

## РОЛЬ ЕВОЛЮЦІЇ В ІНВАЗІЯХ СУДИННИХ РОСЛИН

Носіями генетичних ресурсів є від 270 до 320 тис. описаних видів судинних рослин, що нині зростають на Землі. Усі вони мають сформовані протягом історичного розвитку рослинного покриву первинні ареали, зумовлені розподілом сонячної радіації, тепла, вологи, ґрунтових різновидів і решти ресурсів. Інтенсифікація діяльності людини призвела до глобалізації і спричинила природно-антропогенне явище — масові біологічні міграції, зокрема фітоінвазії. Деякі з багатьох умисно або неумисно занесених видів рослин вийшли з-під контролю людини та поширились спонтанно, окремі з них отримали статус «інвазійний вид» (*invasive species*). Це поняття визначено в Конвенції ООН «Про біорізноманіття, 1992» так: вид, що натуралізувався і наніс чи наносить шкоду аборигенним видам, їх угрупованням чи екосистемам в цілому. Ю.Ю. Дгебуадзе [1] вже підкреслював тенденцію авторів сучасних російських наукових публікацій — усі види-вселенці називати інвазійними. Те саме спостерігається у вітчизняній літературі. Втім, усі разом категорії видів, присутність у спонтанній флорі яких є наслідком природно-антропогенних міграцій, тобто вони потрапили в результаті діяльності людини поза межі свого первинного ареалу в зонах, в яких раніше не зростали, 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 вживаються навіть ширше і є скоріше аналогами поняття «антропофіт». Ним позначають не лише ті види рослин, що спонтанно оселилися, але і культивовані, цілеспрямовано ввезені, тобто інтродуковані.

Спонтанне розповсюдження видів рослин супроводжується подоланням фундаментальних біогеографічних бар'єрів і складається з декількох послідовних етапів, що характеризують будь-яку біологічну міграцію, а саме: занесення, створення колоній, натуралізація — подолання репродуктивного бар'єру, утворення адвентивних популяцій, формування еконіші, набуття фітоценотичного статусу у вже існуючих місцевих

угрупованнях чи створення власних моно- і поліценозів, формування вторинного ареалу та функціональних зв'язків 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 флори, що об'єднує так звані неофіти.

В останні роки уточнено уявлення про вплив, нанесений інвазійним видом на довкілля, як зміну властивостей екосистеми через присутність 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, оцінюється як згубний. Диференційовані також механізми впливу — категорії, в яких класифікується вплив чужорідних видів. У Глобальній базі даних інвазійних видів (IUCN GISD) [2] розрізняються 13 категорій впливу, а саме: конкуренція, хижацтво, гібридизація, передача захворювань серед аборигенних видів, паразитизм, отруєння (токсичність), біологічне забруднення, випас (поїдання), витоштування, небезпека пожеж, взаємодія з рештою чужорідних видів та інші впливи.

Це повідомлення ставить за мету виявити можливі еволюційні зміни, які сприяють інвазіям судинних рослин.

### Матеріали і методи

Критичний аналіз наукових публікацій щодо еволюційних змін судинних рослин при вторгненнях чужорідних видів в умовах вторинних ареалів. Йдеться про фіксовані еволюційні зміни як адвентивних, так й аборигенних видів.

### Результати та обговорення

У спонтанній флорі України участь адвентивних видів сягає 18%. Загальна чисельність її адвентивної фракції перевищує 900 видів, а нестабільний елемент в ній складає за різними оцінками 30–40%. Решта 60–70% адвентивної фракції стали чужорідними видами, і лише пев-

на частка серед них набули статусу інвазійних. Чужорідні види судинних рослин розповсюджені у всіх типах антропогенно трансформованих екосистем — від флор природно-заповідного фонду до флор техногенних екотопів, що не мають природних аналогів [3]. Флори територій, що підлягають особливій охороні, не уникли фітоінвазій у різних країнах світу. Проте частка чужорідних видів у флорах природно-заповідного фонду в Україні у середньому на 5–7% вища за флори, що охороняються у прилеглих країнах [4, 5]. Передумовами такої ситуації є не стільки природні особливості території, скільки історія розвитку заповідної справи в Україні, невеликі площі охоронюваних територій, високий ступінь деградації прилеглих угідь і довкілля [6]. На рівнинній частині України чужорідні види рослин освоїли усі типи оселищ у наземних і водних екосистемах, втім, перевагу вони надають трав'янистим біотопам. Луки та степи (тип Е) є найчисельнішими екосистемами-реципієнтами чужорідних видів [7].

