

М.О. ГОЛІВЕЦЬ

Інститут еволюційної екології НАН України
вул. Академіка Лебедева, 37, м. Київ, 03143, Україна
marina.golivets@gmail.com

АДАПТИВНА СТРАТЕГІЯ *IMPATIENS PARVIFLORA* (BALSAMINACEAE) У ВТОРИННОМУ АРЕАЛІ. І. ЗАКОНОМІРНОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ НА ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНОМУ ГРАДІЄНТІ

К л ю ч о в і с л о в а: мінливість, морфометричний аналіз, пластичність, популяційний аналіз, чужорідний вид

Вступ

Інвазійний потенціал окремого виду рослин залежить від низки біохімічних, морфофізіологічних та екологічних властивостей, які є результатом тривалої еволюції у природному ареалі й адаптивної стратегії у вторинному ареалі (Ricotta et al., 2010). Головні вектори постінтродукційної адаптивної стратегії виду охоплюють репродуктивний потенціал, спосіб перенесення діаспор, толерантність до стресу, фенотипічну пластичність тощо (Alpert et al., 2000; Daehler, 2003; Ryšek, Richardson, 2007; Ryšek et al., 2009). При цьому набір конкретних складових адаптивної стратегії видоспецифічний (Richardson, Ryšek, 2006; Ryšek et al., 2009), а найзручнішим об'єктом для вивчення «поведінки» виду в новому середовищі є популяція. Саме на рівні популяції відбуваються головні мікроеволюційні й адаптаційні процеси, виникають внутрішньопопуляційні, міжпопуляційні, внутрішньовидові та міжвидові взаємозв'язки, з яких починаються зміни рослинного покриву.

Impatiens parviflora DC. (Balsaminaceae) — один із найяскравіших у Європі прикладів експансії чужорідних видів у лісові угруповання, в тому числі природні. Це незимуючий безрозетковий однорічник заввишки 20—60(150) см, природно поширений у горах Центральної Азії. До Європи вперше потрапив через ботанічні сади як рослина з декоративними якостями та цікавим способом розповсюдження насіння, про що свідчать близько 50-ти історичних записів із 30-ти ботанічних садів Центральної Європи (Galera, Sudnik-Wójcikowska, 2010). В Україну *I. parviflora* завезений ще в 1840-х роках академіком О. Шренком і висіяний у колекціях ботанічних садів Львова та Києва (Протопова, 1989). До початку інвазії широко культивувався по всій Європі. Як указує L. Trepl (1984), на початковому етапі інтродукції насіння *I. parviflora*

також висівалося в наближені до природних фітоценози для «збагачення» флори. У дикому стані *I. parviflora* вперше зафіксували в 1831 р. біля ботанічного саду м. Женеві (Швейцарія). У 1900-х роках вид почав активно проникати на узлісся та в ліси (Trepl, 1984). Максимальна швидкість розповсюдження у Великій Британії сягала 24 км/рік (Perrins et al., 1993). За 150 років від часу першого занесення до Європи вид поширився на значні площі, опановуючи різноманітні оселища — від низин до гірських листяних лісів. При цьому достеменно не відомо, що слугувало бар'єром для поширення *I. parviflora* протягом перших ста років і що спричинилося до стрімкої колонізації виду в природні угруповання впродовж останніх десятиліть.

Незважаючи на достатню вивченість біології та екології *I. parviflora* (Coombe, 1956; Trepl, 1984), комплексні популяційні дослідження виду, які є основою для розробки заходів запобігання біологічним інвазіям і їх контролю, досі не проводилися. Не виконаний і порівняльний аналіз первинного та вторинного ареалів *I. parviflora*, який є одним із головних методів прогнозування розповсюдження біогеографічно чужорідних видів у новому середовищі (Hierro et al., 2004).

Мета цього дослідження — визначення складових адаптивної стратегії *I. parviflora* у вторинному ареалі класичними методами популяційної екології. Зокрема, наше дослідження передбачало: порівняльну характеристику первинного та вторинного ареалів антропофіта; з'ясування впливу основних екологічних факторів на морфометричні параметри *I. parviflora*; оцінку ступеня фенотипічної мінливості та пластичності морфометричних ознак на еколого-ценотичному градієнті.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктом дослідження є *I. parviflora*. Порівняльний аналіз первинного та вторинного ареалів виду здій-

© М.О. ГОЛІВЕЦЬ, 2014

снено на основі критичного літературного огляду. Популяційний аналіз 20-ти локальних популяцій *I. parviflora* проведено протягом липня—серпня 2013 р. Усі відібрані для аналізу популяції локалізуються в межах лісових фітоценозів Києва та його околиць (парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення «Феофанія», заказник «Лісники» (НПП «Голосіївський»), лісові культури Боярської ЛДС поблизу с. Кременище і с. Круглик) та охоплюють різноманіття екоотопів на рівні груп (Бурда, Ігнатюк, 2011). На основі візуального критерію і матеріалів лісовпорядкування в межах досліджених фітоценозів розрізняли «ліс» та «деревний культурфітоценоз». Польові дослідження передбачали геоботанічні описи з урахуванням популяційної щільності *I. parviflora*, визначення відносної інтенсивності освітлення та відбір особин для подальшого камерального опрацювання.

Польовий матеріал відбирали в якомога коротший проміжок часу, щоби мінімізувати вплив онтогенетичного дрейфу («ontogenetic drift», Evans, 1972) на результати дослідження. Обсяг вибірки для кожної популяції, за винятком трьох, становив 30 особин у генеративному стані (табл. 1). Популяційна щільність обчислювалась як середнє число особин на 5-ти ділянках площею 1 м², довільно закладених у місці відбору проб. Інтенсивність освітлення вимірювалась Solar Power Meter СЕМ DT-1307.

Відносна інтенсивність освітлення (Lr , %) визначалась як відношення інтенсивності освітлення на рівні розташування листкової поверхні *I. parviflora* до такої на відкритій місцевості. Показники екологічних факторів (вологість ґрунту — Hd ; вміст засвоєваних форм азоту — Nt ; аерація ґрунту — Ae) обчислені методом синфітоіндикації (Дідух, Плюта, 1994; Екофлора..., 2000; Didukh,

Таблиця 1. Обсяг вибірки й еколого-ценотична характеристика місцезнаходжень локальних популяцій *Impatiens parviflora* DC.

№ популяції	Обсяг вибірки, особини	Еколого-ценотична приуроченість	Популяційна щільність, особ./м ²	Hd , бал	Nt , бал	Ae , бал	Lr , %
1	30	дубово-грабовий ліс	79	12	6,8	7,1	10,6
2	22	ясеневий ліс	15	12,8	7,9	8,1	40,0
3	15	ясеневий ліс	20	12,5	8,4	8,5	25,0
4	30	грабово-дубово-ясеневий ліс	122	11,8	6,7	7,2	9,2
5	30	грабово-дубово-ясеневий ліс	99	11,9	6,9	7,4	10,4
6	30	грабово-дубово-ясеневий ліс	74	11,9	6,5	7,4	11,3
7	30	сосново-кленовий культурфітоценоз	103	12	6,5	7,3	7,5
8	30	сосново-кленово-липовий культурфітоценоз	24	12	6	7,1	6,5
9	30	сосново-робінієво-кленовий культурфітоценоз	62	11,8	6,9	7,1	11,0
10	30	сосново-дубово-кленовий культурфітоценоз	35	12	6,3	7,1	6,1
11	30	ясенєво-кленово-грабово-дубовий ліс	44	12,1	6,9	7,5	9,3
12	30	грабовий ліс	12	12,2	7,0	7,4	8,8
13	30	дубово-липово-грабовий культурфітоценоз	187	12,1	7,3	7,2	7,8
14	30	грабово-дубовий ліс	54	11,8	6,5	6,9	6,1
15	14	грабово-дубовий ліс	42	11,9	6,8	7,2	7,6
16	30	дубово-грабовий ліс	44	11,9	6,8	7,2	8,3
17	30	грабово-дубово-кленовий ліс	25	11,8	6,6	7	5,9
18	30	робінієво-дубово-кленово-грабовий культурфітоценоз	43	11,6	6,8	6,9	9,0
19	30	грабово-дубово-вільховий ліс із домішкою культур сосни	50	12,4	7,1	7,6	6,4
20	30	грабово-дубово-березовий культурфітоценоз	57	12	6,0	6,5	6,9
Min	14		12	11,6	6,0	6,5	5,9
Max	30		187	12,8	8,4	8,5	40
Всього	561						

