

УДК 581.52:581.95

## ЗНАЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО УСИЛИЯ В ПРОЦЕССЕ АНТРОПОГЕННОЙ МИГРАЦИИ *AMORPHA* *FRUTICOSA* (FABACEAE)

Бурда Р. И., Игнатюк А. А.

Научный центр экомониторинга и биоразнообразия мегаполиса НАН Украины, Киев,  
rayburda@mail.ru, ignatyuk1@ukr.net

Репродуктивная способность антропофита рассмотрена в качестве стратегической адаптации. В течение 2010–2012 гг. в четырех местных локальных популяциях *Amorpha fruticosa* L. изучались 50 особей, для статистического анализа отобрано 1471 соцветие. Потенциальная семенная продуктивность по градиенту ухудшения условий произрастания от популяции к популяции снижалась от 269 до 108 цветков на соцветие. Фактическая семенная продуктивность, кроме указанного градиента, очевидно, зависела от конкретных погодных условий в период завязывания плодов. Она колебалась от 102 до 42 бобов на соцветие. Как результат, коэффициент семинификации изменялся от 72% до 20%. Установлена обратная зависимость между длиной главной оси соцветия и удельной фактической семенной продуктивностью (коэффициент парной корреляции –  $r=-0,74$ ). Высказано предположение, что это связано с чрезмерным числом цветков, закладывающихся в соцветии (со значительным запасом семязачатков), и не полными консортивными связями *A. fruticosa* с насекомыми-опылителями. Важнейшим фактором местопроизрастаний для репродуктивного развития этого чужеродного вида в условиях Киева оказалась освещенность, которая в изучаемых местообитаниях составляла 18–100% полного света. Для генеративного развития *A. fruticosa* освещенность ниже 15% полного света определена как критическая. В таких условиях формируются его клоны, не дающие генеративных побегов.

*Ключевые слова:* *Amorpha fruticosa*, репродуктивное усилие, антропогенная миграция, инвазия, коэффициент семинификации, Украина.

### ВВЕДЕНИЕ

Миграции сосудистых растений – это естественный биолого-географический процесс, который В. И. Вернадский [1], определяя живое вещество как совокупность живых организмов, выраженная в весе, химическом составе, мерах энергии и характере пространства, назвал «давлением жизни». В отношении сосудистых растений этот процесс предполагает наличие, по крайней мере, трех составляющих: среда-реципиент, растение и вектор переноса. Среди прочих миграций растений антропогенные отличаются тем, что они вызваны резкими трансформациями одного, двух или же всех трех перечисленных звеньев в результате преднамеренной или непреднамеренной хозяйственной деятельности человека.

Авторы развивающегося научного направления о биологических инвазиях, в частности фитоинвазиях [2], в качестве одной из стратегических адаптаций в процессе инвазии кустарников рассматривают их репродуктивную способность – семенное размножение и вегетативное возобновление. Репродуктивная способность обеспечивает пространственное и экотопическое распространение вида при наличии

биотических и абиотических агентов и особых морфологических, фенологических, физиологических и иных приспособлений, обеспечивающих контакт с этими агентами на уровне функциональных экосистемных связей. В частности, у кустарников с сочными плодами или прочими съедобными частями семена разносятся животными и, прежде всего, птицами. Абиотическими агентами переноса, как известно, являются ветер и вода. Интересно, что мелкие, бескрылые бобы *Amorpha fruticosa* L., на первый взгляд, не обладают явными приспособлениями к подобному переносу, но, по нашим наблюдениям, при попадании в воду, переносятся как мелкими дождевыми потоками, так и ручьями или речками. Интересно наблюдать это явление в конце зимы – начале весны, когда бобы, опавшие на замершую поверхность реки, усеивают полосу шириной 3-4 м вдоль берега. При солнечной погоде, на подтаивающих лужицах бобы набухают, а их стенки разрываются. При этом следует отметить, что местообитания, которым этот чужеродный вид отдает предпочтение, часто располагаются в непосредственной близости от воды (берега рек, озер, ручьев и пр.). К тому же, *A. fruticosa* ярко выраженный автохор – бобы формируются на верхушках одревесневающих ветвей, а при созревании легко отрываются и разбрасываются. К моменту полного созревания плодов ветви увеличивают свою упругость, а плодоножки легко разрушаются. Как результат, даже при легком ветре, ветви, соприкасаясь друг с другом, пружинят, и бобы, расположенные на верхушках прямых и длинных веток, разбрасываются на расстояние до 5–7 м.

