
<i>C. betulus</i>	12,3	1,3	0,2	5	—	2,75
<i>Q. robur</i>	13,1	1,8	0,3	4	—	2,31
<i>Q. rubra</i>	13,3	2,2	0,4	8	—	2,05
<i>F. excelsior</i>	12,9	1,7	0,3	4	—	2,0
Р а з о м	12,8	1,6	0,8	13	—	2,44
ПП2. I ярус, 6Д4Я+Кл						
<i>Q. robur</i>	43,3	25,8	21,8	226	0,53	2,1
<i>F. excelsior</i>	40,4	28,6	14,5	123	0,31	1,65
Р а з о м	41,9	27,2	36,3	349	0,84	1,88
II ярус, 5Г4Я1Д+Кл, од. Вз						
<i>C. betulus</i>	24,8	19,3	4,1	32	—	4,38
<i>F. excelsior</i>	35,6	21,8	3,9	31	—	3,51
<i>Q. robur</i>	33,5	20,4	0,9	7	—	3,97
Р а з о м	31,3	20,5	8,9	40	—	3,96
Підріст, 6Г2Д2Я						
<i>C. betulus</i>	13,9	8,5	3,9	32	—	2,36
<i>Q. robur</i>	18,2	13,4	2,7	21	—	2,18
<i>F. excelsior</i>	18,4	13,8	2,2	16	—	2,24
Р а з о м	16,8	11,9	8,8	69	—	2,26
Підлісок						
<i>C. betulus</i>	2,5	1,4	0,3	7	—	2,38
<i>Q. robur</i>	3,0	1,7	0,4	5	—	2,19
<i>Q. rubra</i>	3,2	2,2	0,4	7	—	2,00
<i>F. excelsior</i>	2,7	1,6	0,3	4	—	2,03
Р а з о м	2,7	1,5	1,0	16	—	2,2

Закінчення табл. 3.15

Порода	Середній діаметр, см	Середня висота, м	Сума площ перерізів стовбурів, м²/га	Щільність, шт/га	Зімкненість намету	I_c
ППЗ. I ярус, 6Д4Я+Кл						
<i>Q. robur</i>	41,3	27,8	20,8	217	0,48	1,93
<i>F. excelsior</i>	50,1	31,6	15,8	133	0,40	1,57
Р а з о м	45,7	29,7	36,6	150	0,88	1,75
II ярус, 4Г4Я2Д+Кл						
<i>C. betulus</i>	25,3	18,2	3,8	28	—	3,23
<i>F. excelsior</i>	34,8	22,1	4,2	29	—	2,95
<i>Q. robur</i>	34,1	20,7	2,1	15	—	2,98
Р а з о м	31,4	20,3	10,1	68	—	3,05
Підріст, 4ГЗДЗЯ						
<i>C. betulus</i>	13,7	8,9	2,6	31	—	1,95
<i>Q. robur</i>	18,8	13,7	3,6	26	—	1,56
<i>F. excelsior</i>	18,5	4,1	2,9	21	—	1,63
Р а з о м	17,0	12,2	9,1	78	—	1,71
Підлісок						
<i>C. betulus</i>	12,4	1,4	0,2	5	—	1,93
<i>Q. robur</i>	13,1	1,8	0,5	13	—	1,77
<i>Q. rubra</i>	12,9	2,0	0,25	4	—	2,05
<i>F. excelsior</i>	12,7	1,5	0,5	12	—	1,64
Р а з о м	12,7	1,6	1,2	30	—	1,78

і менш деградованих деревостанах, проте доволі поширені і добре розвинені значні куртини підліску *Corylus avellana* L., *Euonymus verrucosa* Scop., *Sambucus nigra* L., *Thelycrania sanguinea* L. Подекуди спостерігаються *Acer tatáricum* L., певною мірою гальмують його розвиток *Crataegus ucrainica* Pojark., *Sorbus aucuparia* L., *Rosa canina* L. Особливо цікавими виявилися наявність великої кількості підросту та насіннєве природне поновлення *Q. rubra* на всіх пробних площах екопрофілю, на відміну від підросту, природного поновлення *Q. robur*. Так, кількість природного поновлення інтродуцента *Q. rubra* заввишки до 0,5 м у 1,25—1,4 раза більша за відповідне поновлення *Q. robur* на ПП2, ПП3.

Згідно з графіками залежності висоти від діаметра дерев (рис. 3.16), рекреаційне навантаження пригнічує динаміку приросту дерев дуба звичайного у висоту: 1) чим більша інтенсивність рекреації, тим менше зростання висоти дерев δ : $H_{d=65\text{ см}} - H_{d=30\text{ см}} = 34 - 26 = 8$ (м); δ : $H_{d=65\text{ см}} - H_{d=30\text{ см}} = 33 - 26 = 7$ (м); α : $H_{d=65\text{ см}} -$

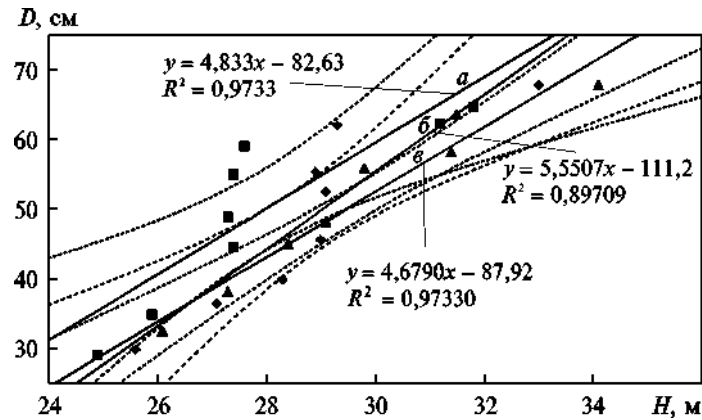


Рис. 3.16. Залежність висоти від діаметра дерев *Quercus robur* у зоні інтенсивного (а), середнього (б), помірного (в) рекреаційного навантаження

– $H_{d=30\text{ см}} = 31 - 25 = 6$ (м)); 2) зменшується (порушується) залежність висоти дерева від його діаметра ($R^2_{\text{ППЗ}} = 0,97$; $R^2_{\text{ПП2}} = 0,84$; $R^2_{\text{ПП1}} = 0,74$), особливо у домінантів. Слід зауважити, що інтенсивність рекреаційного навантаження не має тісного зв'язку з динамікою приросту *Q. rubra* у висоту, на відміну від *Q. robur*.

Ступінь рекреаційного навантаження залежить від частоти влаштування і розмірів місць відпочинку, густоти мережі доріг і стежок. Зокрема, це відображають показники механічного пошкодження дерев (рис. 3.17). Так, у зоні І інтенсивного рекреаційного впливу (в радіусі 30 м від необладнаного пікнікового майданчика і основної дороги) пошкоджено 82,8 % дерев, загальна площа механічних пошкоджень дерев — 3489 см². У зоні II середнього рекреаційного впливу (30—60 м) частка пошкоджених дерев майже в 2,5, а загальна площа пошкоджень — у 3 рази менші. На найвіддаленішій (60—90 м) ділянці, що зазнає помірного впливу, пошкоджених дерев і ран у 10 разів менше, ніж поблизу з майданчиком. Санітарний стан деревостанів також погіршується з наближенням до пікнікових майданчиків і лісових доріг від ослабленого ($I_c = 1,7$ на ППЗ) до дуже ослабленого ($I_c = 2,9$ на ПП1) (табл. 3.16). У зоні інтенсивного впливу здорових дерев у насадженні лише 23 %, решта — різною мірою ослаблені, у тому числі 8,5 % — сильно ослаблені, тоді як у зонах помірного і середнього впливу частка дерев І категорії стану становить більше третини. Причому за показником СКК (2,3—2,5) здорових дерев у міру віддалення від об'єктів рекреації з 30 до 50 %

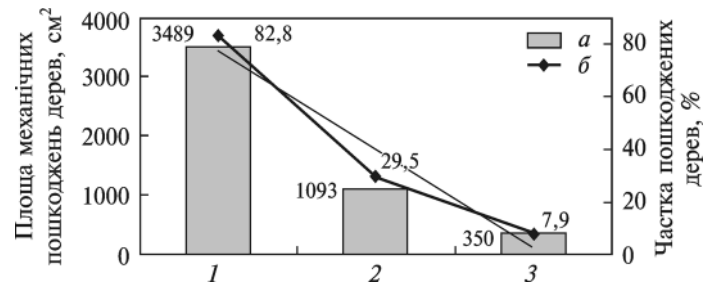


Рис. 3.17. Гістограма пошкодженості *Quercus robur* у зонах інтенсивного (1), середнього (2) і помірного (3) рекреаційного навантаження:
а — площа механічних пошкоджень дерева; б — частка пошкоджених дерев

Таблиця 3.16. Санітарний стан деревостанів *Quercus robur*

ПП	Розподіл дерев за категоріями стану*								I _c
	I		II		III		IV		
	СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	
1	2,3	23,0	2,2	37,1	3,0	31,4	3,5	8,5	2,9
2	2,4	37,2	3,3	41,8	3,0	16,2	4,0	4,8	1,8
3	2,5	34,2	3,1	62,8	3,0	3,0	—	—	1,7

* Свіжого (V) і старого сухоостою (VI) не виявлено.

Таблиця 3.17. Характер пошкодження поверхні ґрунту рекреаційною діяльністю

ПП	Розподіл поверхні ґрунту за категоріями стану, %				
	I	II	III	IV	V
	Ґрунт неушкоджений	Одиничні проходи	Стежка в підстилці	Стежка без підстилки	Стежка, дорога з розмивами, насоси
1	—	—	7	15	78
2	10	13	19	24	34
3	76	14	10	—	—

зростає участь у цій категорії особин III класу Крафта. І навпаки, з наближенням до лісових доріг і пікнікових майданчиків серед ослаблених дерев зростає частка дерев-содомінантів. Незважаючи на те що загальна кількість ослаблених дерев зменшується з 2/3 до 1/3, у 10 разів (з 3 до 31 %) зростає кількість сильно ослаблених особин III класу Крафта. Якщо в зоні помірного рекреацій-

ного навантаження дерев, що відмирають, немає, то в зоні середнього впливу їх 4,8 %, а в зоні сильного впливу — 8,5 %. Причому це не тільки дерева IV класу Крафта, половину з них за сильного навантаження складають особини III класу (СКК = 3,5).

У зоні інтенсивного рекреаційного використання НПП сформувалась густа мережа стежок (22 % площі), а також доріг з розмивами і наносами ґрунту (78 %) (табл. 3.17, ПП1). Порушення лісової підстилки і витоптування ґрунту зменшуються з віддаленням від пікнікових майданчиків і лісових доріг. У зоні помірного впливу (ПП3) ґрунт на 76 % площі неушкоджений, виявлено тільки поодинокі проходи (14 %) і стежки у підстилці (10 %).

3.2.3. Аналіз сформованого комплексу адаптаційних ознак *Quercus rubra* L. у порушених природних лісах Українських Карпат

Дослідження інтродукційних популяцій у природних лісах Українських Карпат, на території Закарпатської низовинної області, показало, що залежно від рівня антропогенного навантаження змінюються участь головних деревних порід у складі насаджень, фітосанітарний стан насаджень, основні лісівничо-таксаційні показники та морфометричні параметри деревостану порівняно з даними минулого століття (Блінкова, 2015). У зоні інтенсивного впливу (ПП3) поряд з обладнаними місцями для розведення багаття виявлено найбільшу кількість механічно пошкоджених дерев на екопрофілі — 12 % (5 % — *Q. robur*, 4 % — *Q. rubra*, 3 % — *F. sylvatica*), які загалом мають механічні пошкодження середньою площею 44,5 см². На ПП2 дерева з пошкодженими стовбурами становлять 4 % усього деревостану і мають у середньому 2—3 рани площею до 10 см², на контролі механічно пошкоджені дерева відсутні. Аналогічно на екопрофілі погіршується стан поверхні ґрунту: ПП1 має 91 % неушкодженої поверхні ґрунту, де одиничні проходи дорівнюють 6 %, а стежка у підстилці — 3 %. III—V категорії стану поверхні ґрунту на контрольній ділянці відсутні (1-ша стадія дигресії поверхні ґрунту). На ПП2 зростає в 2 рази частка II, III категорій стану — 2-га стадія дигресії. Натомість на ПП3 уже є V категорія стану поверхні ґрунту (5 %), пошкоджені ділянки займають 33 % загальної площі пробної ділянки, з них III—V категорії — 17 %, що відповідає загалом 3-й стадії дигресії. У трав'яному ярусі (загальне проективне покриття: ПП1 — 92,0; ПП2 — 75; ПП3 — 63 %)

найчастіше домінують *Actaea spicata* L., *Asarum europaeum* L., *Carex pilosa* Scop., *G. odoratum*, *Lamium galeobdolon* L., *P. quadrifolia* тощо. Добре розвинені на пробних площах значні куртини підліску заввишки 2,0—3,5 м, зімкненість 0,3—0,5: *E. europaea*, *C. avellana*, *Daphne mezereum* L., *Rhamnus frangula* L.

Згідно з оцінкою адаптаційного потенціалу популяцій *Q. rubra* на екопрофілі, відповідно до рівня рекреагенного навантаження збільшується ценозоутворювальна роль *Q. rubra* на пробних площах, змінюються морфометричні параметри та санітарний стан насаджень. Середні висота і діаметр *Q. rubra* та *Q. robur* сягають максимального значення на найменш трансформованій ділянці ПП1, що на 3—5 % більше порівняно з цими показниками на ПП2 та ПП3. Слід зазначити, що для *Q. robur* суттєвішою є тенденція погіршення основних морфометричних показників за градієнтом рекреагенної трансформації порівняно з *Q. rubra*. Деревя *Q. robur*, які є суміжними з культурами *Q. rubra*, на 1—2 % мають менший приріст у висоту та діаметр порівняно з особинами, які знаходяться всередині куліс на пробних площах. Порівняльне оцінювання ходу росту *Q. rubra* та *Q. robur* за їх сумісного зростання у регіоні дослідження показало, що суттєво меншим значенням усередненого поточного приросту за висотою та діаметром характеризуються насадження *Q. robur* у віці до 30 років порівняно з *Q. rubra* (рис. 3.18). Кульмінація поточного приросту за діаметром у *Q. rubra* настає у 15—25 років, тоді як у *Q. robur* дещо пізніше — у 25—35 років.

Порівняно з даними Н.Ф. Прикладовської (1996) на пробних площах кількість особин *Q. robur* зменшилася з 250—300 до 172—221 шт/га у 2014 р., кількість особин *Q. rubra*, навпаки, зросла на 19,6 % — до 249—299 шт/га.

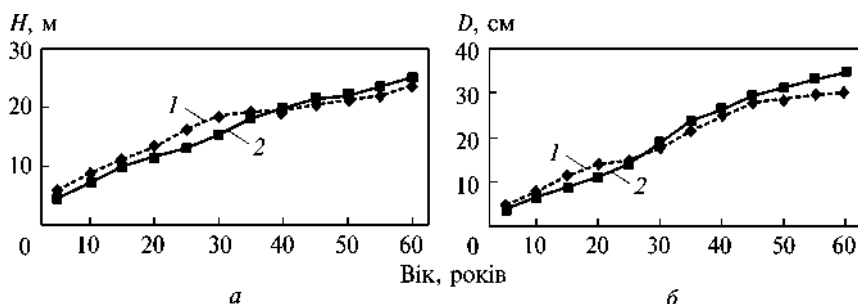


Рис. 3.18. Усереднена динаміка поточного приросту за висотою (а) і діаметром (б) *Q. rubra* (1) та *Q. robur* (2) за їх сумісного зростання

Таблиця 3.18. Сучасний санітарний стан популяцій *Quercus rubra* (2014 р.)

ПП	Розподіл дерев за категоріями стану										Індекс стану
	I		II		III		IV		V		
	СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	СКК	%	
1	1,8	39,0	2,2	45,5	3,0	15,5	—	—	—	—	1,49
2	1,7	34,9	2,6	44,5	2,8	20,4	4,0	0,2	—	—	1,50
3	1,7	31,7	2,3	45,2	2,8	21,1	3,8	1,5	4,5	0,5	1,60

Основним показником дослідження адаптації *Q. rubra* до умов навколишнього середовища є також санітарний стан насаджень. На екопрофілі за градієнтом рекреагенної трансформації встановлено поступове зменшення кількості здорових особин чужорідного виду: 39,0; 34,9; 31,7 % (табл. 3.18). Кількість особин II категорії стану є майже однаковою (44,5—45,5 %). На контролі IV та V категорій не виявлено. На ПП2 лише подекуди з'являються сильно ослаблені особини *Q. rubra* (0,2 %), кількість яких збільшується до 1,5 % на ПП3. Загалом насадження агресивного інтродуцента *Q. rubra* на ПП1 та ПП2 є здоровими (відсутній ступінь пошкодження): $I_{\text{спп1}} = 1,49$, $I_{\text{спп2}} = 1,50$. На ПП3 насадження ослаблені (слабкий ступінь пошкодження), $I_{\text{спп3}} = 1,60$. У результаті лісопатологічних обстежень *Q. rubra* не виявлено значних осередків шкідників і хвороб. Слід зазначити, що порівняно з даними 1980-х років фітосанітарний стан насаджень *Q. rubra* у 2014 р. майже не змінився ($I_c = 1,55$). Натомість особини *Q. robur* менш адаптовані до рекреаційного навантаження: $I_{\text{спп1}} = 1,55$; $I_{\text{спп2}} = 1,63$; $I_{\text{спп3}} = 1,75$.

Відсутність зростання значень СКК «дерев, що усихають» і «мертвого деревостану» *Q. rubra* засвідчує відсутність патологічних процесів у системі, лише подекуди можна констатувати всихання дерев IV класу Крафта на ПП3 (табл. 3.17). Загалом, згідно з цим показником, на екопрофілі всихання дерев *Q. rubra* наближено до природного відпаду, на відміну від *Q. robur*. Унаслідок рекреагенних змін, а також спрощення складної фітоценотичної структури знизилася не лише продуктивність *Q. robur*, а й біологічна стійкість проти ентомо- і фітошкідників. Так, у результаті лісопатологічних обстежень *Q. robur* на ПП3 виявлено грибкові захворювання борошнистою россою (родина Erysiphaceae) молодих (до 5 років, 35 особин) та дорослих (60 років, 13 особин) дерев

Q. robur. Кількість підросту *Q. rubra* під пологом 60-річних насаджень коливається в межах 2,5—3,7 тис. шт/га, що є задовільною, і становить 65 % (ПП1), 85 (ПП2) і 87 % (ПП3) загальної кількості підросту всіх деревних видів рослин на екопрофілі. У Свалівському і Ганьковицькому лісництві кількість підросту *Q. rubra* на відповідних пробних площах сягала у 1989 р. лише 0,5—1,0 тис. шт/га (10—30 % загальної кількості підросту). Висока конкурентоздатність *Q. rubra* ускладнює генеративне і вегетативне поновлення під пологом материнської породи *Q. robur* та *Q. petraea*. Кількість підросту *Q. robur* та *Q. petraea* на екопрофілі є незадовільною, що, можливо, пов'язано з більшою вимогливістю цих видів до світла.

Аналіз зміни індексів внутрішньовидової конкуренції для *Q. rubra* показав, що за градієнтом рекреагенної трансформації зменшуються тільки індекси конкурентних взаємовідносин за середніми значеннями діаметра та крони (рис. 3.19). Зокрема, на ПП1 ІК1 становить 3,26, натомість на найбільш трансформованій території ПП3 зафіксовано слабку конкуренцію між особинами *Q. rubra* (ІК1 = 2,06). Подібна тенденція простежується на усіх пробних площах для розподілу значень ІК2. Діапазон значень ІК3 на градієнті майже не змінюється, що може бути пояснено біологічними особливостями *Q. rubra*, поточним приростом у висоту.

На другому екологічному профілі (заповідне урочище «Боржава»), згідно з Л. Фекете (Fekete, 1888), наприкінці ХХ ст. на цій території було 1,5 тис. га насінневих і 0,8 тис. га порослевих дубових лісів, площі яких на цей час скоротилися майже в 3 рази. Рекогносцирувальним дослідженням установлено, що основними наслідками рекреаційної трансформації рослинного покриву лісової екосистеми заповідного урочища «Боржава» є зміна гідрологічного режиму через витоптування підстилки і трав'яного ярусу,

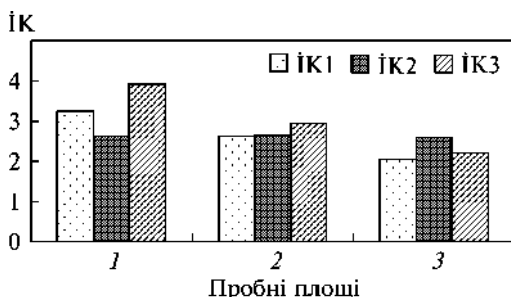


Рис. 3.19. Гістограма індексів внутрішньовидової конкуренції *Quercus rubra*

засмічення заповідної території, механічне пошкодження стовбурів дерев. З наближенням до р. Боржава територія заповідного урочища стає все привабливішою для рекреантів і зазнає інтенсивнішого рекреаційного впливу. Зіткненість крон деревного намету за градієнтом рекреагенної трансформації на екопрофілі знижується з 0,88 до 0,68 унаслідок зменшення частки дерев *Q. robur*. Домінування дуба звичайного в середньому становить 0,7. На підвищених ділянках у будові деревостою помітну участь бере *C. betulus*, який створює другий деревний під'ярус на ПП1* та ПП2*. На ПП3* *C. betulus* відсутній. Місцями на всіх пробних площах спостерігається значна домішка *F. excelsior* та *Q. rubra*.

Для всіх деревних порід встановлено зміни основних лісівничо-таксаційних характеристик за градієнтом рекреагенної трансформації. Підріст головних лісоутворювальних порід також ліпше розвинений у менш трансформованих деревостанах. На екопрофілі на всіх ПП* доволі поширені і добре розвинені значні куртини підліску заввишки 2,0–3,5 м, зіткненість 0,3–0,5: *C. avellana*, *Swida alba* (L.) Opiz., *E. europaea*, *S. nigra*. Погіршення лісорослинних умов за градієнтом рекреагенної трансформації призвело до зниження у декілька разів здатності деревних рослин поновлюватися природним шляхом. За шкалою В.Г. Нестерова лише на контрольній ділянці та ПП2* зафіксовано задовільне групове природне поновлення *Q. robur*, *F. angustifolia* та *C. betulus*. На ПП3* природне поновлення *Q. robur* є незадовільним, а *F. angustifolia* відсутнє, тоді як задовільне природне поновлення *Q. rubra* зафіксовано для всіх ПП*. Осушення пригнічує динаміку приросту у висоту та діаметр дерев *Q. robur*: чим більша інтенсивність рекреаційної діяльності, тим менше зростання висоти дерев, зменшується (порушується) тіснота зв'язку між висотою та діаметром за градієнтом рекреагенної трансформації ($R^2_{\text{ПП1}} = 0,93$; $R^2_{\text{ПП2}} = 0,89$; $R^2_{\text{ПП3}} = 0,74$), на відміну від *Q. rubra* (тісного зв'язку між інтенсивністю рекреагенної трансформації та динамікою приросту не виявлено) (Блінкова, 2014).

Проаналізувавши особливості адаптації інтродукційних популяцій *Q. rubra* у природних лісах природних зон, можна зазначити, що його культури у свіжій буковій діброві на модельних ділянках Українських Карпат відрізняються вищими лісівничо-таксаційними показниками та морфометричними параметрами порівняно з інтродукційними популяціями дуба червоного на модельних ділянках Київського Полісся; насадження *Q. rubra* у

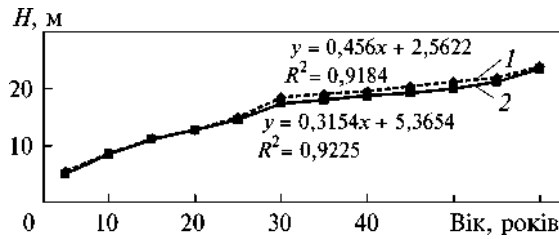
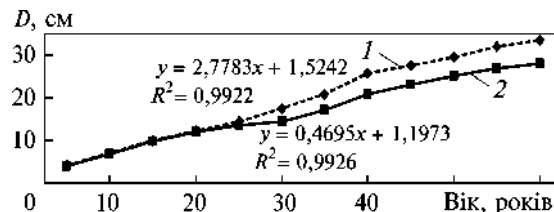


Рис. 3.20. Усереднена динаміка поточного приросту за висотою *Quercus rubra* L. на модельних ділянках у межах Закарпатської низовинної області (1) та Київського Полісся (2)

Закарпатській низовинній області мають на 1 клас бонітет вищий та на 2 класи відповідно порівняно з місцевими видами дуба. В цілому для Українських Карпат кульмінація приросту за висотою *Q. rubra* (рис. 3.20) є ранішою, що вказує на його високу конкурентоспроможність, хоча до 25 років середня висота на модельних ділянках обох зон є майже однаковою. Меншими середньою висотою (на 5 %) та її поточним приростом (на 2 %) характеризуються культури *Q. rubra* Київського Полісся, особливо після 30 років. Кульмінація поточного приросту за діаметром у *Q. rubra* обох зон настає у 15–25 років. Утім середній діаметр інтродукцента має максимальні значення (15,8–16,2 см) на пробних площах Закарпатської низовинної області (рис. 3.21).

Установлено, що середньозважений індекс санітарного стану деревостану, середні бали життєздатності та протяжності крон *Q. rubra* на модельних ділянках обох зон не перевищували 1,89. Виявлено тенденцію поліпшення санітарного стану інтродукційних популяцій *Q. rubra* на пробних площах усіх екологічних профілів. Особливістю є те, що якщо для пробних площ екопрофілів Київського Полісся зафіксовано поступове збільшення кількості здорових особин чужорідного виду (1995 р. — $I_c = 1,7$; 1998 р. — $I_c = 1,65$; 2005 р. — $I_c = 1,65$; 2013 р. — $I_c = 1,5$), то для екопрофілів Закарпатської низовинної області середньозважений індекс санітарного стану *Q. rubra* майже не змінився порівняно з даними 1979 р. ($I_c = 1,50$). Розподіл дерев за СКК як адаптаційна ознака до умов навколишнього середовища засвідчує, що всихання

Рис. 3.21. Усереднена динаміка поточного приросту за діаметром *Quercus rubra* L. у межах Закарпатської низовинної області (1) та Київського Полісся (2)



дерев *Q. rubra* наближено до природного відпаду. Зростання значення СКК «дерев, що усихають», і СКК «мертвий деревостан» було встановлено лише на ПП1 Київського Полісся, що вказує на всихання дерев II і III класів Крафта. Значення СКК на інших ПП є майже однаковим для інших пробних ділянок. На ПП Закарпатської низовинної області відсутнє зростання значень СКК «дерев, що усихають», і «мертвого деревостану», лише подекуди можна констатувати всихання дерев III та IV класів Крафта на ПП3. Кількість природного поновлення *Q. rubra* на всіх пробних площах є задовільною. Втім слід зауважити, що участь *Q. rubra* у підросі досягає 92 % на екопрофілі Закарпатської низовинної області порівняно з 45,5 % на екопрофілі Київського Полісся. Для обох зон характерне подекуди пригнічення природного поновлення супутніх головних порід (*P. sylvestris*, *Q. robur*, *Q. petraea*). Під пологом насаджень *Q. rubra* Закарпатської низовинної області, віком до 40 років, насіннєвий підріст відзначається ширшою віковою амплітудою, встановлено вищу насіннєву продуктивність для інтродуцента.

3.2.4. Оцінювання адаптації *Quercus rubra* L. за різних умов місцезростань і ступеня антропогенної трансформації середовища м. Києва

Як відомо з попередніх досліджень, високий адаптивний потенціал інтродукційних популяцій *Q. rubra* у природних лісах за різних зональних умов негативно впливає на сусідні головні деревні породи (Блінкова, 2013, 2015). Згідно з нашими дослідженнями протягом 2015 р. на території м. Києва, залежно від ступеня антропогенної трансформації культурфітоценозів змінюється фітосанітарний стан насаджень, морфометричні параметри деревостану, розвиток і стан підросту, розподіл за віталітетом.

Найменш рекреагенно трансформованою є ПП1, яку закладено в урочищі Чорторий на о-ві Муромець. Механічних пошкоджень дерев не зафіксовано, засміченість території становить 7,5 %. Загальний показник стану поверхні ґрунту — 2-га стадія дигресії: пошкоджені ділянки займають 9,5 % загальної площі, V та IV категорії стану поверхні ґрунту відсутні. Загальна стадія дигресії фітоценозу — I.

На ПП2, яка розташована в долині р. Мокра урочища «Кучмин Яр», механічні пошкодження зафіксовано лише для *Q. robur* (5,8 %,

середня площа 107 см²). Загальний показник стану поверхні ґрунту — 3-тя стадія дигресії: пошкоджені ділянки займають 25,0 %, з яких III—V категорії — 15,5 %. Засміченість території — менш як 10—15 %. Загальна стадія рекреагенної дигресії фітоценозу — II.

На ПП3 середня площа механічних пошкоджень *Q. rubra* (35,7 %) на ПП3 становила 196 см², для *P. sylvestris* — 105 см². Установлено 4-ту стадію дигресії поверхні ґрунту (33 % пошкоджених ділянок). Засміченість території — понад 15 %. Загальна стадія рекреагенної дигресії фітоценозу — III.

На ПП4 механічні пошкодження зафіксовано для *Q. rubra* (55,3 %, середня площа 245 см²) і *P. sylvestris* (44,7 %, середня площа 98 см²). Загальний показник стану поверхні ґрунту — 5-та стадія дигресії: пошкоджені ділянки займають 40,0 % загальної площі. Засміченість території — 20—25 %. Загальна стадія рекреагенної дигресії фітоценозу — IV.

Слід зазначити, що середня висота інтродуцента має максимальне значення (14,1 м) на ПП1 з помірним впливом рекреаційної діяльності, що на 5,6—5,9 % більше порівняно з даними на максимально трансформованих ПП3 і ПП4. Середній діаметр *Q. rubra* на досліджених пробних площах коливається в межах 13,7—17,1 см, простежується тенденція до зменшення параметра за градієнтом антропогенної трансформації до 10 %. Зміна гідрологічного режиму через інтенсивний вплив рекреаційної діяльності пригнічує динаміку приросту у висоту та діаметр дерев *Q. rubra*: чим більша інтенсивність рекреаційної діяльності, тим менше зростання дерев за висотою і діаметром, зменшується (порушується) тіснота зв'язку між висотою та діаметром за градієнтом рекреагенної трансформації на ПП3 та ПП4.



Рис. 3.22. Санітарний стан популяцій *Quercus rubra* у паркових насадженнях м. Києва, 2015 р.

На відміну від інших видів-ефікаторів (*Q. robur*, *P. sylvestris*) зниження кількості особин інтродуцента на досліджуваних пробних пробах не зафіксовано. Встановлено суттєве зменшення кількості здорових особин чужорідного виду лише за інтенсивного рекреаційного впливу: від 48,0—47,4 (ПП1, ПП2) до 38,8—36,6 % (ПП3, ПП4) (рис. 3.22).

Незважаючи на посилення впливу рекреаційної діяльності, на ПП2 порівняно з ПП1 інтродукційні популяції *Q. rubra* продовжують зберігати свій задовільний стан. Натомість у разі сильного навантаження частка цієї категорії становить 0,3—0,5 %. На ПП2 лише подекуди з'являються всихаючі особини *Q. rubra* (0,9 %), кількість яких збільшується на ПП3 до 9,5, на ПП4 до 11,8 %. Загалом культури агресивного інтродуцента *Q. rubra* на ПП1 та ПП2 є здоровими (відсутній ступінь пошкодження): $I_{\text{сПП1}} = 1,35$; $I_{\text{сПП2}} = 1,50$. На ПП3 і ПП4 насадження ослаблені (слабкий ступінь пошкодження): $I_{\text{сПП3}} = 1,73$; $I_{\text{сПП4}} = 1,77$. Загалом оцінювання санітарного стану *Q. rubra* показало, що на ПП3 і ПП4 чітко простежується взаємозв'язок між високою стадією рекреаційної дигресії та погіршенням стану дерев. У результаті лісопатологічних обстежень *Q. rubra* у 2015 р. не виявлено значних осередків шкідників і хвороб. За віталітетним аналізом на ПП3 і ПП4 встановлено відсутність зростання значень СКК «дерев, що усихають», і подекуди всихання дерев III та IV класів Крафта. Загалом значення цього показника на пробних площах засвідчують, що всихання дерев *Q. rubra* наближено до природного відпаду за слабого та помірного рекреаційного впливу, натомість за сильного впливу патологічний процес у системі наростає.

Оцінювання природного поновлення під наметом деревостану показало таке: кількість підросту *Q. rubra* під пологом насаджень *Q. rubra* варіює у межах 1,5—1,8 тис. шт/га, що за шкалою В.Г. Нестерова є задовільним для усіх культурфітоценозів. Слід лише зауважити, що санітарний стан підросту *Q. rubra* саме на ПП3 ($I_{\text{сПП3}} = 2,05$) і ПП4 ($I_{\text{сПП4}} = 1,95$) гірший порівняно із слабким і помірним рекреаційним навантаженням. Крім того, висока конкурентоздатність *Q. rubra* ускладнює генеративне і вегетативне поновлення під пологом материнської породи інших видів-ефікаторів (*Q. robur* — 0,10 тис. шт/га, *A. hippocastanum* — 0,12, *P. sylvestris* — 0,7, *T. cordata* — 0,25, *A. platanoides* — 1,0 тис. шт/га).

Отже, розвиток *Q. rubra* у паркових насадженнях м. Києва відбувається за відповідними параметрами, оскільки формування насаджень у штучних умовах має свої специфічні ознаки: незалежно від зони рекреаційного впливу таксаційні показники і морфометричні параметри інтродукційних популяцій *Q. rubra* нижчі, ніж природних лісів. Зокрема, меншими середньою висотою (на 6,5 %) та поточним приростом (на 2,3 %) характеризуються культури *Q. rubra* м. Києва, передусім у зонах інтенсивного

рекреаційного навантаження. Особливістю є те, що, якщо для модельних ділянок природних лісів зафіксовано поступове збільшення кількості здорових особин чужорідного виду, то для ділянок м. Києва, незважаючи на посилення рекреаційного навантаження, на відміну від інших видів роду *Quercus*, особини *Q. rubra* менш чутливо реагують на рекреагенний пресинг. Розподіл дерев за СКК як адаптаційна ознака засвідчує, що всихання дерев *Q. rubra* наближене до природного відпаду. Слід зазначити, що у природних лісах кількість природного поновлення на 25—30 % вища порівняно з такою культурфітоценозів. Загалом значне насіннєве, порослеве поновлення *Q. rubra* вказує на високу конкурентоспроможність і ранню стиглість інтродуцента на усіх пробних площах незалежно від його генезису.

3.2.5. Схема популяційного моніторингу чужорідних видів деревних рослин в антропогенно трансформованому середовищі на прикладі *Quercus rubra* L.

Як відомо, моніторинг деревних рослин, який здійснюється наземними методами, охоплює дослідження різного ступеня деталізації. Матеріали збирають під час регулярних досліджень пробних площ за лісознавчими, ботанічними та загальними екологічними методами. Ці методи переважно не враховують ступінь відхилення значень основних ознак популяційних структур. За параметрами, які визначають у результаті періодичного оцінювання ступеня відхилення популяційної організації модельного виду від сталого стану, можна обрахувати кількісні характеристики темпів демуаційних і дигресійних процесів з прогнозуванням стану в подальшому. Для отримання репрезентативних даних щодо моніторингу за популяційною структурою деревних рослин розмір дослідної ділянки має співвідноситися з розмірами елементарної демографічної одиниці або окремого популяційного локусу. Моніторинг у природних лісах, непорушених фітоценозах проводять на ділянках, розмір яких може сягати від 1 до 10 га. Натомість, у лісових культурах, паркових насадженнях або фітоценозах на останніх стадіях дигресії розміри ділянки можуть відповідати окремому віковому локусу. Моніторинг у природних лісах має сягати не менш як 10 років, у лісових культурах, паркових насадженнях — залежно від швидкості процесів у популяції.

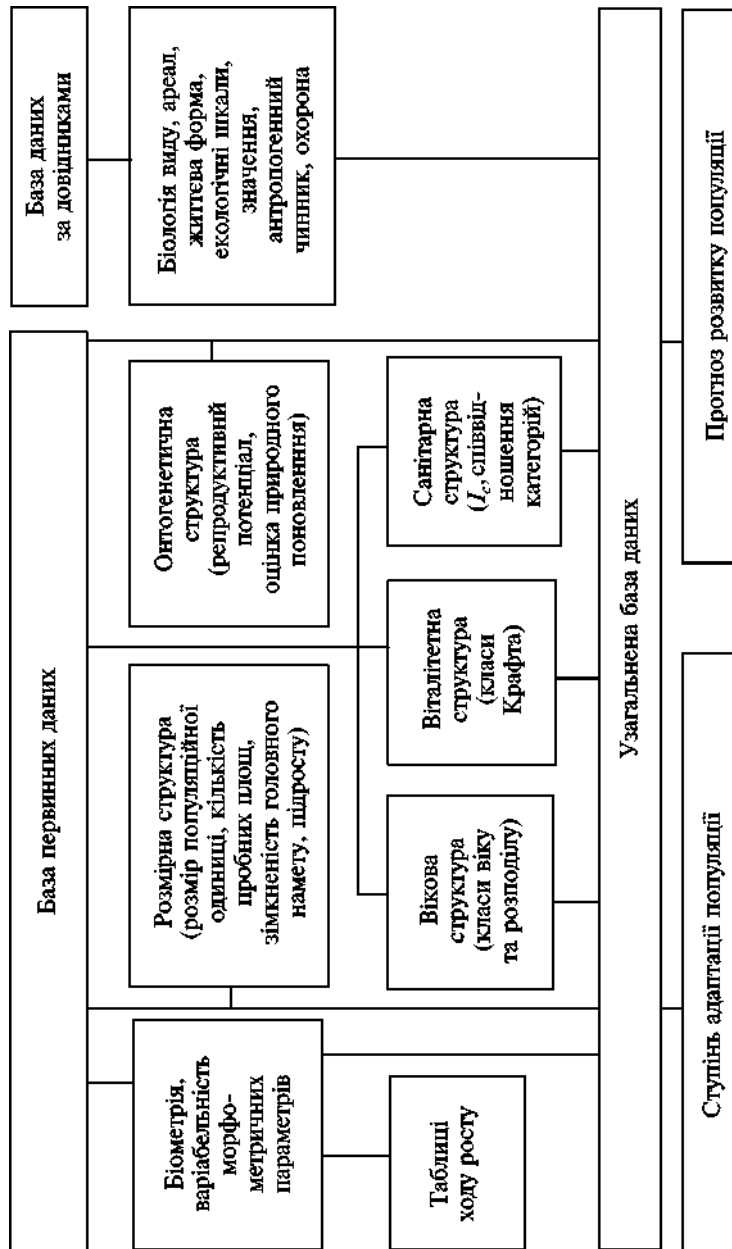


Рис. 3.23. Схема популяційного моніторингу деревних чужорідних видів в умовах трансформації довкілля

З огляду на комплексний аналіз інтродукованих популяцій *Q. rubra* на градієнті рекреагенного навантаження за різних зональних умов (на прикладі Київського Полісся та Українських Карпат) у природних лісах та паркових насадженнях м. Києва, при організації популяційного моніторингу чужорідного деревного виду вагомим питанням є вибір елементарної популяційної одиниці з переліком відповідних ознак. Отже, послідовність здійснення популяційного моніторингу *Q. rubra* має включати такі етапи: 1) виокремлення ектопічної популяції; 2) складання мапи (адміністративний, географічний райони) у різних типах ландшафтів для отримання протяжності ектопічної популяції та її ценотичної структури. Реакцію популяції *Q. rubra* на локальному (в межах популяції, до 5 років), регіональному (в межах певного географічного району, до 10 років) або зональному (майже весь ареал виду в межах природної зони, до 20 років) рівнях у природних лісах слід оцінювати за допомогою ретроспективної дендрограми. На прикладі аналізу локального рівня, який найчастіше виконують під час відповідних дендродосліджень, пропонуємо схему популяційного моніторингу *Q. rubra* в антропогенно трансформованому середовищі, яку показано на рис. 3.23.

**КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ КСИЛОТРОФНИХ
МАКРОМІЦЕТІВ (BASIDIOMYCOTA)
З ЧУЖОРІДНИМИ ТА АБОРИГЕННИМИ ДЕРЕВАМИ
В УРБАНІЗОВАНОМУ СЕРЕДОВИЩІ**

Штучні насадження та осередки природної рослинності, що перебувають в умовах урбанізованого середовища, мають специфічний гідрологічний режим, зазнають дії постійного теплового фону та рекреаційного навантаження, тобто є екстремальними не лише для деревних рослин, а й для мікобіоти. Серед останньої істотною за кількісною та якісною репрезентативністю є група ксилотрофних макроміцетів. Паразитичні гриби як збудники корневих і стовбурових гнилей можуть негативно впливати на фітосанітарний стан рослинних угруповань. У свою чергу, сапротрофні, як організми-деструктори, забезпечують природний колообіг речовини та енергії, здійснюючи розклад рослинної органічної речовини: лігніну та целюлози. У процесі життєдіяльності грибів формується безліч екологічних зв'язків, що веде до появи різноманітних консорцій живих організмів. Тому важливими є з'ясування консортивних зв'язків ксилотрофних макроміцетів з деревними рослинами в умовах урбанізованого середовища та кількісно-якісна характеристика угруповань виявлених грибів, що визначають їх адаптацію за умов антропогенної трансформації.

Методика дослідження. Серед великої групи ксилотрофів як об'єкт дослідження було обрано гриби відділу Basidiomycota¹ з макроскопічними плодовими тілами: агарикоїдні (Agaricales), афілофороїдні (Aphyllorphorales s.l.) і тремелляльні (Auriculariales, Tremellales). Збір фактичного матеріалу проводили маршрутним методом у період видимого росту та формування грибних плодівих тіл (лютий—жовтень) у 2014—2015 рр.: м. Київ — алеї дерев,

¹ Тут і далі по тексту різні таксономічні категорії грибів наведено без прізвищ авторів, оскільки повні назви подано у табл. 4.1.

парк імені Максима Рильського, парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення «Феофанія»; околиці сіл Віта-Поштова та Юрівка Києво-Святошинського р-ну (Боярське лісництво).

Наявність плодоношень занотовано з урахуванням онтогенетичних особливостей грибів, а саме: карпофори одного виду гриба на декількох субстратах одного дерева вважали єдиним видом, а не різними. Кожну знахідку підкріплено фотознімком. Види, які легко ідентифікувати «in osulo nudo», до гербарію не відбирали. Занотовано ординацію карпофорів на субстраті та, за наявності, їх запах, реакцію на механічне пошкодження (зміна кольору, виділення соку). Розрізняли дві категорії мертвих субстратів деревних рослин — відпад і пеньки, враховуючи морфометричні параметри. Видову приналежність ксилотрофних макроміцетів визначали за Bernicchia (2005), Змитрович (2008), Cléménçon (2009), Bernicchia, Gorjón (2010). Номенклатуру грибів уточнювали з використанням актуальної онлайн бази даних MycoBank (Robert et al., 2005). Категорії достатку видового спектра обраховано за шкалою Стівенсона. Для визначення повноти збору використано коефіцієнт Тюрінга

$$C = 1 - (f1/S) \cdot 100 \%,$$

де $f1$ — кількість синглетронів; S — кількість знайдених видів. Видове багатство ксилотрофних мікробіот визначено за коефіцієнтом Менхінка

$$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}},$$

де S — число видів; N — число знахідок.

Для узагальненої оцінки різноманітності використано індекс Пілоу

$$E_H = \frac{H}{H_{\max}},$$

де H — індекс Шеннона: $H = -\sum p_i \log_{10} p_i$, p_i — відносний достаток кожного виду; $H_{\max}$ — максимальне значення індексу Шеннона ($H_{\max} = \lg N$, де N — кількість видів у біоті) (Шмидт, 1980). Під час аналізу флористичних даних використано програму Microsoft Excel.

4.1. Дослідження видового різноманіття ксилотрофів в урбанізованому середовищі

Дослідження проводили у двох типах біотопів першого ієрархічного рівня: G — природних лісах і чагарниках; I — штучних біотопах. Специфіка біотопів типу G полягає у багаторушності, особливому мікрокліматі тощо. За деревним ярусом розрізняють біотопи листяних листопадних лісів (G1), хвойних вічнозелених (G2) та мішаних листяно-хвойних лісів (G3)². Біотопи типу I не можуть існувати без діяльності людини, характер та інтенсивність впливу якої визначає належність обстежених ценозів до штучно створених деревних насаджень (I4). Обстежені рослинні угруповання за класифікацією біотопів лісової та лісостепової зон України (Дідух та ін., 2011) розподілено: на короткозаплавні вербняки з *Salix alba* L. (1.112), вільхові евтрофні заболочені ліси (1.132), субконтинентальні грабово-дубові ліси (1.215), свіжі соснові ліси зеленомохові (2.214), мішані сосново-дубові ацидофільні ліси (3.11), штучно створені біотопи листяних дерев (4.111), паркові насадження (4.21) та алеї дерев (4.23).

У результаті обстеження 18 видів (1048 особин) деревних рослин було виявлено 69 видів (401 знахідку) ксилотрофних макроміцетів з 42 родів, 24 родин, 8 порядків, 2 класів відділу Basidiomycota (табл. 4.1). Найчисленнішими виявилися порядки Polyporales (28 видів грибів, 40,6 % від загальної кількості видів), Hymenochaetales (13, 18,8 %), Agaricales (11, 15,9 %) та Russulales (10 видів, 14,5 %). Найбільшу кількість видів мають родини Polyporaceae (17, 24,6 %), Hymenochaetaceae (10, 14,5 %). Peniophoraceae та Phanerochaetaceae несуть по 4 види (по 5,8 %), Corticiaceae, Meruliaceae та Stereaceae — по 3 (по 4,3 %), Exidiaceae, Fomitopsidaceae, Ganodermataceae, Pleurotaceae, Schizophyllaceae, Schizoporaceae — по 2 (по 2,9 %).

Решту родин представлено по одному виду кожному: Amylostereaceae, Auriculariaceae, Bondarzewiaceae, Cyphellaceae, Fistulinaceae, Mycenaceae, Physalacriaceae, Pluteaceae, Pterulaceae, Thelephoraceae, Tubulicrinaceae. Якщо аналізувати розподіл родин за кількістю родів, то до 10 провідних увійдуть ті самі родини, проте в іншому порядку (рис. 4.1): Polyporaceae (8 родів), Corticiaceae,

² Букви та цифри у дужках містять кодування ієрархічного рівня кожного вказаного біотопу.

Таблиця 4.1. Таксономічна структура виявлених ксилотрофів. Відділ BASIDIOMYCOTA Whittaker ex Moore

Порядок	Родина	Рід	Вид
Клас AGARICOMYCETES Doweld			
Corticiales K.H. Larss.	Corticaceae Herter	<i>Corticium</i> Pers. <i>Dendrothele</i> Höhn. et Litsch. <i>Vuilleminia</i> Maire	<i>C. roseum</i> Pers. <i>D. acerina</i> (Pers.) P.A. Lemke <i>V. comedens</i> (Nees) Maire
Hymenochaetales Oberw.	Hymenochaeta- ceae Imazeki et Toki	<i>Hymenochaete</i> Lév. <i>Inocutis</i> Fiasson et Niemelä <i>Inonotus</i> P. Karst. <i>Phellinus</i> Quél.	<i>H. rubiginosa</i> (Dicks.) Lév. <i>I. dryophila</i> (Berk.) Fiasson et Niemelä <i>I. hispidus</i> (Bull.) P. Karst., <i>I. radiatus</i> (Sowerby) P. Karst. <i>P. alni</i> (Bondartsev) Parmasto, <i>P. ferruginosus</i> (Schad.) Pat., <i>P. igniarius</i> (L.) Quél., <i>P. robustus</i> (P. Karst.) Bourdot et Galzin, <i>P. punctatus</i> (P. Karst.) Pilát, <i>P. tuberculosus</i> (Baumg.) Niemelä
	Schizoporaceae Jülich	<i>Schizopora</i> Velen.	<i>S. flavipora</i> (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke) Ryvarden, <i>S. paradoxa</i> (Schrad.) Donk
	Tubulicrinaceae Jülich	<i>Hyphodontia</i> J. Erikss.	<i>H. sambuci</i> (Pers.) J. Erikss.
Polyporales Gäum.	Fomitopsidaceae Jülich	<i>Antrodia</i> P. Karst. <i>Laetiporus</i> Murrill	<i>A. albida</i> (Fr.) Donk <i>L. sulphureus</i> (Bull.) Murrill
	Ganodermataceae (Donk) Donk	<i>Ganoderma</i> P. Karst.	<i>G. lipsiense</i> (Batsch) G.F. Atk., <i>G. lucidum</i> (Curtis) P. Karst.
	Meruliaceae Rea	<i>Bjerkandera</i> P. Karst. <i>Phlebia</i> Fr.	<i>B. adusta</i> (Willd.) P. Karst. <i>P. radiata</i> Fr., <i>P. tremellosa</i> (Schrad.) Nakasone et Burds.
	Phanerochaeta- ceae Jülich	<i>Irpex</i> Fr. <i>Meruliopsis</i> Bondartsev <i>Steccherinum</i> Gray	<i>I. lacteus</i> (Fr.) Fr. <i>M. taxicola</i> (Pers.) Bondartsev <i>S. fimbriatum</i> (Pers.) J. Erikss., <i>S. ochraceum</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Gray

Продовження табл. 4.1

Порядок	Родина	Рід	Вид
	Polyporaceae Corda	<i>Cerrena</i> Gray <i>Daedaleopsis</i> J. Schröt. <i>Fomes</i> (Fr.) Fr. <i>Lentinus</i> Fr. <i>Lenzites</i> Fr. <i>Polyporus</i> P. Micheli ex Adans. <i>Trametes</i> Fr. <i>Trichaptum</i> Murrill	<i>C. unicolor</i> (Bull.) Murrill <i>D. confragosa</i> (Bolton) J. Schröt., <i>D. tricolor</i> (Bull.) Bondartsev et Singer <i>F. fomentarius</i> (L.) Fr. <i>L. tigrinus</i> (Bull.) Fr. <i>L. betulina</i> (L.) Fr. <i>P. alveolaris</i> (DC.) Bondartsev et Singer, <i>P. arcularius</i> (Batsch) Fr., <i>P. squamosus</i> (Huds.) Fr., <i>P. tu-</i> <i>beraster</i> (Jacq. ex Pers.) Fr. <i>T. gibbosa</i> (Pers.) Fr., <i>T. hirsuta</i> (Wulfen) Pilát, <i>T. ochracea</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden, <i>T. pubescens</i> (Schumach.) Pilát, <i>T. versicolor</i> (L.) Lloyd <i>T. biforme</i> (Fr.) Ryvarden, <i>T. hollii</i> (J.C. Schmidt) Kreisel
Russulales Kreisel ex P.M. Kirk, P.F. Cannon et J.C. David	Amylostereaceae Boidin Auriscalpiaceae Maas Geest. Bondarzewiaceae Kotlába et Pouzar Peniophoraceae Lotsy Stereaceae Pilát	<i>Artomyces</i> Jülich <i>Auriscalpium</i> Gray <i>Heterobasidion</i> Bref. <i>Peniophora</i> Cooke <i>Stereum</i> Hill ex Pers.	<i>A. pyxidatus</i> (Pers.) Jülich <i>A. vulgare</i> Gray <i>H. annosum</i> (Fr.) Bref. <i>P. cinerea</i> (Pers.) Cooke, <i>P. laeta</i> (Fr.) Donk, <i>P. quercina</i> (Pers.) Cooke, <i>P. rufomarginata</i> (Pers.) Bourdote et Galzin <i>S. gausapatum</i> (Fr.) Fr., <i>S. hirsu-</i> <i>tum</i> (Willd.) Pers., <i>S. subtomento-</i> <i>sum</i> Pouzar
Thelephorales Corner ex Oberw.	Thelephoraceae Chevall.	<i>Thelephora</i> Ehrh. ex Willd.	<i>T. terrestris</i> Ehrh.
Agaricales Underw.	Cyphellaceae Lotsy Fistulinaceae Lotsy Mycenaceae Overeem	<i>Chondrostereum</i> Pouzar <i>Fistulina</i> Bull. <i>Panellus</i> P. Karst.	<i>C. purpureum</i> (Pers.) Pouzar <i>F. hepatica</i> (Schaeff.) With., <i>P. stipticus</i> (Bull.) P. Karst.

Закінчення табл. 4.1

Порядок	Родина	Рід	Вид
	Physalacriaceae Corner	<i>Armillaria</i> (Fr.) Staude <i>Cylindrobasi- dium</i> Jülich	<i>A. mellea</i> (Vahl) P. Kumm. <i>C. evolvens</i> (Fr.) Jülich
	Pleurotaceae Kühner	<i>Pleurotus</i> (Fr.) P. Kumm.	<i>P. calyptratus</i> (Lindblad ex Fr.) Sacc., <i>P. pulmonarius</i> (Fr.) Quél.
	Pluteaceae Kotl. et Pouzar	<i>Pluteus</i> Fr.	<i>P. cervinus</i> (Schaeff.) P. Kumm.
	Pterulaceae Corner	<i>Radulomyces</i> M.P. Christ.	<i>R. molaris</i> (Chaillet ex Fr.) Christ.
	Schizophyllaceae Quél.	<i>Auriculariopsis</i> Maire <i>Schizophyllum</i> Fr.	<i>A. ampla</i> (Lév.) Maire <i>S. commune</i> Fr.
Клас TREMELLOMYCETES Doweld			
Auriculariales J. Schröt.	Auriculariaceae Fr. ex Lindau	<i>Auricularia</i> Bull. ex Juss.	<i>A. auricula-judae</i> (Bull.) Quél.
Tremellales Fr.	Exidiaceae R.T. Moore	<i>Exidia</i> Fr.	<i>E. glandulosa</i> (Bull.) Fr., <i>E. truncata</i> Fr.

Hymenochaetaceae, Phanerochaetaceae (по 3), Fomitopsidaceae, Meruliaceae, Schizophyllaceae (по 2), Ganodermataceae, Peniophoraceae та Stereaceae (по 1 роду).

Серед родів панівними за кількістю видів були *Phellinus* (6 видів), *Trametes* (5), *Peniophora*, *Polyporus* (по 4), *Stereum* (3 види). По 2 види виявлено у родах *Daedaleopsis*, *Exidia*, *Ganoderma*, *Inonotus*, *Phlebia*, *Pleurotus*, *Schizopora*, *Steccherinum* та *Trichaptum*. Решта — *Antrodia*, *Armillaria*, *Artomyces*, *Auricularia*, *Auriculariopsis*, *Auriscalpium*, *Bjerkandera*, *Cerrena*, *Chondrostereum*, *Corticium*, *Cylindrobasidium*, *Dendrothele*, *Fistulina*, *Fomes*, *Heterobasidion*, *Hymenochaete*, *Hyphodontia*, *Irpex*, *Laetiporus*, *Lentinus*, *Lenzites*, *Meruliopsis*, *Panellus*, *Pluteus*, *Radulomyces*, *Schizophyllum*, *Thelephora*, *Vuilleminia* — представлені одним видом кожен, хоча вони не є монотипними.

Масовими, типовими у досліджених рослинних угрупованнях видами грибів були *Dendrothele acerina*, *Fomes fomentarius*, *Laetiporus sulphureus*, *Peniophora quercina*, *Phellinus robustus*, *Schizophyllum commune*, *Stereum hirsutum*, *Vuilleminia comedens* (>3,0 %, за шкалою

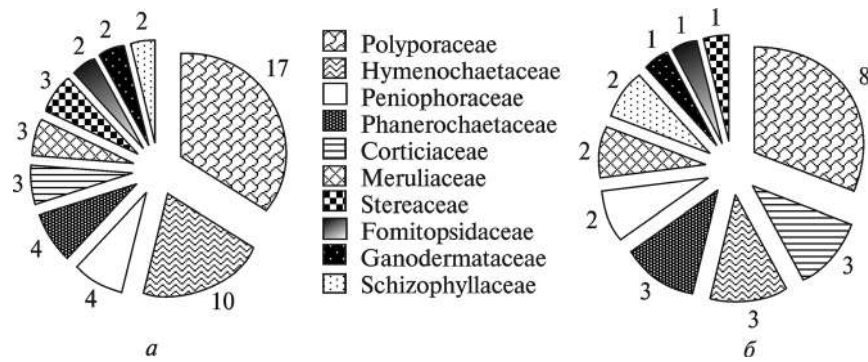


Рис. 4.1. Таксономічні спектри біоти досліджених ксилотрофів за кількістю видів у родині (а) та кількістю родів (б)

Стівенсона). Зазвичай траплялися (1,5—3,0 %) *Bjerkandera adusta*, *Hymenochaete rubiginosa*, *Daedaleopsis confragosa*, *Exidia glandulosa*, *E. truncata*, *Fistulina hepatica*, *Ganoderma lipsiense*, *Inonotus radiatus*, *Radulomyces molaris*, *Schizopora paradoxa*, *Trametes versicolor*; зрідка (0,4—1,5 %) — *Antrodia albida*, *Armillaria mellea*, *Artomyces pyxidatus*, *Cerrena unicolor*, *Cylindrobasidium evolvens*, *Daedaleopsis tricolor*, *Heterobasidion annosum*, *Irpex lacteus*, *Meruliopsis taxicola*, *Peniophora rufomarginata*, *Phlebia tremellosa*, *Pleurotus calyptratus*, *Pluteus cervinus*, *Polyporus alveolaris*, *Steccherinum ochraceum*, *Stereum subtomentosum*, *Trametes gibbosa*, *T. pubescens*.

У досліджених біотопах зрідка (<0,5 %) траплялись *Auricularia auricula-judae*, *Auriculariopsis ampla*, *Auriscalpium vulgare*, *Lentinus tigrinus*, *Peniophora laeta*, *Phellinus ferruginosus*, *P. igniarius*, *Phlebia radiata*, *Trametes hirsuta*, *T. ochracea*. 22 види виявилися синглетронами: *Chondrostereum purpureum*, *Corticium roseum*, *Ganoderma lucidum*, *Hyphodontia sambuci*, *Inocutis dryophila*, *Inonotus hispidus*, *Lenzites betulina*, *Panellus stipticus*, *Peniophora cinerea*, *Phellinus alni*, *P. punctatus*, *P. tuberculosus*, *Pleurotus pulmonarius*, *Polyporus arcularius*, *P. squamosus*, *P. tuberaster*, *Schizopora flavipora*, *Steccherinum fimbriatum*, *Stereum gausapatum*, *Thelephora terrestris*, *Trichaptum biforme* і *T. hollii*.

Повнота збору, обчислена за допомогою коефіцієнта Тюрінга, становить 68,6 %, тобто близько 30 видів досліджуваної мікобіоти ще може бути зафіксовано на обстеженій території.

4.2. Вивчення динаміки основних структур угруповань ксилотрофних макроміцетів, консортів чужорідних і аборигенних дерев, в урбанізованому середовищі залежно від рівня антропогенного навантаження

Найбільша кількість ксилотрофів (43 види, 270 знахідок) є евритрофами II порядку на листяних деревах. Евритрофи I порядку представлені 17 видами (76 знахідок), стенотрофи — 7 (48). Нечисленною виявилася група евритрофів II порядку на хвойних, представлена *Antrodia albida*, *Meruliopsis taxicola* та *Trichaptum hollii* (рис. 4.2), типовими для району дослідження. До абсолютних стенотрофів належать, зокрема, на деревині *Quercus* spp. — *Phellinus robustus* і *Fistulina hepatica*; *Alnus glutinosa* L. — *Phellinus alni* (на стовбурах живих дерев); *Populus* spp. — *Auriculariopsis ampla* та *Pleurotus calyptratus* (на сухостої та відпаді); *Tilia cordata* Mill. — *Peniophora rufomarginata* (виключно на тонкому гіллі, що всихає, кронової частини живих дерев). *Phellinus tuberculosus* є видом-спеціалістом на плодових деревах у старовікових насадженнях. *Auriscalpium vulgare* заселяє виключно шишки *Pinus* spp. і *Picea* spp., що потрапили на ґрунт, а *Thelephora terrestris* формує мікоризу з *Pinus sylvestris*. Наявність дерев-інтродуцентів у рослинних угрупованнях не привносить нових видів ксилотрофних грибів у мікоценоз. Такі дерева та їх мертві субстрати заселені типовими для певного роду деревини аборигенними видами грибів.

Серед усіх обстежених деревних порід (1048 особин) найчисленнішим у біотопах був *Quercus robur* (317 особин, 30,2 %). Відповідно, кількість знахідок ксилотрофів на ньому була також найбільша (30 видів, 202 знахідки) (рис. 4.3). Згідно з аналізом розподілу ксилотрофів за різними типами субстратів, найбільше грибів, а саме знахідок їх карпофорів, приурочено до тканин, що відмирають, живих дерев (161, табл. 4.2). На основі цього стверджувати, що усі вони є паразитами, ослаблюють дерева чи призводять до їх загибелі, не можна, оскільки не так легко розмежувати біо-, некро- та сапротрофність для дереворуйнівних грибів (Yurchenko, 2006). Констатувати факт паразитизму з більшою чи меншою вірогідністю можемо лише для *Inonotus dryophilus* (1 знахідка на *Quercus robur*) та *I. hispidus* (1 знахідка на *Fraxinus excelsior*), які знайдено на цілісних субстратах — стовбурах і гіллі живих дерев.

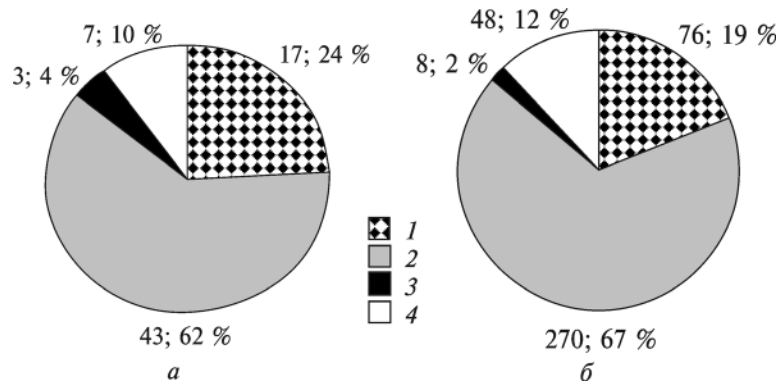


Рис. 4.2. Співвідношення трофічних груп виявлених ксилотрофних макроміцетів за кількістю видів (а) і знахідок (б):

1 — евритрофи I порядку; 2, 3 — евритрофи II порядку на листяних і хвойних деревах відповідно; 4 — стенотрофи

Інші види грибів, такі як представники роду *Phellinus*, контамінують субстрат у місцях пошкоджень (злами різного походження, спиля, дупла, морозобоїни) на живих деревах, проте успішно

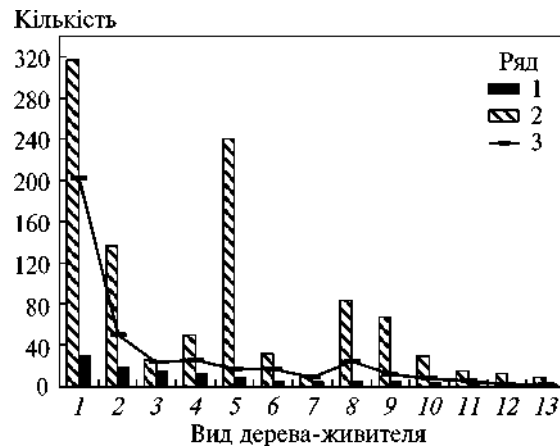


Рис. 4.3. Розподіл ксилотрофів за деревними породами:

1 — *Quercus robur* L.; 2 — *Carpinus betulus* L.; 3 — *Cerasus avium* (L.); 4 — *Salix fragilis* L.; 5 — *Pinus sylvestris* L.; 6 — *Tilia cordata* Mill.; 7 — *Acer negundo* L.; 8 — *Acer platanoides* L.; 9 — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; 10 — *Salix babylonica* L.; 11 — *Populus tremula* L.; 12 — *Betula pendula* Roth; 13 — *Sambucus nigra* L. Ряди: 1 — S, 2 — N, 3 — загальна кількість обстежених особин кожного виду дерева-едификатора консорції

Таблиця 4.2. Розподіл виявлених ксилотрофів за різними типами субстратів

Субстрат	Кількість		Частка, %	
	видів	знахідок	видів	знахідок
Відпад:				
стовбури	31	59	45,6	14,8
велике гілля	22	38	32,4	9,5
мале гілля	23	91	33,8	22,9
Пеньки	13	28	19,1	7,0
Сухостій	18	21	26,5	5,3
Живі дерева	30	161	44,1	40,5
У сь о г о	68	398	100	100

Таблиця 4.3. Розподіл ксилотрофних макроміцетів за біотопами

Показник	Біотопи							
	G					I		
	1.112	1.132	1.215	2.214	3.11	4.111	4.21	4.23
S	10	13	34	5	34	11	5	7
N	16	29	152	9	85	63	20	18
D _{Mn}	2,5	2,4	2,8	1,7	3,7	1,4	1,2	1,6
H	0,95	1,00	1,31	0,64	1,21	0,88	0,53	0,73
EH	0,95	0,90	0,86	0,91	0,79	0,84	0,76	0,87

Примітка: S — кількість видів, N — кількість знахідок. Індекси: D_{Mn} — Менхінка, H — Шеннона, EH — Пілоу.

розкладають і мертву деревину, що засвідчують подальші формування та ріст плодових тіл на сухостої та великому відпаді. *Radulomyces molaris* трапляється виключно на товстому гіллі нижньої частини крони і, як наслідок, на відпаді; *Vuilleminia comedens* — на сухому гіллі крони діаметром 3—5 см і відпаді; *Peniophora quercina* — на сухих кінцях гілок 1—2 см та відпаді.

Найбагатшими за видовим складом ксилотрофних макроміцетів виявилися грабово-дубові ліси субконтинентальні (34 види; 152 знахідки) та мішані сосново-дубові ацидофільні ліси (34 види; 85 знахідок). Видове багатство, обчислене за допомогою індексу Менхінка, найвище у суборах (D_{Mn} = 3,7); загальна різноманітність ксилотрофних макроміцетів, виражена індексом Шеннона, набуває найвищих значень у сугрудах (H = 1,31) (табл. 4.3).

Подібність видових спектрів ксилотрофних макроміцетів у обстежених рослинних угрупованнях, з одного боку, зумовлена

наявністю видів з широким субстратним преферендумом: *Schizophyllum commune* (19 знахідок на *Tilia cordata*, *Salix alba* та *Carpinus betulus*), *Fomes fomentarius* (18 знахідок на *Carpinus betulus*, *Acer negundo*, *Alnus glutinosa*, *Cerasus avium* та *Quercus robur*) та *Laetiporus sulphureus* (13 знахідок на *Quercus robur*, *Acer negundo*, *Salix alba* та *S. babylonica*), з іншого — стенотрофними грибами. Так, видовий комплекс макроміцетів *Quercus robur*, на який припадає 202 (50,2 % загальної кількості) мікологічні знахідки, на 65,3 % представлений грибами (7 видів, 132 знахідки), що супроводжують цю породу дерева у насадженнях і на інших деревних рослинах практично не спостерігаються.

4.3. Популяційний моніторинг чужорідних видів дерев, едификаторів консорцій ксилікобіонтів в урбанізованому середовищі

У результаті обстеження 4 видів (*Acer negundo* L., *Salix babylonica* L., *S. fragilis* L., *Aesculus hippocastanum* L.) чужорідних деревних рослин було виявлено 18 видів (42 знахідки) ксилотрофних макроміцетів з 15 родів, 10 родин і 4 порядків класу Agaricomycetes відділу Basidiomycota (табл. 4.4). Більшість знахідок грибів зосереджені у надґрунтовому (39,0 %), стовбуровому (29,2 %) та комлевому (22,0 %) мікогоризонтах. У кронній частині зареєстровано лише 4 знахідки (9,8 %) ксилотрофів.

Евритрофами II порядку на листяних деревах є 86,0 % грибів, консортів чужорідних деревних рослин (13 видів, 36 знахідок). Евритрофи I порядку представлені лише 5 видами (6 знахідок, 14,0 %) (рис. 4.4). Найпоширенішими у досліджених біотопах виявилися: *Laetiporus sulphureus*, раневий паразит, плодоношення якого були виявлені у стовбуровому (86,0 %) та комлевому (14,0 %) мікогоризонтах переважно на видах роду *Salix*; *Daedaleopsis confragosa* — спостерігається виключно на *Salix fragilis*, на товстому гіллі, що всихає, крони (60,0 %) та, відповідно, відпаді (40,0 %); *Dendrothele acerina* — на лусках кори у комлевій зоні живих дерев *Acer negundo*; *Ganoderma lipsiense* (великий відпад) і *Trametes pubescens* (відпад різного розміру) — на *Salix fragilis* (рис. 4.5).

Більшість грибів знайдено на *Salix fragilis* (13 видів, 25 знахідок), загальна кількість обстежених особин якої дорівнює 50, що становить 56,2 % загальної кількості чужорідних дерев у короткозаплавних вербняках із *Salix alba* L. (1.112) і вільхових евтрофних заболочених лісах (1.132) (табл. 4.4, рис. 4.6).

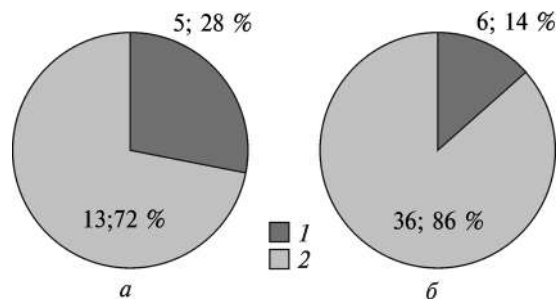
Таблиця 4.4. Структури ксилотрофних грибів чужорідних видів дерев у біотопах

Види грибів	Трофо-група ^{*1}	Чужорідні види дерев ^{*2}	Мікогоризонти ^{*3}	Біотоп ^{*4}
<i>Bjerkandera adusta</i>	ЕІ	<i>Salix fragilis</i> (2)	Надґрунтовий (50), стовбуровий (50)	1.132
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (5)	Кроновий (60), надґрунтовий (40)	1.112 1.132
<i>D. tricolor</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.112
<i>Dendrothele acerina</i>	ЕПл	<i>Acer negundo</i> (4)	Комлевий (100)	4.21
<i>Fomes fomentarius</i>	ЕПл	<i>A. negundo</i> (2)	Стовбуровий (100)	4.23
<i>Ganoderma lip-siense</i>	ЕПл	<i>A. negundo</i> (1)	Комлевий (20), надґрунтовий (80)	1.132
<i>Irpex lacteus</i>	ЕІ	<i>S. fragilis</i> (4)	Надґрунтовий (100)	1.112
<i>Laetiporus sulphureus</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.112
		<i>A. negundo</i> (2)	Комлевий (14), стовбуровий (86)	1.112 4.23
		<i>S. babylonica</i> (3)		
		<i>S. fragilis</i> (2)		
<i>Lentinus tigrinus</i>	ЕПл	<i>S. babylonica</i> (2)	Комлевий (100)	1.112
<i>Panellus stipticus</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.132
<i>Phellinus igniarius</i>	ЕПл	<i>S. babylonica</i> (2)	Стовбуровий (100)	1.112
<i>Phlebia tremellosa</i>	ЕІ	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.132
<i>Polyporus arcularius</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.132
<i>Schizophyllum commune</i>	ЕІ	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.112
<i>Schizopora paradoxa</i>	ЕІ	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.132
<i>Trametes gibbosa</i>	ЕПл	<i>Aesculus hippocastanum</i> (1)	Кроновий (100)	4.23
<i>T. hirsuta</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (1)	Надґрунтовий (100)	1.132
<i>T. pubescens</i>	ЕПл	<i>S. fragilis</i> (4)	Надґрунтовий (25), комлевий (50), стовбуровий (25)	1.112 (25) 1.132 (75)

^{*1} Евритрофи I порядку (ЕІ), евритрофи II порядку на листяних деревах (ЕПл). ^{*2} Кількість знахідок грибів, шт. ^{*3} Частка знахідок, %. ^{*4} Ліси та чагарники (G): 1.112 — короткозаплавні вербняки з *Salix alba* L.; 1.132 — вільхові евтрофні заболочені ліси; 4.21 — паркові насадження; 4.23 — алеї дерев.

Рис. 4.4. Співвідношення трофічних груп ксилотрофних груп за кількістю видів (а) і знахідок (б) на листяних деревах.

Евритрофи 1 — I порядку, 2 — II порядку





a

б



Рис. 4.5. Ксилотрофні макроміцети, найпоширеніші на чужорідних видах дерев у досліджених біотопах:

a — *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill; б — *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G.F. Atk

Згідно з аналізом розподілу ксилотрофів за різними типами субстратів чужорідних дерев, на двох категоріях субстратів (великий відпад та живі дерева) спостерігається однакова кількість видів ксилотрофів — по 7. Проте найбільше знахідок грибів (19; 45,2 %) приурочено до тканин, що відмирають, живих дерев, а на великому відпаді — стовбурах — вдвічі менше — 21,4 % (табл. 4.5).

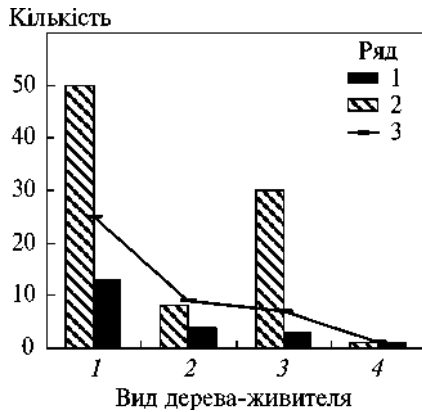


Рис. 4.6. Розподіл ксилотрофів за чужорідними видами дерев:

1 — *Salix fragilis* L.; 2 — *Acer negundo* L.; 3 — *S. babylonica* L.; 4 — *Aesculus hippocastanum* L. Ряди: 1 — S, 2 — загальна кількість обстежених особин кожного виду дерева, 3 — N

Успішний моніторинг популяцій ксилотрофних макроміцетів, едіфікаторами консорцій яких є аборигенні та чужорідні види деревних рослин, полягає у дотриманні послідовних кроків, що висвітлені на схемі

(рис. 4.7). Після вибору модельних ділянок основним завданням роботи у полі є правильне заповнення усіх пунктів облікової картки, своєчасне фотографування кожної знахідки у природі та, зрештою, самого біотопу, що забезпечить своєрідне «страхування» даних. Актуальні лабораторні методи дослідження (характеристика макро- і мікроморфології карпофорів грибів) та основні хімічні реактиви, що застосовують у мікології, детально описано у публікації (Clémenton, 2009). Видову приналежність зібраних зразків визначено з використанням сучасної профільної літератури (Bernicchia, 2005; Змитрович, 2008; Clémenton, 2009; Bernicchia, Gorjón, 2010). Для аналізу отриманих даних та їх статистичної обробки використано дані В.М. Шмідта (1980), В.Г. Стороженко (1992), В.А. Мухіна (1993), М.А. Сафонова (2003), С.П. Ареф'єва (2010).

У результаті мікологічного дослідження у м. Києві та околицях обстежено 18 видів (1048 особин) деревних рослин у 8 типах

Таблиця 4.5. Розподіл виявлених грибів за різними типами субстратів

Субстрат	Кількість		Частка, %	
	видів	знахідок	видів	знахідок
Відпад:				
стовбури	7	9	38,9	21,4
велике гілля	4	5	22,2	11,9
мале гілля	3	3	16,7	7,1
Пеньки	2	3	11,1	7,1
Сухостій	2	3	11,1	7,1
Живі дерева	7	19	38,9	45,2
Усього	18	42	100	100

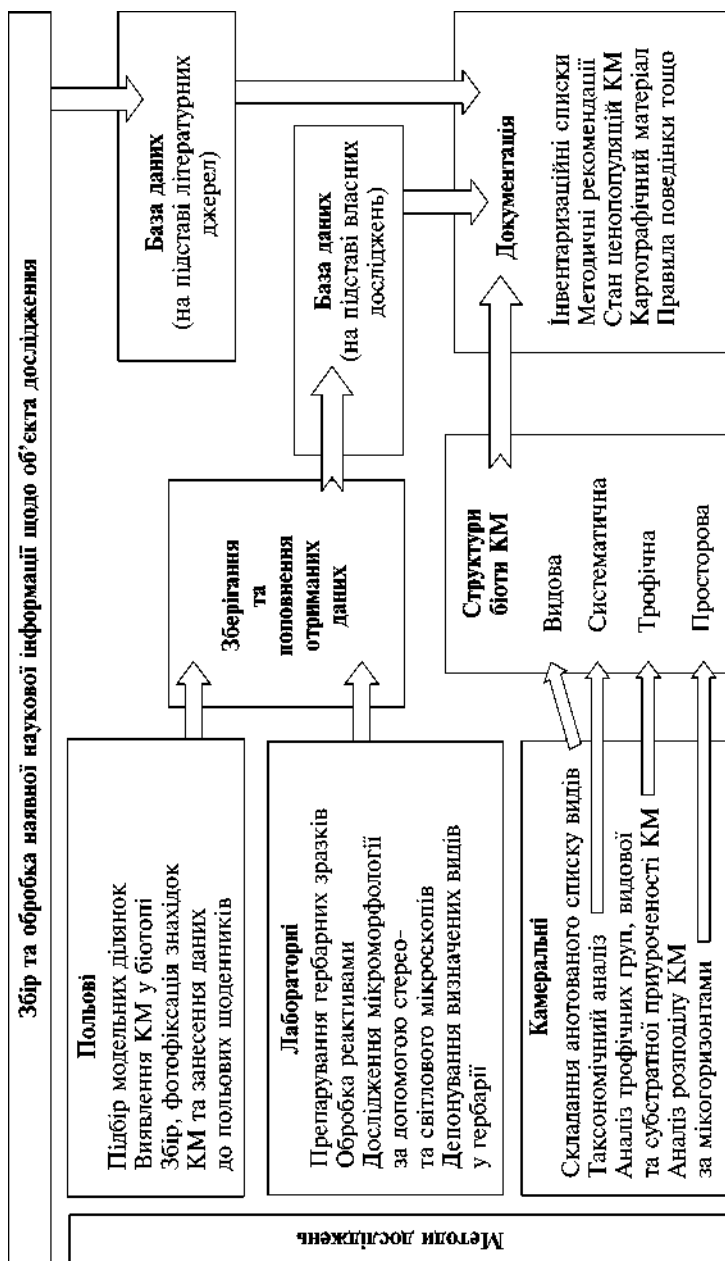


Рис. 4.7. Схема популяційного моніторингу ксилотрофних макроміцетів (КМ) чужорідних видів дерев

біотопів: короткозаплавних вербняках з *Salix alba* L.; вільхових евтрофних заболочених лісах; субконтинентальних грабово-дубових лісах; свіжих соснових лісах зеленомохових; мішаних сосново-дубових ацидофільних лісах; штучно створених біотопах листяних дерев, паркових насаджень та алеях дерев. Виявлено 70 видів (402 знахідки) ксилімікобіонтів з 43 родів, 25 родин, 9 порядків, 3 класів відділів Asco- та Basidiomycota.

Аналіз трофічної структури показав, що найбільша кількість ксилотрофів (43 види, 270 знахідок) є евритрофами II порядку на листяних деревах. Евритрофи I порядку представлені 17 видами (76 знахідок), стенотрофи — 7 (48). Нечисленною виявилася група евритрофів II порядку на хвойних, представлена *Antrodia albida* (Fr.) Donk, *Meruliopsis taxicola* (Pers.) Bondartsev та *Trichaptum hollii* (J.C. Schmidt) Kreisel, що є типовим для району дослідження.

Найбільше знахідок грибів (161; 40,5 %) приурочено до тканин, що відмирають, живих дерев. У результаті обстеження 4 видів (*Acer negundo* L., *Salix babylonica* L., *S. fragilis* L., *Aesculus hippocastanum* L.) чужорідних деревних рослин було виявлено 18 видів (41 знахідка) ксилотрофних макроміцетів з 15 родів, 10 родин і 4 порядків класу Agaricomycetes відділу Basidiomycota. Наявність дерев-інтродуцентів у рослинних угрупованнях не привносить нових видів ксилотрофних грибів у мікоценоз. Такі дерева та їх мертві субстрати заселяються типовими для певного роду деревини або-ригенними видами грибів.

