

УДК 595.796: 591.5

ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ МИРМЕКОКОМПЛЕКСОВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *IMPATIENS PARVIFLORA* DC. (BALSAMINACEAE) В ТРАВЯНОМ ЯРУСЕ

© 2015 Стукалюк С.В.

Институт эволюционной экологии НАН Украины,
Украина 03143, г. Киев, ул. акад. Лебедева, 37.
E-mail: asmoondy@gmail.com

Поступила в редакцию 15.03.2015

В июне – августе 2012–2013 гг. на участках широколиственных лесов в зелёной зоне города Киева (Украина) проведены исследования изменений в структуре мирмекокомплексов, вызываемых инвазивным видом – растением *Impatiens parviflora* (недотрогой). Этот вид-трансформер способен внедриться в экосистемы и изменить их облик, образуя одновидовые заросли. Сравнивались между собой данные по посещаемости муравьями для каждого из 7 видов растений лесного широколиственного травяного яруса. Сравнение показало, что *I. parviflora* – наиболее посещаемое муравьями травянистое лесное растение. На участках с доминированием в травяном ярусе *I. parviflora* обнаружено 14 видов муравьёв. Три вида муравьёв – доминанты (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, *L. emarginatus*). *I. parviflora*, становясь доминантом в травяном ярусе лесов, посещается преимущественно муравьями-инфлюэнтами. Основной ресурс, предоставляемый недотрогой муравьям – это сахаристые выделения колоний тлей *Impatientinum asiaticum*. Доминанты, за исключением *L. emarginatus*, не посещают растения *I. parviflora*, что даёт инфлюэнтам возможность создавать высокую динамическую плотность в травяном ярусе, не испытывая воздействия со стороны доминантов.

Влияние *I. parviflora* на формирование структуры многовидовых ассоциаций муравьёв в целом мы оцениваем как положительное. В растительных сообществах с доминированием *I. parviflora* в травяном ярусе наблюдаются максимальные показатели (количество видов муравьёв, среднее количество экземпляров муравьёв на выборку), характеризующие ассоциации муравьёв по сравнению с другими сообществами, образованными аборигенными травянистыми растениями.

Ключевые слова: *Impatiens parviflora*, растительные сообщества, мирмекокомплексы, доминанты.

Введение

Инвазивные виды организмов, встраиваясь в природные экосистемы, оказывают серьёзное воздействие на их структуру и функции. Эти виды могут как уменьшать, так и увеличивать биоразнообразие сообществ, в которые они попали. При увеличении биомассы какого-либо инвазивного вида возможно снижение показателей разнообразия сообщества. Серьёзную угрозу несут растения, составляющие до 32% от 100 самых опасных инвазивных видов организмов, распространившихся по всему миру [Lowe et al., 2004]. Меняя струк-

туру нативных фитоценозов, инвазивные виды растений оказывают влияние и на зооценоз. Большая часть инвазивных видов организмов получила широкое распространение в связи с деятельностью человека.

Недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC., Balsaminaceae) – один из инвазивных видов растений, широко распространившихся в лиственных лесах Европы. *I. parviflora* происходит из Азии (Юго-Западная Сибирь, Западная Монголия и Западные Гималаи) [Флора СССР, 1934–1964; Schmitz, 1995]. Этот вид был натурализован в ботани-

ческих садах Европы в XIX в. [Beerling, Perrins 1993] и, выйдя за их пределы, получил широкое распространение в лесах 35 стран Европы [Lambdon et al., 2008]. Сейчас на территории Европы *I. parviflora* входит в состав семи фитосоциологических классов и 20 союзов. Это, главным образом, широколиственные леса из *Quercus* spp., *Fraxinus excelsior*, *Alnus incana*, *Acer pseudoplatanus*, *Tilia* spp. [EPPO data sheet..., 2016].

Наиболее широко *I. parviflora* представлен на нарушенных участках лесов, подвергшихся сильному антропогенному прессингу [Hejda, 2012]. В лесах он может расти в условиях, неблагоприятных для других травянистых растений: например на толстых слоях мусора.

В целом, *I. parviflora* нарушает естественный состав растительности во многих населённых пунктах Европы [Dostálek, 1997]. Было установлено, что существует связь между флористической и структурной деградацией травянистого яруса в лесных экосистемах и его устойчивостью к инвазии *I. parviflora* [Obidzinski, Symonides, 2000; Chmura, Sierka 2007; Lysik, 2008].

Для *I. parviflora*, относящегося к однолетним монокарпикам, характерна высокая скорость роста, короткое время генеративного развития, высокая семенная продукция (от 1000–2000 до максимума в 10 000 [Coombe, 1956; Trepf, 1984]), что даёт виду высокий потенциал при колонизации. Этот вид в условиях ограниченных ресурсов (свет и питательные вещества) на участках леса обладает высокой конкурентоспособностью благодаря и таким характеристикам, как общий большой размер растений (высота стебля 0.2–0.6 м, реже до 1.5 м), самоопыление, а также широким спектром адаптаций к режиму освещённости [Golivets, 2013].

Последнее наиболее актуально для трансформированных деятельностью человека широколиственных лесов, находящихся на территории Киева либо прилегающих к ней. В таких лесах *Carpinus betulus* L., 1753 и *Acer platanoides* L., 1753 дают высокое затенение. Помимо этого, наблюдается постепенное выпадение *Quercus robur* L., 1753 из состава ас-

социации [Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983] и общее затенение лесов. Изменяется режим увлажнения, что благоприятствует произрастанию *I. parviflora*, для которого характерна поверхностная, неглубокая корневая система [EPPO data sheet..., 2016]. В целом, для лесных сообществ и древесных культурфитоценозов Киева *I. parviflora* является видом-трансформером [Бурда, 2012]. К трансформерам относят виды, которые активно внедряются в естественные и полустественные сообщества, а также способны изменить облик экосистем, выступить в качестве эдификаторов и доминантов, образовать очаги массового размножения, вытеснить аборигенные виды и занять их экологические ниши [Richardson et al., 2000].