Перелік адвентивних видів рослин України з інвазійною спроможністю містить 100–120 видів, натомість чисельність видів з високою інвазійною спроможністю не перевищує 85 [8]. Нагадаймо, кожен серед них змінює довкілля таким чином, що викликає збіднення місцевого біорізноманіття та шкодить функціонуванню екосистем, тобто несе згубний вплив. Зазвичай це виражається не лише у перетвореннях видового складу, а й у порушенні структури угруповань — зміні едифікаторів і домінантів у них, трансформації рослинного покриву, порушенню функціональних (харчових, топічних, форичних тощо) зв'язків екосистеми. Як наслідок, не виключається викривлення передачі енергії, інформаційних потоків, як і спотворення генетичної інформації.

Згадані впливи вважаються загально визначеними, хоча є низка публікацій, які заперечують їх екологічну загрозу. Хоча швидкість біологічних інвазій та її прискореність в останні роки, з'ясування їх наслідків, а також знань про пом'якшення їх негативного впливу швидко зростає, необхідність науки про біологічні вторгнення є суперечливою [9]. Підставою для скепсису є ряд висловлюваних положень. Наприклад, екологічні системи рідко видаються такими, що мають доведену повну видову насиченість, а вторгнення нових видів не несе негативних змін. Як вважається, конкуренція за ресурси в екосистемі, на

відміну від хижацтва, рідко викликає глобальне вимирання. Більш того, формування угруповань відбувається шляхом «екологічного сортування» або «вирівнювання»; адаптивна генетична зміна може відбутися раптово; підходи, основані на кліматичних перетвореннях, можуть бути недостатніми для прогнозування розповсюдження і кінцевого розподілу для багатьох видів тощо. Взагалі питання про те, як занесена рослина реагує на нове середовище в межах вторинного ареалу, не зовсім зрозуміле. Історично склалося так, що основним механізмом, що дозволяє виду-вселенцю колонізувати великі простори, часом з різними екологічними умовами є фенотипічна пластичність. Втім, у низці нових публікацій показано, що сучасна еволюція є більш суттєвим чинником у вторгненні, ніж раніше допускалося [10]. Джон Марон зі співавторами [10] для визначення ролі сучасної еволюції, фенотипічної пластичності і ефекту засновника у впливі на фенотипічну мінливість серед занесених рослин *Hypericum perforatum* L. порівнювали розмір, насінневу продуктивність і площу листка на зразках, зібраних у природних європейських з Іспанії та Швеції та занесених північноамериканських популяціях з Вашингтону та Каліфорнії. Паралельно визначалися генетичні зв'язки серед цих рослин за змінами за AFLP маркерами. Автори відмічають істотну генетичну варіабельність серед занесених популяцій та наводять докази багаторазових занесень *H. perforatum* до Північної Америки за генетичними відмінностями.

Переконливим доказом багаторазових занесень досить інвазійного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. із Європи до Північної Америки є недавнє виявлення нового гаплотипу цього виду [11]. До того вважалося, що вторгнення *Ph. australis* до угруповань в Північній Америці обмежується одним *ср*-DNA гаплотипом — гаплотипом М. Новий гаплотип L1, природно поширений у Північній Європі, Великій Британії та Румунії, знайдений у Квебеку (Канада). Отже, вторгнення виду до Північної Америки триває і більше уваги на думку авторів слід приділяти виявленню генетичних відмінностей і зв'язків, які визначають активність популяцій інтродукованих *Phragmites*.