Касаясь вопроса о потенциале вегетативного возобновления, следует отметить, что еще А. И. Колесников [3] подчеркивал, вводя *A. fruticosa* в ландшафт, следует учитывать его неимоверную способность образовывать обильные корневые отпрыски. Он же одним из первых указывал на одичание этого антропофита на западе Закавказья, в других местах культуры, где растения давали самосев.

В этой статье предпринята попытка обосновать представление об антропогенных миграциях сосудистых растений на примере внедрения в различные группировки, близкие к естественным, а также культурфитоценозы кустарника *A. fruticosa*. Выяснить какие же качества этого североамериканского вида обусловили его успешную натурализацию в Украине, формирование не только устойчивых популяций, но и пространственное распространение и экотопическое освоение разнообразных местообитаний. В определенных местообитаниях (например, Днепровские песчаные острова в Киеве) приходится говорить об инвазии *A. fruticosa*. Что именно сделало местные популяции такими, что позволяет считать их угрозой для аборигенных видов, естественных сообществ, экосистем или ландшафта в целом – угрозой фиторазнообразию?

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом нашего изучения были спонтанно сформировавшиеся на берегах Днепра и его островов в пределах Киева и окрестностей местные популяции *A. fruticosa*. Это кустарник до 3–6 м высоты, имеющий тонкие прямостоячие или же несколько отклоненные побеги. Его сложный лист с общим черешком длиной 9–28 см несет 11–25 овальных или эллиптических, длиной 1,5–4 см, почти голых

листочков. Сжатые колосовидные метелки располагаются на верхушках побегов, цветки мелкие со своеобразным запахом. Плод *A. fruticosa* – небольшой искривленный односемянный боб.

Благодаря изящному, ажурному габитусу, оригинальным пурпурно-фиолетовым соцветиям с выдающимися тычинками, несущими яркие золотисто-желтые пыльники, кустарник вносит разнообразие в парковый ландшафт, привлекая внимание и радуя глаз. Его латинское название означает «уродливый», а первые русские названия звучали как «безобразка», «крутик» [7, 9]. Вероятно, что первое «имя» определено строением цветка, венчик которого в отличие от типичного для представителей семейства, состоит лишь из одного паруса, без крыльев и лодочки. Второе название, видимо, связано со строением своеобразно скрученной главной оси соцветия.

Североамериканский вид *A. fruticosa* широко известен как декоративный в парках, садах, скверах в Украине. По данным DAISIE [10] вид спонтанно распространился в Европе особенно в центральной ее части, от Франции до европейской части России, от Германии, Польши до Греции, Италии, Сардинии, а также в европейской части Турции. Согласно ILDIS [12], *A. fruticosa* в одичавшем состоянии растет в центральной и южной частях Восточной Европы от Прибалтики и Беларуси до Башкирии, Калмыкии. Отмечен он также в Южной Сибири, Средней Азии и на российском Дальнем Востоке. Первичный ареал *A. fruticosa* расположен в восточной части Северной Америки – от Коннектикута до Миннесоты. К почвам он не требователен, растет на засоленных почвах, хотя предпочитает легкие песчаные почвы. *A. fruticosa* – быстрорастущий, светолюбивый кустарник, имеющий среднюю морозостойкость, переносящий морозы до  $-18^{\circ}\text{C}$ . Однако при температуре  $-20-22^{\circ}\text{C}$  его надземная часть отмирает полностью, впрочем, в таких случаях весной растение легко возобновляется. Он отлично переносит стрижку [3: 363–364].

В подходящих климатических условиях Европы вторичный ареал вида быстро сформировался. Первичный занос *A. fruticosa* в Европу был преднамеренным – это документировано сведениями о начале его интродукции в Европе, где он известен в культуре с 1724 года [8]. В пределах нынешней Украины появление *A. fruticosa* относят к 1809 г., когда его начали культивировать в Акклиматизационном саду И. Н. Каразина, а с 1811 г. разводили в коллекционных посадках Кременецкого сада [5]. В процессе интродукции в северные районы Восточной Европы на первых порах были указания, что в Санкт-Петербурге *A. fruticosa* обмерзал до уровня снега, но быстро отрастал и цвел [9]. Для бывшего СССР С. Я. Соколов и Н. В. Шипчинский [8] проводят следующую границу его обмерзания: Минск – Воронеж – Алма-Ата, но подчеркивают, что даже в случаях полного обмерзания растения отрастают и цветут в тот же сезон. Однако настоящий пик целенаправленного распространения этого растения в нашей стране приходится на годы после второй мировой войны, когда в бывшем СССР специальным правительственным постановлением массово создавались полевозащитные полосы, противоэрозионные и лесомелиоративные насаждения. *A. fruticosa* на юге Европейской части бывшего СССР, в частности в Украине, широко использовался как прекрасный почвозащитный кустарник для закрепления склонов, песков.

**ЗНАЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО УСИЛИЯ В ПРОЦЕССЕ АНТРОПОГЕННОЙ  
МИГРАЦИИ *AMORPHA FRUTICOSA* (FABACEAE)**

В настоящее время этот чужеродный вид успешно распространяется спонтанно, образуя новые локальные популяции. Понятие «локальная популяция» принимается нами в пространственном (топологическом) понимании – как население определенного вида в пределах пространства, имеющего естественные или антропогенные границы, которые легко устанавливаются глазомерно.

В процессе исследований изучено четыре локальные популяции, которые достаточно далеко отстоят одна от другой (табл. 1). Первая расположена на территории санатория «Конча-Заспа» – два местопроизрастания на берегах озера Конча-Заспа и одно – культурфитоценоз *Pinus sylvestris* L. 75–80-ти летнего возраста в лесопарке. Вторая изучавшаяся локальная популяция находится на берегах Ольгинского залива Днепра (одно местопроизрастание). Третья локальная популяция расположена на Жуковом острове в районе места впадения в Днепр канала, связывающего последний с р. Вита (в одном местопроизрастании для каждой особи выбраны различные условия освещенности и увлажнения почвы). Четвертая локальная популяция сформировалась на левом берегу Киевского водохранилища севернее Киева, в окрестностях с. Ровжи, на обочине автодороги, проходящей по защитной дамбе (одно местопроизрастание).

Таблица 1

Схема отбора проб соцветий *Amorpha fruticosa* в локальных популяциях Киева

№ пробы	Местонахождение	Дата отбора	Число особей	Число соцветий
Локальная популяция 1. Географические координаты: 50° 17' 42" с. ш.; 30° 35' 21" в. д.				
1.1	Конча-Заспа, культурфитоценоз <i>Pinus sylvestris</i> L.	02.11	6	192
1.2	Конча-Заспа, восточный берег озера Конча-Заспа	02.11	2	64
1.3	Конча-Заспа, западный берег озера Конча-Заспа	02.11	2	67
1.4	Конча-Заспа, культурфитоценоз <i>P. sylvestris</i>	10.11	5	150
1.5	Конча-Заспа, восточный берег озера Конча-Заспа	10.11	5	150
1.6	Конча-Заспа, западный берег озера Конча-Заспа	10.11	4	120
Локальная популяция 2. Географические координаты: 50° 19' 27" с. ш.; 30° 35' 33" в. д.				
2.1	Правый берег Днепра, Ольгинский залив, заливной луг	06.11	5	150
2.2	Правый берег Днепра, Ольгинский залив, заливной луг	10.11	5	134
2.3	Правый берег Днепра, Ольгинский залив, заливной луг	05.12	6	180
Локальная популяция 3. Географические координаты: 50°21'5" с. ш.; 30° 34' 34" в. д.				
3.1	Жуков остров, северный берег канала, пойменный лес	06.12	5	120
Локальная популяция 4. Географические координаты: 50° 50 '52" с. ш.; 30°34'42" в. д.				
4.1	Левый берег Киевского водохранилища (окрестности с. Ровжи) защитная дамба, обочина автодороги	06.11	5	152
Всего			50	1479

Географические координаты локальных популяций были определены с помощью навигатора GPSMAP 76CSx (Garmin). Длина соцветия измерялась с помощью линейки (точность  $\pm 1$  мм). Количество цветков (полноценных бобов) в соцветии подсчитывалось с использованием стереомикроскопа SZM-45T (Ulab). В качестве параметра освещенности была выбрана мощность потока падающего солнечного света в полдень (период измерений 12.00 – 12.30), которая определялась с помощью Solar Power Meter CEM DT – 1307. Влажность почвы установлена весовым методом. Отобранные пробы почвы (в трех повторностях) непосредственно в бюксах взвешивались на электронных весах AD200 (Axis) с точностью до 1 мг. Почвенные образцы подвергались высушиванию в течение 4-х часов при температуре 105–115°C. Статистическая обработка результатов проведена общепринятыми методами с использованием пакета Microsoft Excel.