2011). Оскільки між Nt та Ae виявлена висока скорельованість ($r = 0,86$, $p = 0,000$), у подальшому аналізі використовувалися значення першого фактора, отримані методом головних компонент (РСА).

Морфологічний статус особин оцінювали за 20-ма статичними метричними й алометричними параметрами (табл. 2). Абсолютна фітомаса окремих органів визначалась на аналітичних вагах VIBRA HT (точність — 0,0001 г), після попереднього висушування фракцій у сушильній шафі за температури 70° С протягом 48 годин. Сума значень фітомаси окремих фракцій становила загальну фітомасу.

Мінливість морфопараметрів оцінювалась коефіцієнтом варіації (CV , %), а пластичність морфоструктурних параметрів на еколого-ценотичному градієнті — індексом фенотипічної пластичності (PPI_{md}), який обчислювався як відношення

Таблиця 2. Морфометричні параметри *Impatiens parviflora* DC.

Параметр	Умовне позначення та формула обрахунку	Одиниця виміру
Метричні		
Висота рослини	h	мм
Діаметр стебла	d	мм
Число метамерів	N_m	шт./особ.
Фітомаса коренів	W_r	г
Фітомаса стебла	W_s	г
Фітомаса листків	W_l	г
Фітомаса репродуктивних органів	W_g	г
Загальна фітомаса рослини	$W = W_r + W_s + W_l + W_g$	г
Число генеративних пагонів	N_j	шт./особ.
Число квіток	N_k	шт./особ.
Число генеративних бруньок	N_{jb}	шт./особ.
Число плодів	N_{fr}	шт./особ.
Загальне число репродуктивних органів	$N_g = N_j + N_{jb} + N_{fr}$	шт./особ.
Алометричні		
Щільність суцвіття	$N_{av} = N_g / N_i$	шт./ген. пагін
Відносна масова частка коренів на одиницю фітомаси	$RWR = (W_r / W) \cdot 100$	%
Відносна масова частка стебел на одиницю фітомаси	$SWR = (W_s / W) \cdot 100$	%
Фотосинтетичне зусилля	$LWR = (W_l / W) \cdot 100$	%
Відношення висоти рослини до діаметра стебла	$HDR = h/d$	мм/мм
Репродуктивне зусилля I	$RE I = (W_g / W) \cdot 100$	%
Репродуктивне зусилля II	$RE II = (W_g / W_l) \cdot 100$	%

різниці максимального та мінімального значень медіани до її максимального значення (Valladares et al., 2006). Статистичний аналіз проведено в програмних пакетах MS Excel і Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

Результати досліджень та їх обговорення

Порівняльна характеристика первинного та вторинного ареалів *Impatiens parviflora*

У межах первинного ареалу *I. parviflora* здійсмається на висоту до 2600 м н. р. м. та є звичайним компонентом низки лісових угруповань. Зокрема, *I. parviflora* — ценотипно вірний вид формації *Picea schrenkiana* Fisch. & С.А. Mey. на Тянь-Шані. В межах Джунгарського Алатау, північних хребтів Тянь-Шаню, Центрального та Західного Тянь-Шаню поширений в яблуневих, тополевих, мохових, жимолостевих, малинникових і різнотравних ялиниках (*Picea schrenkiana*), де супутніми йому видами є *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Poa nemoralis* L., *Millium effusum* L., *Geum urbanum* L., *Geranium rectum* Trautv., *Aegopodium alpestre* Ledeb., *Rubus saxatilis* L. та ін. (Быков, 1950; Ионов, Лебедева, 2005; Seifriz, 1932). У змішаних і різнотравних ялиниках відзначено зростання *I. parviflora* поряд із *I. noli-tangere* L. (Быков, 1950). Супутнє трапляння цих видів у первинному ареалі заслуговує на особливу увагу, адже дослідники неодноразово фіксували, що у вторинному ареалі *I. parviflora* витісняє місцевий *I. noli-tangere* (Perrins et al., 1993; Faliński, 1998).

Impatiens parviflora природно поширений у формації *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem, де зростає поряд із типовими лісовими видами *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. Beauv., *Pimpinella multiradiata* (Boiss.) Korovin, *Scaligeria ugamica* Korovin; є домінантом трав'яного покриву в горіхових (*Juglans regia* L.) і чинарових (*Platanus orientalis* L.) лісах, створюючи до кінця липня літній аспект (Запрягаєва, 1976; Павлов, 1980). В окрему групу виділяють типові, або неморальні монодомінантні кленовники (*Acer turkestanicum* Pax) з *Poa nemoralis* та *I. parviflora* (Камелин, 1973). Трапляється разом із *Cystopteris fragilis*, *Corydalis ledebouriana* Kar. & Kir., *Bunium chaerophylloides* (Regel & Schmalh.) Drude, *Thalictrum sultanabadense* Stapf., *Poa nemoralis* у змішаних ялівцево-широколистяних лісах у центральному Паміро-Алаї. Також поширений у ячмінних кара-арчівниках, складених із ксерофільних порід; білотополевих лісах (*Populus alba* L.) із домінуван-

ням *Aegopodium tadshikorum* Schischk. та з участю *Acer turkestanicum*; неморально-високотравних березняках (*Betula turkestanica* Litv.) з участю *Populus alba* L.; каркасниках (*Celtis caucasica* Willd.); неморально-високотравних екзохордниках (*Exochorda tianschanica* Gontsch.) із мезофільними широколистяними породами; хурмовниках (*Diospyros lotus* L.) з участю *Rosa beggeriana* Schrenk; різнотравних караганниках (*Caragana turkestanica* Kom.) з участю *Acer turkestanicum*; ясеневих лісах (*Fraxinus excelsior* L.). Зрідка трапляється у вербняках (*Salix* spp.), куди заноситься разом із водою. У березових і чинарових лісах домінує на ділянках з інтенсивним випасанням (Запрягаєва, 1976). На висоті 2000—2200 м спорадично трапляється серед кущів на кам'янистих осипищах, скелях, біля струмків, заходить в остепнені аркові рідколісся (Быков, 1950; Коннов, 1973). У межах первинного ареалу також зростає як бур'ян і здичавіла рослина в садах, поблизу парканів і на подвір'ях (Победимова, 1947).

Таким чином, аналіз поширення *I. parviflora* у первинному ареалі свідчить про високу екологічну пластичність виду. Він трапляється на широкому градієнті родючості та вологості ґрунту: зростає на сухих піщанистих ґрунтах, світло-коричневих вилугуваних, типових коричневих із вираженим гумусовим горизонтом, чорноземоподібних дрібноземмах на алювіальних відкладах, чорноземоподібних кам'янистих, злегка заболочених ґрунтах. На градієнті освітленості зростає із зімкненістю намету від 0,3 до 0,9, при цьому оптимальною є зімкненість 0,6—0,7.