Многовидовые ассоциации муравьёв являются удобным модельным объектом-индикатором, отражающим состояние экосистем [Kaspari, Majer, 2000], в том числе и лесных. Проведённые экологические исследования касаются таких вопросов, как влияние вырубок, пожаров [Rodrigo, Retana, 2006], сельскохозяйственной деятельности человека, шахтовых отвалов [Majer et al., 1984], урбанизации на структурные показатели многовидовых ассоциаций муравьёв [Vepsäläinen et al, 2008]. Работ, касающихся влияния *I. parviflora* на структуру ассоциаций муравьёв, не проводилось. Имеющиеся исследования, посвящённые вопросу взаимодействия *I. parviflora* с другими организмами, проводились в следующих направлениях: а) влияние поражения грибами на состояние популяций *I. parviflora* в условиях дубово-грабовых лесов [Piscorz, Klimko, 2006]; б) адаптации популяций мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) к хищничеству на колониях тлей, питающихся на *I. parviflora* [Starý, Laská, 1999]; в) экология тлей, питающихся на *I. parviflora* [Holman, 1971] и т. д. Единственная работа, где упоминаются муравьи, – это статья Стари и Ласка [Starý, Laská, 1999].

Учитывая влияние, оказываемое видом-трансформером *I. parviflora* на растительные сообщества, в свою очередь, на основе которых функционируют мирмекокомплексы, данное исследование представляется актуальным.

Цель данной работы – оценить влияние *I. parviflora* на формирование структуры многовидовых ассоциаций муравьёв. Нами были поставлены следующие задачи: а) провести сравнительный анализ посещаемости муравьями разных видов *I. parviflora* и нативных травянистых растений; б) сравнить посещаемость *I. parviflora* муравьями подчинённых видов на охраняемых кормовых участках трёх видов муравьёв-доминантов (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus* L. *emarginatus*).

Материал и методы

Исследования проводились в июне – августе 2012–2013 гг. на участках широколиственных лесов в зелёной зоне города Киева. Нами были выбраны следующие пункты отбора (рис. 1). Регионально-ландшафтный парк «Лысая гора», Национальный природный парк «Голосеевский», а также парк-памятник садово-паркового искусства «Феофания».

На исследованной территории в основном произрастают дубово-грабовые, а также грабово-дубовые леса [Алёшкина, 2011]. Объектом исследований являлись мирмекокомплексы растительных сообществ с доминированием *I. parviflora* в травяном ярусе. Для сравнения посещаемости муравьями нативных и инвазивных видов растений учитывались также сообщества, в которых в травяном ярусе широко представлены аборигенные растения: *Impatiens noli-tangere*, *Carex pilosa* и *Stellaria holostea*, *Gallium odoratum*, *Aegopodium podagraria*, а также ещё один инвазивный вид – *Phalacrologoma annuum*. Данные виды отображены нами на основании геоботанических описаний антропогенно трансформированной лесной растительности широколиственных лесов Киева на примере урочища Феофания [Гончаренко и др., 2013], где частота встречаемости этих видов растений составляла от 45 до 95% на каждое геоботаническое описание.



Рис. 1. Точки исследований на карте Киева. 1 – РЛП «Лысая гора», 2– НПП «Голосеевский», 3 – ППСИ «Феофания»

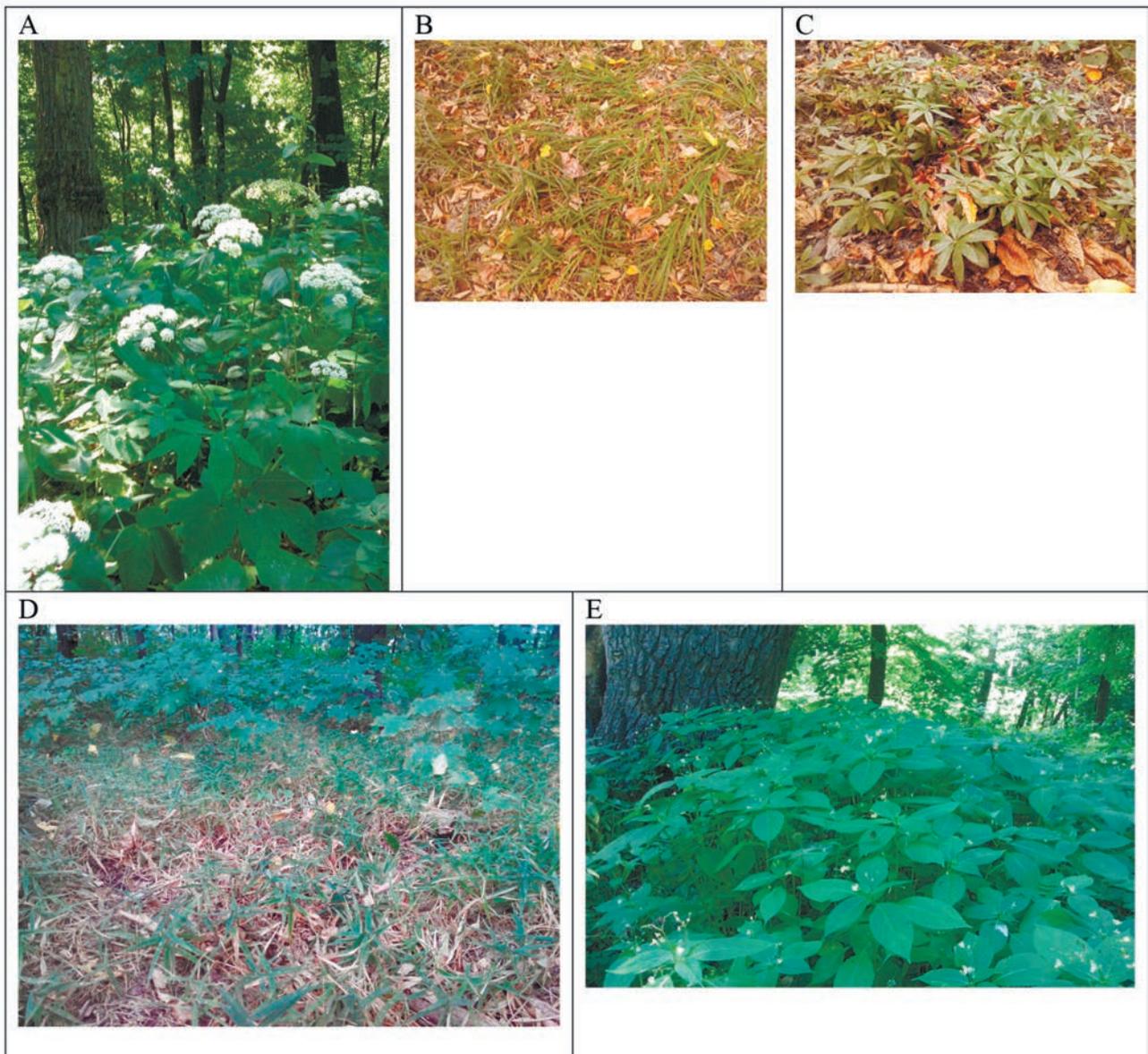


Рис. 2. Типичные лесные виды растений, доминирующие в травяном ярусе широколиственных лесов зелёной зоны г. Киева: А – *Aegopodium podagraria*; В – *Carex pilosa*; С – *Gallium odoratum*; D – *Stellaria holostea*; E – *Impatiens parviflora*

P. annuum – вид-вселенец североамериканского происхождения, широко распространённый в Европе. Однако он характерен для открытых пространств и в лесу может встречаться только на полянах или вдоль троп.