Найчисленнішим у біотопах є *Quercus robur* L. (317 особин, 30,2 %). Відповідно кількість знахідок ксилотрофів на ньому була також найбільша (30 видів, 202 знахідки). Більшість знахідок грибів, консортів чужорідних дерев, виявлено на *Salix fragilis* L. (13 видів, 25 знахідок), загальна кількість обстежених особин якої дорівнює 50, що становить 56,2 % загальної кількості чужорідних дерев у короткозаплавних вербняках з *Salix alba* L. (1.112) і вільхових евтрофних заболочених лісах (1.132).

Найвищих значень індекс видового багатства набуває у мішаних сосново-дубових ацидофільних лісах ($D_{Mn} = 3,7$; 34 види ксилотрофів; 85 знахідок), а показник рівня загальної різноманітності ксилімікобіонтів — у грабово-дубових лісах субконтинентальних ($H = 1,31$; 34 види; 152 знахідки).

На підставі узагальнення проведених досліджень та використаних методик складено схему популяційного моніторингу консортій ксилотрофних макроміцетів і чужорідних видів дерев.

**ІНВАЗІЇ МУРАШОК
(HYMENOPTERA; FORMICIDAE) В УКРАЇНІ.
КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ МУРАШОК
З ІНВАЗІЙНИМИ ВИДАМИ РОСЛИН**

Інвазійні види організмів, вбудовуючись у природні екосистеми, дуже впливають на структуру та функції останньої. Інвазійні види можуть як зменшувати, так і збільшувати біорізноманітність угруповань організмів. Утім у разі зростання частки біомаси інвазійного виду можливе зниження показників біорізноманітності угруповання. Велику загрозу несуть рослини, що становлять не менше третини 100 найнебезпечніших інвазійних видів організмів, що поширилися по всьому світу (Lowe, 2004). Змінюючи структуру нативних фітоценозів, інвазійні види рослин впливають і на зооценоз.

Основна частина інвазійних видів організмів набула широкого поширення у зв'язку з діяльністю людини. Деякі інвазійні види мурашок, наприклад *Linepithema humile* (Mayr), в найкоротші терміни після занесення здатні створити популяції з високою щільністю гнізд (суперколонії), що кооперуються, і витіснити нативні види не тільки мурашок, а й інших безхребетних (Holway et al., 2002).

На цей час налічують понад 200 видів мурах, інтродукованих людиною у нові місця проживання (Suarez et al., 2010), але далеко не всі з них можуть утворювати суперколонії. Винятком є невелика кількість видів (наприклад *L. humile*), які утворюють суперколонії, що простягнулися на сотні кілометрів уздовж берегової лінії у Південній Європі (Giraud et al., 2002). У межах таких територій нативні види мурашок, як правило, повністю знищені і на привадах є робочі особини тільки інвазійного виду, як це показано на прикладі *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Breton et al., 2005).

На території України, якщо не зважати на 2 інтродуковані види (*Monomorium pharaonis* (L.) і *Nyropoponera punctatissima* (Roger), що поширені виключно у будівлях, які опалюють взимку), в Криму

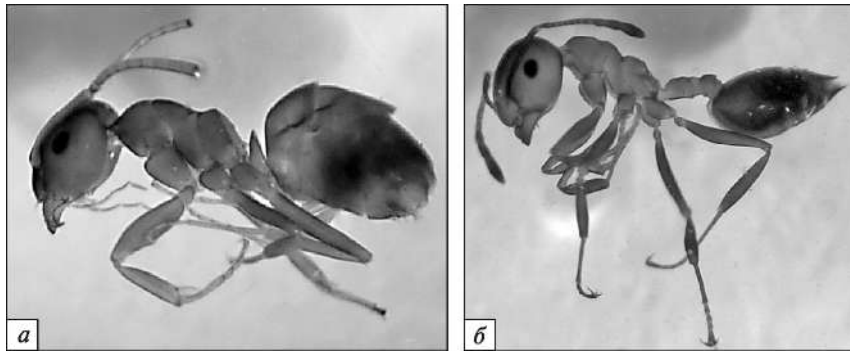


Рис. 5.1. Інвазійні види мурашок на території України:

a — інвазійний садовий мурашка (*Lasius neglectus*); *б* — гострочеревний мурашка (*Crematogaster subdentata*)

зафіксовано 2 інвазійні види — *Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma & Andrásfalvy (рис. 5.1, *a*) і *Crematogaster subdentata* Mayr (рис. 5.1, *б*).

L. neglectus уперше був описаний з Будапешта в 1990 р. Його сучасний ареал охоплює Європу, повністю Кавказ, а також Іран і Середню Азію (Czechowski et al., 2012). В Україні вид виявлено в Криму, в районі м. Судак. Біологію цього виду, на відміну від *C. subdentata*, вивчено добре, проте будь-які відомості про стан його популяцій в Україні, на території Криму, відсутні.

Вид *C. subdentata* поширений в Азії: Східній Туреччині, Закавказзі, Ірані, Середній Азії, Південному Казахстані, Афганістані (Длусский и др., 1989). Для півдня Східної Європи він відзначений у парках міст (в Україні — у парках Херсона, Миколаєва, а також у Сакському р-ні АР Крим).

Відомості, що стосуються біології цих інвазійних видів на території Криму, зокрема, загального стану їх популяцій, структури кормових ділянок, взаємовідносин з нативними видами, до наших досліджень були відсутні. Ми ретельно описали біологію *C. subdentata* в умовах Криму (Стукалюк, 2015). Матеріали про *L. neglectus* готуються до публікації (Стукалюк, Радченко, 2018, друк), викладено цілісне уявлення про інвазійні популяції мурашок *C. subdentata* та *L. neglectus* у Криму.

Багатовидові асоціації мурашок (мірмекокомплекси) є зручним модельним об'єктом-індикатором, що відображає стан екосистем. Мурашки — один з найважливіших компонентів зооценозу. Їх сукупна біомаса сягає 50 % біомаси зооценозу в тропі-

ках. Зміни, що відбуваються в структурі мірмекокомплексів, наочно вказують на глобальніші процеси в біоценозі. Отже, мірмекокомплекси є надійним об'єктом-біоіндикатором. Світові мірмекологічні дослідження стосуються таких питань, як вплив вирубок, пожеж, сільськогосподарської діяльності людини, урбанізації на структурні показники багатовидових асоціацій мурашок (Vepsäläinen et al., 2000). Однак досі не відомі роботи щодо впливу інвазійних видів рослин на структуру асоціацій мурашок.

5.1. Еколого-етологічні особливості поширення інвазійних видів мурашок *Crematogaster subdentata*, *Lasius neglectus* у межах Криму

Crematogaster subdentata — точки знаходження і стан популяції. Єдину популяцію цього виду виявлено на території с. Михайлівка (Сакський р-н, АР Крим, Україна). На території навколишніх сіл цей вид не зафіксовано, але на території м. Саки в 2013 р. виявили 1 колонію.

Ми змогли установити масштаби експансії *C. subdentata*. Це стало можливим завдяки тим особливостям виду, за якими його легко можуть відрізнити від інших мурашок і місцеві жителі. Це єдиний з усіх видів, який утворює в садах кормові дороги. Перші колонії, за словами місцевих жителів, були помічені в 2000 р., нині у цьому місці — найщільніше заселення (рис. 5.2). Ми встановили 4 поселення *C. subdentata*, що виникли в результаті послідовного розселення (рис. 5.3). У первинному поселенні (вік 9—12 років) колонії вже об'єднані у вторинну федерацію на базі полікалії з розплідними гніздами (ФВ₁ на базі ПЛК₂, за класифікацією А.О. Захарова (1991)).

Визначено максимальну щільність поселення (всього 6 ФВ₁; 1 гніздо на 9 ± 1 м маршруту, до складу федерації входять щонайменше 15 центральних гнізд, зафіксованих нами під час обстежень у 2013—2014 рр.). Така федерація може займати ділянку до 1 га і складатися з десятків гнізд.

Вік інших поселень — 5—9 (7 колоній) і 3—5 (10 колоній) років. У вторинному поселенні щільність уже менша (1 гніздо на 23 ± 10 м маршруту), а в третинному — падає на порядок (1 гніздо на 255 ± 72 м маршруту). Виявлено одиничні колонії, вік 1—3 роки (7 колоній, 1 гніздо на 422 ± 71 м). Вони розміщуються у захід-

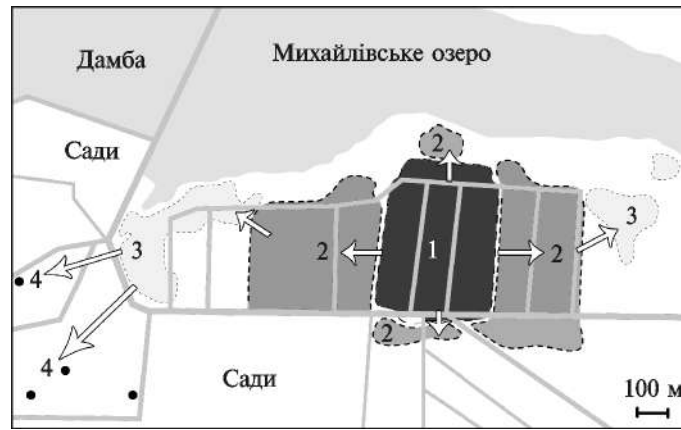


Рис. 5.2. Зони послідовного поширення виду *Crematogaster subdentata* у с. Михайлівка (Сакський район АР Крим):

1 — первинне поселення (9—12 років); 2 — 5—9 років; 3 — 3—5 років; 4 — одиничні колонії віком 1—3 роки; стрілками позначено напрямки розселення

ній частині села, тоді як інші — у східній (у 1,5 км). Отже, в межах села у напрямку зі сходу на захід знижуються показники щільності поселення і розмірів колоній *C. subdentata*, що підтверджує знаходження первісного поселення, звідки цей вид поширюється.

За нашими даними (див. рис. 5.2), поширення відбувається єдиним фронтом на захід села, причому молодші поселення розміщуються на зовнішній стороні. Якщо кожне поселення сформувалось і досягло нинішніх показників протягом 2—4 років і має межі протяжністю в 200—400 м, то швидкість його поширення становить приблизно 100—150 м/рік. Ця характеристика застосовна до найсприятливіших для поширення *C. subdentata* біотопів: садів і деревних насаджень інших порід. На межі з несприятливими біотопами, де відсутні деревні насадження, наприклад на ділянках ксерофітної степової рослинності, досліджуваний вид припиняє розширення. Така швидкість поширення *C. subdentata* порівнянна з даними щодо інших інвазійних видів мурашок (Suarez et al., 2001).

Досліджувані колонії ми розділили на такі категорії.

1. Монокалічні, територіально розрізнені колонії розміром до 1—2 тис. особин, контролюють 1—2 дерева. Характерні для початкової стадії інвазії (1—3 роки з часу появи). Кормова ділянка не перевищує 50 м².

2. Монокалічні і полікалічні колонії. Полікалія — це одночасне існування колонії в декількох гніздах, що різняться між собою за функцією (наприклад, центральне гніздо, розплідні, так звані кормові гнізда) (Захаров, 1991). Вік до 5—9 років. Кількість може сягати від 3 до 50 тис. особин у кожній колонії. Зберігається автономність колоній, між їх кормовими ділянками є нейтральні зони. У разі полікалії з'являються розплідні та кормові гнізда ($0,7 \pm 0,2$ на 1 колонію). Колонія контролює у середньому 3—5 дерев.

Для цих двох категорій швидше за все характерна наявність 1—3 цариць на колонію. Кормова ділянка не перевищує 200 м².

3. Вторинні федерації, утворені на базі полікалічних колоній з розплідними гніздами. Вік понад 9 років. Кормова ділянка спільна, площа ≥ 1 га. Такі колонії характерні для зони приватної забудови у східній частині села, займають сади відразу кількох суміжних садиб. Можна вважати, що колонії 3-го типу — результат об'єднання полікалічних колоній другої категорії. У межах спільної кормової ділянки федерації є не менше 2—4 центральних гнізд (раніше відповідали окремим колоніям), а також розплідні і кормові гнізда ($1,2 \pm 0,3$ на 1 центральне гніздо). Між гніздами проходять обмінно-кормові дороги.

До 9—12 років окремі розкидані колонії *C. subdentata* поступово нарощують свою щільність на території. Іншими словами, якщо для поселень *C. subdentata* віком 1—3 і 3—6 років характерні поодинокі колонії з найпростішою структурою кормової ділянки, які не мають периферичних гнізд, то в поселеннях віком 6—9 років колонії здебільшого вже не поодинокі, а полікалічні. Вони об'єднуються у федерацію, коли досягають віку 9—12 років. У цей віковий проміжок істотно не збільшується кількість гнізд, проте різко ускладнюється інфраструктура поселень — зростає кількість доріг і дерев, що освоєні на одну колонію, а також відбувається об'єднання із сусідніми колоніями.

Найвідвідуванішими мурашками *C. subdentata* видами дерев виявилися шовковиця, горіх, верба, абрикос, акація, ясен і слива (рис. 5.3), причому на частку інших рослин випало всього 7 % відвідуваних екземплярів. Переважають рослини, що належать до плодкових культур.

І все ж значна частка припадає на такі дерева, як *Salix babylonica* і *Fraxinus excelsior*. Ці рослини ростуть переважно вздовж берега Михайлівського озера. Саме туди виходять території деяких великих колоній *C. subdentata*.

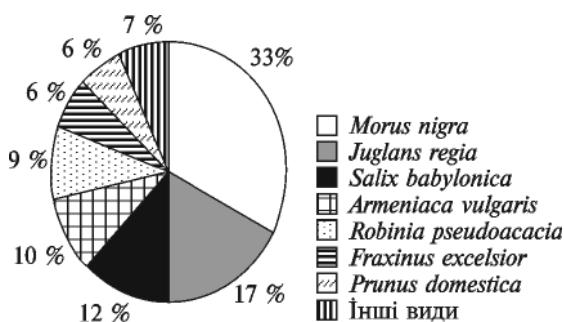


Рис. 5.3. Відвідуваність *Crematogaster subdentata* різних видів дерев

Види попелиць, харчуючись на рослинах, надають обширне вуглеводно-білкове джерело корму для цієї мурашки. Отже, для *C. subdentata*, що має широкий адаптаційний потенціал, прийнятні не тільки плодові дерева, а й будь-які дикорослі, на яких є попелиці або стовбури яких придатні для гніздування.

Кількість відвідуваних *C. subdentata* видів дерев (63 %) перевищує кількість заселених ним рослин. За нашими даними, в осередках свого поширення *C. subdentata* не відвідує всього 6 % дерев. Зауважимо, що аборигенний вид тієї самої родини *Crematogaster ashmeadi* Mayr в умовах соснових лісів Флориди, США, не відвідує 61 % обстежених дерев (Baldacci, Tschinkel, 1999). У зоні інвазії у виду *C. subdentata* показники відвідуваності і заселеності дерев вищі на порядок, що може створювати деякі обмеження в подальшому пошуку придатних для гніздування рослин і стимулювати розширення ареалу.

Відносини *C. subdentata* з місцевими видами мурашок. У районі досліджень ми знайшли 16 видів аборигенних мурашок, що траплялися разом з *C. subdentata*. Це *Messor structor* (Latreille); *Formica glauca* Ruzsky; *Tetramorium caespitum* (L.); *Myrmica speciosoides* Bondroit; *M. rubra* (L.); *M. bergi* Ruzsky; *Cardiocondyla stambuloffi* Forel; *Solenopsis fugax* (Latreille); *Plagiolepis taurica* Santschi, *Cataglyphis aenescens* (Nylander), *Camponotus piceus* (Leach), *C. fallax* (Nylander), *C. aethiops* Latreille; *Lasius paralienus* Seifert; *Strongylognathus christophi* Emery; *Tapinoma erraticum* (Latreille). Основна їх частина — степові види або види, типові для прилеглих до лиманів галофітних луків. Вид *C. fallax* траплявся виключно на деревах. Усі види, за винятком тих, що відвідують дерева, не витісняються *C. subdentata*. Водночас в умовах високої динамічної щільності робочих *C. subdentata* виявлено агресивні дії щодо деяких нативних

видів, які перетинають кормові дороги виду-вселенця (*M. structor*, *F. glauca*, *T. caespitum*, *M. speciosus*, *M. bergi*), тобто щодо видів-герпетобіонтів. Якщо *C. subdentata* поширюватиметься у заростях очерету, де особливо високі показники кількості *M. bergi*, можливе пряме витіснення останнього. У разі спільного з *C. subdentata* відвідування колоній попелиць на деревах такі види, як *L. paralienus*, залишаються тільки на околиці його кормових ділянок, де щільність *C. subdentata* мінімальна.

M. bergi — це єдиний нативний вид, який також має високий ступінь агресивності, його показники кількості та складності структури полікалічних поселень цілком порівнянні із такими *C. subdentata*. За попередніми даними 2013 р., ступінь агресивності між цими двома видами високий, причому *C. subdentata* є ініціатором зіткнень. Зіткнення, що спостерігалися, більшою мірою були одиночними і, як правило, закінчувалися на користь *M. bergi*. Такі сутички відбувалися майже на кожному обліковому майданчику у заростях очерету. Однак зберігаються зони підвищеної щільності *M. bergi*, де робочі *C. subdentata* були відсутні. Ця ситуація потребує подальшого моніторингу.

За 2014 р. середня кількість особин *C. subdentata* (на одну пробу) збільшилася більш як удвічі. Разом з тим кількість особин *M. bergi* не змінилася (табл. 5.1). Усього за 2013 р. *C. subdentata* траплявся в 206 пробах, за 2014 р. — у 214 пробах. Трапляння *M. bergi* також не зазнало істотних змін: 86 — у 2013 р. і 71 — у 2014 р., тобто зникнення цього виду у тимчасовому процесі займе досить тривалий час. Сутички за 3 дні спостережень для кожного року були у 2013 р. у 26 випадках, у 2014 р. — у 25 випадках. Протяжність маршруту, де були сутички, сягала близько 200 м.

Сутички між видами тривають у такій самій інтенсивності. Під час підрахунку кореляцій між цими 3 параметрами виявилось, що у 2013 р. кореляція була позитивною (0,38) між наявністю *M. bergi* та кількістю сутичок і негативною між траплянням обох

Таблиця 5.1. Середня кількість робочих особин *Crematogaster subdentata*, *Myrmica bergi*, а також сутичок між ними на одну пробу за 3 дні спостережень для кожного року в 2013—2014 рр.

Рік	<i>C. subdentata</i>	<i>M. bergi</i>	Сутички
2013	6,30 ± 0,70	1,90 ± 0,20	0,20 ± 0,03
2014	15,80 ± 1,70	1,90 ± 0,30	0,20 ± 0,04

видів ($-0,25$). У 2014 р. ці величини залишилися незмінними ($0,40$ у першому випадку і $-0,19$ — у другому). Інвазійний вид *C. subdentata* проник у біотоп, де мешкає *M. bergi* (прибережні зарості очерету), недавно, 5—6 років тому. Очікувано, що протягом найближчих 5 років, у разі подальшого збільшення кількісних показників популяції *C. subdentata*, станеться кількісне і якісне зниження показників *M. bergi*, що цілком імовірно призведе до його зникнення у цьому біотопі. Це означає, що за постійного збільшення біомаси інвазійного виду може бути досягнута величина, коли нативний вид буде швидше витіснений.

У місцях найбільшої динамічної щільності робочих *C. subdentata* число знайдених нативних видів скорочується до 3—4. *C. subdentata* тут здатний швидше за решту інших видів освоювати приманки, зганяючи з них інших мурашок. Винятком є *T. caespitum*, який або підбирається до ресурсів з недоступного для *C. subdentata* боку, або завалює видобуток грудочками землі, роблячи його недосяжним для виду-вселенця.

Цікаво зазначити, що всі колонії *C. subdentata* толерантні щодо робочих цього самого виду, але з інших гнізд. Ми переносили групи по 50 робочих особин у межах усіх 3 типів колоній і між ними. Випадків агресії не спостерігали. Це є ймовірним свідченням того, що нинішня кримська популяція *C. subdentata* — нащадки однієї цариці (колонії), випадково завезеної із Середньої Азії одноразово.

***Lasius neglectus* — точки знаходження і стан популяції.** Цей вид більш поширений порівняно з *C. subdentata*. Вид *L. neglectus* зафіксовано в 10 різних точках Криму: Нікітський ботанічний сад НААН України (околиці м. Ялта), селища міського типу Советське (околиці), Новий Світ, Курортне, Карадазька біостанція, міста Судак, Сімферополь, Саки, Євпаторія, с. Михайлівка (Сакський р-н).

О.Г. Радченко та співавт. (Радченко и др., 2012) наводять ще кілька кримських точок його знаходження: села Привітне (Алуштинський р-н), Попівка (Чорноморський р-н), Іванівка (Євпаторійський р-н), Карасівка (Білогірський р-н), м. Алушта, природний заповідник «Мис Мартьян» поблизу Нікітського ботанічного саду.

Можна наголошувати на повсюдному поширенні цього інвазійного виду на Південному березі Криму, від південного заходу до південного сходу.

Однак принаймні у досліджених нами точках *L. neglectus* не вдалося виявити за межами урбоценозів. Цей вид завжди спостерігали виключно в парках, скверах, міських зелених насадженнях уздовж вулиць, недалеко від узбережжя моря.

Особливості біології *L. neglectus* у Криму. На відміну від *C. subdentata*, який є дендробіонтом, *L. neglectus* — герпетобіонт. Цей вид селиться, як правило, біля основи відвідуваних ним дерев. Помітних гніздових надбудов ми не зафіксували, за винятком валику землі біля входу до гнізда.

Великі полікалічні поселення можуть бути пов'язані між собою тунелями, зрідка — дорогами. Робочі можуть пересуватися між гніздами і поодинокі, по поверхні. Найбільші колонії спостерігали поблизу води — в гирлах річок, тінистих алеях або недалеко від моря, на відстані 50—250 м. Роїння у цього виду внутрішньогніздове і відбувається у червні. Запліднені самки залишаються у гнізді, тому поширення *L. neglectus* впродовж фронту досить повільне і пасивне. В усі частини ареалу вид потрапив, імовірно, з посадковим матеріалом, тому він настільки характерний для парків.

Вивчені і закартовані колонії *L. neglectus* ми поділили на дві категорії: монокалічні і полікалічні. Для перших характерні 1 гніздо і, як правило, 1 дерево, контрольоване колонією. Серед монокалічних окремо ми розглядаємо ті, що мають кілька дерев на території кормової ділянки. Такі колонії є перехідними стосовно полікалічних поселень. Полікалічним колоніям властиві не менше 2—3 гнізд, пов'язаних між собою дорогами або, що спостерігається частіше, підземними тунелями.

Для 5 географічних пунктів, де проводили картування кормових ділянок *L. neglectus*, ми виділяємо 3 стани популяцій цього виду (табл. 5.2).

Як видно з даних табл. 5.2, до першої групи входять виключно монокалічні, одиночні колонії, які не мають зв'язку між собою і які контролюють переважно єдине дерево кожна. Такі колонії трапилися у смт Новий Світ. Це може свідчити або про не-

Таблиця 5.2. Категорії сімей *Lasius neglectus* у досліджуваних пунктах, %

Пункт	Монокалічні		Полікалічні
	з одним деревом	з кількома деревами	
Судак	39	21	40
Євпаторія	42	13	45
Курорт-не	60	0	40
Карадаг	86	0	14
Новий Світ	100	0	0

сприятливі умови для збільшення показників біомаси, або про початкову стадію інвазії (табл. 5.2).

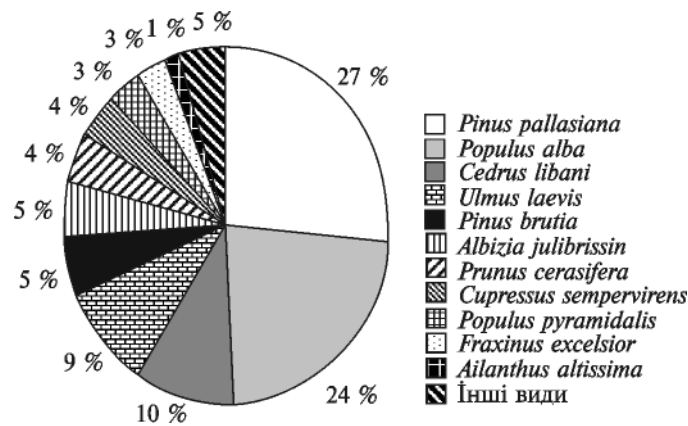
Для другої групи, до якої входять популяції смт Курортне і Карадазької біостанції, характерна поява полікалічних колоній. Такі поодинокі колонії виявлено виключно в інтразональних стаціях (гирлах річок), де складаються сприятливі умови для переходу в полікалію.

Третю групу складають найбільші популяції, що трапилися на територіях міст Євпаторія і Судак. Тут з'являється ще один тип колоній — монокалічні, які контролюють кілька дерев. Вони є перехідними за структурою кормової ділянки, коли можливий поступовий розвиток великої кількості монокалічних колоній в полікалічні. Вочевидь, ці території мають найвідповідніші для *L. neglectus* умови, що засвідчує великий відсоток полікалічних колоній. Найбільші полікалічні поселення налічували до 20 гнізд у своєму складі і контролювали 25 дерев.

Порівняння стану популяцій *L. neglectus* у різних населених пунктах Криму показало, що початкова стадія інвазії найбільш виражена у смт Новий Світ, де поширені виключно монокалічні колонії. З плином часу у найсприятливіших (як правило, інтразональних або антропогенно трансформованих) ділянках біотопу з'являються полікалічні колонії, як це сталося в смт Курортне і на Карадазькій біостанції. І, нарешті, у містах Євпаторія і Судак інвазія переходить на новий рівень, коли великі монокалічні й полікалічні колонії переважають, перевищуючи половину від усіх урахованих сімей, і в такий спосіб можуть утворюватися суцільні поселення цього виду.

На рис. 5.4 представлено найбільш відвідувані *L. neglectus* види дерев.

Отже, *L. neglectus* надає перевагу видам рослин, які ростуть в основному в парках і є інтродуцентами. Більше третини — це хвойні дерева. Примітно, що багато з видів-інтродуцентів, за нашими спостереженнями, інші мурашки не відвідували. Це може означати, що *L. neglectus* відвідує саме ці види, завдяки чому зменшується або взагалі відсутня конкуренція з іншими видами-домінантами. На одну колонію цього виду у середньому припадає $2,7 \pm 0,3$ дерева і $1,3 \pm 0,05$ видів дерев. У *C. subdentata* ці показники вищі: $5,1 \pm 0,8$ дерева і $2,0 \pm 0,2$ видів дерев. Ще однією відмінністю *C. subdentata* від *L. neglectus* є відвідування культивованих людиною видів.

Рис. 5.4. Відвідуваність *Lasius neglectus* різних видів дерев

На деревах, відвідуваних *L. neglectus*, ми виявили 10 видів мурашок: *Camponotus fallax*, *C. aethiops*, *C. truncatus* (Spinola), *C. piceus*, *C. lateralis* (Olivier), *Dolichoderus quadripunctatus* (L.), *Formica cunicularia* Latreille; *F. glauca*, *Plagiolepis taurica*, *Crematogaster schmidtii* (Mayr). Види-герпетобіонти, що не піднімаються у деревний ярус, не відчувають на собі впливу цього виду. Репрезентативність дендробіонтів висока (50 % особин від усіх видів мурашок, що трапилися на деревах), вони відсутні тільки на деревах, де показники кількості *L. neglectus* були максимальними.

Така толерантність *L. neglectus* стосовно інших видів мурашок, що в тому числі відвідують дерева, різко контрастує з видом *C. subdentata*, у якого лише в одному випадку (з 30 колоній) виявлено єдиний нативний вид на одному стовбурі дерева (*L. paralienus*).

Еколого-етологічні особливості поширення інвазійних видів. За великою частиною параметрів вид *C. subdentata* у новому оселищі можна віднести до категорії «кандидатів» в інвазійні види, до якої деякі автори вже зарахували *L. neglectus*. На користь цієї тези наводимо такі чинники.

- Малі розміри і мономорфізм робочих особин. Малі розміри властиві всім найуспішнішим інвазійним видам мурашок (робочі особини не більш як 5 мм). Частина цих інвазійних видів має мономорфних робочих (*Wasmannia auropunctata*, *Linepithema humile*, *Anoplolepis gracilipes*).

- Всеїдність. *C. subdentata* здатний харчуватися як трупами дрібних хребетних тварин, так і безхребетними. Крім того, він є активним трофобіонтом щодо всіх попелиць, кокцид і здатний запасатися кормом на несприятливий період.

- Наявність полідомних і полігінних колоній, а в деяких випадках — федерацій (або суперколоній) у новому оселищі. Для кримської популяції *C. subdentata* такі структури характерні в зоні високої щільності колоній. Відомостей в літературі про аналогічні структури в популяціях цього виду з природних місць існування в Середній Азії немає.

- Позитивний ефект, що впливає на трофобіонтів. Вище вказано на привабливість для *C. subdentata* колоній багатьох видів попелиць, а також кокцид з різних рослин як джерел вуглеводного корму, а за даними інших авторів — і білкового (запасання сухих попелиць).

- Усунення місцевих видів мурашок. Цей ефект у *C. subdentata* явно не виражений і може стосуватися лише видів-дендробіонтів або, в умовах культурфітоценозів Степового Криму, видів мурашок, які відвідують дерева. Тому місцеві види мурашок можуть конкурувати з *C. subdentata* двома шляхами: а) за ресурси; б) за місце проживання. В умовах нестачі місць гніздування місцеві види-дендробіонти будуть повністю заміщені. В умовах інших регіонів, коли інвазійним видом є герпетобіонт, спостерігаємо зворотнє явище. Незважаючи на агресивну поведінку інвазійного виду *L. neglectus* (герпетобіонт), деякі види, такі як дендробіонт *Crematogaster scutellaris* і стратобіонт *Temnothorax lichtensteini*, не змінили показників своєї динамічної щільності та активності. На нашу думку, стабілізуювальним фактором у цій ситуації є просторове роз'єднання видів (Paris, 2007).

Ми вважаємо *C. subdentata* небезпечнішим у тимчасовій перспективі інвазійним видом. У Криму він ще не почав повномасштабної інвазії. Однак цей вид уже відзначений у кількох містах Ростовської обл. РФ (за власним аналізом переданого матеріалу звідти), а також домінує в містах у межах свого рідного ареалу (у м. Ташкент).

Виходячи з вищевикладеного, в умовах Криму *C. subdentata* слід вважати потенційно небезпечним інвазійним видом, який здатний швидко розширити ареал і завдати шкоди лісовим і садово-парковим ценозам. Ця проблемна ситуація потребує подальшої розробки, що прискорить формування стратегії протистояння поширенню цього виду.

Полікалічні поселення *L. neglectus* у Криму можуть займати площу до 3 га, включаючи кормову ділянку понад 20 дерев. Це істотно менше, ніж у Середземномор'ї і Центральній Європі, де площі поселень виду становлять від декількох гектарів до 3600 га. Поряд з тим, за нашими даними, висока частка монокалічних колоній розкидана по всіх територіях населених пунктів. Це може засвідчувати наявність відносно несприятливих умов, порівняно з іншими регіонами, для формування полікалічних поселень *L. neglectus* в Криму, але найімовірніше — початок стадії інвазії в кожному конкретному місці. Зазначене підтверджується виявленням відносно невеликих площ полікалічних поселень *L. neglectus*. На підставі отриманих даних можна припустити, що найдавніші відомі осередки інвазії *L. neglectus* знаходяться у містах Євпаторія та Судак, а також у м. Сімферополь, хоча останню популяцію ми детально не обстежили.

На початковій стадії інвазії не відбувається повного заміщення аборигенних видів мурашок. *L. neglectus* може проникати між територіями виду-домінанта (*C. schmidtii*), відвідуючи насамперед види дерев-інтродуцентів, на яких інші мурашки трапляються рідко або відсутні. Закріпившись на таких територіях, *L. neglectus* може мати можливість нарощувати розміри колоній та об'єднуватися в полікалічні поселення. Наші дослідження показали, що в Криму єдиний місцевий вид-домінант — *C. schmidtii*, який має великі колонії, здатний встрявати в сутички групами, володіє, до того ж, репелентним захистом і може перемагати у безпосередніх сутичках з *L. neglectus*. Однак при цьому в умовах антропогенного пресу кількість *C. schmidtii* знижується і у полігінних поселень *L. neglectus* з'являються конкурентні переваги, що в результаті може призвести до повного витіснення місцевого першого виду.

Досить великий відсоток спільно відвідуваних з іншими видами дерев вказує на те, що, незважаючи на давність інвазії, *L. neglectus* повністю не заміщує місцеві види мурашок. Це відрізняє популяцію *L. neglectus* в Криму від інших місць його інвазії в Європі.

Під час міжвидових контактів *L. neglectus* проявляє агресію стосовно нативних видів мурашок. Рівень агресії мурашок пов'язаний насамперед з динамічною щільністю робочих особин на території, яка, у свою чергу, залежить від розміру колонії. Тому *L. neglectus*, особливо з великих полігінних колоній, агресивніший і конкурентоспроможний за безпосередніх контактів з видами мурашок, що мають нижчий рівень соціальної організації.

Згідно з нашими даними, можна стверджувати, що за показниками відвідуваності дерев іншими мурашками в Криму *L. neglectus* істотно не впливає на види мурашок, які не мають великих колоній і не утворюють кормових доріг.

Стаючи основним споживачем вуглеводних ресурсів (паді попелиць) у конкретному біоценозі, полігінні поселення *L. neglectus* зменшують надходження цього ресурсу для інших видів мурашок, зрештою витісняючи їх повністю або сильно збіднюючи мірмекофауну. Наприклад, у м. Будапешт на території полігінного поселення *L. neglectus* знайдено всього 10 видів мурашок, а на контрольних ділянках — 17. При цьому збереглися чи навіть збільшили кількість види-кріптобіонти (*Solenopsis fugax*, *Temnothorax crassispinus*) або ті, у яких час максимальної добової активності не збігається з такою у *L. neglectus* (*Formica rufibarbis*) (Nagy et al., 2009).

У цілому *L. neglectus* поширений в Криму практично скрізь і може завдавати істотної шкоди деревним насадженням й садам, активно розводячи і охороняючи попелиць та інших сисних шкідників. Нині його інвазія поки що не носить характеру формування суцільних полікалічних поселень на великих площах, хоча перспектива збільшення кількості цілком очевидна.

Цей небезпечний інвазійний вид міг уперше потрапити у великі міста (Сімферополь, Євпаторія, Судак, Ялта) разом із саджанцями дерев, що завозяться у ботанічні сади. Велика популяція виявлена також безпосередньо на території Нікітського ботанічного саду, розташованого неподалік від Ялти. З таких місць *L. neglectus* пізніше міг проникнути в менші за розмірами населені пункти, де його полікалічні поселення не відзначені або нечисленні.

Робити висновки щодо часу проникнення *L. neglectus* в Крим складно. Його перші відомі знахідки належать до кінця 1970-х років, тобто збігаються за часом появи *L. neglectus* у Західній Європі. Проте слід зазначити, що протягом майже 50 років до цих пір збори мурашок в Криму практично не проводили і уточнити часові терміни важко.

5.2. Структура багатовидових асоціацій мурашок у фітоценозах адвентивних і природних видів

Бальзамін (*Impatiens parviflora*, Balsaminaceae) — один з інвазійних видів рослин, поширених у листяних лісах Європи (рис. 5.5). За станом популяцій та домінування у трав'яному ярусі *I. parvi-*

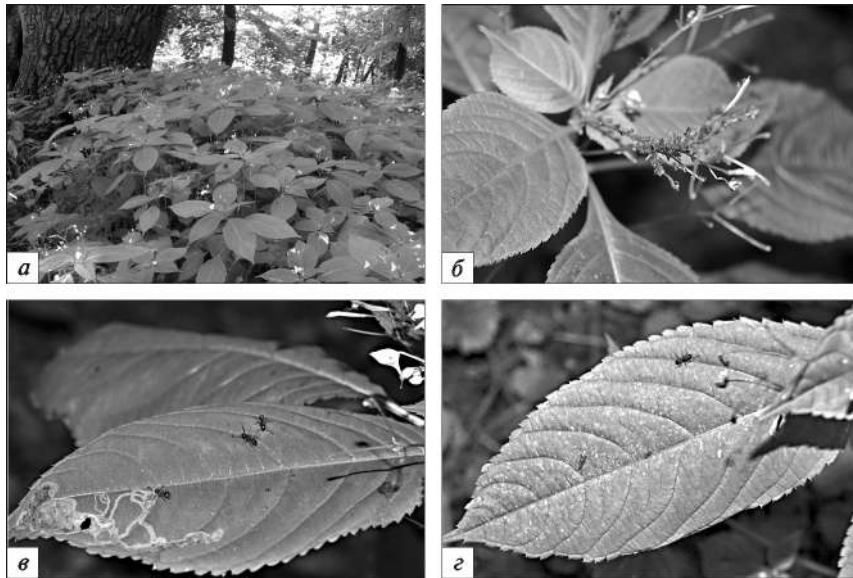


Рис. 5.5. Ліс *Quercus robur* з *Impatiens parviflora* в трав'яному ярусі:
 а — бальзамін; б — попелиці *Impatientinum asiaticum* на генеративних пагонах; в — мурашки *Myrmica* spp. на рослинах *I. parviflora*; г — мурашки *Myrmica* spp. і *Temnothorax* spp. (у центрі фото) збирають падь, що потрапила на листя з колоній попелиць, які знаходяться на генеративних пагонах

flora визнаний видом-трансформером (Бурда, 2012), походить з Азії (Південно-Західний Сибір, Західна Монголія і Західні Гімалаї).

Структури угруповань мурашок у лісах з *Quercus robur* з чужорідним видом *Impatiens parviflora*. У трав'яному ярусі на досліджених ділянках широколистих лісів виявлено 14 видів мурашок: *Lasius niger* (Linnaeus), *L. platythorax* Seifert, *L. emarginatus* (Olivier), *L. fuliginosus* (Latreille), *L. brunneus* (Latreille), *Formica fusca* Linnaeus, *F. rufa* Linnaeus, *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus), *Myrmica rubra* (Linnaeus), *M. ruginodis* Nylander, *M. scabrinodis* Nylander, *M. sabuleti* Meinert, *Temnothorax crassispinus* (Karavaiev), *T. tuberculatus* (Fabricius). З них 1 вид (*F. rufa*) є територіальним (облігатним) домінантом, 2 — слаботориторіальні (факультативні) домінанти (*L. fuliginosus*, *L. emarginatus*), 2 — субдомінанти (*L. brunneus*, *D. quadripunctatus*), решта — інфлюєнти, тобто підлеглі види.

За даними порівняльного аналізу загальної відвідуваності мурашками рослин кількість видів мурашок, зафіксованих на різних рослинах, варіює в межах 0,5—3,2 на одну вибірку (табл. 5.3).

Таблиця 5.3. Відвідуваність мурашками рослин-домінантів трав'яного ярусу ($n = 1570$)

Вид	Середня кількість		Середнє число	
	видів мурашок на 1 вибірку ($n = 30$)	видів мурашок на рослину ($n = 1$)	робочих особин мурашок на 1 вибірку рослин ($n = 30$)	робочих особин мурашок усіх видів на рослину ($n = 1$)
<i>Aegopodium podagraria</i>	$3,28 \pm 0,36$	$0,68 \pm 0,04$	$29,00 \pm 6,37$	$0,99 \pm 0,08$
<i>Carex pilosa</i>	$0,66 \pm 0,33$	$0,02 \pm 0,01$	$0,66 \pm 0,33$	$0,02 \pm 0,01$
<i>Gallium odoratum</i>	0	0	0	0
<i>Impatiens nolitangere</i>	$1,00 \pm 0$	$0,10 \pm 0,03$	$4,50 \pm 3,50$	$0,15 \pm 0,06$
<i>I. parviflora</i>	$3,20 \pm 0,19$	$0,77 \pm 0,02$	$35,00 \pm 3,41$	$1,19 \pm 0,04$
<i>Phalacrolooma septentrionale</i>	$0,50 \pm 0,30$	$0,02 \pm 0,01$	$0,50 \pm 0,29$	$0,02 \pm 0,01$
<i>Stellaria holostea</i>	$1,50 \pm 0,64$	$0,13 \pm 0,03$	$4,25 \pm 1,90$	$0,14 \pm 0,03$

Однак на екземплярах *S. holostea* не було виявлено жодної мурашки. Водночас максимум відвідувань зареєстровано для 2 видів: чужорідного — *I. parviflora*, та місцевого — *A. podagraria*. На цих рослинах мурашки стосовно видів на вибірку (з 30 екз.) і видів на 1 екз. зосереджені рівномірніше, ніж на інших видах. Нерівномірність розподілу видів мурашок побічно відображається у помилці середнього значення (табл. 5.3). Помилка для деяких видів рослин більш як на 50 % перевищує середнє значення. Та сама особливість стосується інших досліджених параметрів — кількості робочих на вибірку і на екземпляр рослини.