Поза природним ареалом *I. parviflora* поширений у більшості країн Європи, за винятком Середземномор'я, а також у Північній Америці, зокрема в східних провінціях Канади та США (Wood 1975; <http://www.eppo.int/>). У Центральній Європі *I. parviflora* трапляється в листяних лісах *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Acer pseudoplatanus* L., *Tilia* spp., *Salix* spp. тощо. Інколи зростає в лісових культурах хвойних — *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) H. Karst. Оптимальні умови його зростання — в межах фітоценозів порядку *Fagetalia* (див. огляд: Chmura & Sierka, 2006). На узліссях і в лісах, евтрифікованих побутовими та промисловими відходами, *I. parviflora* трапляється разом із *Geranium robertianum* L., *Geum urbanum*, *Chaerophyllum temulum* L., *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande (Trepl, 1984; Schmitz, 1998;

Kowarik, 2003). У Великій Британії *I. parviflora* найчастіше зростає під наметом *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* і *Sambucus nigra* L., поряд із *Urtica dioica* L., *Glechoma hederacea* (L.) Trevis і *Mercurialis perennis* L. (Coombe, 1956). В Україні вид цілковито натуралізувався та поширений у різноманітних типах оселищ (див. огляд: Бурда, 2012).

У вторинному ареалі *I. parviflora* віддає перевагу напівзатіненим і затіненим місцям із відносною освітленістю 0,07—0,4 (Coombe, 1956; Hughes, 1965). Чутливий до низької вологості ґрунту та повітря. Зростає на добре дренованих ґрунтах різних типів, високовологоємних, із середнім до великого вмістом поживних речовин (але не обов'язково з високою концентрацією карбонатів), з рН від 4,5 до 7,6. На підзолистих ґрунтах трапляється тільки в доволі порушених ектопах, не витримує затоплення (Coombe, 1956).

Частота трапляння виду у вторинному ареалі залежить від віку та складу деревостану. Так, у Німеччині в букових, ялинових і буково-ялинових лісах віком менше 90 років цей показник становив 0, 23 та 7 %, у лісах, яким понад 90 років, — 13, 44 і 3 % відповідно. Максимальне проективне покриття в лісових культурах ялини віком більше 90 років — 60 %, менше 90 років — 20 %, у змішаних лісах — до 25 % (Schmidt et al., 2008). Для міських лісів Києва Р.І. Бурда (2012) наводить такі показники поширення антропофіта: постійність — 100 %, трапляння — найвищий клас, популяційна щільність — 29,2 особ./м², перевищує щільність інших видів у 10 і більше разів. Це дало автору підстави охарактеризувати *I. parviflora* як вид-трансформер синузії лісового трав'яного покриву.

Характеристика морфометричних параметрів на еколого-ценотичному градієнті

У межах досліджених популяцій середнє значення висоти *I. parviflora* змінювалось у діапазоні від 134,93±3,49 мм (популяція № 14) до 857,53±76,17 мм (популяція № 3). Найменші значення загальної повітряно-сухої фітомаси особин зафіксовані в популяції № 7 — 0,097±0,008 г. Найбільшою загальною фітомасою особин була в популяції № 3, перевищуючи мінімальне значення у понад 20 разів — 2,100±0,455 г. Цей вид позитивно реагує на вміст поживних речовин у ґрунті, його аерацію та вологість, ступінь освітлення під наметом. Про це свідчить збільшення висоти та загальної фітомаси особин на градієнті вказаних факторів (рисунки 1, 2)

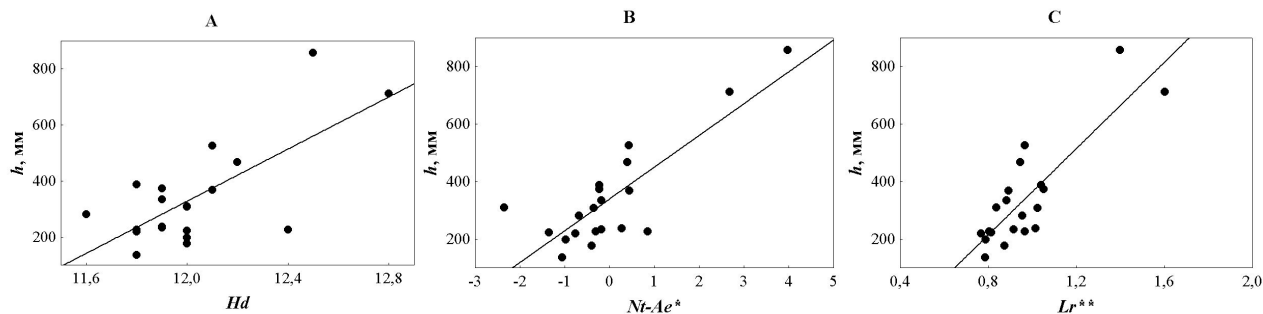


Рис. 1. Зміна висоти *Impatiens parviflora* на градієнтах основних абіотичних чинників (вологість — А; вміст засвоюваних форм азоту й аерація ґрунту — В; відносна інтенсивність освітлення під наметом — С)

Примітка: * — тут і на рис. 2 подано шкалу факторних значень, отриманих методом головних компонент. ** — тут і на рис. 2 наведено логарифмічну шкалу значень.

Fig. 1. Change of height of *Impatiens parviflora* along the gradients of the main abiotic factors (humidity — А; soil nitrogen content and aeration — В; relative light intensity under tree canopy — С)

Note: * — here and on Fig. 2 a scale of factor values obtained by PCA method is shown. ** — here and on Fig. 2 a scale of log-transformed values is given.

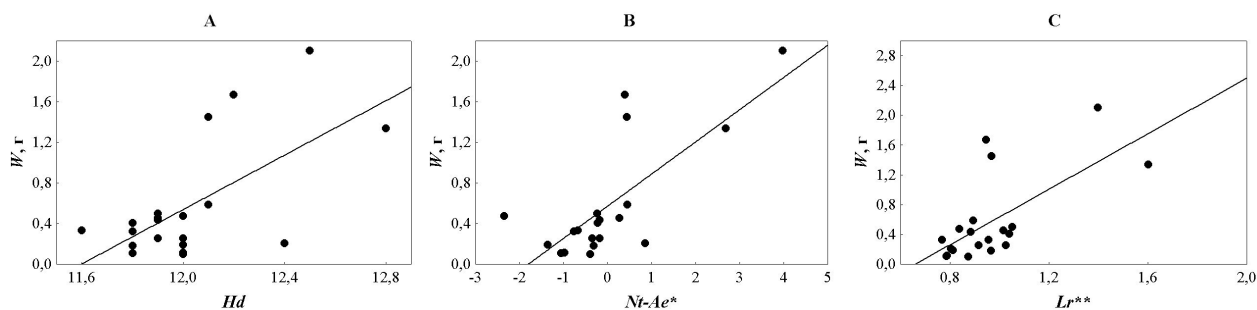


Рис. 2. Зміна загальної фітомаси *Impatiens parviflora* на градієнтах основних абіотичних факторів (вологість — А; вміст засвоюваних форм азоту й аерація ґрунту — В; відносна інтенсивність освітлення під наметом — С)

Fig. 2. Change of total weight of *Impatiens parviflora* along the gradients of the main abiotic factors (humidity — А; soil nitrogen content and aeration — В; relative light intensity under tree canopy — С)

(див. також Coombe, 1956; Falkengren-Grerup, 1993; Elemans, 2004; Piskorz, 2005; Dobravolskaitė, 2012).