Каждое растение осматривали на предмет нахождения на нём муравьёв. Время осмотра каждого экземпляра растения составило 2 мин. Оценка количественных и качественных показателей муравьёв на отдельных особях растений, на наш взгляд, даёт точные результаты по таким характеристикам, как видовая специфичность в посещении муравьями растений, а так-

же количественные показатели посещаемости, совместимость разных видов муравьёв близких иерархических рангов при посещении. Частота встречаемости позволяет оценить напряжённость иерархических связей. Кроме того, регистрировались колонии тлей на растениях, а также местоположение муравьёв на стебле растения во время осмотра.

Учёты проводились для одновидовых куртин этих растений, чтобы исключить возможное влияние других видов на посещаемость муравьями (см. рис. 2 А–D). На участках с доминированием *I. parviflora* отдельно проводи-

лись измерения количественных и качественных показателей муравьёв в зависимости от присутствия или отсутствия вида-доминанта (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus* или *L. emarginatus*).

Всего проведён учёт муравьёв на 880 экземплярах *I. parviflora*, 60 – *I. noli-tangere*, по 90 – *C. sylvatica* и *G. odoratum*, по 120 – *P. annuum* и *S. holostea*, на 210 экз. – *Aegopodium podagraria* (снять обыкновенная). Во время исследования все виды растений находились в фазе цветения до июля, а в августе плодоносили, за исключением вида *P. annuum*, у которого цветение может растянуться до августа.

В общей сложности выявлено 1283 экз. муравьёв, относящихся к 13 видам и собранных с 1570 особей 7 видов растений. Единицей выборки являлось 30 особей растений (за исключением одной выборки с *I. parviflora* на территории кормового участка *F. rufa*, в которую попало лишь 10 растений). В общей сложности обработан материал 53 выборок.

Виды муравьёв родов *Myrmica* и *Temnothorax* приведены в таблицах и на фото как *Myrmica* spp. и *Temnothorax* spp., так как в полевых условиях их определение внутри рода затруднено. Однако, учитывая сходство биологии видов каждого из родов, мы считаем возможным привести их параметры совместно. Как отдельные виды мы приводим их в списке видов муравьёв, обнаруженных на исследованных растениях. В иерархической структуре исследованных многовидовых ассоциаций муравьёв выделялись следующие ранги: доминант, субдоминант, инфлюэнт. Система иерархии приводится по: [Резникова, 1983; Savolainen, Vepsäläinen, 1988]. В качестве показателя относительной плотности вида использовали среднее количество рабочих особей, зарегистрированных в выборке, либо на одно растение данного вида. При учётах в случае отсутствия муравьёв на растениях результат записывался как нулевой.

Для статистической обработки данных использовали программы Statistica 6.0 (разработчик – компания StatSoft, USA) и Microsoft Excel 2007. В тексте и в таблицах приведены значения признаков, а также корреляции между при-

знаками, достоверные при $p < 0.05$. Для классификации многовидовых сообществ муравьёв был использован кластерный анализ, проводившийся методом полной связи (Complete linkage) в программном пакете Statistica 6.0 с использованием евклидового расстояния в качестве критерия сходства.

При составлении таблицы для кластерного анализа отдельной строкой было прописано общее количество видов, а также по каждому виду указана относительная плотность для каждой пробы [Ihnatiuk, Stukalyuk, 2015]. Данные относительной плотности были нормированы нами следующим образом. Во-первых, подсчитывалась средняя относительная плотность для каждого вида в пределах всей выборки растений. Во-вторых, по отношению к ней была определена условная относительная плотность вида в каждой пробе, имеющая только две категории – высокая (выше средней) или низкая (ниже средней).

Низкой плотности вида инфлюэнта присваивался индекс 1, высокой – индекс 2; низкой плотности вида субдоминанта – индекс 3, высокой – индекс 4; низкой плотности вида слабо территориального доминанта – индекс 5, высокой – индекс 6; низкой плотности вида территориального доминанта – индекс 7, высокой – индекс 8; отсутствие вида обозначали 0. Таким образом, одновременно была достигнута формализация наличия (отсутствия) вида, его иерархического ранга и относительной плотности.

Параллельно произведён кластерный анализ с использованием метода Варда. Принципиальной разницы между полученными дендрограммами не выявлено. Окончательное использование метода полной связи объясняется тем, что этот метод дал наиболее чёткое деление изученных сообществ в соответствии с предложенной нами классификацией сообществ, подтверждая тем самым валидность классификации.

Результаты

Видовой состав. В травянистом ярусе на исследованных нами участках дубово-грабовых и грабово-дубовых лесов обнаружено 14

видов муравьёв: *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *L. platythorax* Seifert, 1991, *L. emarginatus* (Olivier, 1792), *L. fuliginosus* (Latreille, 1798), *L. brunneus* (Latreille, 1798), *Formica fusca* Linnaeus, 1758, *F. rufa* Linnaeus, 1761, *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *M. sabuleti* Meinert, 1861, *Temnothorax crassispinus* (Karavaiev, 1926), *T. tuberum* (Fabricius, 1775). Из них три являются доминантами (*F. rufa*, *L. fuliginosus*, *L. emarginatus*), два – субдоминанты (*L. brunneus*, *Dolichoderus quadripunctatus*) и остальные виды – инфлюэнты, то есть подчинённые виды.

Общая посещаемость муравьями растений. Сравнительный анализ посещаемости. Количество видов муравьёв, зафиксированных на разных растениях, колеблется в пределах 0.5–3.2 на одну выборку (табл. 1). Однако на экземплярах *G. odoratum* не было обнаружено муравьёв. Большинство муравьёв посещали два вида растений – *I. parviflora*, *A. podagraria*. На этих растениях муравьи как в качественном отношении (видов на выборку из 30 экз.), так и в количественном (видов на 1 экз.) сосредоточены более равномерно, чем на других видах растений. Неравномерность распределения видов муравьёв косвенно выражается в ошибке среднего (см. табл. 1), которая для некоторых видов растений более чем на 50% превышает его величину. Та же особенность касается и других исследованных параметров – количества рабочих особей на выборку и на экземпляр растения.