Одним із вагомих механізмів генетичних змін при фітоінвазіях є гібридизація. Утворення гібридогенних форм внаслідок схрещувань чужорідних видів рослин з аборигенними розгля-

дається одним серед модусів мікроеволюції при розширенні вторинного ареалу [12]. Хоча при гібридизації не з'являється власне «нового» генетичного матеріалу, створювані нові комбінації відіграють важливу роль у флорогенезі. Високий відсоток гібридів у природних угрупованнях характерний для багатьох таксонів судинних рослин. Провідний аристок М. М. Цвельов [13], який велике значення в еволюції злаків (*Poaceae*) відводить процесам гібридизації, допускає, що не менше 2/3 сучасних видів родини мають гібридне походження, як і багато які роди (*Calamagrostis*, *Stipa* тощо). Однією з переваг гібридів перед батьківськими формами він вважає екологічну «деспеціалізацію», вони не адаптовані до певного середовища, отже більш лабільні, податливі та здатні до подальшої еволюції. Знижена зі зрозумілих причин фертильність у деяких гібридогенних видів у злаків часто компенсується переходом до вегетативного відновлення. Прикладом є *Ph. australis*.

М. М. Цвельов [14] висловив припущення, що перехід до апоміксису як і до вівіпарії є способом стабілізації гібридів. Апоміктичні та вівіпарні адвентивні види виявляються преадаптованими до нового незвичного середовища, в якому запилення утруднено через погодні умови чи відсутність запилювачів. Вчений звертає увагу на те, що гібриди нерідко бувають стерильними при першому цвітінні, втім при повторних цвітіннях у наступні роки повністю або частково відновлюють фертильність, що є неможливим у монокарпиків.

У рослинному покриві України віднести будь-який чужорідний вид рослин до таких, що викликають серйозні наслідки, принаймні, пов'язані з наявністю локального вимирання місцевих видів, і виникаючими незворотними змінами в складі угруповань, складно. Втім, є окремі випадки, описані в нашій флорі, про вплив цього механізму, що призводить до «генетичного поглинання» аборигенного виду чужорідним. Наприклад, О. К. Скворцов [15] на підставі морфолого-географічного аналізу роду *Salix* прийшов до висновку, що аборигенний вид *S. alba* L. фактично повністю поглинений чужорідним *S. fragilis* L. Як результат, у лісах Європи важко знайти генетично чистий *S. alba*, оскільки диференціюється тільки вид-вселенець або ж їхні гібриди. Набагато пізніше О. К. Скворцов [16] не настільки категоричний і наводить для Європи

обидва види як на берегах річок, в заплавах, так і в культурі. Однак учений зазначає в примітці до діагностичного ключа: «Дуже часто трапляються гібриди між *S. alba* і *S. fragilis*, яким притаманне проміжне поєднання ознак». Г. Ю. Конечна [17] наводить для нашої території обидва види без будь-яких приміток, втім згадує гібрид *S. alba* × *S. fragilis* серед «найбільш звичайних». Від себе можемо додати, що ідентифікація цих двох видів *Salix* за зовнішніми морфологічними ознаками в наших умовах досить проблематична.

Гібридизаційні процеси характерні для багатьох деревних рослин, інтродукованих в Україну. Усім добре відомі гібриди у роді *Populus* L. Вважається, що в озелененні міст у Європі тополі частіше гібридогенні, особливо це стосується гібридів між євро-азійськими та північно-американськими видами з секції чорних тополь (*Aigeiros* Duby) та секції бальзамічних тополь (*Tacamahaca* Spach). Окремі з них описані як гібридогенні види (нотовиди), що мають законні латинські назви (*Populus* × *canadensis* Moench = *P. deltoides* s.l. × *P. nigra* L., *P.* × *berolinensis* K. Koch = *P. laurifolia* Ledeb. × *P. nigra* L., *P.* × *moskoviensis* Schroeder = *P. suaveolens* Fisch. × *P. laurifolia* Ledeb.). На цій підставі Ю. А. Насімович та М. В. Костина [18] виходячи з ситуації в насадженнях міста Москви, звертають увагу на існування в науковому і практичному обігу двох протилежних «міфів». Один з них — про широке використання в озелененні чистих видів тополь, включно з *P. balsamifera* L., а інший — про наявність там же багатьох нотовидів. Як би воно не було, поглинання генетичного ресурсу аборигенного виду *P. nigra* має місце у декількох варіантах спонтанних схрещувань.