Репродуктивную способность *A. fruticosa* изучали по общепринятым методикам [4, 6]. Элементарной единицей для определения семенной продуктивности принято соцветие (колосовидная метелка). Поскольку в завязи цветка *A. fruticosa* закладывается два семязачатка, из которых в семя развивается один, а плод – односемянный боб, потенциальную семенную продуктивность (ПСП) представляет число сформировавшихся цветков на соцветие. Фактическую семенную продуктивность (ФСП) составляет число созревших полноценных бобов на соцветие в период полного созревания, но до того, как бобы начали опадать. Фактическая семенная продуктивность немного, а иногда – значительно, ниже потенциальной. Именно эту разницу Р. Е. Левина [4] считала надежным показателем «оптимальности семенного размножения популяции в конкретных условиях». Для решения поставленных задач оказалось не достаточным определить ПСП и ФСП на соцветие. Дополнительно введены относительные параметры. Удельная потенциальная семенная продуктивность (ПСПУ) определена числом семязачатков на 100 мм соцветия, удельная фактическая семенная продуктивность (ФСПУ) – числом бобов на 100 мм соцветия. Коэффициент семинификации ( $K_c$ ) принят традиционно – как соотношение фактической и потенциальной семенной продуктивности, выраженное в процентах. Кроме того в одной популяции определено число соцветий на побег для пяти особей в отличающихся условиях освещенности и влажности почвы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика репродуктивной способности в четырех исследованных популяций *A. fruticosa* по результатам подсчетов приведена в таблице 2. Существенных отличий значений изучаемых показателей между исследованными в один год популяциями, как и между различными местообитаниями в популяции 1 выявить не удалось. Достоверно более высокими среди прочих популяций оказались показатели длины метелки, ПСП, ПСПУ в популяции 3, исследования которой проводились лишь в 2012 г. Для этой же популяции отмечены достоверно более низкие значения показателей ФСП, ФСПУ,  $K_{cem}$ .

**Соотношение длины соцветия с фактической семенной продуктивностью *A. fruticosa*.** Коэффициент вариации индивидуальной изменчивости в популяции 1 в

**ЗНАЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОГО УСИЛИЯ В ПРОЦЕССЕ АНТРОПОГЕННОЙ  
МИГРАЦИИ *AMORPHA FRUTICOSA* (FABACEAE)**

первом и втором годах наблюдений был высоким. Несмотря на это средние для популяции длина соцветия и фактическая семенная продуктивность в 2010 г. были ощутимо ниже тех же показателей в 2011 г. По результатам подсчетов длина главной оси метелки прямо не влияла на фактическую семенную продуктивность во всех популяциях *A. fruticosa*. Подсчитанный коэффициент парной корреляции для этих двух показателей (по всем пробам) оказался  $r=-0,37$ . Более высокий отрицательный коэффициент парной корреляции (статистическая значимость  $p=0,02$ ) между длиной соцветия и удельной фактической семенной продуктивностью –  $r=-0,74$ . Наличие отрицательной статистической связи в данном случае свидетельствует, по нашему мнению, о закладывании в процессе развития растения чрезмерного (со значительным запасом) числа семязачатков. Очевидно, что число семязачатков на соцветие возрастает с увеличением длины соцветия. Об этом свидетельствует положительное значение коэффициента парной корреляции между длиной метелки и показателем потенциальной семенной продуктивности  $r=0,46$ . Обнаруженный факт, безусловно, заслуживает внимания и в целях объяснения требует дальнейших исследований. На данном этапе для его возможного объяснения выдвигаем две гипотезы.