Вплив комплексу абіотичних чинників на морфометричні параметри відображено на основі методу головних компонент. На рис. 3. показано взаємне розміщення вивчених популяцій *I. parviflora* у факторному просторі абіотичних чинників (Hd , Nt , Ae і Lr). Найвіддаленішими, а відтак і найбільш відмінними за комплексом екологічних факторів їхніх місцезростань, виявились насамперед популяції № 2 і 3, приурочені до ясеневого лісу з найвищими значеннями всіх врахованих чинників. У цих популяціях особини досягали найбільших висоти та фітомаси. Вирізняється популяція № 19, взята з грабово-дубово-вільхового лісу з домішкою лісових культур сосни, що зростає поряд із популяціями № 11—13. Для їхніх місцезростань характерні висока вологість і невисока інтенсив-

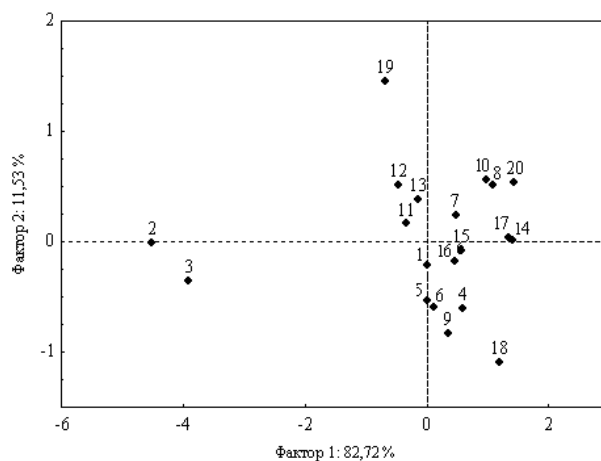


Рис. 3. Розміщення популяцій *Impatiens parviflora* ($n = 20$) у факторному просторі головних абіотичних чинників (H , Nt , Ae , Lr)

Fig. 3. Distribution of populations of *Impatiens parviflora* ($n = 20$) along the PCA axes of the main abiotic factors (H , Nt , Ae , Lr)

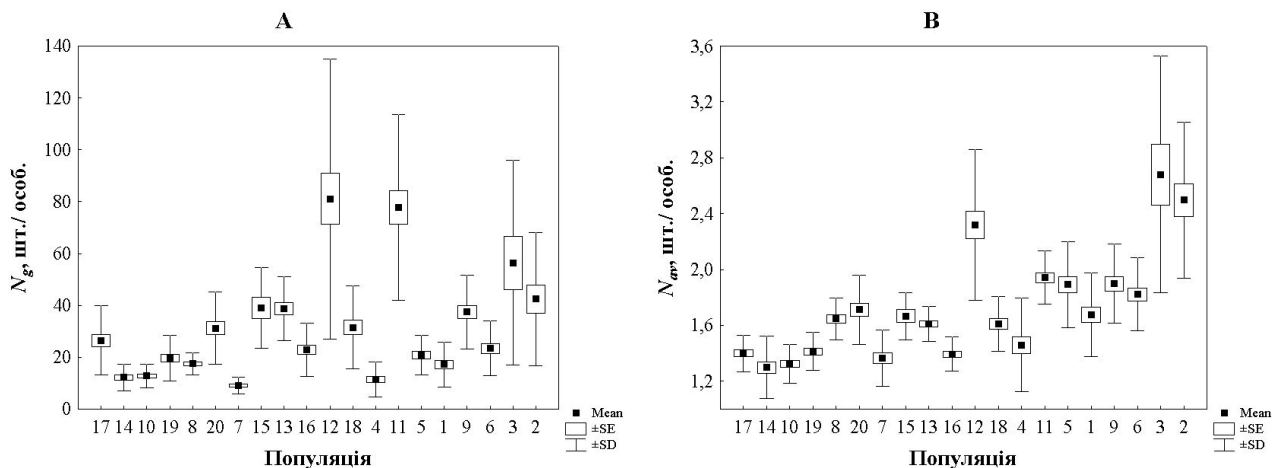


Рис. 4. Показники репродуктивного потенціалу *Impatiens parviflora*. (А — загальна кількість генеративних органів; В — щільність суцвіття) на градієнті інтенсивності освітлення

Fig. 4. Indexes of *Impatiens parviflora*. reproductive capacity (A — average number of reproductive structures per plant; B — average number of reproductive structures per inflorescence) along the light intensity gradient

ність освітлення. Цікаво, що тоді як особини трьох вищезгаданих популяцій вирізнялися великими значеннями висоти та загальної фітомаси, особини популяції № 19 були невисокими і з низькою фітомасою. Це дає підстави стверджувати, що незначні, на перший погляд, відмінності у вологості (від 12,1 до 12,4 бала) й інтенсивності освітлення (від 6,4 до 9,3 %) мають суттєве значення для функціонування популяцій *I. parviflora*. Ймовірно, що критичною межею успішного існування цього виду є відносна інтенсивність освітлення близько 6 %.

Серед решти місцезростань культурфітоценози характеризуються екстремальнішими значеннями абіотичних чинників порівняно з умовно природними лісами. У верхній лівій чверті розташувалися популяції, приурочені до найбільш затінених місцезростань. Серед них — популяції з особинами найменших розмірів (№ 7, 14, 10). У правій нижній частині графіка містяться популяції з відносно добре освітлених, із низькою вологістю ґрунту локалітетів. Серед цієї когорти популяцій дещо осторонь розміщена популяція № 18 із робінієво-кленово-грабового культурфітоценозу, де вологість була мінімальною. Попри низьку вологість ґрунту, особини цієї популяції характеризувалися середніми, з-поміж вивчених популяцій, значеннями висоти та загальної фітомаси.

Загальна кількість репродуктивних органів (генеративних бруньок, квіток і плодів) змінюва-

лась у межах від $9,23 \pm 0,59$ шт./особ. (популяція № 7) до $81,03 \pm 9,84$ шт./особ. (популяція № 12) (рис. 4).

Показник щільності суцвіття був найменшим ($1,32 \pm 0,02$ шт./ген. пагін) у популяції № 10 із сосново-дубово-кленового культурфітоценозу, а найвищим ($2,68 \pm 0,22$ шт./ген. пагін) — у популяції № 3 (рис. 4). Кореляційний аналіз показав, що щільність суцвіття головно залежить від інтенсивності освітлення під наметом ($r = 0,83$, $p = 0,000$), тоді як на показник загальної кількості репродуктивних органів значною мірою впливають й інші чинники.

Отже, результати проведеного аналізу вказують, що визначальними факторами оптимальності середовища існування *I. parviflora* є інтенсивність освітлення під наметом і вологість ґрунту, з переважанням ролі першого чинника. Безумовно, проведений аналіз є лише ідеалізацією, оскільки враховує окремі, з-поміж множини, екологічні фактори. Недоліком дослідження є й те, що добір популяцій, по-перше, не відображає повною мірою еколого-ценотичну амплітуду цього виду, а по-друге, результати такого підходу зумовили високу скорельованість абіотичних чинників. Цілеспрямований добір популяцій *I. parviflora* з типів місцезростань, не представлених у цьому дослідженні, в майбутньому дасть змогу повніше охарактеризувати вид в еколого-ценотичному аспекті.