Особливої уваги в рослинному покриві України і Європи в цілому потребують, наприклад, види роду *Juglans* L. (*Juglandaceae*). Провідні дендрологи наголошують на характерному для видів роду формовому різноманітті і схильності до гібридизації [19, 20]. Не дивлячись на те, що представники родини серед аборигенної флори відсутні, загроза від таких схрещувань неабияка. Наразі родовий комплекс *Juglans* L. в Україні представлений сімома видами з трьох секцій [17]. Первинні ареали *J. regia* L. — Балкани, Іран, Афганістан, Середня Азія, Китай, *J. ailantifolia* Carr. (*J. sieboldiana* Maxim.) і *J. subcordiformis* Dode — Японія, *J. mandshurica* Maxim. — Далекий Схід, Північний Китай, Корея, *J. cinerea* L.

і *J. nigra* L., *J. microcarpa* Berl. (*J. rupestris* Endelm. ex Torr.) — Північна Америка. Найбільш стійкі, життєздатні, витривалі і схильні до здичавіння гібриди видів з віддаленими первинними ареалами. Відомі гібриди: *J. subcordiformis* × *J. regia* (*J. notha batesii* Rehd.), *J. subcordiformis* × *J. cinerea* (*J. lancastris* Rehd.), *J. ailantifolia* × *J. regia* (*J. notha* Rehd.), *J. ailantifolia* × *J. cinerea* (*J. bixbyi* Rehd.) тощо.

Передумовою здичавіння та утворення різноманітних за будовою вегетативних та генеративних органів популяцій видів *Juglans* є високий рівень мінливості, що проявляється у формовій різноманітності; звичність внутрішньородової гібридизації (наявність гібридів з високою життєвістю, деякі з яких наводяться у статусі гібридних видів); тривалий період окультурення (від XVI — початку XIX сторіччя до 80–90 років); низка біологічних властивостей (швидкий ріст, висока репродуктивна здатність, зумовлена щорічним урожаєм плодів та інтенсивним насінним відновленням, наявність скороплідних форм з періодом вступу в плодоношення на 3–4 роках життя) тощо. Іншим аспектом передумов успішної інтродукції видів цього роду в Україні є те, що екологічні умови їх первинних ареалів є близькими аналогами місця інтродукції. Види *Juglans* є лісовими видами, проте чистих насаджень в первинному ареалі не утворюють. Надають перевагу зрідженим лісовим ценозам, вибагливі до родючості ґрунтів, проте здатні зростати на різних ґрунтах за достатнього їх зволоження. Часто трапляються вздовж річок та на заплавах з алювіальними ґрунтами. Саме в аналогічних умовах Київських міських деревних насаджень спостерігається здичавіння деяких видів роду *Juglans*.

Розповсюдження спонтанних популяцій видів родового комплексу *Juglans* L. у міських деревних насадженнях м. Києва встановлено на основі власних обстежень цих екосистем у 2001–2014 рр. та літературних відомостей [20]. Спонтанні популяції в першому поколінні утворили *J. mandshurica* — у парку «Феофанія», *J. cinerea* — у Сирецькому парку тощо. Як уже наголошувалось [21], С. С. Станков ще у 1924–1925 рр. не вважав *J. regia* здичавілим навіть на Південному березі Криму. За нашими спостереженнями *J. regia* останнім часом активно дичавіє на широті Києва. Наприклад, спонтанні популяції *J. regia* вивчалися нами у різних частинах національного природно-

го парку «Голосіївський» (біля Китаєвої пустині, поблизу парку М. Т. Рильського тощо).