*Таблица 2*

Показатели семенной продуктивности *Amorpha fruticosa* в изученных популяциях

№	Длина метелки		ПСП		ПСПУ		ФСП		ФСПУ		K <sub>с<sub>с</sub>м</sub>	
	М	м*	М	м*	М	м*	М	м*	М	м*	М	м*
1.1	83,3	±2,1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	53,3	±3,7	62,1	±3,0	н.д.	н.д.
1.2	72,1	±2,2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	80,4	±5,9	110,4	±2,9	н.д.	н.д.
1.3	66,3	±1,1	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	88,9	±4,6	135,1	±5,7	н.д.	н.д.
1.4	77,2	±5,0	135,9	±10,0	176,0	±7,1	88,6	±8,1	112,2	±6,4	65	±3
1.5	85,6	±5,1	172,2	±13,9	194,8	±8,3	85,5	±10,8	96,4	±8,6	50	±3
1.6	91,8	±5,5	168,9	±13,1	189,3	±8,6	80,2	±6,5	95,1	±5,6	53	±3
Ср.	79,4		159,0		186,7		79,5		101,9		56	
2.1	106,5	±5,1	70,4	±4,9	67,1	±3,8	102,3	±6,8	95,1	±3,93	72	±3
2.2	81,2	±4,7	166,1	±12,1	211,4	±25,8	90,4	±7,6	124,9	±25,6	58	±4
2.3	86,2	±7,8	145,2	±13,0	170,5	±16,2	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
Ср.	91,3		127,2		149,7		96,4		110,0		65	
3.1	131,5	±2,8	269,1	±4,6	206,3	±1,8	53,3	±1,6	41,2	±1,4	20	±1
4.1	95,2	±3,3	107,9	±5,9	126,3	±20,7	42,06	±3,65	48,41	±5,07	42	±3

Примечание к таблице: \* –  $p=0,05$ .

Первая гипотеза объяснения обратной зависимости между длиной соцветия и семенной продуктивностью построена с использованием концепции энергетического баланса. Если допустить, что на одно соцветие в процессе развития плодов растение тратит фиксированное количество энергии (независимо от его размера), то очевидно, что при увеличении числа будущих плодов, потенциальное количество энергии из расчета на один развивающийся плод – уменьшается. Таким

образом, лишь часть семязачатков может получить необходимую энергию для превращения в семена, а завязей – в плоды.

Вторая гипотеза связана с наблюдениями консортивных взаимодействий между *A. fruticosa* и антофильными насекомыми. Они показали, что основным опылителем (8 из 10 посещений цветка) является медоносная пчела (*Apis mellifera* L.), одиночные пчелы и другие антофильные насекомые посещают соцветия антропофита значительно реже. Отсутствие хорошо развитых консортивных связей вполне естественно среди чужеродных видов, поскольку для возникновения таких необходимо значительное время. Поэтому предположение о недостаточном количестве насекомых-опылителей кажется вполне логичным. Недостаток опылителей приводит к тому, что лишь часть цветков оказывается опыленными. По нашим наблюдениям посещающие цветки *A. fruticosa* насекомые ориентируются не на отдельный цветок непосредственно, а на все соцветие. Одно насекомое в состоянии посетить (посещает по нашим наблюдениям) лишь определенное количество цветков в соцветии. В итоге, чем больше цветков в соцветии в целом, тем меньшая вероятность их посещения насекомым-антофилом. Результат – отрицательная зависимость между размером соцветия и числом опыленных цветков при единичном посещении антофилом, а, следовательно – фактической семенной продуктивностью.

**Относительные показатели семенной продуктивности *A. fruticosa*.** С целью количественной оценки стабильности развития обратимся к относительным показателям (табл. 2). Отечественными исследователями они, очевидно, не использовались. В мировой практике исследований фитоинвазий известен случай выявления своеобразной «экологической постоянной» американскими исследователями F. Forcella, N. Coldach, G. O. Regode [11]. Эти авторы на западе Миннесоты и востоке Южной Дакоты (США) в посевах различных сельскохозяйственных культур на протяжении двух лет изучали семенную продуктивность трех видов из рода *Setaria* Beauv.: *S. pumila* (Poir.) Roem. & Schult., *S. faberi* F. Hegmann и *S. viridis* (L.) P. Beauv. Все они имеют первичные ареалы в Старом Свете, теперь образовали плурирегиональные ареалы. Обнаружены отличия семенной продуктивности между видами, внутри вида и зависимость ее от генотипа, условий произрастания, фенофазы и пр. Она, к примеру, оказалась выше у всех видов в посевах кукурузы, чем в посевах сои. Раннеспелые метелки были длиннее позднеспелых и пр. Вместе с тем, было обнаружено нелинейную связь между фактической семенной продуктивностью соцветия и его длиной. Участки метелки длиной 100 мм независимо от года, сельскохозяйственной культуры, средств защиты посевов и других агротехнических приемов продуцировали жизнеспособные зерновки постоянно в количестве, присущем индивидуально каждому виду, а именно: *S. pumila* – 129, *S. faberi* – 323, *S. viridis* – 851 зерновок.