При сравнении результатов между разными видами растений по количеству муравьёв на выборку либо на экземпляр (табл. 1) получены уже сильно отличающиеся показатели. Наиболее посещаются *I. parviflora*, *A. podagraria*. Что касается остальных видов растений, то они практически не посещались муравьями, даже если их куртины находились поблизости, то есть в одних условиях биотопа. Это относится и к аборигенному представителю рода *Impatiens*, средняя посещаемость которого муравьями ниже практически на порядок по сравнению с *I. parviflora*, как на уровне выборки, так и для одного растения. Мы предполагаем, что непривлекательность в посещении для муравьёв растений *C. pilosa*, *G. odoratum*, *P. annuum*, *S. holostea* связана с их труднодоступностью либо отсутствием кормовых ресурсов (добычи, колоний тлей). Первое может быть обусловлено обильным покрытием трихомами поверхности стебля либо листьев (у *C. pilosa*, *P. annuum*), второе – защитными механизмами растений, в частности для растений с выраженным восковым покрытием листьев (*G. odoratum*) и жёсткими, склеротизированными покровами (*S. holostea*).

Растения *I. noli-tangere* посещались муравьями более охотно, чем *C. pilosa*, *G. odoratum*, *P. annuum*, *S. holostea*. Для *I. noli-tangere* характерны мягкие, несклеротизированные покровные ткани, однако, в отличие от *I. parviflora*, тлей на нём мы не зафиксировали. Возможно, здесь муравьи охотятся на посещающих растения насекомых.

Таблица 1. Посещаемость муравьями растений, доминирующих в травяном ярусе, $n=1570$.

Вид растения	Среднее количество			
	видов муравьёв на одну выборку, $n=30$	видов муравьёв на одно растение	рабочих особей муравьёв всех видов на одну выборку растений, $n=30$	рабочих особей муравьёв всех видов на одно растение
<i>Aegopodium podagraria</i>	3.28±0.36	0.68±0.04	29.00±6.37	0.99±0.08
<i>Carex pilosa</i>	0.66±0.33	0.02±0.01	0.66±0.33	0.02±0.01
<i>Gallium odoratum</i>	0	0	0	0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1.00±0	0.10±0.03	4.50±3.50	0.15±0.06
<i>I. parviflora</i>	3.20±0.19	0.77±0.02	35.00±3.41	1.19±0.04
<i>Phalacrolooma annuum</i>	0.50±0.30	0.02±0.01	0.50±0.29	0.02±0.01
<i>Stellaria holostea</i>	1.50±0.64	0.13±0.03	4.25±1.90	0.14±0.03

I. parviflora – самое посещаемое муравьями травянистое растение широколиственных лесов (рис. 3 А, табл. 1). Посещаемость муравьями обусловлена двумя факторами: а) колониями тлей (*Impatientinum asiaticum* (Nevsky, 1929), рис. 3 В, D), наблюдаемыми практически на каждом экземпляре этого вида и продуцирующими привлекающие муравьёв сахаристые выделения; б) наличием потенциальной добычи – насекомых-фитофагов, а также их личинок, прогрызающих ходы в мезофилле,

под слоем эпидермиса листьев (рис. 3 С).

Нами отмечено, что муравьи никогда не присутствовали непосредственно рядом с самими колониями тлей, а ограничивались посещением верхних листьев растений, куда попадали выделения, которыми они кормились. Это связано с особенностями биологии *I. asiaticum*, крупные колонии которых находятся на генеративных побегах [Tiido, 2002; Blackman, Eastop, 2006]. При осмотре каждого экземпляра растения 85% всех найденных муравьёв на-