Мінливість і пластичність морфометричних параметрів на еколого-ценотичному градієнті

Мінливість приймаємо як варіювання ознак однієї особини або від особини до особини в межах конкретної популяції (Злобин, 2009). Для більшості популяцій *I. parviflora* фітомаса генеративної фракції виявилася більш варіабельною порівняно з фітомасою вегетативних органів (рис. 5). Значення CV_{W_g} змінюються в діапазоні від 45,4 до 129,1 %. В окремих популяціях найбільш варіабельною була фітомаса коренів (від 31,9 до 145,3 %). Менші значення коефіцієнта варіації виявлено для загальної фітомаси особин (від 32,4 до 84,0 %), фітомаси листків (від 36,5 до 79,7 %) та фітомаси стебла (від 31,6 до 87,3 %). Утім, висновки щодо мінливості окремих органів *I. parviflora* слід робити з обачністю, адже значення найбільш варіабельних ознак — фітомаси генеративних органів і фітомаси коренів — неодмінно мають вищу похибку порівняно з іншими параметрами. Так, частина коренів залишається у ґрунті, а квітки та плоди легко від-

діляються від генеративних пагонів і можуть частково втрачатися до початку опрацювання польового матеріалу. Загалом варіабельність фітомаси окремих органів і загальної фітомаси особин утримується на відносно сталому рівні в межах популяцій (рис. 5).

У свою чергу, показники відносних масових часток окремих фракцій є функцією загальної фітомаси особини. Вони змінюються у визначеному напрямку. Параметри SWR і $RE I$ зі збільшенням загальної фітомаси зростають (коефіцієнт парної кореляції Пірсона $r_{SWR} = 0,46$, $p = 0,000$; $r_{RE I} = 0,21$, $p = 0,000$), LWR — зменшується ($r_{LWR} = 0,46$, $p = 0,000$) та RWR залишається на відносно сталому рівні ($r_{RWR} = -0,03$, $p = 0,427$) (рис. 6). Така модель розподілу фітомаси відповідає теорії оптимального розподілу, за якою рослини реагують на зміни навколишнього середовища розподілом фітомаси між окремими органами в напрямку оптимізації ростових процесів (Bloom et al., 1985).

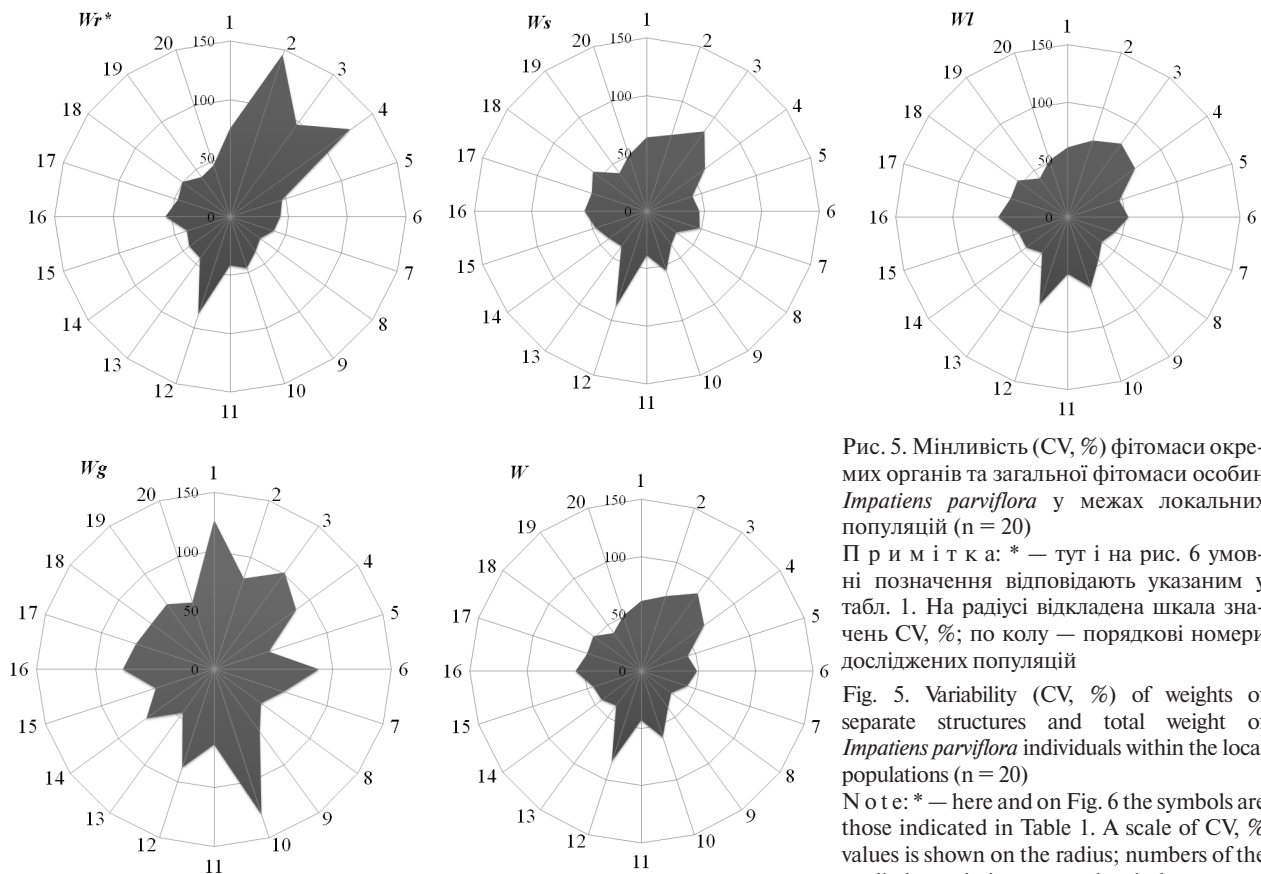


Рис. 5. Мінливість (CV, %) фітомаси окремих органів та загальної фітомаси особин *Impatiens parviflora* у межах локальних популяцій (n = 20)

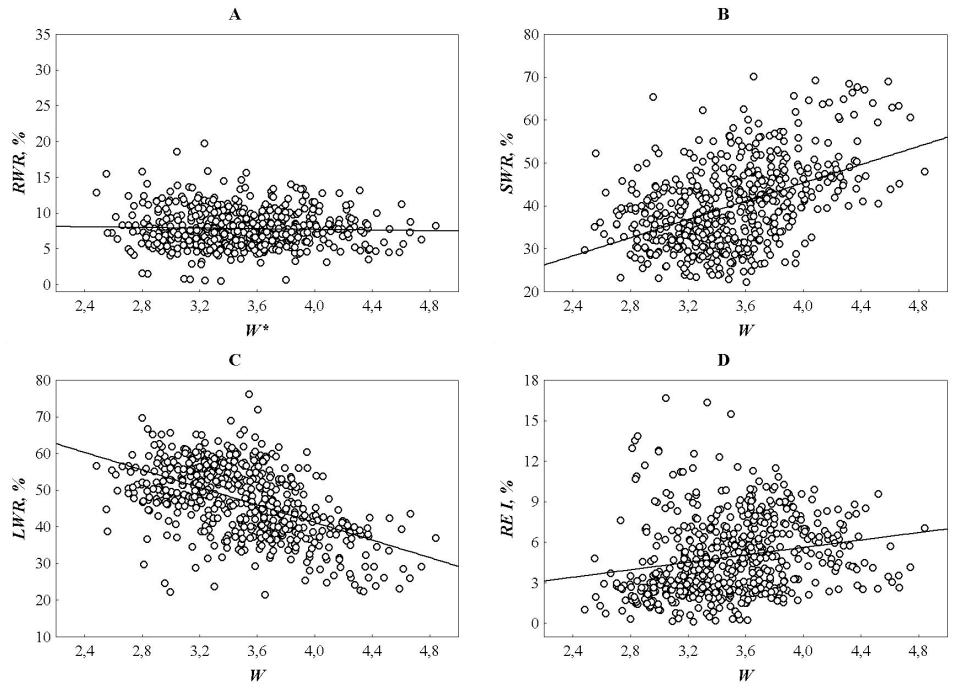
Примітка: * — тут і на рис. 6 умовні позначення відповідають указаним у табл. 1. На радіусі відкладена шкала значень CV, %; по колу — порядкові номери досліджених популяцій