При порівнянні результатів між різними видами рослин за кількістю мурашок на вибірку або на особину (табл. 5.3) показники значно різняться. Найвідвідуванішими є *I. parviflora* та *A. podagraria*. Решту видів рослин мурашки майже не відвідували, навіть якщо їх куртини знаходилися поблизу, тобто в одних мікрокліматичних умовах. Це стосується і нативного виду роду *Impatiens*. Середня відвідуваність *I. noli-tangere* нижча практично на порядок як для величини вибірки, так і для однієї рослини. Припускаємо, що непривабливість у відвідуванні для мурашок рослин *Carex pilosa*, *Gallium odoratum*, *P. septentrionale*, *Stellaria holostea* пов'язана з їх важкодоступністю для відвідування або з відсутністю кормових ресурсів (здобич, колонії попелиць). Пер-

ше може бути спричинено рясним покриттям трихомами поверхні стебла або листя (у *C. pilosa*, *P. septentrionale*), друге — захисними механізмами рослин, зокрема рослин з вираженим восковим покривом листя (*G. odoratum*) і жорсткими, склеротизованими покривами (*S. holostea*).

Рослини *I. noli-tangere* мурашки відвідували охоче, ніж *C. pilosa*, *G. odoratum*, *P. septentrionale*, *S. holostea*. Для *I. noli-tangere* характерні м'які, несклеротизовані покриви, однак на відміну від *I. parviflora* попелиць на ньому не зафіксовано. Можливо, тут мурашки полюють на фітофагів, які відвідують рослини.

I. parviflora — найвідвідуваніша мурашками трав'яниста рослина широколистих лісів (рис. 5.5, а, табл. 5.3). Це зумовлено двома факторами: а) наявністю колоній попелиць (*Impatiens asiatum* (Nevsky), рис. 5.5, б—г) майже на кожному екземплярі цього виду; попелиці продукують цукристі виділення, чим приманюють мурашок; б) наявністю потенційної здобичі — комах-фітофагів, а також їх лялечок, що прогризають ходи у мезофілі під шаром епідермісу листя (рис. 5.5, в).

На *A. podagraria* також були як фітофаги, так і попелиці *Aphis podagrariae* Schrank, знайдені на суцвіттях. Для мурашок *Temnothorax* spp. не характерно постійне відвідування і охорона попелиць, тоді як інші види (насамперед — *Myrmica* spp., *Lasius niger*, *L. emarginatus*) їх відвідують. Однак усі згадані види знаходилися на верхніх листках рослин *I. parviflora*. Вони харчуються цукристими виділеннями попелиць, що надходять зверху, з генеративних пагонів.

Найчастіше у вибірках *I. parviflora* трапляються види, що займають ранг інфлюентів у багатовидових асоціаціях мурашок: *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp., *L. niger* (табл. 5.4).

Серед домінантів поширений *L. emarginatus*. Інші види, які є субдомінантами та домінантами, рідкісніші та випад-

Таблиця 5.4. Частота траплення видів мурашок і середня кількість особин у вибірках *Impatiens parviflora*

Вид мурашки	Середнє траплення виду на всі вибірки (n = 30), %	Середня кількість особин мурашок на 1 вибірку (n = 30)
<i>Temnothorax</i> spp.	77	18,7 ± 3,9
<i>Myrmica</i> spp.	87	11,4 ± 1,6
<i>Lasius niger</i>	57	6,8 ± 1,3
<i>Formica fusca</i>	10	2,0 ± 1,0
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	7	7,5 ± 2,5
<i>L. brunneus</i>	13	8,0 ± 3,8
<i>L. emarginatus</i>	43	10,4 ± 3,0
<i>L. fuliginosus</i>	7	2,0 ± 1,0
<i>F. rufa</i>	13	3,5 ± 2,2

Таблиця 5.5. Відвідуваність мурашками *Impatiens parviflora* ($n = 880$)

Вид мурашки	Ієрархічний ранг	N	x
<i>Temnothorax</i> spp.	I	241	$0,488 \pm 0,033$
<i>Myrmica</i> spp.	I	219	$0,338 \pm 0,025$
<i>Lasius platythorax</i>	I	92	$0,131 \pm 0,015$
<i>Formica fusca</i>	I	6	$0,007 \pm 0,003$
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	S	5	$0,017 \pm 0,010$
<i>Lasius brunneus</i>	S	17	$0,036 \pm 0,011$
<i>L. emarginatus</i>	WTD	91	$0,154 \pm 0,019$
<i>L. fuliginosus</i>	WTD	2	$0,004 \pm 0,003$
<i>Formica rufa</i>	STD	11	$0,016 \pm 0,005$

Примітка. Тут і в табл. 5.6: I — інфлюент; S — субдомінант; WTD — слабо-територіальний домінант за показниками кількості робочих у колоніях; STD — територіальний домінант; N — число спостережень для кожного виду мурашок; x — середня кількість робочих особин на 1 екземпляр *I. parviflora*.

кові. Втім це не завжди означає, що вони мають менші показники кількості, але пов'язано з низькою відвідуваністю ними трав'яного ярусу.

Велика частина видів мурашок, за винятком *F. fusca*, *L. fuliginosus*, *F. rufa* і *L. brunneus*, приходить на рослини групами, зазвичай по 2—5 особин (табл. 5.4). Для інфлюентів, що мають малі розміри кормових ділянок, мобілізація групою є найефективнішим засобом для освоєння ресурсу. Як правило, такі групи зафіксовано на колоніях попелиць, разом з тим полюють мурашки в основному поодинокі. Мурашки були практично на кожній рослині (табл. 5.5).

Для субдомінантів і домінантів розподіл на *I. parviflora* можна схарактеризувати як загалом нерівномірний, що також побічно відбивається у великій помилці середнього. Ці види трапляються локально, декількома особинами на вибірку, що показано на невеликій кількості спостережень порівняно з видами-інфлюентами. Переважають *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp., *L. niger* (інфлюенти) і *L. emarginatus* (домінант). Перші 2 види розподілені рівномірніше, їх спостерігали практично у кожній вибірці, тоді як останній вид траплявся тільки у половині вибірок.

Для *A. podagraria* також зафіксовано переважання інфлюентів на рослинах (табл. 5.6). Однак види *Temnothorax* spp., що переважають у вибірках з *I. parviflora*, тут складають меншість порівняно з *Myrmica* spp., *L. platythorax*, кількість яких помітно вища,

Таблиця 5.6. Відвідуваність мурашками *Aegopodium podagraria* (n = 210)

Вид мурашки	Ієрархічний ранг	N	x
<i>Temnothorax</i> spp.	I	11	0,066 ± 0,022
<i>Myrmica</i> spp.	I	79	0,595 ± 0,083
<i>Lasius niger</i>	I	44	0,257 ± 0,037
<i>L. emarginatus</i>	WTD	9	0,047 ± 0,016

ніж у вибірках з *I. parviflora*. Види *Temnothorax* spp. — мезотермофіли і менш характерні для місць зростання *A. podagraria*. Для *A. podagraria* властиві мезофітні, а також зволожені й сильно затінені стації. *A. podagraria* має ширший спектр толерантності за режимом вологості, ніж *I. parviflora*, виростаючи у більш зволжених стаціях: *I. parviflora* належить до гігрофітів (верхня межа за екологічною шкалою для цього виду), тоді як *A. podagraria* — пергігрофіт. Ділянки, зайняті куртинами *A. podagraria*, здебільшого знаходяться у глибині лісу, тоді як *I. parviflora* там менш представлений, трапляючись переважно уздовж стежок і поряд з ними.

Термофіл *L. emarginatus* у вибірках з *A. podagraria* має значно менші показники кількості порівняно з вибірками з *I. parviflora*. Тінюлюбиві *Myrmica* spp., навпаки, мають у вибірках з *A. podagraria* показники кількості, що перевищують майже удвічі їхні показники у вибірках з *I. parviflora*. Те саме стосується і *L. niger*, що надає перевагу відкритим лісовим ділянкам, на відміну від *L. platythorax*.

Таким чином, встановлено, що домінування інвазійної рослини *Impatiens parviflora* у трав'янистому ярусі у цілому сприятливе для мурашок і не призводить до деградації міркекокомплексів. Підпорядковані види (інфлюенти і субдомінанти) зміщуються у ярус з *I. parviflora*, який практично не відвідують домінанти, що забезпечує їм високі показники кількості.

Консорції мурашок з рештою адвентивних видів рослин. Порівняння відвідуваності мурашками різних видів дерев, зокрема адвентивних, показало, що найбільше мурашок спостережено на *Q. robur* (табл. 5.7). Цей вид є домінантом у широколистих лісах.

Найближчий до нього за відвідуваністю — *A. platanoides*. Серед адвентивних дерев найбільш відвідують *Q. rubra*. Ще 2 види-вселенці (*A. saccharicum* і *R. pseudoacacia*) характеризуються вдві-

Таблиця 5.7. Відвідуваність мурашками різних видів дерев

Вид	Загальна кількість дерев з мурашками, %	Середня кількість мурашок на 1 дерево, особини
<i>Q. robur</i>	93,3	20,8
<i>Q. rubra</i>	59,1	5,0
<i>A. platano-ides</i>	73,4	9,7
<i>A. negundo</i>	0,2	≤0,001
<i>A. saccharicum</i>	45,0	2,9
<i>R. pseudo-acacia</i>	47,2	7,0

чі меншою відвідуваністю порівняно з нативним *Q. robur*. Останній у списку за цією ознакою — вид *A. negundo*, який мурашки практично не відвідують.

Адвентивні види трав'янистих рослин за відвідуваністю мурашками умовно можна поділити на дві групи. До першої входять рослини, на яких мурашок немає (табл. 5.8): *P. septentrionale*, *H. tuberosus*, *A. artemisiifolia*, *S. canadensis*, до другої групи — відвідувані мурашками

види: *H. sosnowskyi*, *A. syriaca*.

Мурашки виявлено майже на кожній третій з досліджених рослин обох чужорідних видів. Вид *H. sosnowskyi* росте переважно на тінистих і зволжених ділянках (рис. 5.6, в). Відвідують борщівник переважно мурашки-інфлюенти, такі як *M. ruginodis*, *L. niger*, *T. crassispinus* (табл. 5.9, рис. 5.6, е). Найпоширенішим є *L. niger*.

Вид *A. syriaca* характерніший для добре освітлених ценозів (рис. 5.6, а, б). Найчисленніший вид мурашок — *F. cinerea*, що домінує на лучних ділянках (табл. 5.10).

Інфлюенти представлені в набагато меншій кількості. Ми виявили, як мінімум, 2 види попелиць, колонії яких відвідують і охороняють мурашки (рис. 5.6, ж—і).

Однозначної приуроченості мурашок до адвентивних деревних видів не встановлено. Рослини по-різному відвідуються мурашками. Вид *Q. rubra* мурашки відвідують досить добре, тому що на ньому трапляються колонії попелиць. Види

Таблиця 5.8. Відвідуваність мурашками різних видів адвентивних трав'янистих рослин

Вид	Загальна кількість рослин з мурашками, %	Середня кількість мурашок на 1 рослину, особини
<i>P. septentrionale</i>	0	0
<i>H. tuberosus</i>	0	0
<i>A. artemisiifolia</i>	0	0
<i>S. canadensis</i>	0	0
<i>H. sosnowskyi</i>	34,6	0,5
<i>A. syriaca</i>	28,7	1,2

Таблиця 5.9. Розподіл різних видів мурашок на рослинах *Heracleum sosnowskyi*

Вид мурашки	Середня кількість мурашок на 1 рослину, особини	Трапляння, %
<i>Myrmica ruginodis</i>	0,12 ± 0,050	7,3
<i>Lasius niger</i>	0,32 ± 0,060	19,3
<i>Temnothorax crassispinus</i>	0,08 ± 0,020	6,0
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	0,006 ± 0,006	0,6
<i>Formica fusca</i>	0,013 ± 0,009	1,2

Таблиця 5.10. Розподіл різних видів мурашок на рослинах *Asclepias syriaca*

Вид мурашки	Середня кількість мурашок на 1 рослину, особини	Трапляння, %
<i>Formica cinerea</i>	1,1 ± 0,2	28,5
<i>Lasius niger</i>	0,05 ± 0,01	4,4
<i>Myrmica ruginodis</i>	0,003 ± 0,003	0,3
<i>Formica rufibarbis</i>	0,02 ± 0,01	0,6

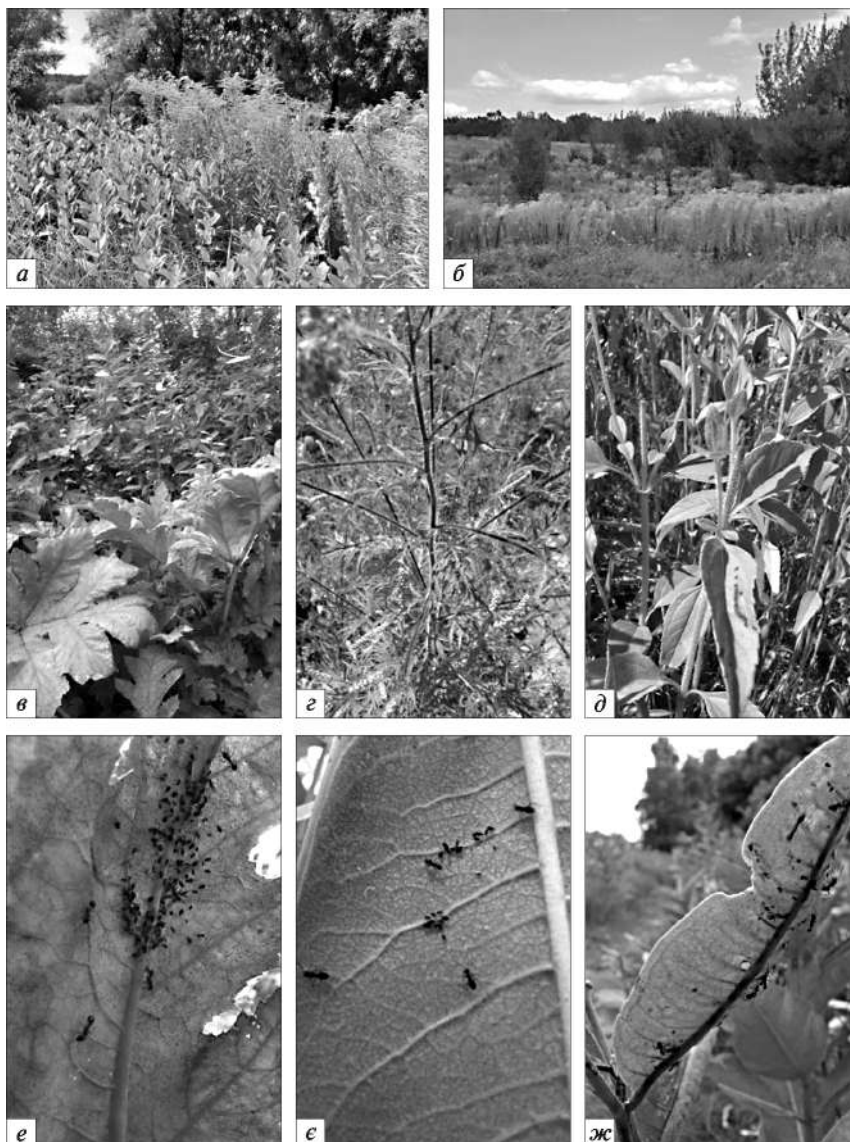
A. saccharicum і *R. pseudoacacia* переважно зростають на території скверів і парків, де видовий склад мурашок уже збіднений.

A. negundo мурашки майже не відвідують, що негативно діє на структуру їх асоціацій. Ця рослина часом формує густий ярус підліску, затінюючи нижні яруси, що негативно позначається на кількісних і якісних показниках мурашок. Крім того, на клені ми не виявили попелиць, які є для мурашок основним вуглеводним ресурсом.

Трав'янисті адвентивні види ми поділили на 2 групи за наявністю—відсутністю попелиць. До першої входять види *P. septentrionale*, *H. tuberosus*, *A. artemisifolia*, *S. canadensis*, що не мають попелиць або в них сильно розвинені трихоми (рис. 5.6, з, д), які дуже ускладнюють відвідування таких рослин мурашками. Другу групу складають рослини з попелицями (*H. sosnowskyi*, *A. syriaca*, *I. parviflora*), які не мають виражених трихом і часто відвідуються мурашками.

Таким чином, адвентивні види рослин можуть впливати на структуру асоціацій мурашок як позитивно, даючи ресурс, так і негативно, заміщуючи місцеві види рослин. Заміна місцевих рослин чужорідними видами, які не відвідуються, призведе до деградації асоціацій мурашок, випаданню з їх складу видів-домінантів, які утворюють їхню структуру. Для багатовидових асоціацій

мурашок в умовах рослинних угруповань з адвентивними видами основні визначальні фактори структури такі: а) наявність ресурсу (колоній попелиць) на чужорідних рослинах; б) доступність рослин у відвідуванні; в) відстань до лісових масивів.



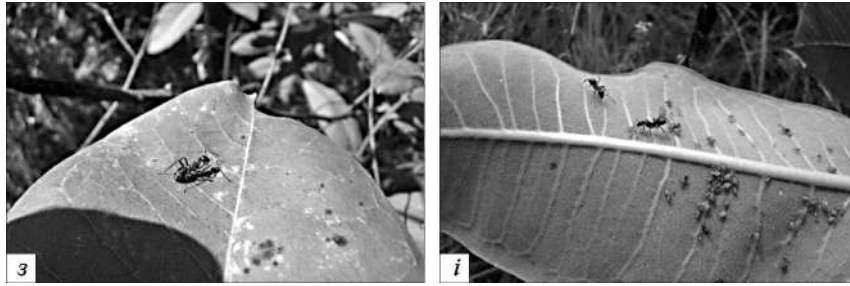


Рис. 5.6. Мурашки та досліджувані біотопи:

а — луки, сформовані *Solidago canadensis* та *Asclepias syriaca*; *б* — польові ділянки, що заростають *S. canadensis*; *в* — ділянка, сформована *A. syriaca* та *Heracleum sosnowskyi*; *г*, *д* — трихоми на пагонах *Ambrosia artemisifolia* та *Helianthus tuberosus*; *е* — робочі особи *Myrmica ruginodis* разом з колонією попелиць на листі *H. sosnowskyi*; *є* — робочі особи *Lasius niger* разом з колонією попелиць на листі *A. syriaca*; *ж* — робочі особи *Formica cinerea* разом з колонією попелиць на листі *A. syriaca*; *з* — робоча особина *Formica rufibarbis* на листі *A. syriaca*; *і* — робочі особи *F. cinerea* разом з колонією попелиць (інший вид) на листі *A. syriaca*

Схема моніторингу популяцій інвазійних видів мурашок і консортивних зв'язків аборигенних видів мурашок з адвентивними видами судинних рослин. Ми запропонували схему моніторингу популяцій інвазійних видів мурашок. Нижче розглянуто його етапи.

1. Оцінювання величини інвазії. Візуально визначають фронт поширення виду в межах досліджуваної території (наприклад, населеного пункту). Виявляють ділянки з максимальними показниками кількості інвазійного виду мурашок, які є осередками його поширення. Суміжні населені пункти оглядають на наявність чи відсутність колоній інвазійного виду мурашок.

2. Визначення категорій модельних ділянок з інвазійним видом мурашок, з ним та з аборигенними видами, а також без інвазійного виду. Порівнювання видового складу мурашок у цих категоріях.

3. Моніторинг щільності гнізд інвазійного виду на зайнятих ним територіях. Маршрутний метод дає змогу визначити ділянки з різною щільністю гнізд. Визначення центру (або первинного поселення), звідки набула поширення інвазія, а також вторинних поселень і поодиноких колоній, які є фронтом поширення інвазійного виду.

4. Картування всіх 3 типів і поділ на 2 категорії: монокалічні та полікалічні поселення. За співвідношенням колоній таких ти-

пів проводять порівняльний аналіз стану популяцій у різних частинах вторгнення (первинне, вторинне поселення, поодинокі колонії).

5. Методом рамок для визначення динамічної щільності оцінюють міжвидові відносини та кількісні показники інвазійного та аборигенних видів мурашок на ділянках 3 типів.

6. Оцінювання кормової бази інвазійного виду мурашок, тобто дерев, на які ведуть кормові дороги мурашок інвазійного виду. Збирають попелиць, які є симбіонтами мурашок. Вимірюють діаметр дерев, вказують їх видовий склад. Це дає змогу оцінити вік дерев і трапляння мурашок на деревах різних видів.

7. Загальний комплексний аналіз зібраного матеріалу. Використання статистичних методів оцінювання стану популяції інвазійного виду мурашок на досліджуваній території.

Моніторинг популяцій адвентивних видів рослин складається з таких етапів.

1. Виявлення модельних ділянок, де є рослини-адвенти, а також аборигенні види рослин.

2. Оцінювання кожної рослини на наявність мурашок — на всій рослині (трав'янисті види), на стовбурі заввишки до 1,8 м (дерева). Вказують видовий склад мурашок, які відвідують рослину, а також показники їх кількості.

3. Оцінювання трапляння мурашок на чужорідних і аборигенних видах рослин у межах одного біотопу. Серед аборигенних видів оцінюють найпоширеніші та характерні для досліджуваного біотопу в межах одного ярусу рослинності.

4. Порівняльний аналіз трапляння мурашок на рослинах-адвентах та аборигенних видах з використанням статистичних методів.

5. Аналіз ієрархічної структури асоціацій мурашок у виборках з адвентивними та аборигенними видами рослин.

6. Загальний комплексний аналіз зібраного матеріалу. Висновки щодо змін у мірмекокомплексах за наявності адвентивного виду рослин.

ІНВАЗІЯ ГОРИХВІСТКИ ЧОРНОЇ (*PHOENICURUS OCHRUIROS*) В УКРАЇНІ

Горихвістка чорна *Phoenicurus ochruiros* (S.G. Gmelin, 1774) — представник родини мухоловкових (*Muscicapidae*), ряду горобцеподібних птахів (*Passeriformes*). В умовах України горихвістка чорна — чужорідний вид. За походженням вона є склерофільним птахом гірських ландшафтів (рис. 6.1).

Первинний ареал горихвістки чорної охоплює гірські райони Південної Європи, Північної Африки, Малої Азії, Грузії (Кесслер, 1851). Тут вона гніздиться в тріщинах і нішах скель. З другої половини XX ст. європейський підвид горихвістки чорної (*Ph. o. gibraltariensis*) активно розселяється у північному і східному напрямках. Адаптуючись до урбанізованих ландшафтів і заселяючи населені пункти, горихвістка чорна поступово розширила ареал гніздування до Калінінграда (Лыков, 2007), Санкт-Петербурга (Иовченко, Занин, 2010), Уфі (Бехтерева, 2008), південних областей України і прибережних районів Чорного моря (Корзюков, Бондарь, 2011) та Криму (Бескаравайный, 2012), пристосувавшись до умов різних природно-географічних зон.

Перші відомості про горихвістку чорну для України наведено з праці К.О. Кесслера (1851), який зазначив, що на території України ці птахи спостерігаються надто рідко. В околицях Києва К.О. Кесслер реєстрував горихвістку чорну лише 2 рази на весняному прольоті, пізніше А. Данилович (1925) навесні 1924 р. описав поодинокую особину птаха цього виду. На території Харківської обл., за даними М.М. Сомова (1897), горихвістка чорна у XIX ст. не з'являлась навіть як залітний птах.

У другій половині XX ст. горихвістку чорну описано як гніздового птаха Київської обл., Карпат, західних областей Полісся та Лісостепу (Гладков, 1954), Сумської обл. (Книш, 2013). З 1970-х років горихвістки почали гніздитися на території Харківської обл. (Кривицький, 1988), а на сучасному етапі розселення

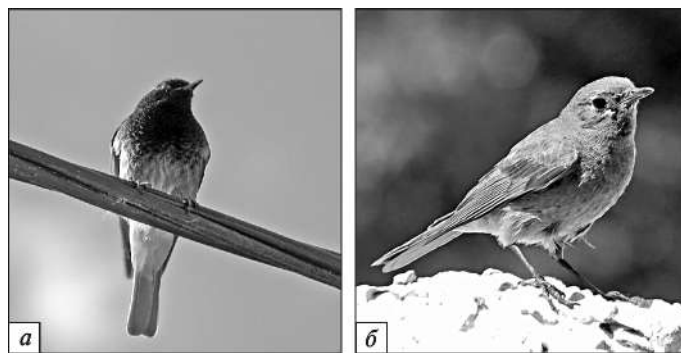


Рис. 6.1. Самець (а) і самка (б) горихвістки чорної. Фото Т.В. Шупової

стали тут численними (Волонцевич, 2012). У 1980-х роках горихвістка чорна з'являється у степовій зоні України (Олейник, 2005), а у 1990-х роках активно освоює південні області України та узбережжя Чорного моря (Кошелев, Пересадько, 1996; Корзюков, Бондарь, 2011). У Криму горихвістку чорну спостерігали лише на прольоті та взимку, а гніздитися вона стала лише у XXI ст. і на цей час є рідкісним гніздовим птахом. Останніми роками на півострові чисельність горихвістки у сезон міграцій збільшилась (Бескаравайный, 2012). На сьогодні вся територія України увійшла до гніздового ареалу горихвістки чорної (Серебряков, 2012).

Змінюються і місця зимівлі чорної горихвістки. До середини XX ст. ареал зимівлі птахів європейського підвиду був обмежений Південною Францією, Іспанією, Італією, Грецією, островами Середземного моря, Африкою, Західною Азією та Індією (Гладков, 1954).

У XX ст. птахи почали зимувати у південних областях України (Кошелев, Пересадько, 1996; Корзюков, Бондарь, 2011), у Криму (Костін, 1983), на півдні Росії (Хохлов та ін., 2003) та у Західній Європі (Роотсмяэ, 1991). Періодично горихвістку чорну зареєстровано у зимовий період у Харкові (Баник, 2003) та Києві (Шупова, 2014а). У XXI ст. у степовій зоні України горихвістка чорна також стала рідкісним, але регулярно зимуючим (Олейник, 2005), а у Криму постійним зимуючим видом (Бескаравайный, 2012).

Матеріал, зібраний на територіях Києва, Кривого Рогу та їх околицях у 2012—2015 рр. Чисельність і біотопічний розподіл горихвістки чорної визначали *методом обліку чисельності птахів на маршрутах*, за Г.А. Новіковим (1953). Обираючи ділянки для стаціонарних досліджень, ми орієнтувались на загальноприйняті кла-

сифікації біотопів міст України, розроблені раніше (Лопарьов, 1997; Бокотей, 1999; Скільський, 2000), згрупувавши їх у блоки і надавши пріоритет тим елементам структури міста, які відіграють значущу роль у розподілі населення горихвістки чорної. Для обліку чисельності птахів та щільності їх гніздування ми заклали 70 постійних маршрутів завдовжки від 300 до 2000 м у біотопах, різних за градієнтом антропогенного впливу. Загальна довжина модельних ділянок становила близько 120 км.

Ступінь антропогенного навантаження на біотоп оцінювали у балах за власною схемою. Враховували частки трансформованої території (2 бали за 1—10 % площі трансформованих ділянок), частку території, яка безпосередньо знаходиться під впливом відвідувачів, що не підлягає контролю (2 бали за 1—10 %), відвідування біотопів людьми (1 бал за 1—10 осіб/км маршруту), наявність котів і собак, що вільно пересуваються територією біотопу (1 бал за 1—3 особини тварин/км маршруту), у трансформованих ділянках враховували і частку території, відведену під зелені насадження (–1 бал за 1—10 %).

Приліт, проліт, післягніздовий період і відліт вивчали за стандартною схемою (Новиков, 1953). Коефіцієнт обирання обчислювали за методикою В.Н. Мамонтова (2009): $K = n/l$, де n — частка пар птахів на маршруті; l — частка довжини маршруту в певному типі біотопу від загальної.

Для числового викладення ступеня синантропності горихвістки чорної використовували відповідний індекс (Nuorteva, 1963, цит. за: (Клауснітцер, 1990)): $Si = (2a + b - 2v)/2$, де a — частка пар виду, що гніздиться в урбанізованих біотопах (тут — середній показник для масивів багатоповерхової та індивідуальної забудови); b — частка пар виду у змінених біотопах (паркових насадженнях); v — частка пар виду у природних біотопах (ліси, узбережжя водойм, луки). Індекс може мати значення від +100 до –100. Бальна характеристика ступеня синантропності розподілена так:

- +100...+76 — явне обирання щільно заселених людиною територій;
- +75...+50 — явне обирання заселених людиною територій;
- +50...+18 — обирання заселених людиною територій;
- +17...–24 — незалежність виду від поселень людини;
- 25...–50 — обирання не заселених людиною територій;
- 50...–100 — уникання поселень людини.



Рис. 6.2. Схема популяційного моніторингу чужорідних видів птахів у трансформованому середовищі

Дослідження горихвістки чорної на обраних модельних територіях проводили відповідно до розробленої нами схеми моніторингу (рис. 6.2) популяцій чужорідних видів птахів. Під час робіт за цією схемою отриманий матеріал, з одного боку, дає змогу аналізувати шляхи заселення чужорідним видом нових територій, а з іншого — виявляти ресурси території, які сприяють її заселенню саме цим видом.

Горихвістка чорна обживає нові території шляхом заселення урбанізованих біотопів і у межах вторинного ареалу є синантропним птахом. Тому для порівняння стану адаптації горихвістки чорної до умов трансформованого середовища різних регіонів центральної України ми досліджували модельні популяції птахів селітебних зон міст Києва і Кривого Рогу та їх околиць.

Київська модельна територія розташована на межі лісової та лісостепової природно-географічних зон у середній течії р. Дніпро. Територія сильно трансформована та густо населена. Села настільки щільно прилягають до Києва, що вулиця села переходить у вулицю міста без будь-якої межі. Оточують міський агло-

мерат мозаїчно розміщені лісові масиви, луки, поля, дачні ділянки і села. Райони багатоповерхової забудови охоплюють як центральну частину Києва, так і його периферію, перетворюючись у гігантський масив, який включає парки, підприємства, будівельні майданчики. В останньому десятиріччі у центральній частині Києва розбудовуються висотні житлові споруди, що збільшує ярусність старих кварталів міста. Райони індивідуальної забудови розташовані фрагментарно і займають незначну частку міста. В них спостерігається тенденція будівництва великих 2—3-поверхових будинків, які зводять територію присадибних ділянок до величини клумби і створюють подібність біотопу з районами багатоповерхової забудови. Збільшення території Києва призвело до того, що лісові урочища, які раніше належали до зеленої зони, опинилися в оточенні житлових кварталів і перетворилися на лісопарки. Місто Київ досліджували як на правому, так і на лівому березі Дніпра, а також на о-ві Труханів та в урочищі Горбачиха. Як постійні ділянки обрано також села Хотів і Вигурівщина. Додаткові спостереження проводили в парку «Совки», заказнику місцевого значення «Біла Діброва» (Броварський р-н), Боярському лісництві, а також у селах Новосілки Києво-Святошинського р-ну і Троєщина. На території невеликих населених пунктів простежується деяка диференціація в інтенсивності забудови. Так, селища, прилеглі до Києва, забудовують великими котеджами і мікрорайонами багатоповерхових багатоквартирних будівель.

Криворізька модельна територія також охоплює велике місто Кривий Ріг (населення 700 тис. осіб) та його околиці. Вона розташована у Дніпропетровській обл. у середньостеповій підзоні степової зони України у середній течії р. Інгулець. У зв'язку з видобутком руди Криворізького залізорудного басейну ландшафти сильно трансформовані на величезній площі. Більш як 3/4 території, що оточує місто, є сільськогосподарськими, урбанізованими й техногенними біотопами. У процесі розвитку міста до його складу поступово увійшла велика кількість рудників і супутніх з ними поселень робітників. У результаті була створена єдина урбано-техногенна агломерація. У зв'язку з цим ландшафт Кривого Рогу різноманітний. Житлові райони різного типу забудови межують з промисловими гігантами та їх буферною зоною. Водночас житлові масиви межують зі слабкотрансформованими біотопами, які місцеві жителі використовують для відпочинку. Слабкотрансформовані ділянки невеликі і непридатні для господар-

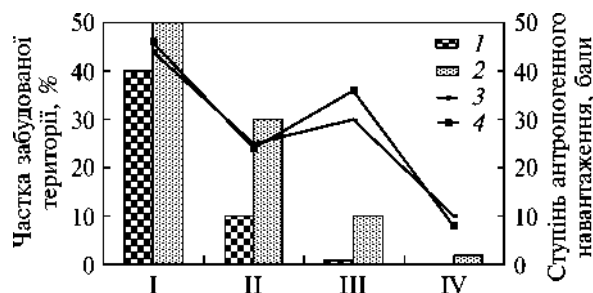
ського використання як у межах міста, так і на його околицях. Це, як правило, степові балки, зарості чагарників або круті береги річок Інгулець і Саксагань. Своєрідною є структура селітебної зони міста. В минулому практично вся вона складалася з районів індивідуальної забудови. Нині ці райони розташовані фрагментарно, але великими масивами і охоплюють суттєву площу Кривого Рогу. У 1950—1980-х роках уздовж центральних вулиць були збудовані 5—9-поверхові будівлі житлового та службового призначення. Проте всередині дворів, як і раніше, знаходяться одноповерхові будинки індивідуальної забудови. У 1980—1990-х роках на околиці Кривого Рогу на місці сільськогосподарських земель були створені спальні масиви 9—16-поверхових будинків. На сьогодні житлове будівництво у місті ведеться слабо: окремі багатоповерхові споруди вбудовують на придатні ділянки у старих районах міста. До Криворізької модельної території входить також стаціонарна ділянка на березі р. Інгулець, у районі с. Лозуватка Криворізького р-ну. Вона представлена типовим для регіону комплексом степового різнотрав'я з виходами гранітних скель на поверхню ґрунту та пологих балок, порослих деревною рослинністю. У зв'язку з тим що територія стаціонару при господарському використанні викликає зайві труднощі, біотоп зберіг свій природний вигляд, його використовують лише як зону відпочинку населення.

У модельних селітебних зонах градієнт забудови біотопів і градієнт антропогенного навантаження різняться. Київ забудований щільніше, ніж Кривий Ріг, але найбільші відмінності з'являються у забудові районів приватного сектору і парків. Забудова слабкотрансформованих біотопів Кривого Рогу відсутня. При цьому антропогенний вплив на біотопи селітебної зони Києва несе негативніше навантаження, ніж у Кривому Розі (рис. 6.3).

Характер територіального розподілу горихвістки чорної залежить від видоспецифічних потреб птахів, умов існування, що доступні птахам у біотопах конкретного населеного пункту, та від особливостей індивідуальної поведінки птахів з різних популяцій, отриманих у процесі онтогенезу. За результатами спостережень у гніздовий період 2012—2015 рр., у середньому щільність гніздування горихвістки чорної у селітебних зонах модельних ділянок близька за значеннями: у Києві — 1,3, у Кривому Розі — 1,2 пар/км². У гніздовій орнітофауні у цілому цей вид займає відповідно близько 0,5 та 0,6 %. Щільність обох модельних популяцій виду за перерахунку на регіон у цілому однакова — 0,8 пар/км².

Рис. 6.3. Антропогенне навантаження та забудова модельних біотопів:

1, 3 — Кривий Ріг; 2, 4 — Київ; квартали: I — багатоповерхової забудови, II — індивідуальної забудови; III — парки; IV — слабкотрансформовані біотопи



В околицях Києва горихвістка чорна гніздиться з другої половини ХХ ст. (Гладков, 1954), тобто близько 50 років. За результатами наших досліджень, проведених на територіях Кривого Рогу та деяких населених пунктів Дніпропетровської, Кіровоградської і Полтавської областей в період з 1987 по 1999 р., горихвістка чорна тут не гніздилася (Шупова, 2014б). Отже, її інвазія на сході та півдні Центральної України відбулася вже у ХХІ ст., період гніздування тут становить близько 15 років. На сьогодні в Україні горихвістка чорна є звичайним гніздовим птахом селітебних зон і населяє різноманітні їх біотопи.

Розподіл щільності гніздування горихвістки чорної у порівнюваних великих містах різний. У Кривому Розі щільність гніздування виду є найбільшою у кварталах індивідуальної забудови, причому показник її тут значно вищий, ніж в інших біотопах. У Києві населення птахів розсосереджене по біотопах рівномірніше, а найщільніше заселені квартали багатоповерхової забудови (рис. 6.4).

У цілому понад 40 % птахів криворізької популяції горихвістки чорної селиться у кварталах індивідуальної забудови, а київської — у кварталах багатоповерхової забудови (рис. 6.5).

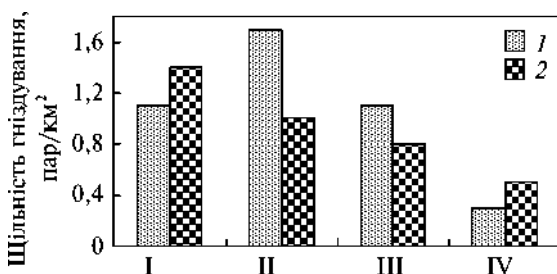


Рис. 6.4. Щільність гніздування горихвістки чорної модельних популяцій: 1 — Кривий Ріг; 2 — Київ. Інші умовні позначення див. на рис. 6.3

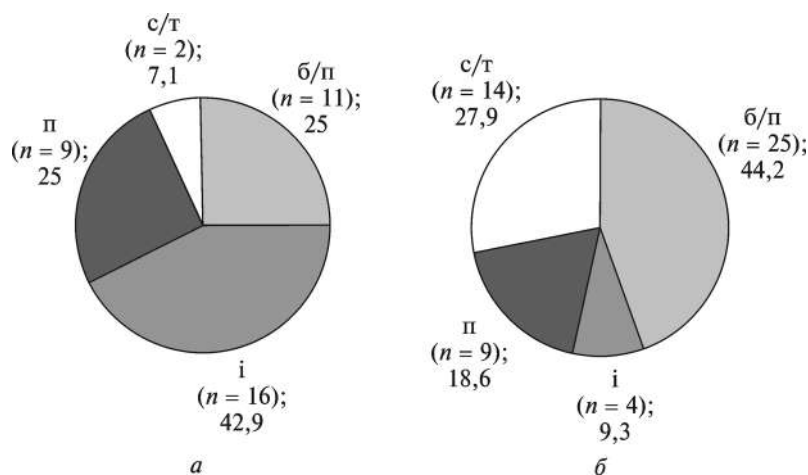


Рис. 6.5. Розподіл горихвістки чорної за основними типами біотопів Кривого Рогу (а) і Києва (б).

Біотопи: б/п — квартали багатоповерхової забудови, і — квартали індивідуальної забудови, п — парки; с/т — слабкотрансформовані біотопи; *n* — кількість біотопів

Показники коефіцієнтів обирання, при гніздуванні птахів, істотно різняться (рис. 6.6) у різних регіонах. Найбільший коефіцієнт для Криворізької популяції птахів — у кварталах індивідуальної забудови. У слабкотрансформованих біотопах він найменший. Враховуючи, що квартали багатоповерхової забудови безпосередньо межують у старій частині міста з кварталами індивідуальної забудови, а на периферії — зі слабкотрансформованими біотопами, розподіл горихвістки чорної за біотопами Кривого Рогу демонструє залежність і від навколишніх ландшафтів. Серед біотопів Києва найпривабливішими для горихвістки чорної

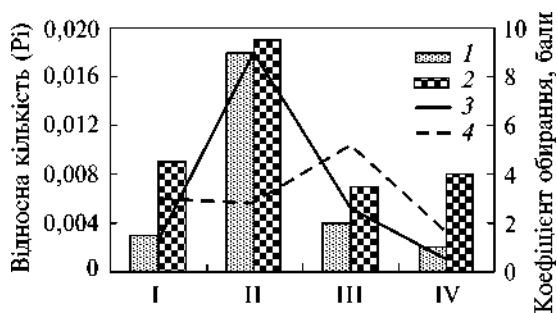


Рис. 6.6. Заселення горихвісткою чорною біотопів. Відносна кількість: 1 — Кривий Ріг, 2 — Київ; коефіцієнт обирання: 3 — Кривий Ріг, 4 — Київ; I — квартали багатоповерхової забудови; II — квартали індивідуальної забудови; III — парки; IV — слабкотрансформовані біотопи

є міські парки. У цілому амплітуда коефіцієнта обирання видом біотопів Кривого Рогу значно ширше, ніж Києва.