Класичний приклад небезпеки генетичного поглинання аборигенних видів з вузьким географічним та екологічним ареалами становлять три вузькоендемичних види перлистих волошок ряду Eumargaritaceae Klokov (*Asteraceae*): *Centaurea proto-margaritacea* Klokov, *C. margaritacea* Ten. та *C. margarita-alba* Klokov [22]. Усі вони поширені в пониззі Південного Бугу і є давніми, реліктовими видами, особливо *C. proto-margaritacea*, який на думку монографа роду у «Флорі УРСР» Д. М. Доброчаєвої дав початок двом іншим видам. Ці три види занесені до Червоної книги України, *C. margarita-alba* Klokov та *C. margaritacea* Ten., крім того, ще й до Європейського Червоного списку, а останній — також до Світового Червоного списку. Давно відомі гібриди ендемічного західнопонтійського виду *C. margarita-alba* з близьким середземноморським видом роду — *C. diffusa* Lam. Такі гібриди були описані Й. К. Пачоським як окремий вид *C. hypanica* Pacz. [22]. Україні належать унікальні генетичні ресурси цих ендеміків, що наразі перебувають під загрозою.

Як приклад гібридного виду, що виник завдяки природно-антропогенній міграції, згадаймо *Bidens connata* Muehl. ex Willd. (*Asteraceae*). Його було ідентифіковано у Північній Америці за морфологічними ознаками ще у 1981 р. Гібридну комбінацію утворили євразійський *B. cernua* L. та північноамериканський *B. frondosa* L. До речі, особини його у Європі спочатку були описані як окремий вид *B. decipiens* Warnst. [12]. Морфологічні дослідження євро-азійських *B. cernua* L. і *B. tripartita*, що зростали поряд з північноамериканським *B. frondosa* та гібридогенним американського походження *B. connata* на заболоченій місцині вздовж річки Таса в Середній Росії (Володимирська обл.), виявили досить значну варіабельність сім'янок. На основі порівняння ознак сім'янок чотирьох згаданих видів автори публікації висловили гіпотезу, поки що не протестовану методами молекулярно-генетичного аналізу, про повторне виникнення гібридогенного *B. connata*, але тепер уже в Європі.

Цікава картина заселення водно-болотних угідь у північно-східній частині Північної Америки видами родового комплексу *Typha* (*Typhaceae*): аборигенним *T. latifolia* L., занесеним з Європи *T. angustifolia* L. та їхнім гібридом

*T. × glauca* Gordon виявлена за матеріалом, зібраним у 61 оселищі. Біля Великих озер та озера Святого Лаврентія види *Typha* за останнє століття дуже поширилися, тут переважають гібриди як в порушених так і в непорушених оселищах, але ареал збільшується і за рахунок батьківських видів. У Новій Шотландії і Мен найпоширенішим є аборигенний *T. latifolia* в усіх типах оселищ, гібриди ж трапляються зрідка [23].

Природно-антропогенні міграції судинних рослин, фенотипічні та еволюційні перетворення, які при цьому відбуваються призводять до гомогенізації рослинного покриву. Як відомо, біотичну гомогенізацію розглядають як поступову заміну природної біоти внаслідок локальних поширень чужорідних видів. Це явище вважається одним з найвиразніших форм біотичного зубожіння у всьому світі з екологічними та еволюційними наслідками [24]. Це глобальний процес, який знижує відмінності між флорами й фаунами регіонів. Ступінь біотичної гомогенізації (найчастіше — генетичної, таксономічної або функціональної) визначається за збільшенням просторової подібності конкретної біотичної змінної з плином часу, і, як правило, оцінюється шляхом порівняння середньої попарної подібності/відмінності, розрахованої у двох дискретних часових термінах. Однак отримані початкові дані про біотичну гомогенізацію у водних і наземних екосистемах ще не становлять основу для передбачення наслідків цього явища, зокрема, для визначення якості довкілля та екологічних послуг. Процес біотичної гомогенізації протікає за великих просторових і часових масштабів, щоб збагнути ризики генетичних факторів щодо таксоно-

мічної і функціональної гомогенізації на різних рівнях біологічної організації необхідно більш широко мислити. Олден зі співавторами [24], усвідомлюючи загрози біотичної гомогенізації, наголошує на необхідності розробки та вжиття заходів, які б гарантували збереження лабільності і стійкості екосистем на Землі перед цим «антропогенним блендером».