Fig. 5. Variability (CV, %) of weights of separate structures and total weight of *Impatiens parviflora* individuals within the local populations (n = 20)

Note: * — here and on Fig. 6 the symbols are those indicated in Table 1. A scale of CV, % values is shown on the radius; numbers of the studied populations — on the circle

Рис. 6. Залежність значень аллометричних параметрів *Impatiens parviflora* (RWR — A; SWR — B; LWR — C; RE I — D) від загальної фітомаси особи (n = 561)
 П р и м і т к а: — наведено шкалу трансформованих значень

Fig. 6. Relationship between allometric indexes (RWR — A; SWR — B; LWR — C; RE I — D) and total weight of *Impatiens parviflora* individuals (n = 561)
 N o t e: — a scale of transformed values is shown



Абсолютні значення відносних масових часток наведено на рис. 7. Значення *RWR* варіювали в межах від $4,33 \pm 0,37$ до $11,33 \pm 0,53$ %; *SWR* — від $28,20 \pm 1,10$ до $60,08 \pm 1,94$ %; *LWR* — від $31,01 \pm 1,17$ до $59,05 \pm 1,17$ %; *RE I* — від $1,10 \pm 0,14$ до $8,92 \pm 0,67$ %. Як видно на рис. 7, перерозподіл фітомаси на міжпопуляційному рівні відбувається головно між стеблом і листками.

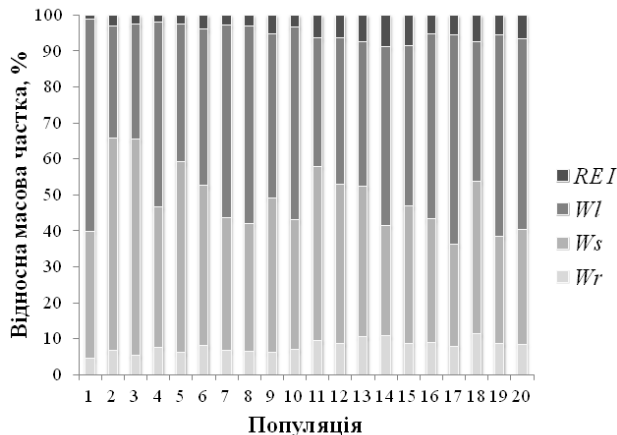


Рис. 7. Значення відносних масових часток окремих органів *Impatiens parviflora* у межах досліджених популяцій (n = 20)
 Fig. 7. Mean weight ratios of *Impatiens parviflora* within the studied populations (n = 20)

Порівнявши значення відносних масових часток окремих органів, ми виявили, що наймінливішими є *RE I* і *RWR*. Значення *CV* для вказаних ознак змінюються в діапазоні 25,7—69,0 % та 17,5—71,0 % відповідно. На протизагу цьому, показники *SWR* і *LWR* є високостабільними (8,4—21,3 % і 7,0—25,5 % відповідно) (рис. 8).

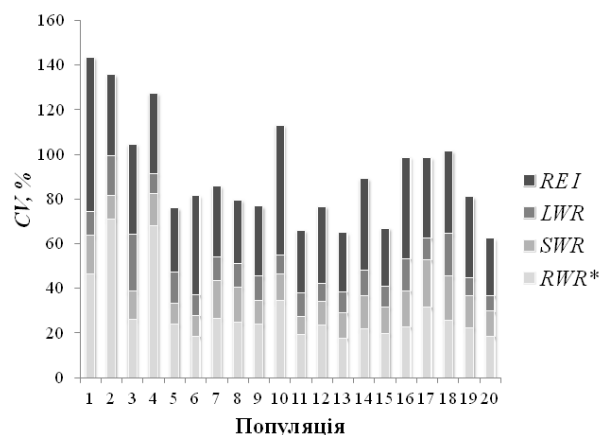


Рис. 8. Мінливість (*CV*, %) відносних масових часток окремих органів *Impatiens parviflora* у межах досліджених популяцій (n = 20)
 Fig. 8. Variability (*CV*, %) of weight ratios of *Impatiens parviflora* within the studied populations (n = 20)

Варіабельність інших ознак становила: для h — від 9,7 до 34,4 %; d — від 10,2 до 31,4 %; N_m — від 0,0 до 65,7 %; N_i — від 24,3 до 53,6 %; N_{fl} — від 49,0 до 136,5 %; N_{bd} — від 26,7 до 75,5 %; N_{fr} — від 24,9 до 78,1 %; N_g — від 24,7 до 70,0 %; N_{av} — від 7,9 до 31,6 %; HDR — від 8,6 до 20,9 %; $RE II$ — від 25,2 до 83,9 %.

Таким чином, у межах 20-ти локальних популяцій *I. parviflora* наймінливішими виявилися метричні й алометричні параметри генеративної сфери, за винятком N_{av} . Дещо меншу варіабельність мали показники фітомаси окремих вегетативних органів і загальної фітомаси. Високою стабільністю вирізняються окремі метричні показники вегетативної сфери (h , d) й алометричні характеристики (SWR , LWR , HDR).

Виявлено вплив популяційної щільності та відносної інтенсивності освітлення на варіабельність морфометричних параметрів *I. parviflora*. Показано, що зі збільшенням щільності особин чужорідного виду значення морфопараметрів на рівні популяцій вирівнюються, цьому відповідають нижчі значення CV . В умовах високої інтенсивності освітлення спостерігається підвищена

внутрішньопопуляційна диференціація особин, відображенням чого є вищі значення CV (рис. 9). Ці тенденції простежуються для всіх, без винятку, досліджених параметрів морфоструктури *I. parviflora*, тоді як на рис. 9 показані лише ознаки з кореляційними зв'язками, значущими на рівні достовірності 99,95. Вірогідно, що посилення дії лімітуючого чинника зумовлює нівелювання внутрішньопопуляційної диференціації *I. parviflora*.

Пластичність ознаки — варіювання її середніх значень на градієнті умов існування виду. Метричні морфопараметри як вегетативної, так і генеративної сфер *I. parviflora* є високопластичними (рис. 10). Для більшості метричних морфоструктурних показників значення PPI_{md} перевищує 0,800. Дещо нижчою пластичністю, порівняно з іншими ознаками, характеризуються h і N_m (значення PPI_{md} становить 0,636 і 0,667 відповідно). Алометричні параметри є менш пластичними порівняно з метричними. Так, значення PPI_{md} для масових часток окремих органів не перевищує 0,600, за винятком $RE I$ ($PPI_{md} = 0,631$). Відносно сталою ознакою є N_{av} , тоді як HDR і $RE II$ вирізняються високою пластичністю.