Коливання відносної частки горихвістки чорної в угрупованнях птахів, що гніздяться, та коефіцієнта обирання птахами біотопів Кривого Рогу синхронні, на відміну від цих коливань у біотопах Києва. Отже, можна дійти висновку, що криворізька популяція птахів більш адаптована до регіону існування, ніж київська.

Найбільші відмінності умов існування двох модельних територій спостерігаються у слабкотрансформованих біотопах. Зазначені біотопи Криворіжжя містять дуже мало споруд і, як наслідок, мають недостатньо гніздових стацій, необхідних горихвістці чорній. Тут птахи влаштовують гнізда на металевих опорах ліній електропостачання. Відповідно, горихвістка чорна демонструє низькі показники коефіцієнта обирання цих біотопів і відносну частку в орнітофауні слабкотрансформованих біотопів Кривого Рогу та його околиць.

Слабкотрансформовані біотопи Києва різноманітніші. Для їх характеристики частку горихвістки чорної в угрупованнях птахів було проаналізовано в іншому ряду біотопів міста. Так, відносна частка горихвістки чорної збільшується у ряду біотопів Києва: парки → лісопарки → узбережжя водойм → квартали міських забудов (Шупова, 2014а). Водойми Києва, як правило, є зоною відпочинку або зоною техногенного використання. Їх узбережжя істотно забудовані, містять звалища будівельних матеріалів. Водночас рівень впливу фактора занепокоєння на узбережжі і в лісопарках нижчий, ніж у парках Києва, які постійно зазнають тиску відпочивальників, що суттєво знижує ступінь обирання птахами парків.

Збільшення кількості споруд у біотопі призводить до підвищення щільності гніздування горихвістки чорної. Однак це є аномальним ефектом адаптації птахів до умов проживання з відсутністю звичних гніздових стацій. Найпривабливішими для заселення птахами є території, ступінь забудови яких становить близько 10 % (рис. 6.7).

У цілому відносна частка горихвістки чорної в орнітофауні Криворіжжя становить 0,006, а в орнітофауні Києва і його околиць — 0,005. Середня щільність гніздування птахів по регіону однакова — 0,8 пар/км². Таким чином, за 15 років опанування горихвісткою чорною Криворіжжя птахи заселили регіон з середньою для Центральної України щільністю, а їх популяція у гніз-

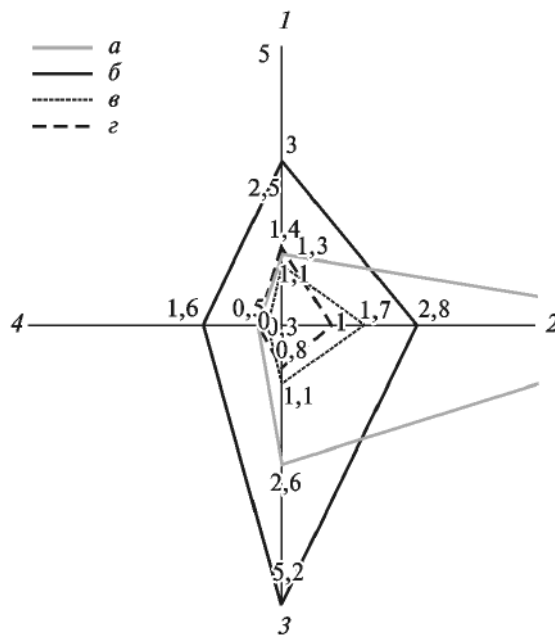


Рис. 6.7. Заселення горихвісткою чорною гніздових біотопів селітебних зон залежно від ступеня їх забудови.

Біотопи: 1 — квартали багатоповерхової забудови, 2 — квартали індивідуальної забудови, 3 — парки, 4 — слабкотрансформовані біотопи; *коефіцієнт обираючості:* а — Кривого Рогу, б — Києва; *щільність забудови:* в — у Кривому Розі, г — у Києві

довому орнітокомплексі сягнула частки, більшої, ніж популяція виду у Києві, період адаптації якої до умов Центральної України становить більш як півсторіччя.

Розподіл показників щільності забудови та коефіцієнтів обираючості біотопів вказує на те, що заселення Кривого Рогу горихвісткою чорною розпочалося внаслідок її адаптації до кварталів індивідуальної забудови. З цих біотопів птахи розселились у квартали багатоповерхової забудови і парки, розміщені поряд. Ї лише коли птахи стали численними в центрі міста, вони почали опановувати його периферію. Нині у селітебній зоні Кривого Рогу щільність гніздування горихвістки чорної дорівнює 1,2 пар/км². У центральних районах птахи заселяють квартали багатоповерхової забудови будь-якої архітектури. На околиці міста у спальних районах 9—16-поверхової забудови горихвістка чорна спостерігається не всюди. Деякі мікрорайони міста, насичені видоспецифічними гніздовими стаціями, все ще не заселені птахами. Тому можна говорити про те, що процес адаптації горихвістки чорної до території Кривого Рогу не закінчений (Шупова, 2014б).

За результатами визначення індексу синантропності, який для криворізької популяції горихвістки чорної становить +87,5, птахи

належать до категорії видів, які надають перевагу територіям, що щільно заселені людиною (Шупова, 2014б). Для популяції горихвістки чорної у м. Чернівці індекс синантропності дорівнює +92, тобто птахи належать до тієї самої категорії видів (Скильський, 2001). Для популяції Києва показник індексу синантропності нижче +24, птахи належать до категорії видів, які надають перевагу територіям, заселеним людиною (Шупова, 2014а). Отже, в умовах проживання горихвістки чорної в Україні синантропність її популяцій знижується у північному та східному напрямках. Утім навіть за високої синантропності популяції та за наявності вибору птахи віддають перевагу не надто населеним людиною територіям.

Невеликі населені пункти Центральної України заселені горихвісткою чорною фрагментарно. Птахи виявлені не на всіх облікових лініях, хоча проживають в усіх селищах. Швидше за все це пов'язано з особливостями ведення господарства тут і з впливом фактора занепокоєння. Суттєве значення також мають відсутність високих споруд і насиченість невеликих селищ свійськими котами (*Felis silvestris catus* L.), що в поєднанні дуже ускладнює гніздування досліджуваного виду. Охоче заселяють горихвістки чорні невеликі бази відпочинку, які часто складаються з 1—2 десятків споруд, які розміщені в природних біотопах. Причому на кожній з таких баз можуть селитися 2—3 пари птахів.

На сьогодні на обох модельних територіях горихвістка чорна є звичайним гніздовим птахом селітебної зони. На місцях гніздування у Центральній Україні горихвістки з'являються наприкінці березня — в першій декаді квітня. Найранішу появу горихвістки чорної київської популяції зареєстровано 24 березня, а криворізької — 17 березня 2015 р.

Одразу після прильоту самці займають гніздові ділянки і охороняють їх від конкурентів. Іноді відбуваються бійки птахів за місце, придатне для влаштування гнізда. Причому у територіальних конфліктах беруть участь не лише самці, а і самиці. Ми спостерігали навіть бійки двох самиць із сусідніх гніздових ділянок. Звичайним у територіальній поведінці горихвістки чорної виявили таке явище, коли самці сусідніх ділянок прилітають на голос самця у процесі його вокалізації і спостерігають за ним зі своєї гніздової ділянки, але ніяких проявів агресії не проявляють і гніздових кордонів не порушують. Іноді вони вокалізують у відповідь, іноді лише спостерігають. Як присаду для голосового маркування гніздової ділянки самці горихвісток у населених пунк-

тах обирають дахи будинків, антени, огорожі, стовпи системи освітлення. Гнізда горихвістка чорна розміщує під дахами, на горищах, щілинах у стінах будинків, опорах мостів, у стовпах ліній електромереж і електричного освітлення, каркасах недобудованих споруд, коробках розподілу електромережі, приміщеннях господарського використання, промислових конструкціях, трубах, штучних гніздах.

Проте є приклади нетипового розміщення гнізд птахами. У Івано-Франківській обл. знаходили гнізда, прикріплені птахами до декількох стебел трав'яних рослин на висоті 0,4–0,5 м, на відстані від 100 до 500 м до будівель (Скільський, 1992; Годованець, 1993). У будівлі під дахом також гніздилася пара птахів. При цьому І.В. Скільський наголошує, що пташенята у нетиповому гнізді були суттєво молодші, ніж на сусідніх ділянках. У київській популяції птахів ми також знаходили нетиповий спосіб гніздування птахів. Так, 12.07.2012 р. спостерігали пташеня чорної горихвістки у пуховому оперенні на гілці ялини звичайної (*Picea abies* L.) углибині крони на висоті близько 2 м. Літати пташеня було нездатне. Поряд ми спостерігали і дорослих птахів з кормом, але саме гніздо не знайшли. Найімовірніше пташеня залишило гніздо, пересуваючись по гілці пішки. Ялина близько 10 м заввишки росте в алеї вздовж тротуару у кварталі навчальних корпусів Національного університету біоресурсів і природокористування. На наш погляд, такі нетипові випадки влаштування гнізд можна спостерігати, якщо в регіоні повноцінних гніздових пар утворюється більше, ніж є у наявності придатних гніздових територій. Менш агресивні пари або пари, що прилетіли з міста зимівлі пізніше і не встигли зайняти типові гніздові стації, мають можливість знайти гніздові ділянки за межами забудованих територій. Ті особини, для яких характерна висока індивідуальна пластичність гніздової поведінки, використовують не типові для виду гніздові стації. До цього ж результату може привести і порушення процесу гніздування, коли виникає загроза для пташенят на місці, в якому влаштоване гніздо, або гніздо розоряють, а гніздові ділянки, що є поряд, зайняті іншими парами (рис. 6.8).

Висота розміщення гнізда ($n = 90$) від 0,5 до 40 м. Пристосовуючись до гніздування у житлових кварталах, птахи збільшують висоту розміщення гнізд (до 3–40 м) порівняно з такою у парках і слабкотрансформованих біотопах (0,5–10 м). Збільшення висоти розміщення гнізд гарантує птахам безпеку і нівелює прес хижаків

і фактора занепокоєння. У селітебній зоні міст, які населяє горихвістка чорна найщільніше, відстань між гніздовими ділянками варіює від 500 до 100 м. Медіана і мода відстані між гніздовими ділянками в цих умовах становлять 200 м, що дає змогу вважати цю відстань оптимальною.

Основу гнізда горихвістка чорна виготовляє з товстих стебел трав і тонких гілочок деревних рослин. Лише в одному з розібраних гнізд ($n = 6$) були 2 гілки деревних рослин діаметром по 0,3 та 0,5 см. Другим ярусом горихвістки викладають шар м'якішого матеріалу. До його складу входять тоненькі стебла трав'янистих рослин, листя та суцвіття злаків, листя деревних рослин, луб'яні волокна. Лоток птахи вимощують тоненькими ніжними частинами трав'янистих рослин, мохом, вовною тварин, пір'ям і м'яким матеріалом антропогенного походження: ватою, синтетичними, бавовняними та вовняними нитками, м'яким папером. Слід зазначити, що, викладаючи гніздо нитками та папером, птахи розпушують їх і згортають по колу гнізда. Птахи північних популяцій Європи іноді утеплюють гнізда зовні також матеріалом антропогенного походження (Иовченко, Занин, 2010).

Маса гнізда горихвістки чорної суттєво коливається: 32,5—85,3 г (у середньому 45,2 г). Розміри гнізда варіюють менше (рис. 6.9). Найбільш сталим параметром є глибина лотка як у центральній, так і у північно-східній частинах України (Чаплигіна, Свинська, 2011; Книш, 2013).

Повна кладка у досліджених популяціях птахів — 5 яєць. Однак є кладки з 6 (Гладков, 1954) і 7 яйцями (Книш, 2013). Це засвідчує, що вид має більші репродуктивні можливості, але реалізує їх занадто рідко. Протягом репродуктивного сезону у досліджуваних популяціях зазвичай відбуваються 2 цикли гніздування. Перша кладка — на початку травня, друга — наприкінці червня—на початку липня. Інкубаційний період триває 13 діб, пташенята залишають гнізда у віці 16 днів. Пташенята першого виводка вилітають наприкінці травня—на початку червня. В обох



Рис. 6.8. Гніздо з пташенятами у трубі витяжної шафи. Фото Т.В. Шупової

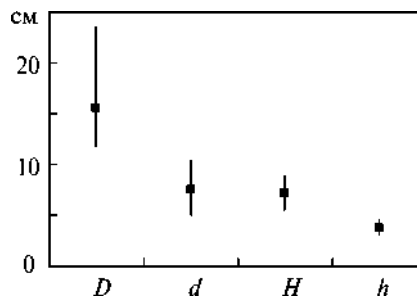


Рис. 6.9. Розміри гнізд ($n = 6$) горихвістки чорної в умовах Центральної України:

D — діаметр гнізда ($\pm 0,9$ м); d — діаметр лотка ($\pm 0,51$ м); H — висота гнізда ($\pm 0,52$ м); h — глибина лотка ($\pm 0,30$ м)

досліджуваних популяцій з урахуванням другої та заміщувальних кладок репродуктивний період горихвістки чорної розтянутий на все літо: пташенята останніх генерацій залишають гнізда на початку серпня. Втім у криворізькій популяції у гніздовому сезоні 2015 р. 7 вересня ми спостерігали молодих птахів, які нещодавно вилетіли з гнізда і жили разом з батьками. Цілком можливо, що це була третя генерація птахів за сезон.

Проміжок між першим та другим гніздуванням дорівнює 11–12 дням, протягом яких самка догодовує та навчає пташенят першого виводка, а самець будує нове гніздо. Під час усього репродуктивного сезону пара птахів використовує одну гніздову ділянку. У наших спостереженнях птахи селились у старих гніздах минулих років або гніздах своїх гніздових конкурентів — пліски білої (*Motacilla alba* L.), поновлюючи лоток і внутрішню вистилку гнізда. Є дані щодо гніздування горихвістки чорної у гніздах ластівки сільської (*Hirundo rustica* L.) (Чаплигіна, Савинська, 2011).

Успішність гніздування птахів висока: з гнізда вилітає 4–5 пташенят (у середньому 4,4 пташеняти/успішне гніздо). У досліджених виводках знайдено лише 1 випадок незаплідненого яйця. Ювенільна смертність здебільшого припадає на випадки загибелі гнізда загалом у результаті несприятливих погодних умов або розорення котами. Ми спостерігали загибель пташеняти від удару електроструму у гнізді, влаштованому у трансформаторній будці (рис. 6.10). У популяціях горихвістки чорної північно-східної частини України успішність гніздування — 80,6 % (Книш, 2013). М.П. Книш на-



Рис. 6.10. Загибель пташеняти горихвістки чорної, ураженого електричним струмом. Фото Т.В. Шупової

голошує, що для успішного гніздування чорної горихвістки найшкідливішою є дія фактора занепокоєння, а для пташенят, що вилетіли, — полювання свійських котів.

Після вильоту з гнізда смертність молодих птахів досить висока. Ми спостерігали, що до періоду самостійного життя доживало 0—3 птаха (0—60 % кількості молодих птахів, що вилетіли). Причиною загибелі їх є як свійські, так і природні хижаки, погодні катаклізми, транспорт. Молоді горихвістки найуразливіші до пресу хижаків у перші 8 днів після вильоту (Weggler, Leu, 2001). Це пояснюється тим, що пташенята вилітають досить слабкими. Вони вистрибують з гнізда самостійно, але перелітають ще погано. Тримаються на крилах невпевнено і не можуть дотримуватися потрібного вектора польоту. Самка відводить кожне пташеня в безпечне місце, приманюючи його кормом. Зазвичай пташенята починають вилітати з гнізда вранці. Найслабкіших і невпевнених пташенят самка виманює з гнізда кормом і уводить до тих, що вже вилетіли. Часто процес збирання самкою виводка в єдине місце триває весь день. Після вильоту за пташенятами приглядають обидва батьки, але на самку припадає більша частка турботи.

Наприкінці літа—на початку осені горихвістки тримаються невеликими групами. У регіоні гніздування птахи затримуються до кінця жовтня, іноді до листопада. Найпізніше ми спостерігали горихвістку чорну на гніздових ділянках у 2015 р. Птахи трималися до 20 листопада і навіть вокалізували у Києві до 19 жовтня, незважаючи на те що вночі іноді були приморозки. Раніше у жовтні в Києві реєстрували лише птахів, що мігрують, але не співають.

Важливим нюансом адаптації виду до проживання в регіоні є також можливість птахів використовувати умови Центральної України в зимовий період. Іноді поодинокі особини птахів траплялись в умовах центральної та північно-східної частин України взимку (Банік, 2011; Шупова, 2014а). Ми взимку спостерігали самців. Швидше за все це були перші особини, що прилетіли з місць зимівлі. На сьогодні місця зимівлі розташовані значно ближче, ніж на початку ХХ ст., тому найактивніші птахи мають можливість кочувати між територіями гніздування та зимівлі відповідно до погодних умов. Найактивніші самці, які ознайомилися з умовами гніздової території раніше за інших, швидше вибирають щонайліпші гніздові ділянки і розпочинають репродуктивний сезон. Така поведінка робить активних самців більш

конкурентоспроможними у створенні пари. Можливо, що потенційне обирання гніздових ділянок горихвісткою чорною відбувається ще восени. На користь цього припущення вказує і те, що осіння вокалізація птахів і затримка їх на гніздових ділянках максимально довго є складовою гніздової стратегії виду щодо утримання гніздових ділянок від конкурентів.

Згідно зі спостереженнями за поведінкою птахів, для горихвістки чорної характерна висока конкурентоспроможність щодо аборигенних видів. Так, цей чужорідний вид в антропогенному середовищі поділяє одну екологічну нішу разом з аборигенним — плискою білою. Птахи використовують однаковий гніздовий і кормовий ресурс. При цьому конфлікти між птахами двох видів не спостерігаються ні в період пошуку місця для будови гнізда, ні під час гніздування. Птахи обох видів в один період часу, і навіть одночасно оглядають придатні для гнізд порожнини будівель, а потім гніздяться на одній території. Ми встановили, що горихвістка чорна іноді використовує для гніздування залишені гнізда пліски білої. Спостерігали також випадок, коли пташенята пліски білої, які щойно вилетіли з гнізда, вимагали корм у самки горихвістки чорної, яка годувала свій виводок неподалік.

Агресивне відношення до горихвістки чорної іноді проявляють хатні горобці (*Passer domesticus* L.) на своїх гніздових ділянках. Систематично найближчим до горихвістки чорної є представник аборигенної фауни України — горихвістка звичайна (*Phoenicurus phoenicurus* L.). Стосунки цих видів на сьогодні є нейтральними. Горихвістка звичайна — дендрофіл. Птахи не конкурують за гніздові стації і можуть існувати разом на одній території лише в парках або районах старої одноповерхової забудови з великими присадибними ділянками. Ми відмічали, що самець горихвістки звичайної прилітав на спів самця горихвістки чорної і спостерігав, спокійно сидячи на присаді. Самець горихвістки звичайної прилітав також на запис пісні горихвістки чорної, яку демонстрували за допомогою мультимедійних пристроїв. Поведінка його в цьому разі нічим не відрізнялася: птах, як і під час співу живої горихвістки, спокійно сидів на одній і тій самій присаді. У пісні обох видів є подібні звукові блоки, тому, можливо, вона викликає зацікавленість птаха, близького за походженням, але у цілому агресії, характерної для конкурента, не виникає. З літературних даних відомий випадок розорення гнізда горихвістки чорної з пташенятами галкою (*Corvus monedula* L.) (Книш, 2013).

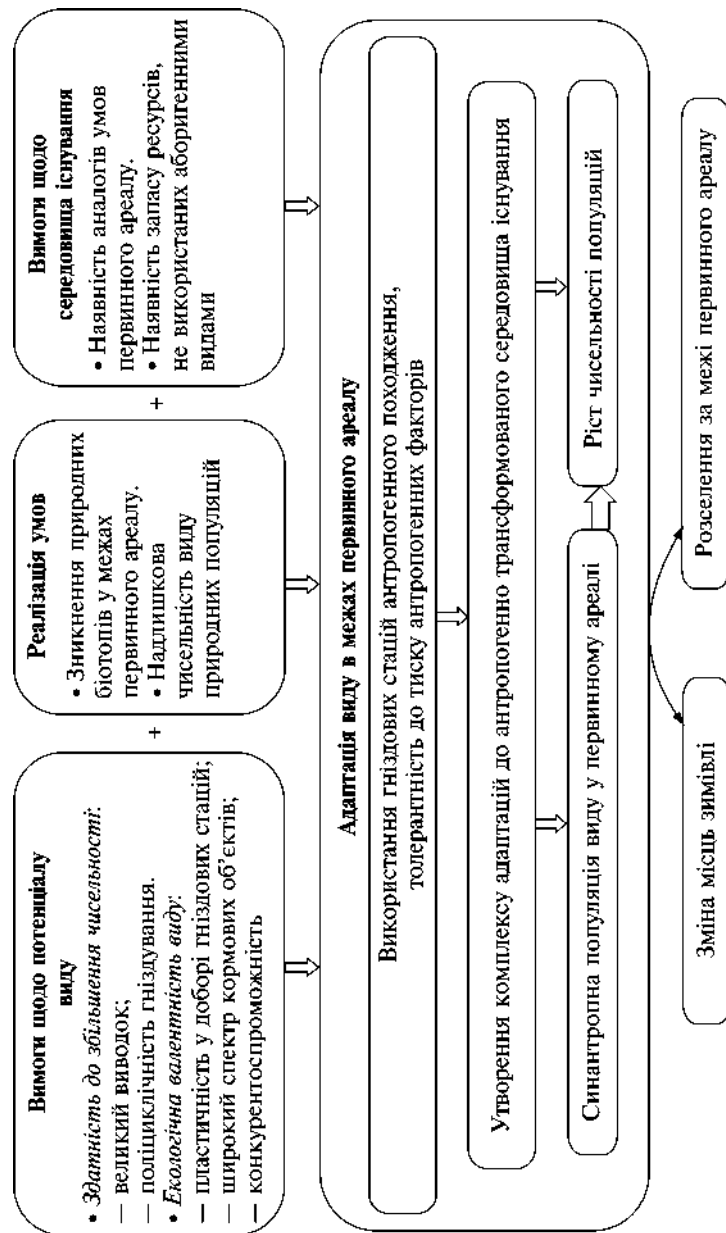


Рис. 6.11. Система адаптації горихвістки чорної до антропогенно трансформованого середовища

Шляхом порівняльного аналізу наших даних щодо адаптації різних популяцій горихвістки чорної до умов Центральної України та даних колег щодо популяцій птахів Північно-Східного регіону (Чаплиціна, Савінська, 2011; Книш, 2013) ми розробили схему адаптації горихвістки чорної до антропогенно трансформованого середовища (рис. 6.11).

Слід зазначити, що основою адаптації горихвістки чорної в нових умовах існування є саме лабільність індивідуальних поведінкових реакцій як відповіді на релізери, що керують інстинктивними блоками життєвого циклу птахів. Особливо яскраво вона проявляється у доборі різноманітних гніздових стацій, відсутніх у природних містах гніздування. Увагу потрібно звернути і на факти синхронізації птахами часу свого перебування на території гніздового ареалу зі сприятливими періодами погодних умов, навіть відвідування його іноді і у зимовий період.

У подальшому особливо актуально досліджувати молоді популяції горихвістки чорної центральної, північно-східної, східної та південної частин України. Важливими є також дослідження розвитку сталих популяцій в сенсі адаптації птахів до умов, що змінюються, на давно заселених ділянках.

За тривалого моніторингу популяцій чужорідних видів із різних регіонів країни та порівняльного аналізу можливо спрогнозувати розселення чужорідного птаха у майбутньому та вплив цього процесу на регіональні орнітокомплекси.

Установлено, що процес адаптації різних популяцій горихвістки чорної до умов існування в Україні різний за часом і триває від 15 років до більш як півстоліття. В умовах рівнинних територій ресурсом гніздових стацій для горихвістки чорної є споруди, завдяки яким птахи мали змогу освоїти значні ділянки, де відсутні необхідні види природні біотопи — скелі. Шляхом адаптації до урбанізованих умов існування горихвістка чорна на сьогодні є гніздовим видом фауни України і зимуючим видом її південних регіонів.

Можливості птахів для заселення країни не реалізовані, оскільки придатну для гніздування територію птахи заселяють фрагментарно і, отже, використовують не повністю. Щільність гніздування горихвістки чорної у селітебній зоні Центральної України сягає 0,8—1,7, у природних біотопах 0,3—0,5, у середньому по регіону — 0,8 пар/км².

Птахи надають перевагу тим біотопам, ступінь забудови яких становить приблизно 10 %. Незважаючи на це, птахи заселяють і біотопи з більшою щільністю споруд. За умови щільного населення горихвістки чорної оптимальна відстань між гніздовими ділянками становить 200 м. Кормові умови біотопу мають другорядне значення, оскільки для цих птахів характерна широка екологічна валентність у кормодобуванні.

Успішність гніздування горихвістки чорної — 4—5 пташенят (у середньому 4,4 пташеняти/успішне гніздо). Ювенільна смертність незначна, але смертність молодих птахів досить висока. До періоду самостійного життя доживає не більш як 60 % кількості птахів, що вилетіли з гнізда. Основою адаптації горихвістки чорної в нових умовах існування є лабільність поведінки, яка проявляється у доборі різноманітних гніздових стацій, відсутніх у природних біотопах первинного ареалу гніздування, зміні дат прильоту, відльоту та місць зимівлі, відвідуванні окремими особинами гніздових територій взимку.

Ступінь синантропності популяцій горихвістки чорної знижується у північному і східному напрямках і варіює у діапазоні +92...+24. Утім навіть за високої синантропності птахи віддають перевагу біотопам, не надто населеним людиною.

**АДАПТИВНА СТРАТЕГІЯ АДВЕНТИВНИХ
ТА АБОРИГЕННИХ ВИДІВ РУКОКРИЛИХ
(CHIROPTERA) ПАРКУ-ПАМ'ЯТКИ
САДОВО-ПАРКОВОГО МИСТЕЦТВА «ФЕОФАНІЯ»
НА ФОНІ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЛІСОСТЕПУ
УКРАЇНИ**

На сучасному етапі дослідження фауни хребетних і безхребетних змінюється видовий склад, що пов'язано з антропогенними факторами. До таких факторів належить інтродукція, і насамперед руйнація природних бар'єрів, результатом чого є вселення видів, що раніше не входили до складу місцевої фауни (Mooney, 2001; Загороднюк, 2006).

Рукокрилі як невід'ємна частина хребетних фауни наземних екосистем цікава і водночас унікальна систематична група ссавців уразливі щодо антропогенного впливу. Природні екосистеми Центрального Лісостепу України за останні 50 років зазнали значних трансформацій. Ландшафти стають все більш антропогенно трансформованими, тому дослідження рукокрилих, з огляду на їх уразливість, а також наявність чужорідних видів у місцевих угрупованнях тварин ряду Chiroptera є досить актуальними, особливо з позиції необхідності охорони. Приєднання України до низки міжнародних природоохоронних конвенцій і підписання угод, що стосуються охорони рукокрилих (Закон України «Про приєднання України до Конвенції 1979 року про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі», 1996; Закон України «Про приєднання України до Угоди про збереження кажанів в Європі», 1999; Закон України «Про Загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі в Україні на 2000—2015 рр.», 2000), — вагомий етап у доповненні природоохоронного законодавства в Україні на рівні євроінтеграції. Найважливішою є «Угода про охорону рукокрилих в Європі: EUROBATS». На цей час усі види рукокрилих фауни України занесено до Червоної книги України (2009).

Нижче розглянуто результати досліджень адаптивної стратегії адвентивних та аборигенних видів рукокрилих у межах пам'ятки

садово-паркового мистецтва (ППСПМ) «Феофанія» на фоні Центрального Лісостепу України та з'ясування особливостей їх існування в умовах трансформованого середовища.

Для досліджень і порівняння було обрано 4 дослідні території (Білушенко, 2013) — ППСПМ «Феофанія», Канівський природний заповідник, проєктований НПП «Холодний Яр» та м. Черкаси, серед яких ППСПМ «Феофанія» — це стаціонарний пункт досліджень.

7.1. Видовий склад рукокрилих ППСПМ «Феофанія» на фоні Центрального Лісостепу України

Видовий склад рукокрилих ППСПМ «Феофанія» налічує 9 видів, які належать до 6 родів родини Vespertilionidae (табл. 7.1, рис. 7.1). Враховуючи видовий склад рукокрилих України (Башта, 2015), Центрального Лісостепу України (Білушенко, 2013) та Європи (Battersby, 2010), видовий склад рукокрилих парку становить 26 % видового складу рукокрилих України, 69 % Центрального Лісостепу та 20 % видового складу Європи.

Усі види, що виявлено на території досліджених об'єктів, належать до 3 відомих фауністичних груп (Газарян, 2002). Мезофільна європейська група рукокрилих є ядром місцевої фауни, до якої входить переважна більшість виявлених тут видів, що адаптовані під зону помірного клімату регіону (рис. 7.2). Серед них на території ППСПМ «Феофанія» існує 7 видів (*Nyctalus noctula*, *N. leisleri*, *Pipistrellus pygmaeus*, *P. nathusii*, *Eptesicus serotinus*, *Vespertilio murinus*, *Plecotus auritus*). У зоогеографічному аспекті не-

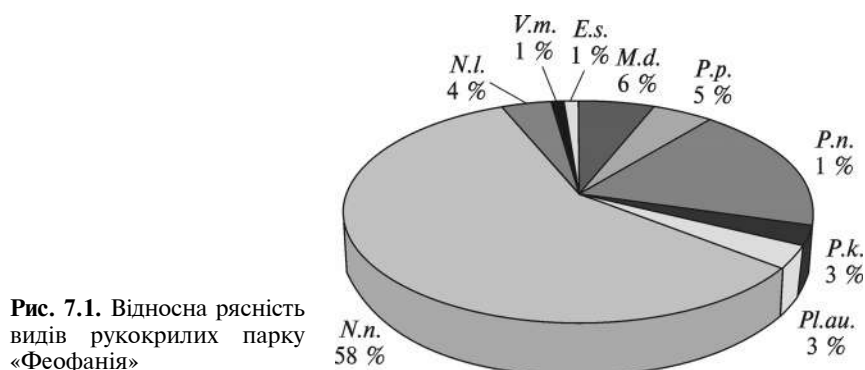


Рис. 7.1. Відносна рясність видів рукокрилих парку «Феофанія»

Таблиця 7.1. Видовий комплекс рукокрилих фауни досліджених об'єктів Центрального Лісостепу України

Вид	Скоро- чення	1	2	3	4	5	Фауністична група
Нічниця водяна, <i>Myotis daubentonii</i> (Kuhl, 1817)	<i>M. d</i>	+	+	+	+	+	Бореальна
Нічниця ставкова, <i>Myotis dasycneme</i> (Boie, 1825)	<i>M. ds</i>		+				»
Нічниця війчаста, <i>Myotis nattereri</i> (Kuhl, 1817)	<i>M. n</i>		+	+			»
Вухань звичайний, <i>Plecotus auritus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Pl. au</i>	+	+	+	+		»
Вухань сірий, <i>Plecotus austriacus</i> (Fischer, 1829)	<i>Pl. as</i>					+	Мезофільна європейська
Широковух європейський, <i>Barbastella barbastellus</i> (Schreber, 1774)	<i>B. b</i>		+	+			Те саме
Вечірниця руда, <i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774)	<i>N. n</i>	+	+	+	+		» »
Вечірниця мала, <i>Nyctalus leisleri</i> (Kuhl, 1817)	<i>N. l</i>	+					» »
Нетопир пігмей, <i>Pipistrellus pygmaeus</i> (Leach, 1825)	<i>P. pg</i>	+	+	+	+		» »
Нетопир середземноморський, <i>Pipistrellus kuhlii</i> (Kuhl, 1817)	<i>P. k</i>	+	+	+	+	+	Передньо- азійська
Нетопир лісовий, <i>Pipistrellus nathusii</i> (Keyserling, Blasius, 1839)	<i>P. n</i>	+	+	+	+	+	Мезофільна європейська
Лилик двоколірний, <i>Vespertilio murinus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>V. m</i>	+	+	+		+	Те саме
Пергач пізній, <i>Eptesicus serotinus</i> (Schreber, 1774)	<i>E. s</i>	+	+	+	+	+	» »

Примітки: 1 — ППСМ «Феофанія»; 2 — проєктований НПП «Холодний Яр»; 3 — Канівський природний заповідник; 4 — НПП «Голосіївський» (Влащенко та ін., 2012); 5 — м. Черкаси; знак «+» — наявність виду.

топир середземноморський (*P. kuhlii*) відносять до групи адвентивних видів щодо місцевих аборигенних (Загороднюк, 2006). Цей вид — єдиний представник, що належить до передньоазійської фауністичної групи, природний ареал якого обмежений аридними районами Північної Африки, Південної Європи та Передньої Азії (Загороднюк, 2006; Bilushenko, 2013). Відомо, що

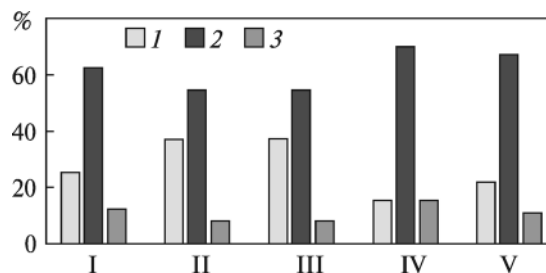


Рис. 7.2. Співвідношення фауністичних груп серед рукокрилих досліджених об'єктів Центрального Лісостепу України:

1 — бореальна; 2 — мезофільна європейська, 3 — передньоазіатська; I — НПП «Голосіївський»; II — Канівський заповідник; III — НПП «Холодний Яр»; IV — м. Черкаси; V — ППСМ «Феофанія»

за середньої температури січня +5...+10 °С зимівля тварин цього виду в умовах типового клімату, звідки походить група, носить умовний характер (Kowalski et al., 1986; Bilushenko, 2013). На територіях досліджених об'єктів нетопир середземноморський (*P. kuhlii*) проявляє найтривалішу літню активність серед усіх місцевих видів рукокрилих.

Серед адвентивних видів рукокрилих вухань австрійський (*Pl. austriacus*) з досліджених об'єктів виявлений лише у м. Черкаси (Білушенко, 2013). Обидва види (*P. kuhlii*, *Pl. austriacus*) демонструють адвентивні ознаки і здатність до справжньої синантропії. Інші види — типові аборигенні, за винятком пергача пізнього (*E. serotinus*), статус якого встановити важко через прояв ознак справжнього синантропа, а також наявність давніх відомостей про нього на дослідженій території (Кесслер, 1851).

7.2. Статева і вікова структура популяцій адвентивних та аборигенних видів рукокрилих ППСМ «Феофанія»

Співвідношення статей у популяціях рукокрилих у певний час і певному місці має індикаторне значення. Воно визначає низку важливих особливостей екології видів і насамперед характер використання території. Вивчення статевої і вікової структури тварин цих видів важливе передусім для встановлення місць розмноження (від періоду статевої активності до народження і вигодовування молоді) та стацій полювання. Саме вікова структура популяцій визначає їх стратегію.

Відомо, що у новонароджених рукокрилих усіх видів співвідношення статей дорівнює 1 : 1 (Стрелков и др., 1990). Цю картину

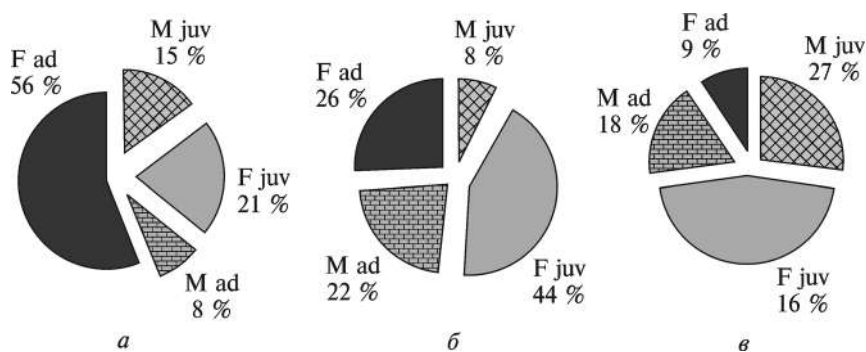


Рис. 7.3. Співвідношення статевих і вікових груп серед модельних видів рукокрилих парку «Феофанія»:

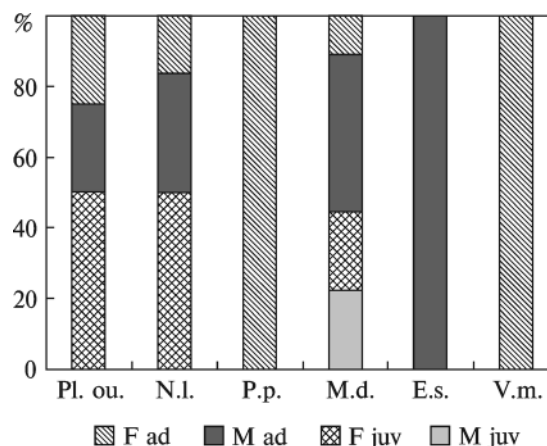
а — руда вечірниця (*Nyctalus noctula*); б — нетопир лісовий (*Pipistrellus nathusii*); в — нетопир середземноморський (*P. kuhlii*); F — самка, M — самець, juv — молода особина, ad — доросла особина

виявлено також у результаті власних досліджень на території Центрального Лісостепу. У межах ППСМ «Феофанія» у популяції видів, що домінували, помітно переважали дорослі й молоді самки (рис. 7.3). Особливо це стосується видів, яких вважають аборигенними, — вечірниці рудої (*N. noctula*) та нетопира лісового (*P. nathusii*). Ці види розмножуються на території ППСМ «Феофанія».

Домінування самок під час досліджень пояснюється з точки зору поведінкових особливостей. У виводковий період і під час сезонних міграцій самки тримаються численними групами. Самці ж, навпаки, селяться поодинокі і окремо від самок, тому їх значно важче виявити.

Окремим питанням є ситуація з чужорідним видом — нетопирем середземноморським (*P. kuhlii*). На дослідженій території цей вид у відловах виявлений у невеликій кількості — доросла й молода самки та дорослий самець. У с. Хотів було досліджено 7 тварин, серед яких наявні представники усіх статевих і вікових *P. kuhlii* груп. Така картина дає підставу вважати, що *P. kuhlii* розмножується за межами парку, а його територія, яка знаходиться на невеликій відстані від місць денного відпочинку виду в межах населених пунктів, приваблює як стація полювання. Завдяки невеликим відстаням від сховищ до стацій здобування поживи, очевидно, полювання *P. kuhlii* є енергетично вигідним.

Рис. 7.4. Співвідношення статевих і вікових груп видів рукокрилих, досліджених на території парку «Феофанія», 2015 р.



Серед інших видів рукокрилих фауни парку, які входять в угруповання і не є численними, виняток становлять пергач пізній (*E. serotinus*) — досліджено 2 особини (дорослі самці), та нічниця водяна (*M. daubentonii*) — переважали дорослі самці (рис. 7.4). Ці види мігрують з місць денного відпочинку до стацій полювання. Відомо також, що серед цих видів рукокрилих, які поширені в межах Європи, влітку в місцях зимівлі чисельно переважають самці, а в місцях розмноження — самки (Смирнов и др., 2014). Обидва види мають статус осілих на території регіону, а отже, швидше за все їхні місця розмноження знаходяться за межами ППСПМ «Феофанія».