Екологи розглядають інвазії як природну модель для вирішення фундаментальних і прикладних досліджень у галузі екології, еволюційної біології та біогеографії. Яскравим прикладом є праця Д. Ф. Сакса зі співавторами [25], у якій на основі останніх досліджень інвазій висловлено шість ідей щодо використання екзотичних видів як «модельних організмів» і сформульовано емерджентну гіпотезу, що узагальнює інтелектуальне розуміння інвазій видів і стійкість до них угруповань. Нарешті, ними підкреслено, що вивчення вторгнень може допомогти розумінню прикладних завдань, таких, як зникнення, функціонування екосистем і реакцію видів на зміну клімату.

### Висновки

Наведений короткий зріз еволюційних змін, які сприяють інвазіям судинних рослин. Наголошено на адаптаційній фенотипічній диференціації та генетичному поліморфізмі місцевих популяцій чужорідних видів у вторинних ареалах. Відображено роль спонтанних гібридизаційних процесів у випадках успішних міграцій судинних рослин. Підкреслено загрозу прийдешньої біотичної гомогенізації щодо різних рівнів організації біоти.

### ЛІТЕРАТУРА

1. Дгебуадзе Ю. Ю. 10 лет исследований инвазий чужеродных видов в Голарктике [Электронный ресурс] // Российский журнал биологических инвазий. — 2011. — Предисловие к № 1–3. — С. 1–6. — Режим доступа: <http://www.sevin.ru/invasjour>.
2. The Global Invasive Species Database (GISD) [Электронный ресурс] — Режим доступа: [http://www.google.ru/?gws\\_rd=ssl#newwindow=1&q=Global+database+of+Invasive+species](http://www.google.ru/?gws_rd=ssl#newwindow=1&q=Global+database+of+Invasive+species).
3. Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры. — Киев: Наук. думка, 1991. — 168 с.
4. Бурда Р. И., Голивец М. А., Петрович О. З. Чужеродные виды во флоре природно-заповедного фонда равнинной части Украины // Российский журн. биол. инвазий — 2014. — № 4. — С. 10–19.
5. Burda R. I., Golivets M. A., Petrovych O. Z. Alien Species in the Flora of the Nature Reserve Fund of the Flatland Part of Ukraine // Russian Journal of Biological Invasions. — 2015–6, № 1. — P. 6–20. DOI: 10.1134/S2075111715010038.
6. Петрович О. З., Бурда Р. И., Пашкевич Н. А., Голивец М. О. Передумови формування адвентивної фракції лісостепових локальних флор природно-заповідного фонду України // Чорноморськ. бот. ж. — 2014. — 10, № 3. — С. 388–401. DOI: 10.14255/2308–9628/14.103/11.