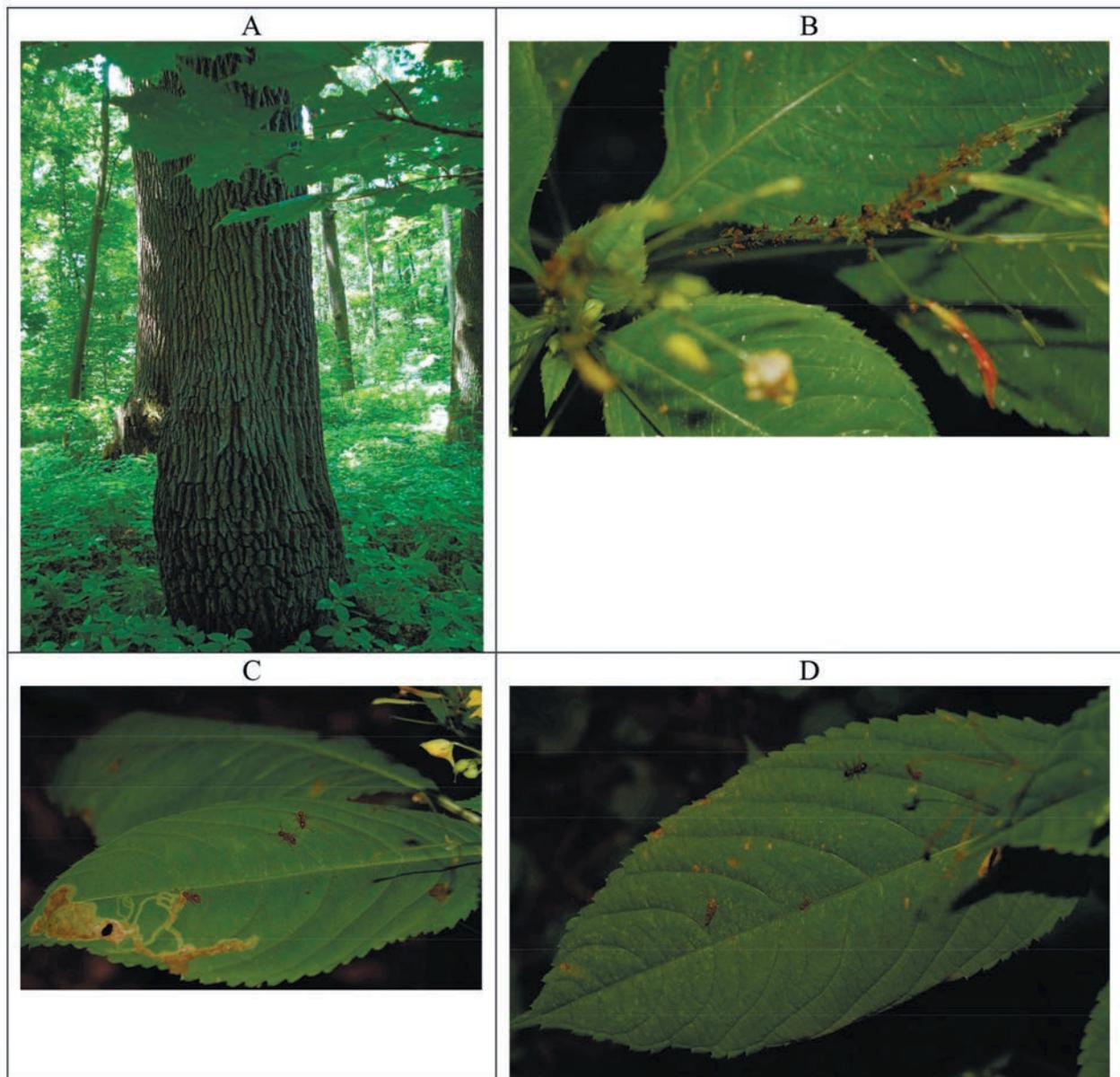


Рис. 3. Лес *Quercus robur* с *Impatiens parviflora* в травяном ярусе (А); тли *Impatientinum asiaticum* (Nevsky, 1929) на генеративных побегах (В); муравьи на растениях *I. parviflora*: *Myrmica* spp., охотящиеся на минёров (С), *Myrmica* spp. (вверху справа) и *Temnothorax* spp. (в центре фото), (D) собирающие падь, попавшую на листья с колоний тлей на генеративных побегах

ходились на листьях, прилегающих к генеративным побегам *I. parviflora*, как правило, с верхней стороны, куда в первую очередь попадают сахаристые выделения. Из этого можно сделать вывод, что большую часть времени на этом растении муравьи проводят именно на верхних листьях, прилегающих к соцветиям.

Колонии тлей, равно как и следы присутствия фитофагов (мины, выгрызенные края листьев и т. д.) встречаются у 90% обследованных растений *I. parviflora*. Наличие такого ресурса обуславливает постоянное присутствие муравьёв практически на каждом растении (табл. 1). Что касается *A. podagraria*, то на этом растении также присутствовали как фитофаги, так и тли *Aphis podagrariae* Schrank, 1801, найденные на соцветиях. Последнее отмечено и другими авторами [Blackman, Eastop, 2006]. Известно, что этот вид тлей также посещается муравьями [Tiido, 2002]. Для муравьёв *Temnothorax* spp. не характерно постоянное посещение и охрана тлей, тогда как другие виды (в первую очередь – *Myrmica* spp., *Lasius niger*, *L. emarginatus*) их посещают [Czechowski et al., 2002]. Однако все перечисленные виды присутствовали на верхних листьях *I. parviflora*, питаясь попадающими сверху (с генеративных побегов) сахаристыми выделениями тлей.

Сравнительный анализ посещаемости разными видами муравьёв растений *I. parviflora* и *A. podagraria*. Как видно из данных таблицы 2, наиболее часто в выборках *I. parviflora* встречаются виды, занимающие

ранг инфлюэнтов в многовидовых ассоциациях муравьёв: *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp., *Lasius niger*. Из доминантов распространённым является *L. emarginatus*. Остальные виды, относящиеся к субдоминантам и доминантам, более редки и случайны. Это не всегда означает, что они имеют меньшие показатели численности, но является следствием малой посещаемости ими травяного яруса.

Большая часть видов муравьёв, за исключением *F. fusca*, *L. fuliginosus*, *F. rufa* и *L. brunneus* приходит на растения группами, обычно по 2–5 особей (табл. 2). Для инфлюэнтов, имеющих малые размеры кормовых участков, мобилизация группой является наиболее эффективным средством для освоения ресурса. Как правило, такие группы зафиксированы на колониях тлей, в то время как охотятся муравьи в основном в одиночку. Муравьи присутствовали практически на каждом растении (см. табл. 3). Для субдоминантов и доминантов распределение на *I. parviflora* можно охарактеризовать как в целом неравномерное, что также косвенно выражается в большой величине ошибки среднего. Эти виды встречаются локально (по несколько экземпляров на выборку), что показано на небольшом числе наблюдений по сравнению с видами-инфлюэнтами.

Преобладают *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp., *L. niger* (инфлюэнты) и *L. emarginatus* (доминант). Первые два вида распределены более равномерно, попадаясь практически в каждой выборке, тогда как последние встречены только в половине выборок.

Таблица 2. Частота встречаемости видов муравьёв и среднее количество особей в выборках *Impatiens parviflora*

Вид муравья	Средняя встречаемость вида на все выборки <i>I. parviflora</i> (n=30) (в %)	Среднее количество экземпляров муравьёв на 1 выборку <i>I. parviflora</i> (n=30)
<i>Temnothorax</i> spp.	77	18.7±3.9
<i>Myrmica</i> spp.	87	11.4±1.6
<i>Lasius niger</i>	57	6.8±1.3
<i>Formica fusca</i>	10	2.0±1.0
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	7	7.5±2.5
<i>Lasius brunneus</i>	13	8.0±3.8
<i>L. emarginatus</i>	43	10.4±3.0
<i>L. fuliginosus</i>	7	2.0±1.0
<i>Formica rufa</i>	13	3.5±2.2

Таблица 3. Посещаемость муравьями *Impatiens parviflora*, n=880.

Вид муравья	Иерархический ранг	N	x
<i>Temnothorax spp.</i>	I	241	0.488±0.033
<i>Myrmica spp.</i>	I	219	0.338±0.025
<i>Lasius niger</i>	I	92	0.131±0.015
<i>Formica fusca</i>	I	6	0.007±0.003
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	S	5	0.017±0.010
<i>Lasius brunneus</i>	S	17	0.036±0.011
<i>L. emarginatus</i>	D	91	0.154±0.019
<i>L. fuliginosus</i>	D	2	0.004±0.003
<i>Formica rufa</i>	D	11	0.016±0.005

Примечание: I – инфлюэнт, S – субдоминант, D – доминант, N – число наблюдений для каждого вида муравьёв; x – среднее количество рабочих особей на 1 экземпляр *I. parviflora*.

Для *A. podagraria* также зафиксировано преобладание инфлюэнтов на растениях (табл. 4). Однако виды *Temnothorax spp.*, преобладающие в выборках *I. parviflora* здесь составляют меньшинство по сравнению с *Myrmica spp.*, *L. niger*, численность которых заметно выше по сравнению с выборками из *I. parviflora*. Виды *Temnothorax spp.* – мезотермофилы и менее характерны для мест произрастания *A. podagraria* [Czechowski et al., 2002].

Для *A. podagraria* характерно произрастание в мезофитных, а также увлажнённых и сильно затенённых станциях [Pušek et al., 2009]. *I. parviflora* имеет более широкий спектр толерантности к режиму влажности, чем *A. podagraria*, произрастая как в осветлённых и более сухих, так и в более увлажнённых станциях.