7.3. Адаптивні особливості існування рукокрилих ППСПМ «Феофанія» порівняно з іншими об'єктами Центрального Лісостепу України

Незважаючи на одноманіття в контексті ряду (Chiroptera) в межах угруповання гладконосих (Vespertilionidae) комахоїдних рукокрилих і враховуючи морфологічні ознаки та стратегію добування поживи, виділяють 10 еколого-морфологічних типів або екологічних форм (Крускоп, 1996, 1998): Selysius-тип; Leuconoe-тип; Pipistrellus-тип; Myotis-тип; Eptesicus-тип; Plecotus-тип; Otonycteris-тип; Murina-тип; Nyctalus-тип; Minioterus-тип. У межах досліджених об'єктів трапляється 5 типів: Leuconoe-тип; Pipistrellus-тип; Eptesicus-тип; Plecotus-тип; Nyctalus-тип.

З урахуванням того що рукокрилі досліджуваної фауни за типом живлення належать до єдиної екологічної групи — ентомофагів, ми розробили систему поділу рукокрилих на групи стосовно просторового розподілу за місцями полювання, вибором сховищ. Цей поділ адаптовано під ландшафтні умови ППСМ «Феофанія» (Лісостепу) і досліджених об'єктів (Білушенко, 2013).

Виявлені види поділено на такі групи: I — повітряних мисливців відкритого простору; II — напіввідкритого простору (без пологів дерев: між будівлями, над стежками і дорогами зарослих або засаджених з обох боків деревами, які не утворюють суцільного зеленого купола зверху); III — закритого простору (під пологом дерев і вище рівня підросту та чагарників); IV — біляводного та надводного простору.

Представники першої групи характеризуються високою швидкістю та досить низькою маневреністю польоту, а також великими і середніми розмірами. Використовують переважно простір над кронами дерев. На території ППСМ «Феофанія» представлені *Nyctalus*- та *Eptesicus*-типами (рис. 7.5). Представники *Nyctalus*-типу належать до найтиповішої вузькоспеціалізованої групи з високою швидкістю польоту, великими і середніми розмірами тіла, вкороченою роstralною частиною черепа, звуженою і подовженою кистевою частиною крила, що знижує можливість варіювати кормову поведінку, а отже, і маневрувати у повітрі, порівняно з представниками *Eptesicus*-типу, які доволі пластичні щодо мисливських стратегій (Крускоп, 1998). Представники усіх інших екологічних форм рукокрилих на дослідженій території також можуть полювати на відкритій місцевості на незначній висоті порівняно з представниками перших двох екологічних форм.

До складу другої групи входять представники трьох екологічних форм, що поширені на території ППСМ «Феофанія» (рис. 7.5). Винятком є представники *Leuconoe*- та *Nyctalus*-типу. Причому, незважаючи на те що представники останнього типу полюють переважно високо над кронами дерев і на відкритій місцевості, очевидно, що угіддя подібного типу також певною мірою відповідають їх екологічним потребам як місця здобування поживи та шляхи добових міграцій.

Характерним представником третьої групи є вид *Plecotus*-типу (рис. 7.5). За габітусом від інших відрізняється досить великими вушними раковинами та безшумним польотом, полюванням з присади, властивістю зависати у просторі під час польоту (Кру-

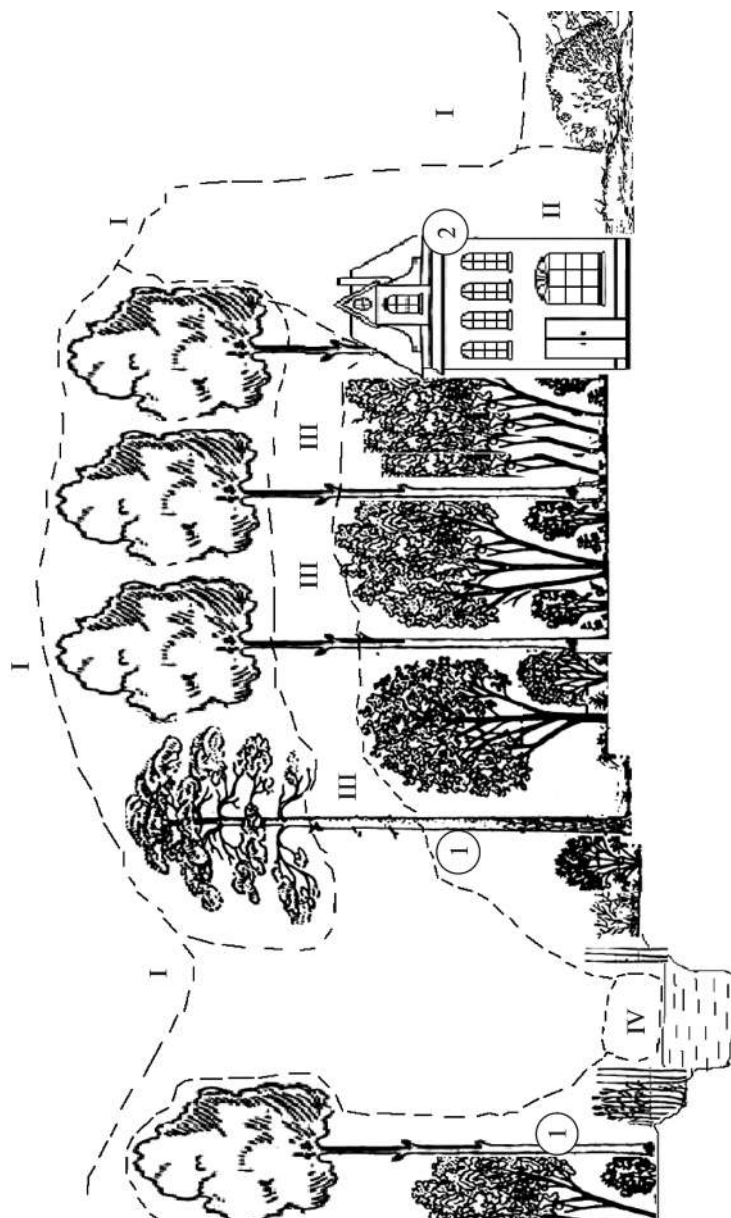


Рис. 7.5. Просторовий розподіл рукокрилих парку «Феофанія».

Типи сховищ (цифри у кружках): 1 — дупла дерев (вечірниця руда (*N. noctula*)), 2 — будівлі (пергач пізній (*E. serotinus*)); **місця полювання:** I — відкритий простір (*Nystalus*-тип: вечірниця руда (*N. noctula*), вечірниця мала (*N. leisleri*); *Eptesicus*-тип: пергач пізній (*E. serotinus*)); II — напіввідкритий простір (*Plecotus*-тип: вухань бурій (*Pl. auritus*); *Pipistrellus*-тип: нетопир пізній (*P. nyctalus*), нетопир лісовий (*P. nathusii*), нетопир середземноморський (*P. kuhlii*); *Eptesicus*-тип: пергач пізній (*E. serotinus*), лилик двоколірний (*V. murinus*)); III — замкнутий простір (*Plecotus*-тип: вухань бурій (*Pl. auritus*), *Leucopoeus*-тип: нічниця воляна (*M. daubentonii*), *Pipistrellus*-тип: нетопир лісовий (*P. nathusii*); IV — біляводний та надводний простір (*Leucopoeus*-тип: нічниця воляна (*M. daubentonii*) та представники усіх інших екологічних форм)

скоп, 1998), що дає їм змогу варіювати кормову поведінку. Таких властивостей не мають представники інших вище перелічених екологічних форм рукокрилих, що поширені на території ППСМ «Феофанія». Проте до групи рукокрилих, що використовують закритий простір, належать й види *Pipistrellus*- та *Leuconoe*-типів, виявлені під час досліджень (рис. 7.5). Представники *Leuconoe*-типу полюють переважно у надводному шарі повітря завдяки своїм морфологічним особливостям — збільшення площі крил у ширину, подовження ростральної частини черепа (Крускоп, 1998).

До видів цієї групи належить нічниця водяна (*M. daubentonii*) (рис. 7.5), для якої місцеве надводне середовище є основним місцем здобування поживи для цього виду. Проте усі 9 видів, що належать до 5 екологічних форм, які достовірно тут виявлено, регулярно спостерігали біля ставка 1. Інтенсивну польотну активність більшості представлених тут видів реєстрували вздовж каскаду ставків, від ставка 1 до ставка 5. Пояснити це можна наявністю сховищ і місць полювання, які відповідають видоспецифічним потребам на вигідній для кожного виду відстані. Важливою вимогою також є наявність зручних водопійних ділянок, яка задовольняється місцевими умовами. В умовах Центрального Лісостепу України в теплу пору (весняно-літній період) для рукокрилих важливе значення мають заплавні стації, за межами яких число видових знахідок зменшується (Білушенко, 2013). Отже, слід указати на найважливішу роль водойм як кормових і водопійних ділянок для більшості видів.

У межах НПП «Голосіївський» зберігається подібна структура розподілу, оскільки, по-перше, він межує з ППСМ «Феофанія» на півночі, по-друге, обидва об'єкти мають спільне походження. Нині на території НПП відомо 8 видів рукокрилих (Влащенко та ін., 2012).

Канівський природний заповідник характеризується наявністю 11 видів рукокрилих (Білушенко, 2013), які також належать до 5 екологічних форм, розглянутих вище. Втім кількість видів тут збільшується внаслідок багатой ландшафтної структури з менш характерними для нього просторами напіввідкритого типу (рис. 7.6). Слід урахувати також площу заповідника, яка перевищує площу ППСМ «Феофанія» у 17 разів. Просторовий розподіл екологічних форм на території заповідника зберігається, але з'являються нові типи сховищ природного походження.

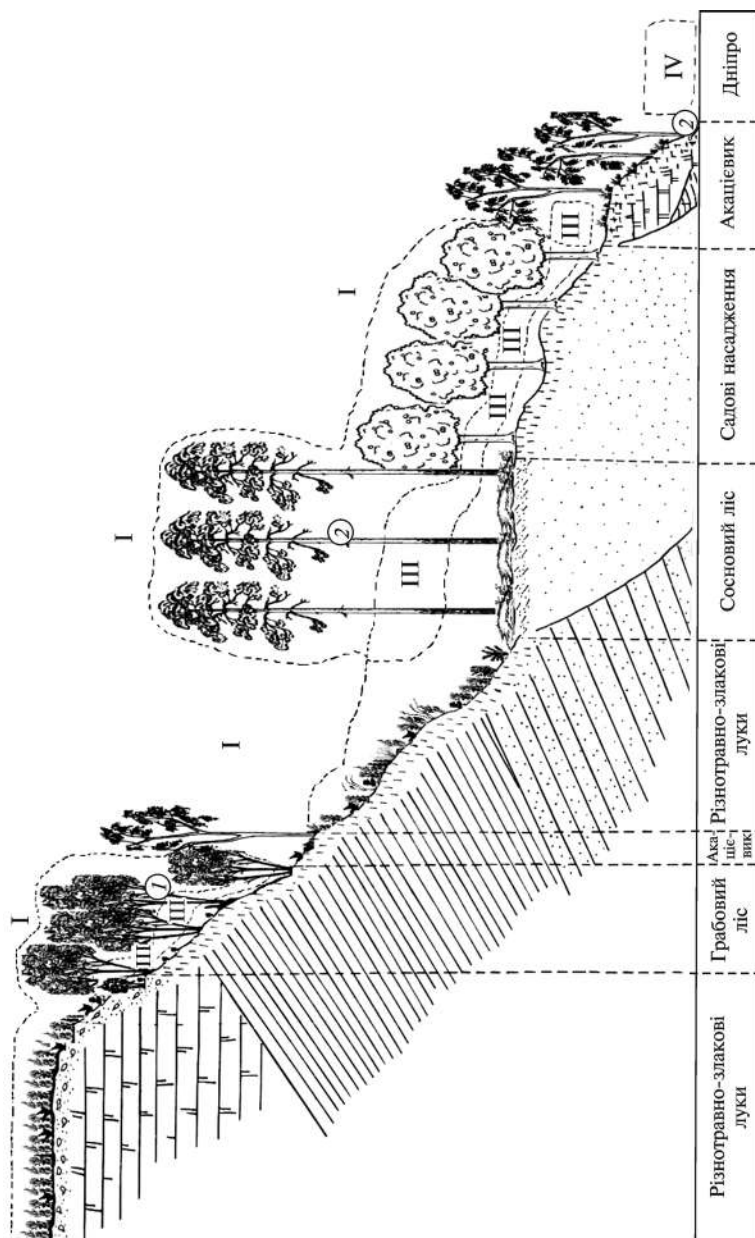


Рис. 7.6. Просторовий розподіл рукокрилих Канівського природного заповідника (правобережна частина).
Типи сховищ (цифри у кружках): 1 — дупла дерев (вечірниця руда (*N. noctula*)), 2 — тріщини порід (нічниця водяна (*M. daubentonii*)), широколистяні європейські (Барбастелла барбастелла (*Barbastella barbastellus*) (Ружіленко та ін., 1998)); **місця полювання**: I — відкритий простір (*Nyctalus*-тип: вечірниця руда (*N. noctula*); *Eptesicus*-тип: пергач пізній (*E. serotinus*)); II — замкнутий простір (*Plecotus*-тип: вухань бурий (*P. auritus*), нічниця віяста (*Myotis nattereri*), *Pipistrellus*-тип: нетопир лісовий (*P. latissus*)); III — біляводний та надводний простір (*Leucophaea*-тип: нічниця водяна (*M. daubentonii*) та представники усіх інших екологічних форм).

Найактивнішими і численнішими є види: руда вечірниця (*N. noctula*), для якої характерні відкриті простори, та нетопир лісовий (*P. nathusii*), для якого типовішими є умови закритого простору. На правому березі Канівського заповідника під час маршрутного обліку (11.08.2009) починаючи від «городів» і до «Протитанкового валу», де сконцентрований масив грабового лісу (*Carpinus betulus*), за допомогою детектора реєстрували масову активність рукокрилих з переважанням представників роду *Pipistrellus*. За «Протитанковим валом» активність тварин почала різко знижуватись, а з досягненням акацієвників (*Robinia pseudoacacia*) середнього віку — взагалі припинилася. Від акацієвників і до самого м. Канів рукокрилих взагалі не зареєстровано. Очевидно, акацієвники не відповідають їх екологічним потребам. Цей факт черговий раз дає підставу вважати рукокрилих залежними від деревної рослинності, як невід’ємної частини життєвої стратегії.

Міське середовище — порівняно нове, з еволюційної позиції, для існування тварин будь-якої систематичної групи. Воно досить специфічне за усіма параметрами, і насамперед за градієнтом трансформації. Місто Черкаси відповідає усім параметрам, властивим трансформованому середовищу. Серед рукокрилих виявлено 7 видів (табл. 7.2). За видовим складом м. Черкаси відрізняється від інших досліджених територій. У такому випадку важливим фактором є мозаїчний розподіл місць існування рукокрилих, що накладається на чітко виражене зонування міського середовища — від центра міста до його зелених околиць. Це є головною причиною існування урбаністичних (міських) градієнтів. Найважливішим осередком, де зберігається найбільший видовий склад рукокрилих, є зелені зони міста (парк) та приміські зелені зони, які формуються за рахунок проектованого НПП «Черкаський бір».

Особливу увагу в м. Черкаси слід звернути на територію нової багатоповерхової забудови (р-н Митниця), оскільки видовий склад рукокрилих її вкрай збіднений. Тут виявлено лише 3 види, а саме *P. kuhlii*, *E. serotinus*, інколи *N. noctula* (табл. 7.2). Ця територія міста є однією з найважливіших екологічних проблем, тому що важко піддається озелененню через наявність на цьому місці піщаного ґрунту, який має погану структуру, а зелені насадження, які вже існують, вкрай молоді і несформовані. Це є першо-причиною збідненого видового складу рукокрилих в указаному районі міста, оскільки більшість видів рукокрилих прив’язані до деревної рослинності, яка передусім є резерватом об’єктів їх жив-

Таблиця 7.2. Зональний розподіл видового різноманіття рукокрилих у межах м. Черкаси

Вид	ЛПЗ	ПС	СМаЗ	СБпЗ	НБпЗ
<i>M. daubentonii</i>	+	–	–	–	–
<i>Pl. austriacus</i>	+	–	–	–	–
<i>P. nathusii</i>	+	–	–	–	–
<i>P. kuhlii</i>	+	+	+	+	+
<i>N. noctula</i>	+	+	+	+	+
<i>V. murinus</i>	+	+	+	+	–
<i>E. serotinus</i>	+	+	+	+	+
Ws	0,29	0,50	0,50	0,50	0,67

Примітка. ЛПЗ — лісопаркова зона; ПС — приватний сектор; СМаЗ — стара малоповерхова забудова; СБпЗ — стара багатоповерхова забудова; НБпЗ — нова багатоповерхова забудова; знак реєстрації «+» — присутній, «–» — відсутній; Ws — коефіцієнт синантропізації.

лення (Білушенко, 2013). Коефіцієнт синантропізації хіроптеро-комплексу на цій території є найвищим через збіднений видовий склад, що супроводжується переважанням видів синантропного комплексу (табл. 7.2).

Різнорманіття екологічних форм серед рукокрилих тут також зберігається, проте з цієї структури випадає 22 % видів порівняно з ППСПМ «Феофанія», 12 % — порівняно з НПП «Голосіївський», 36 % — порівняно з проєктованим НПП «Холодний Яр» і Канівським природним заповідником. У фауні міста з'являється ще один чужорідний вид — вухань сірий, або австрійський (*Pl. austriacus*), замість скрізь поширеного на дослідних територіях вуханя бурого, або звичайного (*Pl. auritus*). Просторовий розподіл видів на території міста має зовсім іншу видову структуру, ніж такий розподіл на інших досліджених територіях, що пояснюється значною трансформацією середовища та відсутністю просторів замкнутого типу. Це дає змогу реалізувати свої можливості видам рукокрилих з низькою маневреністю і високою швидкістю польоту (рис. 7.7).

Застосування методу багатовимірного шкалювання дає чіткіше уявлення про адаптацію місцевих видів рукокрилих до навколишнього простору на трофічному і топічному рівнях. Відповідно, за характером відмінностей у просторі рукокрилі ППСПМ «Феофанія» можна поділити на 3 групи, види кожної з яких об'єднано за спільними особливостями використання простору (рис. 7.8).

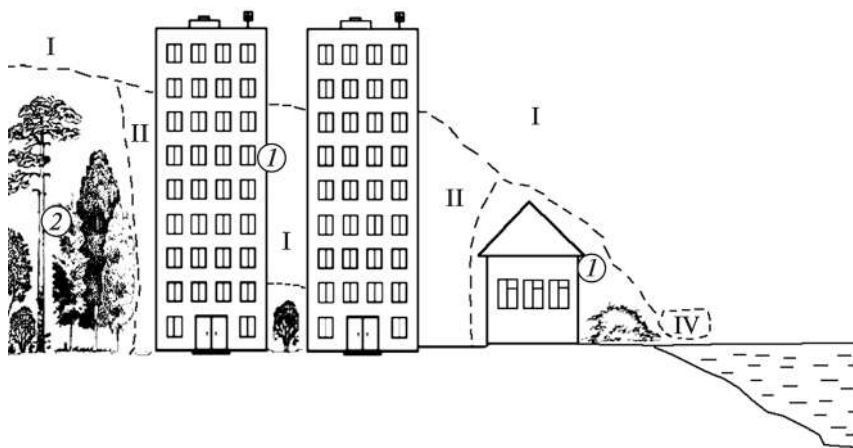


Рис. 7.7. Просторовий розподіл рукокрилих трансформованих територій на прикладі м. Черкаси.

Типи сховищ: 1 — будівлі (вечірниця руда (*N. noctula*), нетопир середземноморський (*P. kuhlii*), нетопир лісовий (*P. nathusii*), пергач пізній (*E. serotinus*)), 2 — дупла дерев (вечірниця руда (*N. noctula*)); **місця полювання:** I — відкритий простір (Еptesicus-тип: пергач пізній (*E. serotinus*), лилик двоколірний (*V. murinus*); Nyctalus-тип: вечірниця руда (*N. noctula*)); II — напіввідкритий простір (Еptesicus-тип: пергач пізній (*E. serotinus*), лилик двоколірний (*V. murinus*); Nyctalus-тип: вечірниця руда (*N. noctula*); Pipistrellus-тип: нетопир лісовий (*P. nathusii*), нетопир середземноморський (*P. kuhlii*); Plecotus-тип: Leucopoe-тип: нічниця водяна (*M. daubentonii*)); IV — біляводне середовище, берегова зона Кременчуцького водосховища (Еptesicus-тип: пергач пізній (*E. serotinus*); Pipistrellus-тип: нетопир середземноморський (*P. kuhlii*); Leucopoe-тип: нічниця водяна (*M. daubentonii*)).

До першої групи увійшли представники 2 екологічних форм: Еptesicus-тип (пергач пізній (*E. serotinus*)) і Nyctalus-тип (вечірниця руда (*N. noctula*), вечірниця мала (*N. leisleri*)). Ці види об'єднані використанням відкритих просторів. Для Nyctalus-типу характерна порівняно низька маневреність, на відміну від Еptesicus-типу, а отже, інша стратегія здобування поживи. Таким чином, це дає змогу видам Nyctalus-типу уникати абсолютної конкуренції з видом Еptesicus-типу.

До другої групи віднесено представників 3 екологічних форм: Plecotus-тип (вухань бурий (*Pl. auritus*)); Leucopoe-тип (нічниця водяна (*M. daubentonii*)), Pipistrellus-тип (нетопир лісовий (*P. nathusii*)). Ця група об'єднана простором замкнутого типу, але не обмежена лише ним, оскільки її види мають абсолютно різну стратегію здобування поживи. Відповідно, вони не прив'язані до замкнутих типів простору.

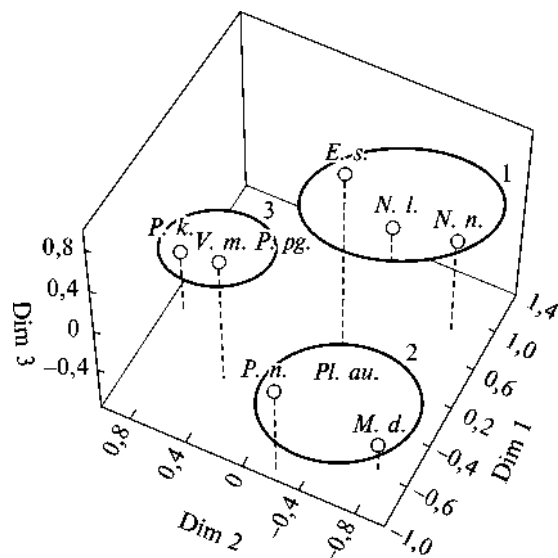


Рис. 7.8. Дистанції між видами рукокрилих парку «Феофанія» за показниками розміщення в просторі:

Dim 1—Dim 3 — виміри багатовимірного шкалювання

До третьої групи належать види 2 екологічних форм: *Pipistrellus*-тип (нетопир пігмей (*P. pygmaeus*), нетопир середземноморський (*P. kuhlii*)) та *Eptesicus*-тип (лилик двоколірний (*V. murinus*)). Їх складно прив'язати до якогось конкретного типу простору, хоч відомо, що ці види уникають закритих просторів.

Отже, перелічені вище 5 різних еколого-морфологічних типів рукокрилих, поширених на досліджених територіях, різняться способом польоту, місцями полювання та особливостями здобування об'єктів живлення, на які полюють. Це зменшує конкуренцію між видами, тому стає можливим співіснування різних видів на одній території. Тим самим вони збільшують своє значення як лімітувального фактора, що регулює кількість комах в екосистемах. Наявність кількості еколого-морфологічних типів в угрупованнях рукокрилих дає змогу оцінити стан біоти екосистеми взагалі з урахуванням насамперед прив'язаності рукокрилих до рослинності і до об'єктів живлення, які також залежать від рослинних угруповань (Крускоп, 1996).

Істотним для угруповання еколого-морфологічних типів родини *Vespertilionidae* є зоогеографічні особливості території. Відсутність у місцевих угрупованнях інших життєвих форм (*Selysius*-тип, *Myotis*-тип, *Otonycteris*-тип, *Murina*-тип, *Minioterus*-тип) можна пояснити характером поширення видів, що належать до цих типів,

серед яких є представники як північних, так і південних форм. Крім того, слід враховувати вплив ландшафтних особливостей місцевості. Наприклад, в одноманітних рослинних угрупованнях (йдеться про помірні широти) видова структура бідніша порівняно з такою тропічних широт, які багаті на рослинні угруповання.

У напрямку із заходу на схід видове різноманіття рукокрилих значно зменшується переважно через відсутність більшості видів європейської мезофільної групи, що характерні для зони мішаних і широколистих лісів. Аналізуючи праці дослідників, можна стверджувати, що перший рубіж збіднення фауни в межах України доходить до межиріччя Дністра і Південного Бугу (Стрелков и др., 1990). В умовах Лісостепової зони України та за її межами — між Дніпром і Волгою, видовий склад залишається стабільним (Стрелков и др., 1990). Наступний рубіж, причому значного збіднення, — Передуралля та Зауралля, де видовий склад доходить до 5 видів (Берников и др., 2009; Первушина и др., 2011), з яких майже усі репрезентовані бореальною фауністичною групою, 3 екологічними формами (*Leuconoe*-, *Eptesicus*- та *Selysius*-типи). Збіднення видів рукокрилих у фауні, як стверджують дослідники, відбувається головним чином через відсутність на цій території ділянок широколистих і мішаних лісів європейського типу (Первушина и др., 2011). Це підтверджує гіпотезу щодо залежності видового багатства рукокрилих від рослинності.

У південно-східному напрямку (Західний Кавказ), навпаки, видове багатство зростає. Клімат тут досить різноманітний — від континентального, що характерний для степової зони на Ташанському півострові та Прикубанській рівнині, до середземноморського і вологого субтропічного на Чорноморському узбережжі Кавказу. Ліси збереглися у невеликій кількості по долинах річок, що негативно позначається на рукокрилих. Утім одним із найзначущих елементів для багатьох видів, передусім на топічному рівні, є карстові явища. Внаслідок значного зволоження і поширення порід, що карстуються, на території Західного Кавказу розвиваються найбільші печери в світі (Гвоздецкий, 1985). Вони слугують місцями зимівлі для багатьох видів рукокрилих Європи (Газарян, 2002). З огляду на видовий склад, кількість видів представників родини *Vespertilionidae* європейської мезофільної групи тут збільшується до 65 %.

У південно-західному напрямку (на прикладі Італії, більша частина якої знаходиться у Субтропічній кліматичній зоні), з ураху-

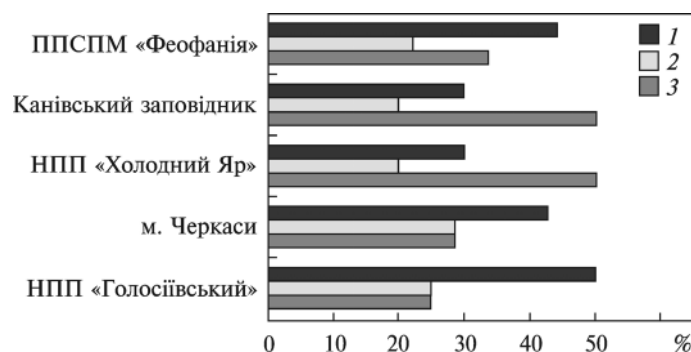


Рис. 7.9. Співвідношення екологічних комплексів рукокрилих досліджених об'єктів Центрального Лісостепу України за вибором сховищ.

Комплекс: 1 — дендрофільний, 2 — синантропний, 3 — петрафільний

ванням кількості видів рукокрилих родини Vespertilionidae (Battersby, 2010) представники Європейської мезофільної групи становлять приблизно 65 %, а представники Передньоазійської фауністичної групи збільшуються на 5 %. Серед рукокрилих тут відомо 8 екологічних форм (Leuconoe-, Pipistrellus-, Plecotus-, Eptesicus-, Nyctalus-, Selysius-, Myotis- та Minioterus-типи). Це підтверджує важливість кліматичних та орографічних факторів у поширенні видів на прикладі рукокрилих родини Vespertilionidae.

Вважають також, що певний рівень антропогенного впливу може сприяти збагаченню угруповань рукокрилих (Крускоп, 1998). Однак у цьому випадку спостерігаємо зворотний процес, який спричинює збіднення на видовому рівні, що підтверджується результатами досліджень на території м. Черкаси (Білушенко, 2013). Отже, доволі важко встановити, які саме умови обмежують поширення і збагачення видового різноманіття рукокрилих. Найімовірніше, усі ці умови у комплексі і окремо можуть створювати різний вплив, і насамперед на адаптивні процеси.

Поділ видів рукокрилих на екологічні комплекси пов'язують з екологічними факторами, що обмежують поширення цих видів, але не пов'язані з кліматом (Газарян, 2002). Якщо на досліджених об'єктах такі фактори розглядати як певні вимоги до сховищ і місць існування, то можна виділити 3 екологічні комплекси рукокрилих (рис. 7.9).

До складу дендрофільного комплексу рукокрилих ППСПМ «Феофанія» входять види, для яких деревна рослинність є необ-

хідним компонентом їх місць існування. Це вечірниця руда (*N. noctula*), вечірниця мала (*N. leisleri*), нетопир пігмей (*P. pygmaeus*) і нетопир лісовий (*P. nathusii*). Зимові сховища для них не обов'язково пов'язані з лісами та лісопарковими зонами, що підтверджено на прикладі рудої вечірниці (*N. noctula*).

Петрафільний комплекс містить види рукокрилих, які оселяються в тріщинах порід, підземеллях, а також порід, відслонених у ярах. Це нічниця війчаста (*M. nattereri*), нічниця водяна (*M. daubentonii*), широкоух європейський (*Barbastella barbastellus*), вухань звичайний (*Pl. auritus*), вухань австрійський (*Pl. austriacus*), лилик двоколірний (*V. murinus*), які відомі на території Центрального Лісостепу України (Білушенко, 2013). Серед них на території ППСМ «Феофанія» є представники 2 видів — нічниця водяна (*M. daubentonii*) і вухань бурий (*Pl. auritus*). Види петрафільного комплексу часто пов'язані з різними ділянками ландшафту. Серед рукокрилих цього комплексу виділяють 2 групи за вибором літніх місць існування (Стелков и др., 1990). До першої групи на досліджених об'єктах входять види, що тісно пов'язані з деревною рослинністю і представлені бореальними та мезофільними фауністичними групами: нічниця війчаста (*M. nattereri*), вухань звичайний (*Pl. auritus*), широкоух європейський (*B. barbastellus*). На території ППСМ «Феофанія» існує лише вухань бурий (*Pl. auritus*). До другої групи петрафільних видів, що не мають обов'язкової прив'язки до деревної рослинності, можна віднести нічницю водяну (*M. daubentonii*), яка також представлена на території парку.

Синантропний комплекс складають види, виводкові колонії яких трапляються виключно у людських будівлях: нетопир середземноморський (*P. kuhlii*), пергач пізній (*E. serotinus*), де вони і зимують. Популяції цих 2 видів на території досліджених об'єктів взагалі не пов'язані з природними сховищами. Ці види реєстрували в природних і наближених до природних біотопах під час польоту і полювання, що, очевидно, пов'язано з періодом добових міграцій від сховищ, що знаходяться за межами природних біотопів, до стацій полювання на їх території. Згідно з класифікацією (Кучерук, 2000), цим видам властива справжня синантропія.

Інші види рукокрилих, які можуть селитися в людських будівлях, належать до видів з екологічно обмеженою синантропією, під час якої ступінь обміну між популяціями, що живуть у природних біотопах, міському середовищі та населених пунктах, є значно вищий від такого видів справжніх або переважних си-

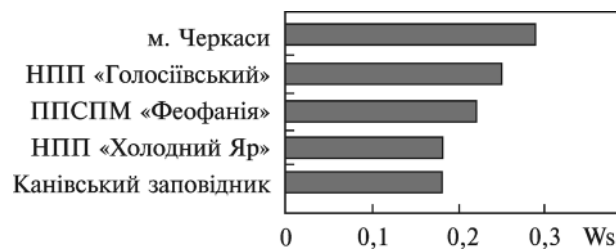


Рис. 7.10. Індекс синантропізації досліджених об'єктів

нантропів. Це група видів у сховищах антропогенного походження може формувати тимчасові (сезонні) скупчення. Крім того, дослідженнями встановлено, що місцеві види, які здатні існувати на відкритих стаціях (*N. noctula*, *E. serotinus*), та чужорідні види (*P. kuhlii*, *Pl. austriacus*) особливо тісно пов'язані з антропогенними ландшафтами (Білушенко, 2013).

Для характеристики синантропії використовують різні індекси, зокрема індекс синантропізації (W_s), що означає частку синантропних видів у таксоценозі (тут — хіроптерокомплексі). Для хіроптерокомплексу ППСМ «Феофанія» індекс W_s становить 0,22, для Канівського заповідника та НПП «Холодний Яр» він має найменше значення, для м. Черкаси — найбільше. Незважаючи на те що НПП «Голосіївський» та ППСМ «Феофанія» мають спільне походження, індекс W_s виявився вищим для першого об'єкта, що, на наш погляд, можна пояснити недообліком дослідниками видового складу рукокрилих на території НПП «Голосіївський» (Влащенко та ін., 2012) (рис. 7.10).

Крім схильності усіх видів рукокрилих дослідженої території до синантропії слід звернути увагу на те, що більшість із них (понад 75 %) тяжіє до сховищ природного походження (Білушенко, 2015). Це засвідчує достатню важливість природних сховищ як фактор успішності існування більшості видів. Заселення антропогенних сховищ цими видами вказує на можливу нестачу природних. Більшість виявлених видів на території ППСМ «Феофанія» належать до дендрофільного екологічного комплексу. Проте досить складно прив'язати їх до якогось певного типу лісового ландшафту. Вибір місця існування у рукокрилих насамперед пов'язаний з наявністю сховищ і місць полювання, що відповідають видоспецифічним потребам на вигідній для кожного виду відстані. Слід зауважити, що майже для усіх видів необ-

Таблиця 7.3. Подібність видового складу рукокрилих на досліджених територіях Центрального Лісостепу України

№ пп.	Назва	1	2	3	4	5
1	ППСПМ «Феофанія»	9	0,800	0,800	0,750	0,941
2	Канівський природний заповідник	8	11	1	0,667	0,737
3	НПП «Холодний Яр»	8	11	11	0,667	0,737
4	м. Черкаси	6	6	6	7	0,667
5	НПП «Голосіївський»	8	7	7	5	8

Примітка. У верхній трикутній матриці вказаний коефіцієнт фауністичної подібності Чекановського—Сьоренсена, у нижній — кількість спільних видів між дослідженими об'єктами, по діагоналі — загальна кількість видів.

хідним компонентом місць існування є наявність зручних водопійних ділянок і деревної рослинності, що певною мірою задовольняється умовами парку.

Для опису розміщення популяцій і угруповань на певній території чи ділянці ландшафту застосовано градієнтний підхід, згідно з яким популяції розташовуються уздовж одно- або багатовимірного градієнта зовнішнього середовища, або відповідних осей (Одум, 1986). У цьому дослідженні застосовано спосіб ідентифікації угруповань за коефіцієнтом подібності, що ґрунтується на рівні статистичного методу порівнянь середовищ різного рівня трансформації (градієнтний рівень) за видовим складом рукокрилих. Порівняльний аналіз проведено за допомогою індексу фауністичної подібності Чекановського—Сьоренсена (I_{cs}).

Найбільший рівень подібності за фауністичним комплексом ППСПМ «Феофанія» встановлено з НПП «Голосіївський», найменший — між м. Черкаси, Канівським заповідником і проектованим НПП «Холодний Яр», причому видовий склад останніх двох об'єктів ідентичний (табл. 7.3).

Зважаючи на трансформацію середовища, м. Черкаси має найбідніший і найменш подібний видовий склад рукокрилих, ніж усі досліджені об'єкти. Більшість виявлених видів є представниками дендрофільного комплексу у м. Черкаси, що існують у міських і приміських зелених зонах — парки і зелені околиці, які формуються за рахунок проектованого НПП «Черкаський бір» (Білушенко, 2013). ППСПМ «Феофанія» за індексом I_{cs} найбільшої подібності набуває з НПП «Голосіївський», що пояснюється з точки зору генезису їх територій.

Отже, з огляду на просторовий розподіл екологічних форм і комплексність рукокрилих щодо вибору сховищ вважаємо, що адаптація рукокрилих до умов антропогенної трансформації середовища пов'язана з такими основними особливостями.

1. Поступовий перехід до синантропного способу життя аборигенних видів. Яскравим прикладом може бути усім відомий лилик двоколірний (*V. murinus*). Відповідно, до кінця XX ст. на території Центрального Лісостепу України достовірно було встановлено лише знаходження цього виду у сховищах природного походження (Сологор, 1973). Починаючи з початку XXI ст. з'являється інформація про його схильність до синантропії на території регіону (Загороднюк, 1999). В Європі цей вид (на півночі майже виключно) є мешканцем міського середовища, де селиться в будівлях, про що відомо з другої половини XX ст. (Ryberg, 1947; Natuschke, 1990 (цит. за: Клауснітцер, 1990)). В умовах Поволжя *V. murinus* є наполовину синантропом (Ильин и др., 2003), а остання наша знахідка цього виду на території ППСМ «Феофанія» у будівлі корпусу № 37 черговий раз підтверджує цю тенденцію.

2. Перехід до абсолютної або переважної синантропії чужорідних видів, що яскраво простежується на прикладі *P. kuhlii* (Bilushenko, 2013).

3. Рациональність використання рукокрилими повітряного простору (насамперед на трофічному рівні), що зумовлено варіацією кормової поведінки місцевих видів.

7.4. Схема популяцій моніторингу аборигенних і чужорідних видів рукокрилих

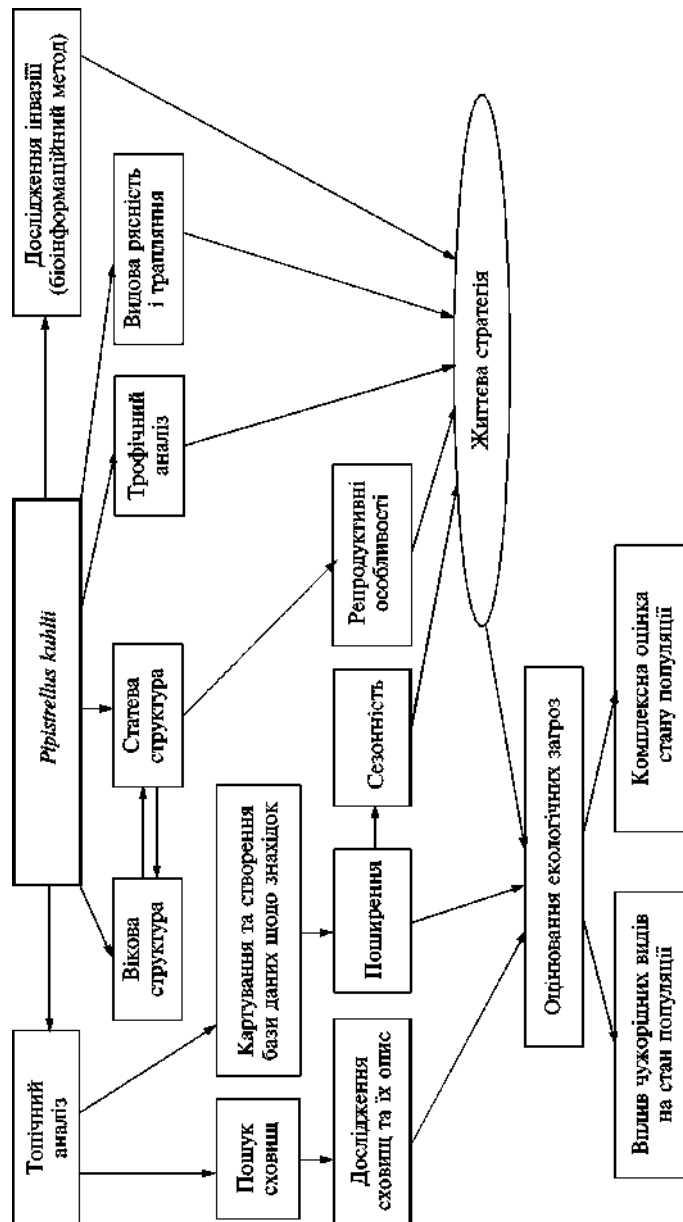
Екологічні особливості ряду Chiroptera зумовлюють застосування для їх вивчення методик, які суттєво відрізняються від методик дослідження інших систематичних груп ссавців та інших представників тваринного світу. Ці методики передбачають вміле застосування методів обліку, лову з урахуванням екологічних особливостей різних видів рукокрилих.