По относительным показателям репродуктивной продуктивности популяций *A. fruticosa* в Киеве «экологическая постоянная» не проявилась, однако относительные показатели (ПСПУ и ФСПУ) оказались менее вариабельными, чем их абсолютные эквиваленты. Особенно следует отметить низкую (5–20%) вариабельность показателя ПСПУ, что обеспечивается генетически

детерминированным числом завязывающихся цветков в соцветии. Дисперсионный анализ этого показателя между особями в пределах одной популяции выявил, что на долю внутригрупповой дисперсии приходится 69–98% (в зависимости от популяции). Остальной вклад в общую дисперсию вносит межгрупповая дисперсия, следовательно, показатель удельной потенциальной семенной продуктивности наиболее адекватно характеризует популяцию в целом и его целесообразно использовать как при сравнении отдельных популяций, так и при проведении популяционных исследований.

**Семенная продуктивность *A. fruticosa* в разных условиях освещенности и влажности.** В пределах одной локальной популяции 3 изучалась семенная продуктивность отдельных особей антропофита, находящихся в разных условиях освещенности и влажности почвы (табл. 3).

Таблица 3

Особенности условий произрастания отдельных особей в популяции 3

№	Характеристика местообитания	Число апикальных соцветий на особь	Число соцветий на побег*	Доля света от max I	Доля влажности от max H	I×H
1	Возвышение, затененное с запада <i>Q. robur</i> + <i>A. negundo</i>	31	41,9±12,6	0,95	0,29	0,28
2	Под пологом <i>Quercus robur</i>	24	26,9±24,0	0,21	0,51	0,11
3	Открытая поляна	31	55,5±11,8	1	0,28	0,28
4	Под пологом <i>Populus alba</i> , возле воды	14	6,5±3,1	0,18	1	0,18
5	Возвышение, затененное с востока <i>Populus alba</i>	20	31,2±10,7	0,26	0,95	0,25

Примечание к таблице: \* –  $p=0,05$ .

Для удобства сравнения освещенность и влажность выражены не в абсолютных единицах, а в долях от максимального значения показателя, зафиксированного при одновременных наблюдениях. Подобное нормирование показателей позволяет не только более адекватно сопоставлять условия отдельных местообитаний, но и дает возможность количественно сравнить освещенность и влажность. С этой целью в последней колонке таблицы 3 наведены произведения соответствующих значений двух предыдущих колонок (I×H). Полученный подобным образом синтетический показатель дает дополнительную информацию о качестве местообитания, хотя и не учитывает констеляцию между освещенностью и влажностью почвы.

Анализ данных о среднем числе соцветий на один побег (сопоставление колонок 4–7 табл. 3) позволяет выдвинуть предположение, что освещенность для формирования соцветий *A. fruticosa* является более значимым фактором, нежели влажность почвы. В пользу данного предположения свидетельствует также



следующий факт. Кроме цветущих и плодоносящих особей *A. fruticosa* в изучаемой популяции, под пологом *Quercus rubra* L. отмечена куртина, с полным отсутствием генеративных побегов. Освещенность в этом местообитании составляла лишь 14% полного света. Еще одна куртина под пологом леса из *Q. robur*, *Carpinus betulus* L., с участием в первом ярусе *Tilia cordata* L., *Acer platanoides* L. отмечена нами в парке-памятнике садово-паркового искусства «Феофания» в Киеве. Освещенность здесь составляла 9 % полного света. В течение 2010–2012 гг. растения в куртине не цвели, имели слабый рост, а вегетативное воспроизводство было низким.

В популяции 3, как и во всех других, отобраны лишь апикальные соцветия, находившиеся на верхушке генеративного побега. Боковые соцветия учитывались при подсчете среднего числа соцветий на побег, однако для вычислений стандартных показателей семенной продуктивности они не изымались (табл. 4).

Таблица 4

Индивидуальная семенная продуктивность *Amorpha fruticosa* в популяции 3

№	Длина метелки		ПСП		ПСПУ		ФСП		ФСПУ		K <sub>ссм</sub>	
	М	м*	М	м*	М	м*	М	м*	М	м*	М	м*
1	160,4	±10,4	320,4	±19,4	201,8	±9,4	47,9	±11,9	29,4	±6,8	15	±4
2	117,4	±7,5	258,3	±17,5	220,4	±5,6	47	±9,9	40,6	±9,9	18	±4
3	129,5	±8,4	256,4	±21,8	198,5	±13,1	58,1	±14,4	45,5	±11,0	22	±4
4	117,6	±6,3	252,4	±13,6	215,5	±7,2	44,2	±9,4	37,5	±7,8	17	±4
5	132,7	±9,9	258,1	±18,1	195,3	±5,4	69,1	±9,5	52,9	±9,5	27	±4

Примечание к таблице: \* – p=0,05.