Термофил *L. emarginatus* [Czechowski et al., 2002] в выборках с *A. podagraria* имеет значительно меньшие показатели численности по сравнению с выборками из *I. parviflora*. Тенелюбивые *Myrmica spp.* [Czechowski et al., 2002] напротив имеют в выборках с *A. podagraria* показатели численности, превышающие почти в

2 раза их же показатели в выборках с *I. parviflora*.

Подводя итоги, следует указать, что на недотроге в общей сложности зафиксировано в два раза больше видов муравьёв, а также большее среднее количество муравьёв и их видов как на одну выборку, так и на экземпляр растения, по сравнению со снытью (см. табл. 2–4). Это связано с ресурсной базой недотроги – практически на каждом растении присутствовали колонии характерного только для неё вида тлей (*I. asiaticum*). Один из доминантов (*L. emarginatus*) присутствует в большем количестве на недотроге по сравнению со снытью. При этом на сныти он распределён неравномерно по сравнению с недотрогой. Распределение инфлюэнтов на обоих видах растений носит равномерный характер, но привязано к их стациальным предпочтениям.

Численность и распределение муравьёв на куртинах *I. parviflora* также можно охарактеризовать, сравнивая количественные (среднее число экземпляров муравьёв на одно растение), а также качественные (количество видов муравьёв на одно растение) показатели под-

Таблица 4. Посещаемость муравьями *Aegopodium podagraria*, n=210.

Вид муравья	Иерархический ранг	N	x
<i>Temnothorax spp.</i>	I	11	0.066±0.022
<i>Myrmica spp.</i>	I	79	0.595±0.083
<i>Lasius niger</i>	I	44	0.257±0.037
<i>L. emarginatus</i>	D	9	0.047±0.016

Примечание: I – инфлюэнт, D – доминант, N – число наблюдений для каждого вида муравьёв; x – среднее количество рабочих особей на 1 экземпляр *A. podagraria*.

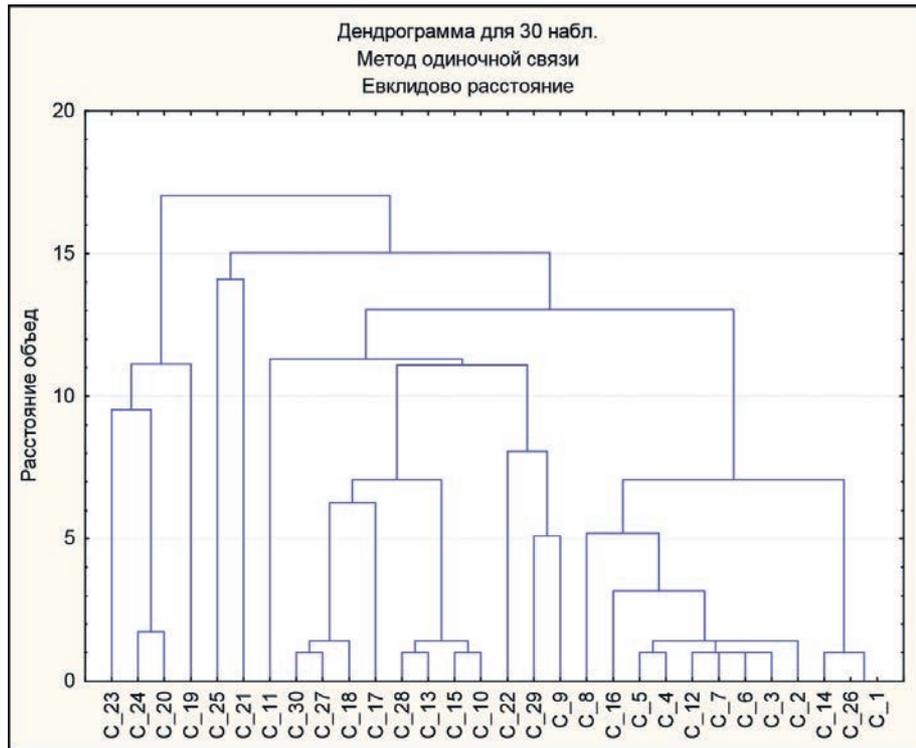


Рис. 4. Дендрограмма кластерного анализа иерархической организации многовидовых ассоциаций муравьёв.

чинённых видов муравьёв на кормовых участках трёх доминантов. Поведение доминантов на кормовых участках оказывает существенное влияние на структуру ассоциаций муравьёв в целом (например, на количество подчинённых видов муравьёв и их плотности на кормовых участках разных доминантов), что показано нами ниже. В то же время доминанты по-разному посещают растения *I. parviflora*, что отображается в разном посещении последних инфлюэнтами.

Иерархическая организация многовидовых ассоциаций муравьёв. На дендрограмме (рис. 4) можно выделить три кластера, евклидово расстояние между которыми выше 14. В первый кластер попали выборки, сделанные на кормовых участках нефедерированного комплекса (по классификации А.А. Захарова [1991]) доминанта *F. rufa* (выборки C19, 20, 23, 24).

Этот вид муравьёв в неблагоприятных условиях способен вытеснять другие виды (в первую очередь близких иерархических рангов), либо оказывать существенное отрицательное влияние на их численные показатели.

Вепсäläinen и соавторами [Vepsäläinen et al., 2000] подобные результаты получены для близкого вида *F. aquilonia* Yarrow, 1955, в местах высокой динамической плотности которого обнаружено всего 2 вида муравьёв.

Рабочие *F. rufa* практически не поднимались в травяной ярус и не посещали растения *I. parviflora*. Таким образом, растения *I. parviflora*, богатые ресурсами (сахаристые выделения тлей), оставались свободными от доминанта и посещались инфлюэнтами.

Также здесь присутствуют виды-дендробионты (*L. brunneus*, *D. quadripunctatus*). Распространение дендробионтов носит неравномерный и локальный характер (табл. 5). В ассоциациях данного типа самое низкое число видов муравьёв на выборку и низкие показатели инфлюэнтов *Temnothorax* spp., *Myrmica* spp. Другие виды-доминанты отсутствуют. Этот тип ассоциаций принадлежит к монодоминантным [Стукалюк, Радченко, 2010].