Нині все більше уваги приділяють вивченню інвазій чужорідних видів організмів, які стали глобальною проблемою. Серед рукокрилих місцевої фауни також є чужорідні види, наприклад нетопир середземноморський (*P. kuhlii*).

Ми розробили і уклали схему популяційного моніторингу для цього адвентивного та аборигенного, нетопирия лісового (*P. nathusii*), видів (рис. 7.11, 7.12). В основі обох схем лежать такі екологічні показники: видова рясність і трапляння, які можна визначити лише за умови дослідження усього видового складу рукокрилих на певній території. Порівняння трапляння аборигенних та адвентивних видів дає змогу установити приблизний або орієнтовний ступінь загроз для зооценозу, або хіроптерокомплексу. Видову рясність як показник наявності чужорідного виду в екосистемі використовують з метою оцінювання, спрямованого на з'ясування адаптивної стратегії до конкретних умов (Бурда, Ігнатюк, 2011), і застосовують як для ботанічних, так і зоологічних об'єктів.

Не менш важливий популяційний аналіз, який потребує контактного методу дослідження (тобто відловлювання тварин із застосуванням павутинних тенет), за допомогою якого визначають вік, стать, репродуктивні особливості виду тощо. Для топичного аналізу (на базі антропогенно трансформованого середовища) можна застосовувати допоміжний засіб, який ґрунтується на основі безконтактного або дистанційного методу (детекторні обліки). За допомогою останнього можна дослідити сезонну активність виду, а саме фенологічні особливості, пов'язані з початком розмноження, сезонними і добовими міграціями, виявити місця полювання та вести пошук сховищ. Особливу увагу слід приділяти цим методам досліджень на територіях, що зазнали антропогенних перетворень, до яких належить насамперед міське середовище. На прикладі птахів уже є відомі факти стосовно зміни поведінки тварин, наявності трофічної і топичної баз, осілості перелітних видів або видів, частково здатних формувати осілі популяції в умовах міського середовища (Клауснітцер, 1990). Згідно з результатами досліджень, рукокрилі є надзвичайно складною систематичною групою серед ссавців і хребетних взагалі. Тому вивчення цієї проблеми потребує комплексного підходу.

Одним з найскладніших є метод трофічного аналізу, в основі якого лежить пошук сховищ, де можна відбирати проби свіжих екскрементів з подальшим їх дослідженням (залишки комах та інших безхребетних з визначенням їх на таксономічному рівні). Під час вивчення трофічної бази рукокрилих необхідно враховувати особливості, що стосуються сезонності, оскільки таксономічний спектр їхнього живлення може змінюватися кожного

Рис. 7.11. Популяційний моніторинг адвентивного виду — нетопира середземноморського (*Pipistrellus kuhlii*)

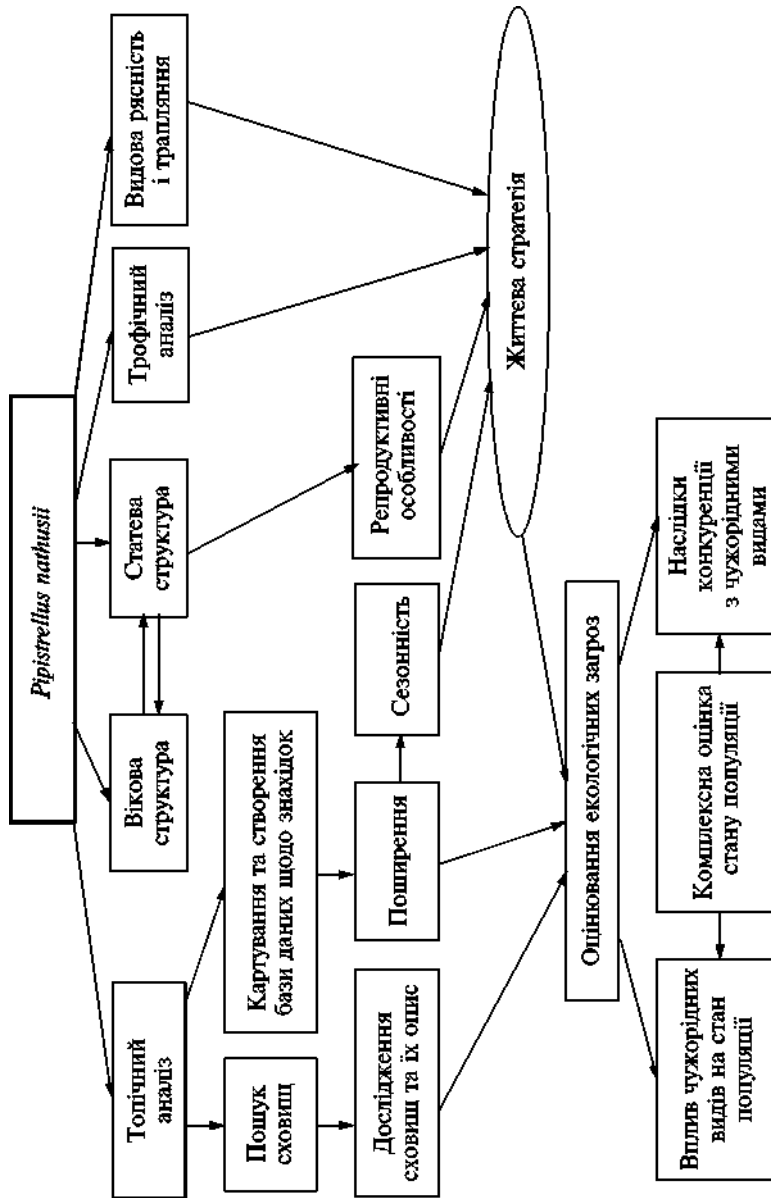


Рис. 7.12. Популяційний моніторинг аборигенного виду — нетопири лісового виду (*Pipistrellus nathusii*)

місяця залежно від активності і характеру сезонної поведінки об'єктів живлення. Саме в такий спосіб можна порівняти трофічну базу чужорідних і аборигенних близькоспоріднених видів, які мешкають або полюють в одному біотопі, і виявити між ними можливі конкурентні зв'язки щодо об'єктів живлення.

Відомо, що частина чужорідних видів проявляє властивості біоценотичних агресорів, ознаками яких вважають збільшення кількості і розширення ареалу без участі людини, а також перехоплення такими видами контрольованих аборигенними видами ресурсів і вихід на домінуючі позиції у природних угрупованнях (Загороднюк, 2006). Саме вивчивши топічну і трофічну бази чужорідних і аборигенних видів, можна дійти висновку щодо статусу ймовірного біоценотичного агресора для чужорідного виду. Топічний аналіз охоплює пошук сховищ рукокрилих з подальшим їх дослідженням, картування на основі створеної бази даних щодо знахідок. Це дає уяву про поширення виду.

За складом методи досліджень як аборигенних, так і чужорідних видів мають спільну структуру, лише незначною мірою різняться за елементом стосовно оцінювання інвазій чужорідного виду. Вважають за доцільне залучати методи біоінформаційного аналізу (геномна біоінформатика), що ґрунтується на застосуванні даних секвенування з депонованими нуклеотидними послідовностями (GenBank). Указаний аналіз використовують під час дослідження чужорідних видів з метою встановлення шляхів їх проникнення на територію, яка не характерна для його поширення. Це дає часткове уявлення про екологічний статус виду.

Основою дослідження життєвої стратегії чужорідного виду є обґрунтування викладеного вище. І вже на підставі обробленого і проаналізованого матеріалу уявляють ступінь екологічних загроз. Це може бути завдання шкоди аборигенним угрупованням, що тою чи іншою мірою впливає на їхню структуру. Однак чужорідні види можуть бути і бажаними компонентами як природних, так і трансформованих екосистем, причому для останніх, наприклад, відігравати роль утрачених за якихось причин компонентів.

Отже, слід усвідомлювати об'єктивну неповноту охоплення напрямів дослідження чужорідних і аборигенних видів серед рукокрилих.

ПІСЛЯМОВА

Видову різноманітність біоти на певній території визначають два головні чинники: спільний історичний розвиток біоти на території; повний спектр абіотичних і біотичних умов, ресурсів, оселищ, яких потребує той чи інший вид для свого існування. Поеднання цих чинників виражено в історично сформованих природних наземних і водних біотах. Збереженню біотичної різноманітності серед іншого загрожують збіднення генетичної різноманітності, аж до зникнення видів, звуження різноманітності оселищ. Біологічні інвазії останнім часом розглядають як позитивне явище зростання видового багатства. Втім стало очевидним, що за умови збереження обсягу місцевих ресурсів вторгнення чужорідних видів призводить до збурень, порушення структурно-функціональних зв'язків екосистем, екологічних загроз місцевому біорізноманіттю та екологічних збитків.

За результатами досліджень модельних видів-вселенців, що належать до різних царств біоти, мешкають у різних життєвих середовищах і формують стратегію виживання, та комплексного популяційного аналізу обраних модельних видів виявлено адаптаційний потенціал та механізми впливу на довкілля видів у вторинному ареалі.

Популяційний аналіз модельних видів *Eragrostis pilosa*, *E. minor* та *E. pectinacea* у різних екологічних умовах дав змогу встановити діапазон мінливості морфометричних ознак і фракцій фітомаси у межах від 12 до 88 %, наймінливішим є *E. minor*. Ценопопуляції *E. minor* добре диференціюються за морфометричними ознаками. Два види (*E. pilosa* та *E. pectinacea*) за основними диференціювальними ознаками формують споріднену групу всередині видового комплексу *E. pilosa*. Комплекс адаптацій на міжвидовому рівні зумовлений не лише генетичними відмінностями видів, а й екологічною пластичністю в межах норми реакції виду. Значення індексу морфологічної інтеграції вказує на зв'язок і рівномірність розвитку вегетативних і генеративних органів рос-

лини у різних екологічних умовах ценопопуляцій 3 досліджених видів, що підтверджує наявність у ценозі потужних конкурентів і зниження морфоструктурної цілісності особин у несприятливих умовах. Таким чином, процес адаптації видів відбувається за різними напрямками розвитку вегетативних і генеративних органів рослини залежно від екологічних умов. *E. minor* у слабо та помірно трансформованих умовах середовища реалізує репродуктивний потенціал удвічі ефективніше, ніж у сильно трансформованих аналогах. Установлено, що у диференціацію ценопопуляцій у різних умовах значний внесок роблять морфометричні параметри генеративної сфери. Пріоритетність розвитку генеративної сфери в екстремальних умовах зростання підтверджують також дані віталітетного аналізу. Саме про це свідчить лівосторонній віталітетний спектр, який характеризує слабкий розвиток фітомаси рослини у більшості ценопопуляцій. Таким чином, підвищення сполученості (взаємозумовленості) морфометричних ознак, пов'язане з формуванням певного типу пристосування до умов зростання, не завжди спричинене зменшенням морфологічної гетерогенності особин. У межах екологічного оптимуму популяції мають високий рівень морфологічної інтеграції, як, наприклад, *E. minor*, проте і високий рівень гетерогенності, що показує коефіцієнт варіабельності. Втім ценопопуляції *E. pilosa* та *E. pectinacea* характеризуються дезінтеграцією морфологічної структури рослин і при цьому не є гетерогенними. З цього виходить, що два зазначені види ще не утворили стійкого адаптивного комплексу ознак на дослідженій території. Популяційним аналізом модельних видів *E. pilosa*, *E. minor* та *E. pectinacea*, проведеним у різних екологічних умовах, з'ясовано, що в процесі антропогенної трансформації біотопів ценопопуляції видів роду *Eragrostis* формують комплекс адаптивних ознак, які сприяють успішному розвитку і збереженню потенціалу, але не достатні для значної трансформації місцезростань. Як виявлено на основі комплексного популяційного аналізу, модельні види роду *Eragrostis* Wolf характеризуються змішаним SR-типом стратегії з переважанням рис патієнтності, що є їх адаптацією до зростання в екстремальних умовах у вторинному ареалі.

Ми встановили, що інтродукційні популяції *Quercus rubra* L. у природних лісах Українських Карпат і Київського Полісся характеризуються високою конкурентоспроможністю незалежно від вікової структури. Адаптаційними перевагами *Q. rubra* є рання стиглість, високий поточний приріст у висоту та за діаметром, незначні пошкодження комахами і ураження збудниками хвороб. Віта-

літетний аналіз (розподіл за класами Крафта) засвідчив посилення міжвидової конкуренції серед *Q. robur*, *Q. petraea* та *Q. rubra*. Показано, що насадження *Q. rubra* у свіжій буковій діброві Українських Карпат різняться вищими таксаційними показниками, морфометричними параметрами та мають більшу потенційну продуктивність і швидкість розвитку (на 1—2 класи бонітету вище порівняно зі свіжим субором Київського Полісся, як і на 2—3 класи вище порівняно з аборигенними видами *Q. robur*, *Q. petraea*). Натомість середньозважений фітосанітарний індекс деревостану, середні бали життєздатності та протяжності крон *Q. rubra* у межах обох зон не різняться. Для культурних фітоценозів м. Києва встановлено, що незалежно від інтенсивності рекреаційного впливу популяції *Q. rubra* мають нижчі морфометричні параметри порівняно з природними лісами, вони менш чутливо реагують на рекреаційний пресинг в умовах мегаполіса (за оцінкою фітосанітарного стану). Значення індексів внутрішньовидової конкуренції за середнім значенням діаметра стовбура та крони *Q. rubra* зменшуються за градієнтом рекреаційної трансформації.

За результатами досліджень на прикладі *Q. rubra* складено схему популяційного моніторингу чужорідних видів деревних рослин в антропогенно трансформованому середовищі.

У результаті мікологічного обстеження 18 видів (1048 особин) деревних рослин у 8 типах біотопів виявлено 70 видів (402 знахідки) ксилотрофних макроміцетів з 43 родів, 25 родин, 9 порядків, 3 класів відділів Asco- та Basidiomycota. Встановлено, що найбільша кількість ксилотрофів (43 види, 270 знахідок) є евритрофами II порядку на листяних деревах. Евритрофи I порядку представлені 17 видами (76 знахідок), стенотрофи — 7 (48). Нечисленною виявилася група евритрофів II порядку на хвойних, представлена *Antrodia albida* (Fr.) Donk, *Meruliopsis taxicola* (Pers.) Bondartsev і *Trichaptum hollii* (J.C. Schmidt) Kreisel, що є типовим для району дослідження. Найбільше знахідок грибів (161; 40,5 %) приурочено до тканин, що відмирають, на живих деревах. Найчисленнішим у біотопах був *Quercus robur* L. (317 особин, 30,2 %). Відповідно кількість знахідок ксилотрофів на ньому була також найбільша (30 видів, 202 знахідки).

З'ясовано, що наявність дерев-інтродуцентів у рослинних угрупованнях поки що не привносить нових видів ксилотрофних грибів у мікоценоз. Такі дерева та їх мертві субстрати заселяються типовими для певного роду деревини аборигенними видами грибів. Найвищих значень індекс видового багатства набуває у мішаних сосново-дубових ацидофільних лісах (DMn = 3,7; 34 види ксилотрофів; 85 знахідок), а показник рівня загальної різноманіт-

ності ксиломікобіонтів — у грабово-дубових лісах субконтинентальних (Н = 1,31; 34 види; 152 знахідки).

Два адвентивні види мурашок, популяції яких вивчені в Криму, перебувають на різних етапах інвазії. Мурашку *Crematogaster subdentata* в умовах Степового Криму слід вважати потенційно небезпечним інвазійним видом. Він здатний широко поширитися і завдати шкоди в лісових і садово-паркових культурних фітоценозах. Місцеві види мурашок конкурують із *C. subdentata* за ресурси та за місцепроживання. В результаті за умов нестачі місць гніздування місцеві види-дендробіонти повністю витісняються. Інший інвазійний вид, *Lasius neglectus*, поширений в Криму практично повсюдно і може завдавати істотної шкоди деревним насадженням і садам, активно розводячи і охороняючи попелиць та інших сисних шкідників. Поки що його вторгнення не носить характеру формування суцільних полікалічних поселень на великих площах, хоча існує загроза збільшення його чисельності в перспективі.

Цікаві функціональні зв'язки виявлено між місцевими видами мурашок та чужорідними видами судинних рослин. Групу адвентивних трав'янистих видів із сильно розвиненими трихомами, на яких не поселяються попелиці, складають: *Phalacrolooma septentrionale*, *Helianthus tuberosus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis*. Натомість два види *Heracleum sosnowskyi* та *Asclepias syriaca* відвідуються мурашками часто. Таким чином, адвентивні види рослин вочевидь впливають на структуру асоціацій мурашок як позитивно, даючи необхідний ресурс, так і негативно, витісняючи місцеві види рослин, що відвідуються мурашками. Це призводить до деградації міркеокомплексів, зникненню з їхнього складу видів вищих ієрархічних рангів.

Процес адаптації горихвістки чорної (*Phoenicurus ochrurus* S.G. Gmelin) в Україні, який вивчено на прикладі київської та криворізької популяцій, ще триває. Придатну для гніздування територію ці птахи заселяють фрагментарно. Щільність гніздування виду в селітебній зоні Центральної України вища, ніж у природних біотопах. Установлено, що успішність гніздування горихвістки чорної — 4—5 пташенят (у середньому 4,4 пташеняти/успішне гніздо), ювенільна смертність незначна, а смертність молодих птахів досить висока, до періоду самостійного життя доживає не більш як 60 % від кількості тих особин птахів, що вилетіли з гнізда. Таким чином, ступінь синантропії популяцій цього виду знижується у північному і східному напрямках і варіює від +92 до +24. Однак навіть за високої синантропії птахи надають перевагу не надто населеним людиною біотопам.

До видового складу рукокрилих парку «Феофанія» належать 9 видів з 6 родів родини Vespertilionidae. Виявлено види з 3 фауністичних груп: мезофільної європейської (62,5 %), бореальної (25 %) та передньоазійської (12,5 %). Доведено тісний зв'язок з антропогенними ландшафтами 2 місцевих видів рукокрилих (*Nyctalus noctula* та *Eptesicus serotinus*) і 2 чужорідних видів (*Pipistrellus kuhlii* і *Plecotus austriacus*). Структура популяції досліджених модельних видів рукокрилих парку «Феофанія» подібна й відображає їх пристосування до відповідних умов біогеоценозу. Порівняльний аналіз за індексом подібності Чекановського—Сьоренсена показав відносно середнє значення для парку «Феофанія» стосовно подібності видового складу рукокрилих серед інших досліджених об'єктів (лісовий масив «Холодний Яр», Канівський заповідник, НПП «Голосіївський», м. Черкаси). Найменше значення подібності простежується для м. Черкаси, з найвищим коефіцієнтом синантропізації, що може бути пов'язане зі значними антропогенними перетвореннями території міста. Особливості, які визначають адаптацію рукокрилих до умов антропогенної трансформації середовища, такі: поступовий перехід до синантропного способу життя аборигенних видів; абсолютна або переважна синантропія видів-вселенців, що яскраво простежується на прикладі *P. kuhlii*; раціональність використання рукокрилими повітряного простору, що пов'язано з варіацією кормової поведінки деяких місцевих видів.

На основі сучасної концепції антропогенних біологічних міграцій оцінено природні та антропогенні градієнти дії чинників урбанізованого середовища, що є стресовими для чужорідних видів. За результатами аналізу міжпопуляційної різноманітності модельних видів та їх комплексного популяційного аналізу укладено схеми популяційного моніторингу чужорідних видів в урбанізованому середовищі щодо окремих таксономічних груп (судинні рослини, гриби, мурахи, птахи та рукокрилі ссавці).

Схеми моніторингу передбачають спостереження, систематизацію та накопичення інформації про формування, стан і співіснування у новому середовищі місцевих популяцій адвентивних видів із різних царств живого, аналіз, контроль зібраної інформації. В подальшому це надасть підстави для прогнозів і передбачень загрозливих вторгнень, аж до інвазій.

Зміни клімату, постійна трансформація середовища у різних проявах зумовлюють проведення подібних досліджень на різних живих об'єктах. Для збереження місцевого біотичного різноманіття необхідна система загальних підходів до оцінювання загроз

і ризиків біологічних інвазій через аналіз стратегій чужорідних видів і прогнозування подальших змін.

Поставлене нами завдання — з'ясувати основні типи адаптивних стратегій, які дають змогу видам-вселенцям успішно натуралізуватися та поширюватися в антропогенно трансформованому середовищі, вирішено. Незалежно від таксономічної належності, екологічного і географічного первинного ареалу адаптація адвентивного виду до нових умов середовища триває декілька послідовних етапів. Після подолання географічного бар'єра, яке первинно зазвичай спричинене за участю людини, кліматичний, просторовий та біологічний (репродуктивний) бар'єри долаються одночасно. Адвентивний вид набуває певної кількості особин, стає репродуктивно здатним, формує популяцію тощо. Дуже важливим аспектом інвазії є захоплення і утримання життєвого простору. Слід зазначити, якщо для опанування простору достатньо високої репродуктивної спроможності або вегетативного відновлення, то утримання життєвого середовища пов'язане з формуванням екологічної ніші, функціональних зв'язків і консорцій з біотою в екосистемі.

Наголошуємо, що усі ці непрості явища, які складають адаптацію адвентивного виду до нового середовища існування, мають бути охоплені моніторингом.

Послідовні дії стосовно популяційного моніторингу адвентивних видів мають включати таке:

- виявлення, первинна ідентифікація, фіксація у просторі і на точкових картах занесеного виду; встановлення джерел надходження та векторів перенесення;
- таксономічне вивчення та номенклатурні уточнення, з'ясування загроз для споріднених видів місцевої біоти;
- превентивне встановлення екологічних загроз і ризиків для місцевого біотичного різноманіття;
- стеження за формуванням популяцій, екологічної ніші, вторинного ареалу, картування ареалу популяцій;
- повний популяційний аналіз;
- оцінювання ступеня та характеру впливу виду на навколишнє середовище, зокрема, місцеве біотичне різноманіття;
- з'ясування екологічних загроз і ризиків для місцевого біотичного різноманіття;
- визначення обсягу можливих матеріальних збитків від вторгнення виду-вселенця;
- розроблення рекомендацій щодо запобігання занесення, натуралізації і поширення чужорідних видів, передбачення біологічних інвазій та оцінювання їх наслідків.

SUMMARY

The species diversity of biota in a specific area identifies by two leading factors: general historical development of biota and full range of abiotic and biotic environmental conditions, resources, habitats that are necessary for the existence of different species. The interaction of these factors reflected in the historically formed natural terrestrial and aquatic biota. The biotic diversity conservation threatened to reduce genetic diversity up to the complete disappearance of species, narrowing of habitats biodiversity and the threats of biological invasions too. It became apparent that while the volume of local resources conservation, the invasion of alien species leads to system changes, disturbance of the structural-functional ecosystem relations, and as result to local biodiversity ecological threats, and ecological damages.

The studies of model invasive species belonging to different Kingdoms of biota, existing in various inhabitable environments and forming a specific type of survival strategies, on the basis of an integrated population analysis given the opportunity to determine their adaptive capacity and mechanisms of environment impact in a secondary area.

A population analysis of model species in different environmental conditions revealed the range of variability of morphometric features *Eragrostis pilosa*, *E. minor* and *E. pectinacea*, and phytomass fractions ranging from 12 to 88 %, the most variable species is *E. minor*. Coenopopulations are the most significantly differentiated by morphometric features. Two species — *E. pilosa* and *E. pectinacea* by the differential features form related group in the middle of the species complex *E. pilosa*. The adaptations complex at the interspecies level is determined not only by genetic differences of species, but their ecological plasticity in the range of species reaction norm.

The index value of the morphological species integration points to the relationship and equability of the upgrowth of vegetative and generative plant organs in different ecological conditions of the three

investigated coenopopulations that confirming of the competitive relations in coenosis and decrease of morpho-structural integrity in adverse environment. Therefore, the species adaptation process occurs in the different directions of upgrowth of vegetative and generative plant organs depending on environmental conditions. *E. minor* realizes its reproductive potential twice as much in low and mid transformed environmental conditions as in heavy transformed analogs.

It established that in various environmental conditions on the coenopopulation differentiation the biggest influence have morphometric features of generative domain. Vital analysis data are supported priority of generative domain upgrowth in extremal existence environmental conditions. It is shown that the left-sided vitality phytomass spectrum, which characterizes the weak of plant phytomass formation development of species phytomass among the majority of coenopopulations. Thus, the increase of morphometric features contingency (interconditionality) due to the formation of a certain type of adaptation to the environmental conditions not always correlated with a decrease of morphological species heterogeneity. According to the ecological optimum, populations have a high level of morphological integration, for example *E. minor*, and so a high level of heterogeneity, which is confirmed by the coefficient of variability. Coenopopulations of *E. pilosa* and *E. pectinacea* have the plant morphological structure disintegration and they are not heterogeneous. Therefore, these two species have not formed a sustainable adaptive complex of features in the investigated territory yet. The population analysis of model species *Eragrostis pilosa*, *E. minor* and *E. pectinacea*, carried out in different ecological conditions, established that coenopopulations of species of the genus *Eragrostis* Wolf in anthropogenic transformed biotopes form a complex of adaptive features that contribute to their successful upgrowth and preservation of potential, but but not sufficient for significantly transformed habitats. It established based on complex population analysis that model species of the genus *Eragrostis* have a mixed SR-type of life-strategy with a predominance of patency features, which is their adaptation to the growth in the secondary area extreme conditions.

The introductive populations of *Quercus rubra* L. in natural forests of the Ukrainian Carpathians and the Kyiv Polissya arc characterized by high competitiveness irrespective of age composition. The adaptive advantages of *Q. rubra* are early stiffness, high current growth in height and diameter, minor insect damage and disease pathogens.

The vitality (distribution by Kraft class) showed an increase in inter-specific competition among *Q. robur*, *Q. petraea* and *Q. rubra*. Stands of *Q. rubra* in fresh beech-oak forest of the Ukrainian Carpathians are characterized by higher surveyor's rates, morphometric parameters, potential productivity, and development rate. The 1—2 classes of bonitet is higher compared to the fresh pine forest of the Kyiv Polissya and 2—3 classes above compared with the aboriginal species *Q. robur*, *Q. petraea*. By contrast, the weighted average phyto-sanitary index of the stand, the average points of viability and the extent of the crowns of *Q. rubra* do not differ within the two zones. It has been established that the population of artificial phytocoenoses of *Q. rubra* in Kyiv, regardless of the intensity of the recreational influence have lower morphometric parameters than natural forests. It react less responsibly to recreational pressure in the conditions of a megacity (according to the phyto-sanitary state). The value of the indices of intraspecific competition for the average value of the diameter of the trunk and the crown *Q. rubra* decreases with the gradient of recreational transformation. The scheme of population monitoring of foreign species of tree plants in the anthropogenically transformed environment in the *Q. rubra* example was compiled according to the research results.

The mycological investigation of 18 tree species (1048 trees) in 8 types of habitats, 70 species (402 findings) of wood-destroying fungi from 43 genera, 25 families, 9 orders, 3 classes of 2 divisions (Ascomycota and Basidiomycota) were identified. The greatest number of xylotrophs (43 species, 270 findings) are eurytrophes of II rank on deciduous trees. The eurytrophes of I rank are represented by 17 species (76 findings), stenotrophes — by 7 (48). The eurytrophes of II rank on coniferous trees represented by only *Antrodia albida* (Fr.) Donk, *Meruliopsis taxicola* (Pers.) Bondartsev and *Trichaptum hollii* (J.C. Schmidt) Kreisel. The largest number of findings of xylotrophs (161, 40,5 %) was particularly common at the top of branches in the canopy on living, growing trees. The most numerous in habitats is *Quercus robur* L. (317 trees, 30,2 %). Accordingly, the number of wood-destroying fungi on *Quercus robur* was also the largest (30 species, 202 findings).

It found that the presence of introductive trees in plant communities does not bring new species of xylotrophic fungi to mycocenosis yet. Such trees and their dead substrates were inhabited by typical for certain type wood native fungi species. The index of species abun-

dance has the highest values in the temperate pine-oak acidophilous forests ($DMn = 3.7$; 34 species of wood-destroying fungi; 85 findings). The index of the level of xylomycobiontes general diversity has highest in sub-continental hornbeam-oak forests ($H = 1.31$; 34 species; 152 findings).

Two invasive species of ants whose populations are studied in the Crimean peninsula (Ukraine) are at different levels of invasion. The *Crematogaster subdentata* ants in the conditions of the Steppe Crimea should be considered a potentially dangerous invasive species. It is capable of widespread and harmful to forest and garden-park cultural phytocoenoses. Competition of native species of ants with *C. subdentata* takes place for resources and habitat. As a result, in the absence of nesting sites, the native species-dendrobionts are completely displaced. Another invasive species, *Lasius neglectus*, is common in the Crimea practically everywhere and can cause significant damage to the trees and gardens, actively breeding and protecting aphids. So far, invasion of the *L. neglectus* in the Crimea is not formation of polycalic settlements on large areas, although there is a threat to increase its size in the long terms.

Interesting functional connections are detected between local species of ants and invasive species of vascular plants. A group of invasive herbaceous species with strongly developed trichomes, which do not populate aphids: *Phalacrolooma septentrionale*, *Helianthus tuberosus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Solidago canadensis*, are not visited by ants. Instead, two other species: *Heracleum sosnowskyi* and *Asclepias syriaca* are often visited by ants. Invasive species of plants obviously affect the structure of the associations of the ants both positively, giving the necessary resource, and negatively, displacing the native species of plants, which are visited by the ants. It leads to the degradation of the ant's assemblages, the disappearance of dominants species.

The process of adapting black redstart (*Phoenicurus ochruros* S.G. Gmelin) continues more than half a century in Ukraine. The territory suitable for nesting is populated fragmentarily. The density of nesting in the residential area of central Ukraine reaches to 0.8–1.7, in natural biotopes — 0.3–0.5 par/km². Birds prefer habitats with building degree is about 10 %. The black redstart's nesting success is 4–5 chicks (an average of 4.4 chicks/successful nest). Juvenile mortality is low, but the young birds mortality is higher. By the period of individual life, no more than 60 % nesting chicks survive. The basis for black redstarts adapting in the new environmental conditions is the lability

of behavior. The degree of synanthropy of the black redstart populations decreases in the north and east and fluctuates between +92 ...+24. Even with high synanthropy, birds prefer almost not inhabited human places.

To the species composition of bats of the «Feofaniya» park includes 9 species which proprietary to 6 genres of the *Vespertilionidae* families. Detected species from 3 faunistics groups: Mesophilic European (62,5 %), Boreal (25 %), and Front Asian (12,5 %). The close connection with anthropogenic landscapes of 2 local bat species — *Nyctalus noctula* and *Eptesicus serotinus* and 2 alien species — *Pipistrellus kuhlii* and *Plecotus austriacus* has been confirmed. The structure population of the studied model bats species of the «Feofaniya» park is similar and reflects their adaptation to the corresponding conditions of biogeocoenosis. The comparative analysis, based on the similarity index of Chekanovsky-Sorensen, showed a relatively average value for the in relation to the similarity of the species composition of the bats with other investigated objects (the forest massif «Kholodny Yar», the Kaniv Reserve, the NNP «Goloseevsky», Cherkassy town). The least value of similarity can be observed for Cherkassy town, with the highest coefficient of synanthropic, which may be due to significant anthropogenic transformations of the city's territory. Features that determine the adaptation of bats to the conditions of anthropogenic environment transformation are: a gradual transition to the synanthropic way of life of aboriginal species; the absolute or predominant synanthropy of the species-allies, which is clearly traced in the example of *P. kuhlii*; rational use by bats of airspace, which is associated with a variation in the fodder behavior of some local species.

The adaptive strategies main types that make it possible for adventive species success naturalization and to propagate in anthropogenic transformed environment are found out. Regardless of the taxonomic affiliation, the ecological and geographical primary area, adaptation of the adventive species to the new environmental conditions passes several consistent stages. After overcoming the geographical barrier, which is usually initially caused by human involvement, the climatic, extensional and biological (reproductive) barriers are overcome isochronically. Adventive species forms a certain number of organisms, becomes reproductive, creates a population and other. Important aspect of the invasion process is the expansion and retention of life space. It should be noted that if for the life space reclaim is sufficiently high reproductive capacity or vegetative renewal, but the con-

tent of the life environment is associated with an ecological niche formation, functional relations and consortium with biota in the ecosystem.

The alien species adaptation processes to the new habitat should be systematically monitored.

The population monitoring of adventive species system provides by:

- discovery, primary identification, fixation of adventive species in space and on point maps;
- establishment of the localities of entering and spread vectors;
- taxonomic investigations and nomenclature verifications, identification of threats for local biota native species;
- preventive establishment of ecological threats and risks for local biotic diversity;
- monitoring of populations formation, their ecological niche, secondary habitat, mapping of populations area;
- complete population analysis;
- assessment of the degree and character of the species impact on the environment, in particular, local biotic diversity;
- forecasting of environmental threats and risks for local biotic diversity;
- volume determination of possible material losses from the invasive species;
- recommendations elaboration for the prevention of invasion, naturalization and distribution of alien species, prediction of biological invasions and assessment of their consequences.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Абеленцев В.І.* Ряд рукокрилі, або кажани — Chiroptera / В.І. Абеленцев, Б.М. Попов // Фауна України (Ссавці). — К.: Вид-во АН УРСР, 1956. — Т. 1, вип. 1. — С. 229—446.
- Анучин П.П.* Лесная таксация / П.П. Анучин. — М.: Лесн. пром-сть, 1982. — 547 с.
- Арефьев С.П.* Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов / С.П. Арефьев. — Новосибирск: Наука, 2010. — 260 с.
- Банник М.В.* Зимовка горихвостки-чернушки (*Phoenicurus ochruros*) в г. Харькове / М.В. Банник // Птицы бассейна Северского Донца. Вып. 8: Материалы 7—10 конф. «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца». — Харьков: [б. и.], 2003. — С. 119.
- Башта А.-Т.В.* Зміна території поширення та міграційного статусу деяких видів рукокрилих України / А.-Т.В. Башта // Історичні і сучасні аспекти вивчення біоти Карпат (Матеріали наукової конференції присвяченої 60-річчю Високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету ім. Івана Франка (Львів, Кваси, 27—30 липня 2015 р.)). — Львів: Вид-во ЛНУ ім. І. Франка, 2015. — С. 68—70.
- Екологічна мережа Центрального Придніпров'я* / М.І. Башенко, О.Ф. Гончар, В.В. Лавров [та ін.]: монографія. — К.: [б. в.], 2009. — 386 с. [Центр екологічної освіти та інформації].
- Бескаравайний М.М.* Птицы Крымского полуострова / М.М. Бескаравайный. — Симферополь: Бизнес-Информ, 2012. — С. 276—277.
- Берников К.А.* Фауна и эколого-биологические особенности рукокрылых (Chiroptera) Ханты-Мансийского автономного округа / К.А. Берников, В.П. Стариков // Вестник Оренбургского государственного университета. — 2009. — № 2. — С. 117—123.
- Бехтерева Л.Д.* Биоразнообразный перечень видов птиц г. Уфы / Л.Д. Бехтерева // Вестник Российского Университета дружбы народов. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». — 2008. — № 1. — С. 30—32.
- Білик Г.У.* Геоботанічне районування Української РСР / Г.У. Білик, В.С. Ткаченко. — К.: Наук. думка, 1977. — 301 с.
- Білушенко А.А.* Рукокрилі (Chiroptera) Центрального Лісостепу України (фауна, екологія, охорона): автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.08 / А.А. Білушенко. — К., 2013. — 18 с.

- Білушенко А.А. Рукокрилі (Chiroptera) проектованого Національного природного парку «Холодний Яр» / А.А. Білушенко // Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України. — 2013. — Вип. 23.11. — С. 84—88.
- Білушенко А. Використання рукокрилими сховищ в умовах Центрального Лісостепу України / А. Білушенко // Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Сер. біол. — 2015. — Вип. 70, № 2. — С. 29—32.
- Біотопи лісової та лісостепової зон України / Я.П. Дідух, Т.В. Фіцайло, І.А. Коротченко [та ін.]. — К.: МАКРОС, 2011. — 288 с.
- Блінкова О.І. Адаптації інтродукційних популяцій *Quercus rubra* L. на території Закарпатської низовинної області / О.І. Блінкова // Природа Західного Полісся та прилеглих територій: зб. наук. праць. — 2015. — № 12. — С. 137—142.
- Блінкова О.І. Синфітоіндикація рекреаційних змін екологічних умов заповідного урочища «Боржава» (Закарпатська низовинна область) / О.І. Блінкова // Вісник Одеського національного університету. Сер. біол. — 2014. — Т. 19, вип. 2. — С. 21—33.
- Блінкова О.І. Особливості адаптації інтродукційних популяцій *Quercus rubra* L. на території Київського Полісся / О.І. Блінкова // Питання біоіндикації та екології. — 2013. — Вип. 18, № 2. — С. 42—56.
- Бокотей А.А. Орнітофауна міста Львова: населення, поширення, динаміка: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.08. Зоологія / А.А. Бокотей. — Варшава, 1999. — 24 с.
- Бродович Т.М. Дуб северный (красный) в лесных культурах западных областей УССР / Т.М. Бродович // Научные труды Львовского лесотехнического института. — Львов, 1957. — Т. 3. — С. 234—241.
- Булахов В.Л. Екологічні адаптації птахів в умовах техногенного забруднення довкілля / В.Л. Булахов // VI Міжнарод. наук. конф. «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах»: матеріали. — Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2011. — С. 245—246.
- Бурда Р.І. Адвентивний вид *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae) у міських лісах Києва / Р.І. Бурда // Український ботанічний журнал. — 2012. — Вип. 69, № 3. — С. 352—362.
- Бурда Р.І. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі: монографія / Р.І. Бурда, О.А. Ігнатюк. — К.: НЦЕБМ НАН України, 2011. — 112 с.
- Бурда Р.І. Роль еволюції в інвазіях судинних рослин / Р.І. Бурда // Фактори експериментальної еволюції організмів: зб. наук. праць. — К., 2015. — Т. 16. — С. 26—31.
- Взаємозумовленість формування вегетативної та генеративної сфер рослин: метод канонічних кореляцій / Ю.А. Злобін, К.С. Кирильчук, О.М. Тихонова [та ін.] // Український ботанічний журнал. — 2007. — Т. 64, № 2. — С. 206—218.
- Виноградов Б.В. Основы ландшафтной экологии / Б.В. Виноградов. — М.: ГЕОС, 1998. — 418 с.
- Волонцевич А.А. Структура населения птиц различных ландшафтов города Харькова в репродуктивный период / А.А. Волонцевич // Сомовская библиотека. Вып. 1: Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Труды

научной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения Н.Н. Сомова (1861—1923) 1—4 дек. 2011 г., Харьков, Украина. — Харьков, 2011. — Кн. 1. — С. 380—396.

Воробьев Д.В. Методика лесотипологических исследований / Д.В. Воробьев. — К.: Урожай, 1967. — 388 с.

Высоцкий Г.Н. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство (учение о лесной пертиненции). — М.: Гослесбумиздат, 1950. — 102 с.

Гаврилюк В.С. Природа Києва та його околиць: Фізико-географічна характеристика / В.С. Гаврилюк, І.О. Речмедін. — К.: Вид-во Київ. держ. ун-ту ім. Т.Г. Шевченка, 1956. — 70 с.

Газарян С.В. Эколого-фаунистический анализ населения рукокрылых (Chiroptera) Западного Кавказа: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.08 / С.В. Газарян. — М., 2002. — 24 с.

Гвоздецкий Н.А. Физическая география Кавказа / Н.А. Гвоздецкий. — М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1985. — 135 с.

Гегельский И.Н. Особенности роста дубов-экзотов на Украине / И.Н. Гегельский // Научные труды УСХА. — 1971. — Вып. 65. — С. 118—122.

Генсірук С.А. Ліси України / С.А. Генсірук. — К.: Наук. думка, 1992. — 408 с.

Геренчук К.І. Природа Закарпатської області / К.І. Геренчук. — Львів: Вища шк., 1981. — 156 с.