Анализ данных таблицы 4 показал, что хотя и была выявлена четкая прямая зависимость между освещенностью и средним числом соцветий на отдельный побег (табл. 3), при формировании стандартных параметров семенной продуктивности в градиенте как освещенности, так и влажности она отсутствует. В целом популяция характеризуется высокими значениями показателей ПСП и низкими – ФСП. Очевидно все особи этой популяции, независимо от степени освещенности их местообитаний, попали в стрессовую ситуацию в период завязывания бобов. Она могла быть вызвана резким повышением суточных температур в июне 2012 г.

## ВЫВОДЫ

Антропогенная миграция *A. fruticosa* в различных местообитаниях Киева и его окрестностей закончилась экспансией. Этому способствовали антропогенные и природные факторы. Антропогенное влияние выразилось в давнем преднамеренном ввозе этого североамериканского кустарника в Европу и введении его в культуру. В основе интродукции вида лежал принцип климатических аналогов, его местные популяции формировались в благоприятных условиях, что не требовало длительной акклиматизации. Абиотические хорологические агенты не отличались от таковых, привычных для растений в пределах первичного ареала вида. Важным природным

фактором являлась генетически детерминированная способность *A. fruticosa* к высокой потенциальной семенной продуктивности.

Сформировавшиеся местные популяции в различных условиях произрастания в Киеве сильно варьируют по уровню семенной продуктивности. Тот или иной конечный результат достигается, в основном, на двух этапах развития генеративных органов – формировании соцветий и цветков в них и образовании бобов. Потенциальная семенная продуктивность снижалась по градиенту ухудшения условий произрастания от популяции к популяции от 269 до 108 цветков на соцветие. Фактическая семенная продуктивность, кроме указанного градиента, очевидно, зависела от конкретных погодных условий в период завязывания плодов. Она составляла от 102 до 42 бобов на соцветие. Как результат, коэффициент семинификации изменялся от 72% до 20%.

Оказалось, общая длина метелки опосредствовано не определяет число формирующихся цветков на единицу длины главной оси соцветия. Однако установлена обратная зависимость между длиной главной оси соцветия и числом образующихся бобов на единицу длины главной оси соцветия (коэффициент корреляции  $r = -0,74$ ). Высказывается предположение, что это явление связано с чрезмерным числом закладывающихся цветков в соцветии (со значительным запасом семязачатков) и не полностью сформированными консортивными связями антропофита с насекомыми-опылителями.

Важнейшим фактором для репродуктивного развития этого чужеродного вида в условиях Киева является освещенность, которая в местопроизрастаниях его локальных популяций составляет 18–100% полного света. Очевидно, для генеративного развития освещенность ниже 15% полного света критическая. В таких условиях освещенности отмечены клоны *A. fruticosa*, длительное время не дающие генеративных побегов.

### Список литературы

1. Вернадский В. И. Живое вещество и биосфера / В. И. Вернадский. – М.: Наука, 1994. – 671 с.
2. Виноградова Ю. К. Черная книга флоры Средней России: Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун – М.: ГЕОС, 2010. – 511 с.
3. Колесников А. И. Декоративная дендрология / А. И. Колесников. – М.: Лесн. пр-ть, 1974. – 704 с.
4. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М.: Наука, 1981. – 96 с.
5. Лыпа А. Л. Дендрологические богатства Украинской ССР и их использование / А. Л. Лыпа // Озеленение населенных мест. – К.: Изд-во Акад. архитектуры УССР, 1952. – С. 9–52.
6. Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т. А. Работнов // Полевая геоботан. – М. – Л.: Изд-во АН СССР. – 1960. – Т. 2. – С. 20–39.
7. Регель Э. Русская дендрология или перечисление и описание древесных пород и кустарниковых вьющихся растений, выносящих климат Средней России. Ч. 4 / Э. Регель – СПб.: Изд-ние К. Л. Риккли, 1890. – С. 225–364.
8. Соколов С. Я. Род 34. Аморфа – *Amorpha* L. / С. Я. Соколов, Н. В. Шипчинский // Деревья и кустарники СССР. – М.: Наука, 1962. – Т. 4. – С. 135–140.
9. Цабель Н. Е. Древесные и кустарниковые породы, разводимые в России, с указанием степени их выносливости / Н. Е. Цабель. – М.: Покровка, типограф. А. А. Карцева, 1884. – 79 с.
10. DAISIE [Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe] Handbook of Alien Species in Europe / Eds. by Pyšek P., Lambdon P. W., Arianoutsou M., Kühn I., Pino J., Winter M. Alien Vascular