Второй кластер сформирован выборками с кормовых участков другого доминанта – *L. fuliginosus* (C21, 25). Для него характерно посещение и охрана не всего, а только централь-

Таблица 5. Средние показатели численности подчинённых видов муравьёв на один экземпляр *I. parviflora* в зависимости от присутствия или отсутствия вида-доминанта

Кормовые участки видов-доминантов	N	I	Среднее число рабочих особей на 1 растение <i>I. parviflora</i> :									
			<i>Temnothorax spp</i>	<i>Myrmica spp.</i>	<i>Lasius niger</i>	<i>Formica fusca</i>	<i>Lasius brunneus</i>	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	<i>Formica rufa</i>	<i>Lasius fuliginosus</i>	<i>Lasius emarginatus</i>	
<i>Formica rufa</i>	120	0.48±0.06	0.32±0.07	0.21±0.05	0	0	0.02±0.02	0.04±0.02	0.12±0.04	0	0	
<i>Lasius fuliginosus</i>	60	0.72±0.08	0.52±0.12	0.18±0.06	0	0	0.03±0.02	0	0	0.07±0.05	0.22±0.06	
<i>Lasius emarginatus</i>	360	0.86±0.03	0.38±0.04	0.35±0.05	0.013±0.006	0.08±0.03	0.14±0.03	0.03±0.02	0	0	0.34±0.05	
Без доминантов	340	0.81±0.03	0.65±0.06	0.39±0.04	0.003±0.003	0	0.18±0.02	0	0	0	0	

Примечание: N – число наблюдений; I – среднее количество видов муравьёв на 1 экземпляр *I. parviflora*.

ной части участка, территорий вдоль дорог и вокруг деревьев, где находятся колонии тлей [Czechowski et al., 2013], что может указывать на его меньшую территориальность по сравнению с *F. rufa* (на уровне гнездовых комплексов, федераций) и давать возможность сосуществования большему числу видов муравьёв.

Среднее число видов муравьёв на одно растение (табл. 5) почти вдвое превышает аналогичные показатели для ассоциаций с *F. rufa*, что также подтверждает тезис о меньшей территориальности *L. fuliginosus* на исследованных участках. В частности, на участках с *L. fuliginosus* наблюдалась большая по сравнению с участками с *F. rufa* плотность муравьёв *Temnothorax spp.* (табл. 5), которые фуражируют преимущественно в опаде или в травяном ярусе, не посещаемом доминантом *L. fuliginosus*.

Вид-герпетобионт *L. niger* имеет невысокие показатели численности. Некоторые виды-герпетобионты имели такую же численность (*Myrmica spp.*) либо отсутствовали (*F. fusca*). Ассоциации с *L. fuliginosus* отнесены нами к бидоминантным. В таких ассоциациях в пределах выборки, как правило, попадает два доминанта, чьи кормовые участки меньше, чем у *F. rufa*. В данном случае территории одиночных семей *L. fuliginosus* окружены участками *L. emarginatus*. В выборках *L. fuliginosus* присутствуют и рабочие *L. emarginatus* (табл. 5), что говорит о возможном взаимопроникновении на периферийных частях кормового участка.

В третий, самый крупный кластер, вошли выборки с доминантом *L. emarginatus* (выборки C11 – C9), а также выборки без доминантов (C8 – C1, рис. 4). Выборки с *L. emarginatus* относятся к бидоминантным ассоциациям. При более детальном анализе кластера видно чёткое разделение на два подкластера, евклидово расстояние между которыми выше 12. В этих ассоциациях зафиксировано самое большое количество видов на выборку, а также самые высокие показатели численности муравьёв (табл. 5).

L. emarginatus, в отличие от других доминантов, активно посещает травяной ярус, в том числе и куртины *I. parviflora*, имея здесь одни

из максимальных среди всех видов показатели на одно растение (табл. 5). Территориальность *L. emarginatus* выражается в охране центральной части участка, а также деревьев с колониями тлей. На деревьях, как и в травяном ярусе, кроме рабочих доминанта, часто можно встретить и другие виды муравьёв – субдоминантов (*L. brunneus*, *D. quadripunctatus*) и инфлюэнтов (*Temnothorax spp.*, *Myrmica spp.*, *L. niger*, *F. fusca*), что выражается в их высоких показателях численности (в травяном ярусе, табл. 5).

Для *Myrmica spp.* зафиксированы почти вдвое большие показатели, что верно для обоих кластеров. *L. niger* имеет самые высокие показатели численности в обеих подкластерах, тогда как *Temnothorax spp.* на территориях кормовых участков *L. emarginatus* имеет низкие показатели по сравнению с выборками без доминантов. Возможно, в условиях прессинга со стороны доминанта и при высокой численности двух других видов-инфлюэнтов конкуренция обостряется, и поэтому в травянистом ярусе *Temnothorax spp.* менее представлен.

Мы считаем, что высокие показатели для подчинённых видов в травяном ярусе возможны при наличии двух условий: а) минимальном посещении доминантом травяного яруса; б) высокой ресурсной базе растений яруса. Доминант, как правило, занимает наиболее высокопродуктивные участки биотопа, и при низких показателях посещаемости им травяного яруса здесь могут присутствовать и другие виды муравьёв. Инфлюэнты имеют более равномерное распределение, чем субдоминанты. Здесь присутствуют как виды-дендробионты, так и герпетобионты.

Во втором подкластере, где доминант отсутствует, показатели численности видов-инфлюэнтов (за исключением *Temnothorax spp.*) такие же, как и в выборке с *L. emarginatus* (табл. 5). Инфлюэнты также имеют здесь равномерное распределение. Субдоминанты-дендробионты отсутствуют. Среднее количество рабочих особей инфлюэнтов на растениях выше, в связи с чем показатели встречаемости видов не меньше, чем в случае выборок с *L. emarginatus*. Виды *Temnothorax spp.* в отсут-

ствии доминанта имеют большие показатели численности. Кроме того, ресурс сохраняется, и в достаточном для всех трёх видов-инфлюэнтов количестве. По нашей классификации, это ассоциации без доминанта.

Конкурентные отношения в многовидовых ассоциациях муравьёв. Полученные корреляции сгруппированы нами по двум признакам: а) по совместной встречаемости видов и их количеству в выборках (балльная оценка, см. выше); б) по численности (на уровне генеральной выборки). Анализ корреляций проводился на основании кластерного анализа, по четырём кластерам: ассоциации с *F. rufa*, ассоциации с *L. fuliginosus*, ассоциации с *L. emarginatus*, ассоциации без доминантов.