Географічна енциклопедія України: в 3 т. / [ред. кол. О.М. Маринич та ін.]. — К.: Рад. енцикл., 1989. — 993 с.

Гладков Н.А. Горихвостка-чернушка *Phoenicurus ochrurus* Gmelin / Н.А. Гладков // Птицы Советского Союза / [под ред. Г.П. Дементьева, Н.А. Гладкова]. — М.: Сов. наука, 1954. — Т. 6. — С. 554—557.

Гродзинський А.М. Етапи і напрями інтродукції рослин / А.М. Гродзинський // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні: респ. міжвідом. зб. — К.: Наук. думка, 1979. — Вип. 14. — С. 3—7.

Годованець Б.Й. Незвичайне гніздування чорної горихвістки / Б.Й. Годованець // Беркут. — 1993. — Т. 2. — С. 33.

Голубець М.А. Екологічний потенціал наземних екосистем / М.А. Голубець, О.Г. Марискевич, О.Б. Крок [та ін.]. — Львів: Поллі, 2003. — 180 с.

Горихвостка-чернушка — новый зимующий вид России / А.Н. Хохлов, М.П. Ильях, Е.И. Желябовский [и др.] // Современная биогеография. — Ставрополь, 2005. — С. 280—281.

Гордієнко М.І. Лісівничі властивості деревних рослин / М.І. Гордієнко, Н.М. Гордієнко. — К.: Вістка, 2005. — 816 с.

Гурский В.В. Красный дуб и его разведение на Украине и в других районах СССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / В.В. Гурский. — Харьков, 1953. — 20 с.

Данилович А. Заметки о некоторых птицах окрестностей г. Києва / А. Данилович // Украинский охотник и рыболов. — 1925. — № 5. — С. 21.

Двоеглазов К.А. Дуб красный в Бердичевском лесхозе и внедрение его в леса Житомирщины / К.А. Двоеглазов. — К.: [б. в.], 1958. — 37 с.

Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних режимів рослинних угруповань урочища Холодний Яр / Я.П. Дідух // Ботанічний журнал. — 1992. — № 1. — С. 17—22.

- Длусский Г.М. Муравьи Туркменистана / Г.М. Длусский, О.С. Союнов, С.И. Забелин. — Ашгабат: Ылым, 1989. — 275 с.
- Доброчаева Д.Н. Определитель высших растений Украины / Д.Н. Доброчаева, М.И. Котов, Ю.Н. Прокудин. — К.: Наук. думка, 1987. — 548 с.
- Досвід лісокультурної справи Боярської ЛДС НАУ (до 80-річчя Боярської ЛДС та 100-річчя штучного лісовідновлення) / В.О. Рибак, М.І. Гордієнко, В.М. Маурер [та ін.]. — К.: ППНВ, 2005. — 522 с.
- Егорова Г.Е. Преадаптивные возможности врановых птиц в условиях урбанизации (на примере серой вороны *Corvus cornix* L.) / Г.Е. Егорова, Д.Ю. Лосева // Естественные и технические науки. — 2008. — № 5. — С. 80—83.
- Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі [за ред. І. Загороднюка]. Серія: Праці Теріологічної школи. — Луганськ, 2006. — Вип. 8. — 245 с.
- Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань / І. Загороднюк // Фауна в антропогенному середовищі (Праці Теріологічної школи). — Луганськ, 2006. — Вип. 8. — С. 18—47.
- Загороднюк І. Уточнення щодо кажанів у Бернських списках / І. Загороднюк, В. Тищенко // Ссавці під охороною Бернської конвенції (Праці Теріологічної школи). — К., 1999. — Вип. 2. — С. 182—184.
- Закон України «Про екологічну мережу України» від 24.06.2004 № 1864-IV (ст. 3) // Офіційний вісник України. — 2004. — № 29. — Ст. 1950.
- Закон України «Про приєднання України до конвенції 1979 року про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі» / Відомості Верховної Ради. — 1996. — № 50. — С. 278.
- Закон України «Про приєднання України до угоди про збереження кажанів в Європі» / Відомості Верховної Ради. — 1999. — № 28. — С. 233.
- Закон України «Про загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000—2015 роки» / Відомості Верховної Ради. — 2000. — № 47. — С. 405.
- Заповідна справа в Україні / [за ред.: М.Д. Гродзинського, П.С. Стеценка]. — К.: Географіка, 2003. — 306 с.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьев / А.А. Захаров. — М.: Наука, 1991. — 280 с.
- Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. — 146 с.
- Змитрович И.В. Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 3 / И.В. Змитрович. — М.; СПб.: КМК, 2008. — 264 с.
- Ильин В.Ю. Влияние антропогенного фактора на рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Поволжья / В.Ю. Ильин, Д.Г. Смирнов, Н.М. Яняева // Экология. — 2003. — № 2. — С. 134—139.
- Иовченко Н.П. Первые находки горихвостки-чернушки *Phoenicurus ochruros* (S.G. Gmelin, 1774) на гнездовании в Санкт-Петербурге / Н.П. Иовченко, С.Л. Занин // Поволжский экологический журнал. — 2010. — № 3. — С. 331—336.
- Іваненко О.М. Консортивні зв'язки афілофороїдних грибів Київського плато / О.М. Іваненко // Екосистеми, їх оптимізація і охорона. — 2012. — Вип. 7. — С. 167—178.

- Івченко А.І. Історія впровадження дуба червоного / А.І. Івченко // Наук. вісн. Лісівничі дослідження в Україні. — Львів: УДЛУ, 2002. — Вип. 12.4. — С. 93—97.
- Калуцкий К.К. Древесные экзоты и их насаждения / К.К. Калуцкий, Н.А. Болотов, Д.М. Михайленко. — М.: Агропромиздат, 1986. — 271 с.
- Качалов А.А. Деревья и кустарники / А.А. Качалов. — М.: Лесн. пром-сть, 1970. — 406 с.
- Кесслер К.Ф. Естественная история губерний Киевского учебного округа / К.Ф. Кесслер // Зоология. Звери. — К., 1851. — Вып. 1. — 88 с.
- Кесслер К.О. Естественная история Киевского учебного округа. Зоология. Часть систематическая / К.О. Кесслер // Труды Комиссии, высочайше утвержденной при императорском университете Св. Владимира для описания губерний Киевского учебного округа, Подольской, Волынской, Киевской, Черниговской и Полтавской. — К.: Университет. типография, 1851. — 136 с.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны / Б. Клауснитцер. — М.: Мир, 1990. — 246 с.
- Клауснитцер Б. Экология городской фауны / Б. Клауснитцер [пер. И.В. Орловой, И.М. Маровой]. — М.: Мир, 1990. — 246 с.
- Кныш Н.П. Горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros*) на северо-востоке Украины / Н.П. Кныш // Беркут. — 2013. — Т. 22, вып. 2. — С. 122—132.
- Корзюков А.И. Горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros*) — гнездящийся вид населенных пунктов юга Украины / А.И. Корзюков, О.И. Бондарь // Сомовская библиотека. Вып. 1: Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи: труды науч. конф., посвященной 150-летию со дня рождения Н.Н. Сомова (Харьков, 1—4 дек. 2011 г.). — Харьков: Точка, 2011. — Кн. 2. — С. 437—441.
- Костин Ю.В. Птицы Крыма / Ю.В. Костин. — М.: Наука, 1983. — 240 с.
- Кошелев А.И. Новые данные о редких и залетных птицах Северного Приазовья / А.И. Кошелев, Л.В. Пересадько // Території, що важливі для збереження птахів в Україні: матеріали конф. «ІВА програма» (Ніжин, 7—9 квіт. 1995 р.). — К.: [б. в.], 1996. — С. 56—57.
- Кривицкий И.А. Птицы. Научно-популярный очерк об орнитофауне Харьковской области / И.А. Кривицкий. — Харьков: Прапор, 1988. — 180 с.
- Крускоп С.В. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera): автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.08 / С.В. Крускоп. — М., 1998. — 24 с.
- Крускоп С.В. Положение *Myotis nattereri* (Chiroptera, Vespertilionidae) в структуре сообщества рукокрылых и новая находка этого вида в Центральной России / С.В. Крускоп // Вестник зоологии. — 1996. — № 3. — С. 72—73.
- Крюков В.В. Биоэкологические особенности дуба черешчатого и перспективные типы его культур в европейской части СССР: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / В.В. Крюков. — Воронеж, 1980. — 20 с.
- Кузьмичев В.В. Оценка взаимодействия деревьев в лесных фитоценозах / В.В. Кузьмичев, Т.Н. Миндеева, В.В. Черкашин // Известия Сибирского отделения АН СССР. — 1989. — Вып. 3. — С. 133—139.
- Кучерук В.В. Синантропия — некоторые понятия / В.В. Кучерук // Животные в городе: материалы науч.-практ. конф. — М., 2000. — С. 112—115.

- Лавренко Е.М. Родина Злаки / Е.М. Лавренко // Флора УРСР. — К.: Вид-во АН УРСР, 1940. — Т. 2. — 386 с.
- Лебедев В.А. Дуб красный / В.А. Лебедев // Красная книга Саратовской области. — Саратов: Детская книга, 1996. — С. 140.
- Лопарьов С.О. Орнітофауна населених пунктів Центру України та її зміни: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.08 / С.О. Лопарьов. — К., 1997. — 23 с.
- Лосицкий К.Б. Восстановление дубрав / К.Б. Лосицкий. — М.: Сельхозиздат, 1963. — 360 с.
- Лыков Е.П. Фауна, численность и территориальное размещение гнездящихся птиц Калининграда / Е.П. Лыков // Орнитология. — 2007. — № 34. — С. 83—93.
- Майборода В.А. Ріст чистих насаджень дуба червоного північного (*Quercus borealis* Michx.) на Україні / В.А. Майборода // Науковий вісник УкрДЛТУ: зб. наук.-техн. праць. — Львів: УкрДЛТУ, 2000. — Вип. 10.1. — С. 134—140.
- Мамонтов В.Н. Коэффициент предпочтения и его использование при оценке качества мест обитания диких животных / В.Н. Мамонтов // Экология. — 2009. — № 2. — С. 155—157.
- Материалы по фауне рукокрылых Национального природного парка «Голосеевский» / А.С. Влащенко, Е.В. Годлевская, К.А. Кравченко [и др.] // Заповідна справа в Україні. — 2012. — Т. 18, вип. 1-2. — С. 51—58.
- Мигунова Е.С. Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей) / Е.С. Мигунова. — М.: Экология, 1993. — 364 с.
- Миркин Б.М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б.М. Миркин, Л.Г. Наумова. — Уфа: Гилем, 2012. — 487 с.
- Молчанов А.А. Влияние леса на окружающую среду / А.А. Молчанов. — М.: Наука, 1973. — 358 с.
- Мосякин С.Л. *Eragrostis pectinacea* (Michx.) Nees (Poaceae) — новый адвентивный вид флоры Украины / С.Л. Мосякин, Н.Н. Бортняк // Український ботанічний журнал. — 1994. — Т. 51, № 5. — С. 89—93.
- Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины / В.А. Мухин. — Екатеринбург: Наука, 1993. — 232 с.
- Нестеров В.Г. Методика изучения естественного возобновления леса / В.Г. Нестеров. — Красноярск, 1948. — 75 с.
- Нікітін К.Є. Ліси і лісове господарство // Результати наукових досліджень по лісових культурах у Боярському дослідному лісгоспі. — К.: Вид-во УАСГН, 1960. — Т. 1. — С. 4—20.
- Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г.А. Новиков. — М.: Сов. наука, 1953. — 502 с.
- Нормативно-справочные материалы для таксации лесов Украины и Молдавии / [Минлесхоз УССР]. — К.: Урожай, 1987. — 560 с.
- Образование агрегированных гнездовых поселений как одно из проявлений синантропизации ушастой совы (*Asio otus* L.) / А.В. Шариков, В.С. Волков, М.Н. Иванов [и др.] // Экология. — 2010. — № 1. — С. 47—53.
- Обухова Н.Ю. Основное направление и механизмы микроэволюционных сдвигов в синантропных комплексах птиц / Н.Ю. Обухова // Проблемы макроэволюции. — М.: Наука, 1988. — С. 121—122.
- Одум Ю. Экология / Ю. Одум. — М.: Мир, 1986. — Т. 2. — 373 с.

- Олейник Д.С. О зимовке горихвостки-чернушки на юге Украины / Д.С. Олейник // Беркут. — 2005. — Т. 14, вып. 1. — С. 142—143.
- Оселишна концепція збереження біорізноманіття: базові документи ЄС / [ред. О.О. Кагало, Б.Г. Проць]. — Львів: ЗУКЦ, 2012. — 278 с.
- Пашкевич Н.А. Оцінка адаптації ценопопуляцій *Eragrostis minor* Host. (Poaceae) до умов трансформованого середовища / Н.А. Пашкевич // Modern Phytomorphology. — 2015. — Т. 7. — С. 103—112.
- Первушина Е.М. Закономерности формирования сообществ рукокрылых (Chiroptera) Среднего Урала с запада на восток / Е.М. Первушина, А.А. Первушин // Экология: сквозь время и расстояние (материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 50-летию первой молодежной конференции в ИЭРиЖ, Екатеринбург, 11—15 апр. 2011 г.). — Екатеринбург: Гошицкий, 2011. — С. 152—156.
- Полынов Б.Б. Избранные труды / Б.Б. Полынов. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — 751 с.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития / В.В. Протопопова. — К.: Наук. думка, 1991. — 204 с.
- Протопопова В.В. Фітоінвазії. 2. Аналіз основних класифікацій, схем і моделей / В.В. Протопопова, М.В. Шевера // Промышленная ботаника: сб. науч. тр. — 2012. — Вып. 12. — С. 88—95.
- Поварніцин В.О. Ліси Закарпаття / В.О. Поварніцин // Ботанічний журнал АН УРСР. — 1950. — Т. 7, № 3. — С. 66—79.
- Поляков А.Ф. Лесные формации Крыма и их экологическая роль / А.Ф. Поляков, Ю.В. Плугатар. — Харьков: Новое слово, 2009. — 405 с.
- Прикладовская Н.Ф. Итоги интродукции дуба северного (*Quercus borealis* Michx.) на западе Украины: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / Н.Ф. Прикладовская. — М., 1979. — 21 с.
- Природні багатства Закарпаття / [укл. В.Л. Бондар]. — Ужгород: Карпати, 1987. — 284 с.
- Полякова О.Г. Особливості росту дуба червоного в штучних деревостанах Київського Полісся / О.Г. Полякова // Науковий вісник НАУ. — 1997. — № 2. — С. 202—208.
- Радченко А.Г. Находки ранее не отмечавшихся и малоизвестных видов и рода муравьев (Hymenoptera: Formicidae) в фауне Украины / А.Г. Радченко, Т.Н. Баженова, Е.И. Симутник // Українська ентомофауністика. — 2012. — № 3 (2). — С. 1—9.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. — М., 1938. — 620 с.
- Результати наукових досліджень по лісових культурах у Боярському дослідному лісгоспі: [за ред. Б.Й. Логінова]. — К.: Вид-во УАСГН, 1960. — Т. 1. — 184 с.
- Роотсмяз Л. Зимовки перелетных птиц в Эстонии в 1981—1990 гг. / Л. Роотсмяз // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции (Витебск, 17—20 сент. 1991 г.). — Минск, 1991. — Ч. 2, кн. 2. — С. 182—183.
- Сабадош В.І. Деякі характеристики трав'яного ярусу лісів долини річки Латориці / В.І. Сабадош, І.М. Данилик, Р.Я. Кіш // Науковий вісник Ужгород. ун-ту. Сер. біол. — 2006. — № 19. — С. 73—79.
- Савченко-Погребняк З.Ф. Горный дуб / З.Ф. Савченко-Погребняк. — К.: Изд-во АН УССР, 1955. — 142 с.

- Санітарні правила у лісах України* / Постанова Кабінету Міністрів України № 555 від 27 липня 1995 р. — К., 1995. — 20 с.
- Сафонов М.А.* Структура сообществ дереворазрушающих грибов / М.А. Сафонов. — Екатеринбург: УрО РАН, 2003. — 269 с.
- Серебряков В.В.* Атлас птахів України (поширення та характер перебування) / В.В. Серебряков. — К.: Фітосоціоцентр, 2012. — 238 с.
- Смаглюк К.К.* Інтродуковані листяні лісоутворювачі / К.К. Смаглюк. — Ужгород: Карпати, 1984. — 80 с.
- Скільський І.В.* Випадок незвичайного гніздування горихвістки чорної / І.В. Скільський // Беркут. — 1992. — Т. 1. — С. 121.
- Скільський І.В.* Урбанізація як фактор зміни регіональної орнітофауни (на прикладі м. Чернівці та Прут-Дністровського межиріччя і Покутсько-Буковинського Передкарпаття) / І.В. Скільський // Беркут. — 1999. — Т. 8, вип. 1. — С. 1—8.
- Скільський І.В.* Структура й особливості формування фауни та населення птахів середнього міста (на прикладі Чернівців): автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.08 / І.В. Скільський. — К., 2000. — 19 с.
- Скільський І.В.* О степени синантропизации орнитофауны: подходы, методики, результаты (на примере г. Черновцы) / И.В. Скільський // Беркут. — 2001. — Т. 10, вып. 2. — С. 140—152.
- Смирнов Д.Г.* Соотношение полов и пространственная структура популяций оседлых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Среднего Поволжья / Д.Г. Смирнов, В.П. Вехник // Зоологический журнал. — 2014. — Т. 93, № 9. — С. 1117—1127.
- Сологор Е.А.* Эколого-физиологические особенности рукокрылых Среднего Приднепровья: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.08 / Е.А. Сологор. — К., 1973. — 160 с.
- Сомов Н.Н.* Орнитологическая фауна Харьковской губернии / Н.Н. Сомов. — Харьков, 1897. — 680 с.
- Стойко С.М.* Дубові ліси Українських Карпат та їх типологічна класифікація / С.М. Стойко // Природні умови та природні ресурси Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1968. — С. 21—33.
- Стороженко В.Г.* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В.Г. Стороженко, М.А. Бондарцева, В.А. Соловьев, В.И. Крутов. — М.: Наука, 1992. — 221 с.
- Стрелков П.П.* Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья / П.П. Стрелков, Ю.В. Ильин // Труды зоологического института АН СССР. — 1990. — Т. 225. — С. 42—167.
- Стукалюк С.В.* *Crematogaster subdentata* Mayr 1877 — новый для фауны Крыма потенциально инвазивный вид муравьев (Hymenoptera, Formicidae) / С.В. Стукалюк // Зоологический журнал. — 2015. — Т. 94, № 10. — С. 1211—1225.
- Фауна кажанів Канівського природного заповідника* / Н.С. Ружіленко, В.М. Грищенко, В.О. Межерін [та ін.] // Європейська ніч кажанів'98 в Україні (Праці Теріологічної школи). — К., 1998. — Вип. 1. — С. 76—79.
- Харитонович Ф.Н.* Биология и экология древесных пород / Ф.Н. Харитонович. — М.: Лесн. пром-сть, 1968. — 304 с.
- Холявко В.С.* Лесные быстрорастущие экзоты / В.С. Холявко. — М.: Лесн. пром-сть, 1981. — 224 с.

- Эйзенрейх Х. Быстрорастущие древесные породы: [пер. с нем.] / Х. Эйзенрейх. — М.: Изд-во иностр. лит., 1959. — 508 с.
- Чаплиціна А.Б. Еколого-фауністичний та сучасний стан представників родини Muscicapidae у трансформованих ландшафтах північно-східної України / А.Б. Чаплигіна, Н.О. Савинська // Сомовская библиотека. Вып. 1: Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Труды науч. конф., посвященной 150-летию со дня рождения Н.Н. Сомова (Харьков, 1—4 дек. 2011 г.). — Харьков: Точка, 2011. — Кн. 2. — С. 396—414.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике / В.М. Шмидт. — Л.: Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1980. — 176 с.
- Шольц Х. *Eragrostis albensis* H. Scholz (Poaceae) — новый адвентивный вид флоры России и диагностика европейских полевицек из родства *E. pilosa* (L.) Beauv. / Х. Шольц, Е.В. Мавродиев, Ю.Е. Алексеев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. — 2002. — Т. 107, вып. 3. — С. 74—78.
- Шупова Т.В. Адаптація горихвістки чорної (*Phoenicurus ochruros* S.G. Gmelin) до існування в умовах київської міської агломерації / Т.В. Шупова // Біологічні студії. — 2014. — Т. 8, № 1. — С. 188—196.
- Шупова Т.В. Горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros* S.G. Gmelin) в условиях Кривого Рога / Т.В. Шупова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. — 2014. — Вып. 10. — С. 116—121.
- Annual life cycle of cave bats in Northern Algeria / K. Kowalski, J. Gaisler, H. Bessam [et al.] // Acta teriol. — 1986. — N 13, 15 — P. 185—206.
- A proposed unified framework for biological invasions / T.M. Blackburn, P. Pyšek, S. Bacher [et al.] // Trends in Ecology and Evolution. — 2011. — Vol. 26. — P. 333—339.
- Baldacci J. An experimental study of colony-founding in pine saplings by queens of the arboreal ant, *Crematogaster ashmeadi* / J. Baldacci, W.R. Tschinkel // Insectes Sociaux Journal. — 1999. — Vol. 46 (1). — P. 41—44.
- Battersby J. Guidelines for surveillance and monitoring of European bats / J. Battersby // Eurobats publication series (UNEP/EUROBATS secretariat, Bonn, Germany). — 2010. — N 5. — P. 41—63.
- Bernicchia A. Polyporaceae s.l. / A. Bernicchia. — Italia: Ed. Candusso, 2005. — 808 p. — (Fungi Europaei; 10).
- Bernicchia A. Corticiaceae s.l. / A. Bernicchia, S. P. Gorjyn. — Italia: Ed. Candusso, 2010. — 1008 p. — (Fungi Europaei; 12).
- Bilushenko A.A. The current status of kuhl's pipistrelle *Pipistrellus kuhlii* (Chiroptera, Vespertilionidae) in the central Forest-steppe of Ukraine / A.A. Bilushenko // Vestnik zoologii. — 2013. — Vol. 47, N 4. — P. 341—347.
- Biogeographic and taxonomic patterns of introduced ants / A.V. Suarez, T.P. McGlynn, N.D. Tsutsui // Lach L., Parr C.L., Abbott K.L. Ant Ecology. — Oxford: Univ. Press, 2010. — P. 233—244.
- Bleker H. Beleidsregels van de Staatssecretaris van Economische Zaken, Landbouw en Innovatie van 6 juni 2012, nr. 267278, houdende vaststelling van beleidsregels inzake schelpdierverplaatsingen // Staatscourant. — 2012. — N 12068. — 4 p.
- Blume H.-P. Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen / H.-P. Blume, H. Sukopp // Schr. Reihe Vegetationskunde. — 1976. — Vol. 10. — P. 75—79.

- Boertmann D.* Københavns Huskader Pica pica i 150 år / D. Boertmann, U. Sørensen // Dansk ornithologisk forenings tidsskrift. — 2006. — N 1. — P. 9–5.
- Bogaart-Scholte M.W.M.* Monitoring Waterstaatkundige Toestand des Lands — Milieumeetnet Rijkswateren chemie en biologie / M.W.M. Bogaart-Scholte, M.H. van der Weijden, A. Naber, M. Roos. — Rijkswaterstaat, Dutch Ministry for Infrastructure and Environment. MWTL Meetplan, 2014. — 249 p.
- Borset O.* Introduction of exotic trees and use of monocultures in boreal areas / O. Borset // Ecological bulletins. — 1976. — N 21. — P. 103–106.
- Büttger H.* Miesmuschelmonitoring 2012 im Nationalpark Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer; Ein Projekt im Rahmen des Trilateral Monitoring and Assessment Program (TMAP) / H. Büttger, S. Witte, G. Nehls. — Landesbetrieb für Küstenschutz, Nationalpark und Meeresschutz Schleswig-Holstein, 2014. — 47 p.
- Cléménçon H.* Methods for working with macrofungi: Laboratory, cultivation and preparation of larger fungi for light microscopy / H. Cléménçon. — Eaching: IHW Verlag, 2009. — 88 p.
- Croci S.* Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? / S. Croci, A. Buter, Ph. Clergeau // Condor. — 2008. — Vol. 110, N 2. — P. 223–240.
- DNA (meta)barcoding of biological invasions: a powerful tool to elucidate invasion processes and help managing aliens* / T. Comtet, A. Sandionigi, F. Viard [et al.] // Biological Invasions. — 2015. — N 17. — P. 905–922.
- Effects of the invasive garden ant, Lasius neglectus* Van Loon, Boomsma et Andrasfalvy, 1990 (Hymenoptera: Formicidae), on arthropod assemblages: pattern analyses in the type supercolony / C. Nagy, A. Tartally, F. Vilisics [et al.] // Myrmecological News. — 2009. — N 12. — P. 171–181.
- European Commission* Thematic report on alien invasive species. Second Report of the European Community to the Conference of the Parties of the Convention on Biological Diversity. — Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities, 2002.
- European Commission.* Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. / Official Journal of the European Union. — 2014. — L 317/35–55.
- Faliński J.B.* Invasive alien plants and vegetation dynamics / J.B. Faliński // 4th International conference on the ecology of invasive alien plants (Berlin, 1–4 October, 1997). — Berlin: Abstract Book, 1997. — P. 16.
- Faliński J.B.* Stadia neofityzmu i stosunek neofitów do innych komponentów zbiorowiska / J.B. Faliński // Mater. Zakl. Phytosoc. Stos. UW. — 1968. — N 25. — S. 15–29.
- Fekete L.* Die Verbreitung der forstlich wichtigen Tbaume und Streucher in ungarischen Staate / L. Fekete, T. Blattny. — Selmechbanya, 1888. — 156 S.
- Galera H.* Central European botanic gardens as centres of dispersal of alien plants / H. Galera, B. Sudnik-Wójcikowska // Acta Societatis Botanicorum Poloniae — 2010. — Vol. 79, N 2. — P. 147–156.
- Gigon A.* Invasive Neophyten in der Schweiz: Lagebericht und Handlungsbedarf / A. Gigon, E. Weber. — Bern: Bericht Bundesamt für Umwelt, 2005. — 40 p.
- Giraud T.* Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe / T. Giraud, J.S. Pedersen, L. Keller // Proceedings of the National Academy of Science U.S.A. — 2002. — Vol. 99 (9). — P. 6075–6079.

Golivets M. Ecological and biological determination of invasion success of non-native plant species in urban woodlands with special regard to short-lived monocarp / M. Golivets // *Urban Ecosystems*. — 2013. — Vol. 16 (3). — Early Online DOI 10.1007/s11252-013-0313-4.

Hierro J.L. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range / J.L. Hierro, J.M. Marron, R.M. Callaway // *Journal of Ecology*. — 2005. — Vol. 93. — P. 5–15.

Ihnatiuk O.A. Degradation Changes in the Structure of Multispecies Associations of Ants in Urbanized Areas / O.A. Ihnatiuk, S.V. Stukalyuk // *Russian Journal of Ecology*. — 2015. — Vol. 46, N. 1. — P. 109–115.

Ivanenko O. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of biotopes on Kyivske Plato, Ukraine // *Natura Montenegrina*. — 2013. — Vol. 12 (3–4). — P. 625–638.

Johnson S. Growth and structural development of red oak sprout clumps / S. Johnson // *Forest Science*. — 1975. — N 21 (4). — P. 413–418.

Koch S.D. The *Eragrostis pectinacea*–*pilosa* complex in North and Central America (Gramineae: Eragrostidae) / S.D. Koch // *Illinois Biological Monographs*. — 1974. — Vol. 48. — P. 1–74.

Kriebel H.B. Geographic variation in *Quercus rubra* in North Central United States plantations. / H.B. Kriebel, W.T. Bagley, F.J. Deneke // *Silvae Genetica*. — 1982. — N 25. — P. 118–122.

Lebreton A. Les populations d'hirondelles de fenêtre, *Delichon urbica* (Linnaeus, 1758), du centre ville de Chartres (Eure-et-Loir, France) / A. Lebreton // *Symbioses*. — 2005. — N 12. — P. 57–66.

Lowe S. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database / S. Lowe, M. Browne, S. Boudjelas, M. De Poorter // The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 2004. — 12 p.

Mooney H.A. The evolutionary impact of invasive species / H.A. Mooney // *PNAS*. — 2001. — Vol. 98, N 10. — P. 5446–5451.

Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions / D.M. Richardson, P. Pyšek, M. Rejmánek [et al.] // *Diversity Distrib.* — 2000. — Vol. 6. — P. 93–107.

Niche opportunity and ant invasion: the case of *Wasmannia auropunctata* in a New Caledonian rain forest / J. Le Breton, H. Jourdan, J. Chazeau [et al.] // *Journal of Tropical Ecology*. — 2005. — Vol. 21. — P. 93–98.

Nobis M. *Eragrostis pilosa* (L.) P. Beauv. (Poaceae) in Poland / M. Nobis, A. Nobis // *Biodiversity Research and Conservation*. — 2009. — Vol. 13. — P. 13–16.

Paris C.I. Above-belowground effects of the invasive ant *Lasius neglectus* in an urban holmoak forest. Dissertation / C.I. Paris // *Universidad Autonoma de Barcelona*. — 2007. — 150 p.

Peterson P.M. *Eragrostis* (Poaceae & Chloridoideae: Eragrostidae) in Colombia / P.M. Peterson, D. Giraldo-Canas // *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*. — 2008. — Vol. 2 (2). — P. 875–916.

Raunkiaer Ch. The life forms of plants and statistical plant geography, being the collected papers of Raunkiaer / Ch. Raunkiaer. — Oxford, Clarendon Press, 1934. — 632 p.

- Robert E.* Growth of red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings in relation to light and nutrients / E. Robert // Ecology. — 1971. — N 52. — P. 669—672.
- Sander L.* Northern red oak *Quercus rubra* L. in silvics of forest trees of the United States / L. Sander // Agriculture Handbook, Department of Agriculture. — Washington, DC, 1965. — P. 558—592.
- Scholz H.* Two new *Eragrostis* taxa (Gramineae) / Willdenowia. — 1996. — Vol. 26. — P. 229—232.
- Suarez A.V.* Patterns of spread in biological invasions dominated by long-distance jump dispersal: Insights from Argentine ants / A.V. Suarez, D.A. Holway, T.J. Case // Ecology. — 2001. — Vol. 98 (3). — P. 1095—1100.
- Successional* changes of ants assemblages from virgin and ditched bogs to forest / K. Vepsäläinen, R. Savolainen, J. Tiainen [et al.] // Annales Zoologici Fennici. — 2000. — Vol. 37. — P. 135—149.
- The ants* of Poland (with reference to the myrmecofauna of Europe) / W. Czechowski, A. Radchenko, W. Czechowska [et al.]. — Warszawa: Warszawska Drukarnia Naukowa, 2012. — 496 p.
- The causes* and consequences of ant invasions / A.D. Holway, L. Lach, A.V. Suarez [et al.] // Annual Review of Ecology and Systematics Journal. — 2002. — Vol. 33. — P. 181—233.
- The Global Invasive Species Database (GISD)* [http: // www.google.ru]
- The MycoBank* engine and related databases / V. Robert, G. Stegehuis, J. Stalpers. 2005. <http://www.mycobank.org>
- Vergleichende* Chorologie der Zentraleuropäischen Flora / H. Meusel, E. Jäger, S. Rauschert [et al.]. — Jena, 1978. — Bd. 2. — 418 p.
- Weggler M.* Eine Überschuss produzierende Population des Hausrotschwanzes (*Phoenicurus ochruros*) in Ortschaften mit hoher Hauskatzenpopulation (*Felis catus*) / M. Weggler, B. Leu // Journal Orn. — 2001. — Vol. 142, N 3. — P. 273—283.
- Yurchenko E.* Natural substrata for corticioid fungi / E. Yurchenko // Acta mycological. — 2006. — Vol. 41 (1). — P. 113—124.

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА (Н.А. Пашкевич, Р.І. Бурда)	5
Розділ 1. СТАН ДОСЛІДЖЕННЯ ВПЛИВУ НА ДОВКІЛЛЯ ЧУ- ЖОРІДНИХ ВИДІВ У ВТОРИННОМУ АРЕАЛІ (Н.А. Пашкевич)	7
Розділ 2. ВИЗНАЧЕННЯ ПРИРОДНИХ І АНТРОПОГЕННИХ ГРАДІЄНТІВ ЧИННИКІВ, СТРЕСОВИХ ДЛЯ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ (Р.І. Бурда, Н.А. Пашкевич)	13
Розділ 3. АДАПТИВНІ СТРАТЕГІЇ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ РОСЛИН	19
3.1. Структурно-функціональні особливості адаптацій видів роду <i>Era- grostis</i> Wolf у різних екологічних умовах (Н.А. Пашкевич)	19
3.2. Особливості адаптації <i>Quercus rubra</i> L. (Fagaceae Dumort.) за різних зональних умов (О.І. Блінкова)	45
3.2.1. Оцінювання екологічної ніші <i>Quercus rubra</i> L.	47
3.2.2. Оцінювання адаптації інтродукованих популяцій <i>Quercus rubra</i> L. за градієнтом антропогенної трансформації середовища Центрального Лісостепу та Київського Полісся	59
3.2.3. Аналіз сформованого комплексу адаптаційних ознак <i>Quercus rub- ra</i> L. у порушених природних лісах Українських Карпат	69
3.2.4. Оцінювання адаптації <i>Quercus rubra</i> L. за різних умов місцезростань і ступеня антропогенної трансформації середовища м. Києва	75
3.2.5. Схема популяційного моніторингу чужорідних видів деревних рослин в антропогенно трансформованому середовищі на прикладі <i>Quercus rubra</i> L.	78
Розділ 4. КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ КСИЛОТРОФНИХ МАК- РОМІЦЕТІВ (BASIDIOMYCOTA) З ЧУЖОРІДНИМИ ТА АБОРИГЕННИМИ ДЕРЕВАМИ В УРБАНІЗОВАНОМУ СЕРЕ- ДОВИЩІ (О.М. Іваненко)	81
4.1. Дослідження видового різноманіття ксиломікобіонтів в урбанізо- ваному середовищі	83
4.2. Вивчення динаміки основних структур угруповань ксилотрофних макроміцетів, консортів чужорідних і аборигенних дерев, в урбанізова- ному середовищі залежно від рівня антропогенного навантаження	88

4.3. Популяційний моніторинг чужорідних видів дерев, едификаторів консорцій ксилімікобіонтів в урбанізованому середовищі	91
Розділ 5. ІНВАЗІЇ МУРАШОК (Hymenoptera; Formicidae) В УКРАЇНІ. КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ МУРАШОК З ІНВАЗІЙНИМИ ВИДАМИ РОСЛИН (С.В. Стукалюк)	
5.1. Еколого-етологічні особливості поширення інвазійних видів мура- шок <i>Crematogaster subdentata</i> , <i>Lasius neglectus</i> у межах Криму	99
5.2. Структура багатовидових асоціацій мурашок у фітоценозах адвен- тивних і природних видів	110
Розділ 6. ІНВАЗІЯ ГОРИХВІСТКИ ЧОРНОЇ (PHOENICURUS OCHRUROS) В УКРАЇНІ (Т.В. Шупова)	
121	
Розділ 7. АДАПТИВНА СТРАТЕГІЯ АДВЕНТИВНИХ ТА АБОРИГЕННИХ ВИДІВ РУКОКРИЛИХ (CHIROPTERA) ПАРКУ- ПАМ'ЯТКИ САДОВО-ПАРКОВОГО МИСТЕЦТВА «ФЕОФАНІЯ» НА ФОНІ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ (А.А. Білушенко) ..	
140	
7.1. Видовий склад рукокрилих ППСМ «Феофанія» на фоні Цен- трального Лісостепу України	141
7.2. Статева і вікова структура популяцій адвентивних та аборигенних видів рукокрилих ППСМ «Феофанія»	143
7.3. Адаптивні особливості існування рукокрилих ППСМ «Феофанія» порівняно з іншими об'єктами Центрального Лісостепу України.....	145
7.4. Схема популяцій моніторингу аборигенних і чужорідних видів ру- кокрилих	159
ПІСЛЯМОВА	164
SUMMARY	170
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	176

CONTENTS

FOREWORD (<i>N.A. Pashkevych, R.I. Burda</i>)	5
Chapter 1. STUDY ON THE IMPACTS OF ALIEN SPECIES ON ENVIRONMENT (<i>N.A. Pashkevych</i>)	7
Chapter 2. DETERMINATION OF NATURAL AND ANTHROPO- GENIC GRADIENTS STRESSFUL FOR ALIEN SPECIES FACTORS (<i>R.I. Burda, N.A. Pashkevych</i>)	13
Chapter 3. ADAPTIVE STRATEGIES OF ALIEN SPECIES OF PLANTS	19
3.1. Structural and functional features adaptations of species of <i>Eragrostis</i> Wolf in different environmental conditions (<i>N.A. Pashkevych</i>)	19
3.2. Features of the adaptation of <i>Quercus rubra</i> L. (<i>Fagaceae</i> Dumort.) under different zonal conditions (<i>O.I. Blinkova</i>)	45
Chapter 4. CONSORTIOUS COMMUNICATIONS OF XYLOTROPHIC MACROMYCETES (BASIDIOMYCOTA) WITH ALIEN AND NATIVE TREES IN URBAN ENVIRONMENT (<i>O.M. Ivanenko</i>)	81
4.1. Research of the species diversity of xylomycobiontes in an urbanized environment	83
4.2. Investigation of the dynamics of the basic structures of the groups of xylotrophic macromycetes, consortium of alien and native trees, in a urba- nized environment, depending on the level of anthropogenic load	88
4.3. Population monitoring of alien tree species, edificers of xylomycobiont consortium in urbanized environments	91
Chapter 5. INVASIONS OF ANTS (HYMENOPTERA; FORMICI- DAE) IN UKRAINE (<i>S.V. Stukaluk</i>)	97
5.1. Ecological and ethological characteristics of the spread of invasive spe- cies of ants (<i>Crematogaster subdentata</i> , <i>Lasius neglectus</i>) in the Crimea	99
5.2. The structure of multi-species associations of ants in phytocenoses of invasive and native species	110

Chapter 6. INVASIONS BLACK REDSTART (<i>PHOENICURUS OCHRUIROS</i>) IN UKRAINE (T.V. Shupova)	121
Chapter 7. ADAPTIVE STRATEGY OF ADVENTIVES AND NATIVE SPECIES OF THE CHIROPTERA OF THE FEOPHANIYA PARK ON THE BACKGROUND OF CENTRAL FOREST-STEPPE UKRAINE (A.A. Bilushenko)	140
7.1. Species composition of bats Feofaniya Park on the background of the Central Forest-steppe of Ukraine	141
7.2. Sexual and age structure of populations of alien and native species of bats Feofaniya Park	143
7.3. Adaptive features of the existence bats Feofaniya Park compared with other objects of the Central Forest-steppe of Ukraine	145
7.4. A schema of monitoring populations of native and alien species of bats	159
CONCLUSION	164
SUMMARY	170
REFERENCES	176

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ДЕРЖАВНА УСТАНОВА «ІНСТИТУТ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ
ЕКОЛОГІЇ НАЦІОНАЛЬНОЇ АКАДЕМІЇ НАУК УКРАЇНИ»

БУРДА Раїса Іванівна
ПАШКЕВИЧ Наталія Анатоліївна
БЛІНКОВА Олена Ігорівна та ін.

АДАПТИВНА СТРАТЕГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ АДВЕНТИВНИХ ВИДІВ

Київ, Науково-виробниче підприємство
«Видавництво “Наукова думка” НАН України», 2018

Художнє оформлення *Н.Ф. Іванової*
Художній редактор *І.П. Савицька*
Технічний редактор *Т.С. Березяк*
Коректор *Л.Г. Бузіашвілі*
Оператори *В.Г. Каменькович, О.О. Пономаренко*
Комп'ютерна верстка *О.І. Фуженко*

Підп. до друку 21.06.2018. Формат 60×90/16. Папір офс. № 1.
Гарн. Таймс. Друк офс. Ум. друк. арк. 12,0.
Ум. фарбо-відб. 12,5. Обл.-вид. арк. 13,0. Тираж 200 прим.
Зам. № 18—371

Оригінал-макет виготовлено
у НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН України»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 2440 від 15.03.2006 р.
01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 3

ПрАТ «Білоцерківська книжкова фабрика»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 5454 від 14.08.2017 р.
09117 Біла Церква 117, вул. Леся Курбаса, 4