7. Pashkevych N., Burda R., Golivets M., Petrovych O. Assessment of the distribution of alien plant species across the habitats of the Ukrainian Forest Steppe. (The 11-th International Conference «Synanthropization of Flora and Vegetation», 11–13 September 2014. Poznań & Obrzycko, Poland) // Biodiversity: Research and Conservation. Supplement 1.— 2014.— P. 75.
8. Пропопова В. В., Мосякін С. Л., Шевера М. В. Вплив адвентивних видів рослин на фітобіоту України // Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіття України.— К.: Хімджест, 2003.— С. 129–155; 366–372.
9. Simberloff D., Martin J. L., Genovesi P., Maris V., Wardle D. A., Aronson J., Courchamp F., Galil B., García-Berthou E., Pascal M., Pyšek P., Sousa R., Tabacchi E., Vilà M. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward // Trends Ecol. Evol.— 2013—28, № 1.— P. 58–66. Doi: 10.1016/j.tree.2012.07.013.
10. Maron J. L., Vila M., Bommarco R., Elmendorf S., Beardsley P. Rapid evolution of an invasive plant // Ecological Monographs.— 2004.— 74, № 2.— P. 261–280.
11. Meyerson L. A., Cronin J. T. Evidence for multiple introductions of *Phragmites australis* to North America: detection of a new non-native haplotype // Biolog. invas.— 2013.— 15, № 12.— P. 2605–2608.
12. Виноградова Ю. К., Галкіна М. Л. О возможности гибридного происхождения *Bidens connata* // 50 лет без К. И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва) / Ред. Тимонин А. К.— М.: МАКС Пресс.— 2015.— С. 64–69.
13. Цвелев Н. Н. О значении гибридных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии.— Л.: Наука, 1972.— С. 5–16.
14. Цвелев Н. Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция: (Комаровские чтения, Т. 37).— Л.: Наука, 1987.— 75 с.
15. Скворцов А. К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор.— М.: Наука, 1968.— 262 с.
16. Скворцов А. К. Сем. 70. *Salicaceae* Mirbel — Ивовые // Фл. евр. части.— 1981.— 5.— С. 10–36.
17. Конечная Г. Ю. Сем. 46. *Juglandaceae* A. Rich. ex Kunth — Ореховые. Сем. 87. *Salicaceae* Juss.— Ивовые. Род *Salix* L. // Консп. фл. Вост. Европ.— 2012.— 1.— С. 96–102; 441–447.
18. Насимович Ю. А., Костина М. В. Гибридизация тополей как фактор их эволюции // 50 лет без К. И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва) / Ред. Тимонин А. К.— М.: МАКС Пресс, 2015.— С. 211–214.
19. Соколов С. Я. Сем. 7. *Juglandaceae* Lindl.— Ореховые // Деревья и кустарники СССР.— 2.— М.: Наука.— 1951.— С. 221–255.
20. Лыпа А. Л. Дендрологические богатства Украинской ССР и их использование // Озеленение населенных мест.— Киев: Изд-во Акад. архитектуры УССР.— 1952.— С. 333–345.
21. Бурда Р. И. Интродукция растений: окультуривание и натурализация // Промыш. ботан. Сб. науч. тр.— 2013.— 13.— С. 3–15.
22. Доброчаева Д. М. Рід 928. Волошка — *Centaurea* L. // Флора УРСР.— 1965.— 12.— С. 37–165.
23. Freeland J., Ciotir C., Kirk H. Regional differences in the abundance of native, introduced, and hybrid *Typha* ssp. in northeastern North America influence wetland invasions // Biolog. invas.— 2013.— 15, № 12.— P. 2651–2665.
24. Olden J. D., LeRoy Poff N., Douglas M. R., Douglas M. E. and Fausch K. D. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization // Tr. in Ecol. and Evol.— 2004.— 19, № 1.— P. 18–24.
25. Sax D. F., Stachowicz J. J., Brown J. H., Bruno J. F., Dawson M. N., Gaines S. D., Grosberg R. K., Hastings A., Holt R. D., Mayfield M. M., O'Connor M. I. and Rice W. R. Ecological and evolutionary insights from species invasions // Tr. in Ecol. and Evol.— 2007.— 22, № 9.— P. 465–471.

## BURDA R.I.

*Institute for Evolutionary Ecology of Nat. Acad. Sci. of Ukraine,  
Ukraine, 03143, Kyiv, Acad. Lebedeva, 37, e-mail: rayburda@mail.ru*

## ROLE THE EVOLUTION OF VASCULAR PLANTS IN INVASION

**Aims.** Identify possible evolutionary changes that promote invasion of vascular plants. **Methods.** This is a critical analysis of scientific publications on evolutionary changes of vascular plants in the invasion of alien species in terms of secondary area. This is a fixed evolutionary change as alien species, and so native species. **Conclusions.** The following a brief review of evolutionary changes that promote invasion of vascular plants. The adaptive phenotypic differentiation and genetic polymorphism of local populations of native species in secondary area are accentuated. Displaying role of spontaneous hybridization processes in cases of successful migration of vascular plants. Highlight threat coming biotic homogenization on different levels of biota.

**Keywords:** alien species, biotic homogenization, evolution, invasion, hybridization, vascular plants.