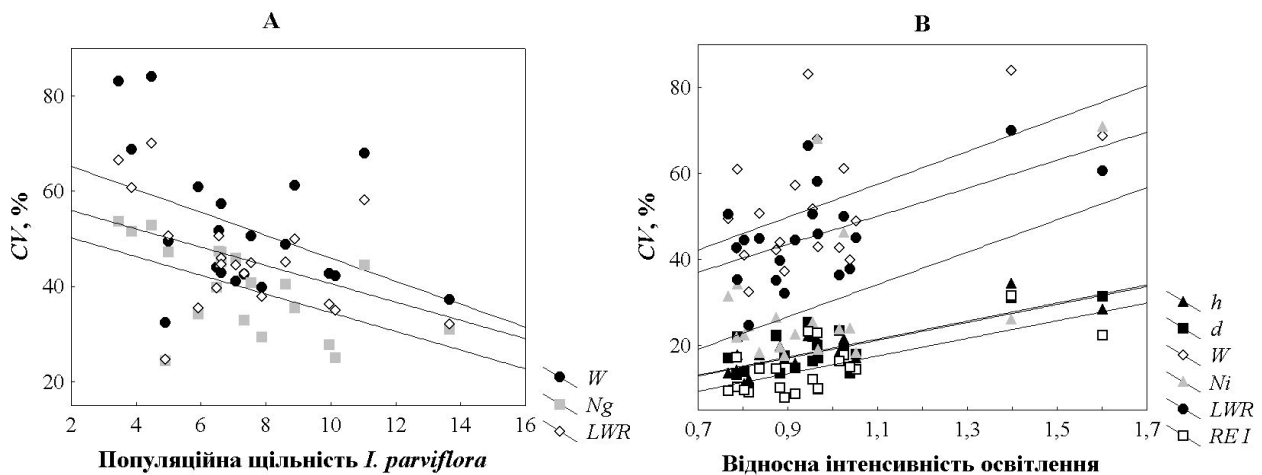


Рис. 9. Зв'язок між мінливістю морфометричних параметрів *Impatiens parviflora* і популяційною щільністю (А) та відотною інтенсивністю освітлення (В)

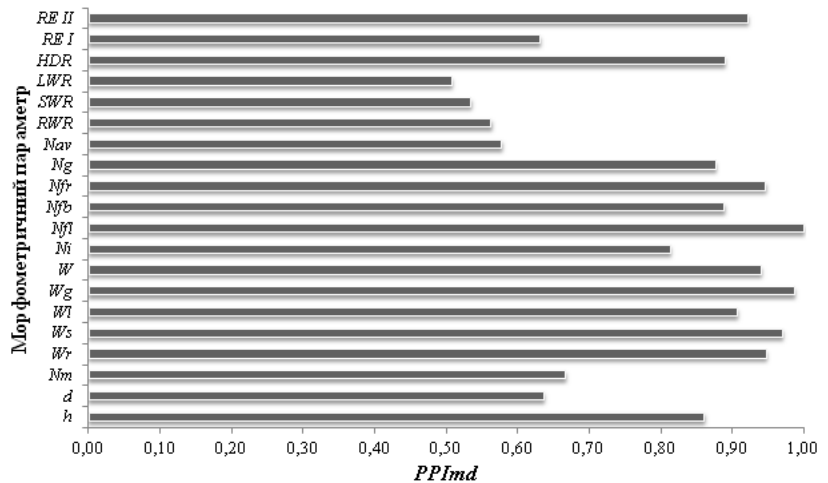
Примітка: — наведено шкалу трансформованих значень: А — корінь квадратний значень популяційної щільності *I. parviflora*; В — десятиковий логарифм значень відотної інтенсивності освітлення (вихідні дані див. у табл. 1)

Fig. 9. Relationship between variability of morphometric traits of *Impatiens parviflora* and its population density (А), and relative light intensity (В)

Note: — a scale of transformed values is shown: А — square-rooted population density; В — log-transformed relative light intensity (see Table 1 for original data)

Рис. 10. Фенотипічна пластичність морфометричних параметрів *Impatiens parviflora*

Fig. 10. Phenotypic plasticity of morphometric traits of *Impatiens parviflora*



Отже, на основі аналізу мінливості та пластичності виявлено, що всі з вивчених морфометричних параметрів *I. parviflora* диференційовані на чотири групи: а) з високою мінливістю і високою пластичністю — W_r , W_s , W_p , W_g , W , N_{fl} , N_{fb} , N_{fr} , N_g , $RE II$; б) з високою мінливістю та низькою пластичністю — N_m , RWR , $RE I$; в) з низькою мінливістю та високою пластичністю — h , HDR , N_i ; г) з низькою мінливістю і низькою пластичністю — d , N_{av} , SWR , LWR .

Висновки

Порівняльний аналіз первинного та вторинного ареалів, у поєднанні з морфометричним аналізом локальних популяцій, приурочених до різних типів деревних фітоценозів, дав змогу виявити низку особливостей організації популяцій *I. parviflora* на еколого-фітоценотичному градієнті у вторинному ареалі. Показано, що основними факторами, які впливають на функціонування популяцій антропофіта, є передусім відносна інтенсивність освітлення та вологість ґрунту. Висунуто припущення, що критична межа поширення чужорідного виду — це відносна інтенсивність освітлення близько 6 %. Вид характеризується високою екологічною та фенотипічною пластичністю, а на внутрішньопопуляційному рівні спостерігається велика фенотипічна мінливість. З-поміж 20-ти досліджених морфологічних ознак найбільш мінливими та пластичними є метричні й алометричні параметри генеративних структур. Модель розподілу фітомаси *I. parviflora* відповідає теорії оптимального розподілу. Морфологічна диференціація особин

зростає з посиленням внутрішньовидової конкуренції, про що свідчить позитивна кореляція між коефіцієнтом варіації та популяційною рясністю і відносною інтенсивністю освітлення.

Авторка висловлює щире подяку Н.А. Пашкевич та Ю.І. Малій за допомогу в розрахунках показників екологічних факторів на основі методики синфітоіндикації.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Бурда Р.І. Адвентивний вид *Impatiens parviflora* DC. (*Balsaminaceae*) у міських лісах Києва // Укр. ботан. журн. — 2012. — **69**, № 3. — С. 352–362.
- Бурда Р.І., Ігнатюк О.А. Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі. — К.: Віпол, 2011. — 112 с.
- Быков Б.А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология / Отв. ред. Н.В. Павлов. — Алма-Ата: Изд-во АН КАЗССР, 1950. — 128 с.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 277 с.
- Екофлора України. / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта, В.В. Протопопова та ін. — К.: Фітосоціоцентр, 2000. — Т. 1. 284 с.
- Запрягаева В.И. Лесные ресурсы Памиро-Алая / Отв. ред. П.Н. Овчинников. — Л.: Наука, 1976. — 595 с.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. — Сумы: Универ. книга, 2009. — 263 с.
- Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры Горной Средней Азии. — Л.: Наука, 1973. — 356 с.
- Коннов А.А. Флора арчовников Шахристана / Отв. ред. К.В. Станюкович. — Душанбе: Дониш, 1973. — 180 с.
- Ионов Р.Н., Лебедева Л.П. Растительный покров Западного Тянь-Шаня (Обзор современного состояния флоры и растительности) / Под ред. Э.Дж. Шукурова. — Бишкек: [б.и.], 2005. — 139 с.