- Plants of Europe.– Springer.– 2009.–XXXVIII.– 400 p. (Invading Nature–Springer. Ser. Invasion Ecol. – Vol. 3).
11. Forcella F. Estimating seed production of three *Setaria* species in row crops / F. Forcella, N. Coldach, G. O. Regode // Weed Sci. – 2000. – Vol. 48, N 4. – P. 436–444.
  12. Jakovlev G. P. Legumes of Northern Eurasia. Checklist / G. P. Jakovlev, A. K. Sytin, Yu. R. Roskov. – Kew: Published by Royal Botanic Gardens, 1996. – 724 p.

**Бурда Р. І., Ігнатюк О. А. Значення репродуктивної спроможності у процесі антропогенної міграції *Amorpha fruticosa* (Fabaceae) // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2012. Вип. 7. С. 198–208.**

Репродуктивна здатність антропофіта *Amorpha fruticosa* L. розглянута як стратегічна адаптація. Протягом 2010–2012 рр. вивчено 1471 суцвіття, що відібрані на 50 особинах із чотирьох місцевих локальних популяцій в Києві. Потенційна насіннева продуктивність знижувалася за градієнтом погіршення умов зростання від популяції до популяції від 269 до 108 квіток на суцвіття. Фактична насіннева продуктивність, крім згаданого градієнта, очевидно, залежала від конкретних погодних умов у період зав'язування плодів. Вона коливалась від 102 до 42 бобів на суцвіття. Як результат, коефіцієнт насінневості змінювався від 72% до 20%. Встановлено зворотній зв'язок між довжиною головної осі суцвіття і питомою фактичною насінневою продуктивністю (коефіцієнт попарної кореляції  $r = -0,74$ ). Висловлено припущення, що це явище пов'язане із закладанням надлишкової чисельності квіток у суцвітті та не повністю сформованими консортивними зв'язками антропофіта з комахами-запилювачами. Важливим чинником для репродуктивного розвитку цього чужорідного виду в умовах Києва виявилась освітленість, яка становила 18–100 % повного світла. Очевидно, для генеративного розвитку *A. fruticosa* освітленість нижче за 15% повного світла є критичною. За таких умов формуються клони, що тривало не дають генеративних пагонів.

*Ключові слова:* *Amorpha fruticosa*, репродуктивна спроможність, антропогенна міграція, інвазія, коефіцієнт насінневості, Україна.

**Burda R. I., Ignatyuk O. A. The importance of the reproductive capacity of *Amorpha fruticosa* (Fabaceae) during anthropogenic migration // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2012. Iss. 7. P. 198–208.**

The reproductive capacity of the *Amorpha fruticosa* L. was considered as a strategic adaptation. During the 2010–2012 years in four local populations 50 individuals were studied, 1471 inflorescences were selected. The potential seed productivity was decreased from population to population by a gradient of change for the worse habitat conditions from 269 to 108 flowers per inflorescence. The actual seed productivity, other than that gradient, was clearly dependent from the specific weather conditions during fruit set. It ranged from 102 to 42 pods per inflorescence. As a result seed index varied from 72% to 20%. An inverse relationship between the length of the main axis of the inflorescence and the specific actual seed productivity (correlation coefficient  $r = -0,74$ ) was ascertained. It is suggested that this is due to an excessive number of flowers which lay in the inflorescence (with significant prior ovules) and not fully formed consorts connection *A. fruticosa* and insect-pollinators. The most important factor habitat for the reproductive development of this alien species in Kiev was luminance level, which was 18–100% of full light. The illumination below 15% of full light is defined as critical for generative development *A. fruticosa*, this case is formed clones which giving no generative shoots.

*Key words:* *Amorpha fruticosa*, reproductive capacity, anthropogenic migration, invasion, seed index, Ukraine.