- Павлов В.Н. Растительный покров Западного Тянь-Шаня. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 248 с.
- Победимова Е.Г. Бальзаминовые — *Balsaminaceae* S.F. Gray // Фл. СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — Т.14. — С. 624—634.
- Протопопова В.В. Рослини-мандрівники. — К.: Рад. шк., 1989. — 238 с.
- Alpert P., Bone E., Holzapfel C. Invasiveness, invasibility and the role of environmental stress in the spread of non-native plants // *Perspect. Plant. Ecol. Evol. Syst.* — 2000. — 3(1). — P. 52—66.
- Bloom A.J., Chapin F.S., Mooney H.A. Resource limitation in plants — an economic analogy // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* — 1985. — 16. — P. 363—392.
- Chmura D., Sierka E. Relationship between invasive plant and species richness of forest floor vegetation: A study of *Impatiens parviflora* DC. // *Pol. J. Ecol.* — 2006. — 54 (3). — P. 417—428.
- Coombe D.E. Biological flora of the British Isles: *Impatiens parviflora* DC. // *J. Ecol.* — 1956. — 44. — P. 701—713.
- Daehler C.C. Performance comparisons of co-occurring native and alien plants: implications for conservation and restoration // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* — 2003. — 34. — P. 183—211.
- Didukh Ya.P. The ecological scales of the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. — Kyiv: Phytosociocenter, 2011. — 176 p.
- Dobravolskaitė R. Alien species *Impatiens parviflora* invasion into forest communities of Lithuania // *Bot. Lithuan.* — 2012. — 18(1). — P. 3—12.
- Elemans M. Light, nutrients and the growth of herbaceous forest species // *Acta Oecol.* — 2004. — 26. — P. 197—202.
- EPPO data sheet on Invasive Plants. *Impatiens parviflora*. http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRAdocs_plants/drafts/05-11832%20DS%20Impatiens%20parviflora.doc (14.09.2013).
- Evens G.C. The quantitative analysis of plant growth. — California, USA: Univ. of California Press, 1972. — 734 p.
- Faliński J.B. Invasive alien plants, vegetation dynamics and neophytism / J.B. Faliński, W. Adamowski, B. Jackowiak. Synanthropization of plant cover in new Polish research // *Phytocoenosis* 10 (N.S.) Suppl. *Cartogr. Geobot.* — 1998. — 9. — P. 163—188.
- Falkengren-Grerup U. Effects on beech forest species of experimentally enhanced nitrogen deposition // *Flora.* — 1993. — 188. — P. 85—91.
- Galera H., Sudnik-Wójcikowska B. Central European botanic gardens as centres of dispersal of alien plants // *Acta Soc. Bot. Polon.* — 2010. — 79 (2). — P. 147—156.
- Hierro J.L., Maron J.L., Callaway R.M. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range // *J. Ecol.* — 2004. — 93(1). — P. 5—15.
- Hughes A.P. Plant growth and the aerial environment. VII. Growth of *Impatiens parviflora* in very low light intensities // *New Phytologist.* — 1965. — 64. — P. 55—64.
- Kowarik I. Biologische Invasionen: Neophyten und Neozoen in Mitteleuropa. — Stuttgart: Ulmer, 2003. — 380 p.
- Perrins J., Fitter A., Williamson M. Population biology and rates of invasion of three introduced *Impatiens* species in the British Isles // *J. Biogeogr.* — 1993. — 20 (1). — P. 33—44.
- Piskorz R. The effect of oak-hornbeam diversity on flowering and fruiting of *Impatiens parviflora* DC. // *Rocz. AR Pozn. Bot.-Stec.* — 2005. — 368 (9). — P. 187—196.
- Pyšek P., Jarošík V., Pergl J., Randall R., Chytrý M., Kühn I., Tichý L., Danihelka J., Chrtek J., Sádlo J. The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits // *Divers. Distrib.* — 2009. — 15. — P. 891—903.
- Pyšek P., Richardson D.M. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? / Ed. W. Nentwig; *Biological invasions, ecological studies* 193. — Berlin & Heidelberg: Springer Verlag, 2007. — P. 97—126.
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility // *Progr. Phys. Geogr.* — 2006. — 30(3). — P. 409—431.
- Ricotta C., Godefroid S., Rocchini D. Invasiveness of alien plants in Brussels is related to their phylogenetic similarity to native species // *Divers. Distrib.* — 2010. — 16. — P. 655—662.
- Schmidt W., Heinrichs S., Weckesser M., Ebrecht L., Lambertz B. Neophyten in Buchen- und Fichtenwäldern des Sollings // *Braunschweiger Geobot. Arbeiten.* — 2008. — 9. — P. 405—434.
- Schmitz G. *Impatiens parviflora* D.C. (*Balsaminaceae*) als Neophyt in Mitteleuropäischen Wäldern und Forsten — eine Biozöologische Analyse // *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz.* — 1998. — 7(4). — P. 193—206.
- Seifriz W. Sketches of the vegetation of some southern provinces of Soviet Russia. V. The plant life of the Transilian mountain range in Semirechje, Eastern Turkestan // *J. Ecol.* — 1932. — 20. — P. 77—88.
- Trepl L. Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa // *Dissertationes Botanicae.* — 1984. — 73. — 400 p.
- Valladares F., Sanchez-Gomez D., Zavala M.A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications // *J. Ecol.* — 2006. — 94. — P. 1103—1116.
- Wood C.E. The *Balsaminaceae* in the southeastern United States // *J. Arnold Arbor.* — 1975. — 56. — P. 413—426.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 11.11.2013 р.

М.А. Голивец

Институт эволюционной экологии НАН Украины, г. Киев

АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ *IMPATIENS PARVIFLORA* (*BALSAMINACEAE*) ВО ВТОРИЧНОМ АРЕАЛЕ. I. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ НА ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОМ ГРАДИЕНТЕ

Сравнительный анализ первичного и вторичного ареалов, в сочетании с морфометрическим анализом 20-ти локальных популяций, приуроченных к различным типам лесных фитоценозов, позволил определить ряд особенностей организации популяций *I. parviflora* на эколого-фитоценотическом градиенте во вторичном ареале. Показано, что основными факторами, влияющими на функционирование популяций антропофита, являются относительная интенсивность освещения и влажность почвы. Вид характеризуется высокой общей экологической и фенотипической пластичностью, а на внутривидовом уровне наблюдается большая фенотипическая изменчивость. Из 20-ти исследованных морфологических признаков наиболее изменчивыми и пластичными являются метрические и аллометрические параметры генеративных структур. Модель распределения фитомассы *I. parviflora* соответствует теории оптимального распределения. Морфологическая дифференциация особей возрастает с усилением внутривидовой конкуренции, о чем свидетельствует положительная связь коэффициента вариации с популяционной плотностью и относительной интенсивностью освещения.

К л ю ч е в ы е с л о в а: изменчивость, морфометрический анализ, пластичность, популяционный анализ, чужеродный вид.

M.O. Golivets

Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

ADAPTIVE STRATEGY OF *IMPATIENS PARVIFLORA* (*BALSAMINACEAE*) IN THE SECONDARY RANGE. I. PATTERNS OF POPULATION ORGANIZATION ALONG THE ENVIRONMENTAL GRADIENT

A morphometric analysis of the 20 local populations of *Impatiens parviflora* within its introduced range, combined with a comprehensive literature-based comparative analysis of the primary and the secondary ranges has proved to be an effective approach to identify key elements of the species' adaptive strategy. A number of organization patterns of the alien species populations have been revealed. The main abiotic factors enabling the local spread of *I. parviflora* are relative light intensity under tree canopy and soil moisture. The species is characterized by high overall ecological and phenotypic plasticity, as well as by the high level of intrapopulation phenotypic variability. Among the 20 studied metric and allometric morphological traits, the most variable and plastic were those related to the species' reproductive capacity. The biomass allocation pattern of *I. parviflora* is consistent with the optimal partitioning theory. Morphological differentiation of the individuals within the populations is highly pronounced when intraspecific competition is strong.

K e y w o r d s: alien species, morphometric analysis, population analysis, plasticity, variability.