I. parviflora. а) Корреляции по совместной встречаемости видов муравьёв и их количеству в выборках. Для ассоциаций с *F. rufa* зафиксирована сильная положительная корреляция по встречаемости между доминантом и *L. brunneus* (1.0), а также отрицательная для *Myrmica spp.* и *Dolichoderus* (-0.97). Муравьи *L. brunneus* строят тоннели из измельчённой коры в трещинах стволов деревьев, и таким образом остаются малодоступными для доминанта. Все муравьи этого вида найдены неподалеку от старых, наполовину высохших дубов, в которых находятся их гнёзда. Для второй пары видов отрицательную величину корреляции мы объясняем тем, что один из них – герпетобионт (*Myrmica spp.*), тогда как второй дендробионт и на поверхность почвы спускается достаточно редко.

В ассоциациях с *L. fuliginosus* корреляций по встречаемости не обнаружено, что объясняется малой величиной выборки.

Для ассоциаций с *L. emarginatus* сохраняется отрицательная корреляция встречаемости между *Myrmica spp.* и *L. brunneus* (-0.68). Зафиксирована положительная корреляция между инфлюэнтами-герпетобионтами (*Temnothorax spp.* – *Myrmica spp.*, 0.67), а также между *F. fusca* и *Dolichoderus* (0.60). Оба вида попадают достаточно редко. Вероятно, их совместная встречаемость обусловлена низкой динамической плотностью доминанта на территории. В ассоциациях без доминантов един-

ственная корреляция зафиксирована между наличием вида *F. fusca* и количеством видов (0.68). Отсутствие данного вида, по литературным данным, является показателем деградации структуры лесных ассоциаций муравьёв [Захаров, Саблин-Яворский, 1998].

б) Корреляции по численности. В ассоциациях с *F. rufa* корреляций по численности между видами не зафиксировано. Это не означает отсутствие воздействия со стороны территориального доминанта на подчинённые виды. Мы считаем, что это может быть обусловлено сочетанием следующих факторов: давлением доминанта на инфлюэнтов, что выражается и в низких показателях их динамической плотности на территории, а, следовательно, и численности. Следствием низкой численности является отсутствие выраженной межвидовой конкуренции среди инфлюэнтов.

В ассоциации *L. fuliginosus* слабое отрицательное воздействие на численные показатели инфлюэнтов в первую очередь оказывает вид *L. emarginatus*, также поднимающийся в травяной ярус (*Temnothorax spp.*: -0.27). Между влаголюбивыми *Myrmica spp.* и *L. platythorax* зафиксирована положительная корреляция (0.33).

Ассоциации с *L. emarginatus*. Доминант в условиях отсутствия конкурента (*L. fuliginosus*) оказывает слабое отрицательное влияние уже на несколько видов: *Temnothorax spp.* (-0.11), *Myrmica spp.* (-0.15). Присутствует слабая конкуренция и между инфлюэнтами: *Temnothorax spp.* – *L. niger* (-0.11).

Ассоциации без доминантов в условиях отсутствия таковых демонстрируют возросшую конкуренцию между инфлюэнтами: *Temnothorax spp.* – *Myrmica spp.* -0.23 и *Temnothorax spp.* – *L. niger* -0.16.

В случае *A. podagraria* слабая конкуренция зафиксирована между инфлюэнтами *Myrmica spp.* и *L. niger* (-0.20).

Доминант *F. rufa* обуславливает низкую численность подчинённых видов, что минимизирует конкуренцию между ними. Доминант *L. fuliginosus*, охраняющий большую часть кормового участка, но не поднимающийся в травяной ярус, не оказывает влияния на числен-

ность подчинённых видов в нём. *L. emarginatus* травяной ярус посещает, поэтому с его стороны наблюдается явное воздействие на подчинённые виды. При минимальных показателях численности доминанта в травяном ярусе увеличиваются таковые у подчинённых видов. Это обуславливает возросшую конкуренцию между инфлюэнтами.

Обсуждение

I. parviflora – индикатор адвентизации растительных сообществ. Это растение быстро расселяется в первую очередь в растительных сообществах, уже содержащих в своём составе несколько типично рудеральных видов. Вид *I. parviflora* произрастает в разнообразных стадиях. Обязательным условием может служить наличие затенения и определённого уровня влажности, что обеспечивает быстрое развитие и рост этого растения. Конкуренентоспособность *I. parviflora* выражается в его способности произрастать и в условиях плотного покрова из других видов травянистых растений [Godefroid, Koedam, 2010]. Такая возможность появляется только в нарушенных участках лесов, где наблюдается низкое видовое богатство, а также меньшее количество мирмекохоров [Chmura, Sierka, 2007]. Последнее может служить дополнительным стимулом для посещения муравьями куртин *I. parviflora* в поисках корма в условиях отсутствия или недостаточного количества ресурса (эласмосом).

В естественных условиях недотрога предпочитает занимать пустующие участки [Chmura, Sierka, 2006]. В ненарушенных участках густой покров из местных видов травянистых растений может служить барьером для эффективного её распространения [Obidzinski, Symonides, 2000; Hejda, 2012]. Все вышеперечисленные характеристики обеспечивают быстрое освоение площадей и доминирование *I. parviflora* в травяном ярусе. В таких лесах травяной ярус преимущественно состоит из растений этого вида. У видов муравьёв, обитающих здесь, возникает необходимость освоения данного растения.

Тем не менее, существуют виды грибов (*Puccinia komarovii* Tranzsch), способные су-

щественно ограничивать рост и развитие *I. parviflora* [Piscorz, Klimko, 2006]. Спорам гриба может быть заражено до 21% растений *I. parviflora* [Csiszar, 2004].

По данным Стари и Ласка [Stary, Laska, 1999], инвазивные виды растений, в том числе *I. parviflora*, зачастую способствуют распространению насекомых, связанных с ними трофическими отношениями. В нашем случае типичным примером этого могут служить колонии тлей *Impatiens asiaticum*, встречающиеся практически на каждом экземпляре растений этого вида.

По некоторым данным, между этим видом тли и растением-хозяином имеется фенологическая синхронизация [Eliašová, 2011]. Период максимального роста популяции *I. asiaticum* связан с периодом максимальной продукции зрелых плодов и семян *I. parviflora*. Наиболее крупные колонии тлей найдены на растениях с наибольшим количеством зрелых плодов. Основным ресурс, используемый муравьями на этом растении, – это сахаристые выделения тлей. Посещая тлей и охраняя их от афидофагов, муравьи могут способствовать более быстрому росту их колоний, что может привести и к быстрой гибели растения. Однако, виды-инфлюэнты, посещающие тлей, по нашим данным, не охраняют колонии от естественных врагов, а пассивно собирают падь, попавшую на листья с генеративных побегов.

Нативные виды насекомых, в том числе муравьёв, способны к адаптации в условиях повсеместного распространения инвазивного вида растения. В частности, это касается шмелей. Отмеченные в статье Стари и Ласка [Stary, Laska, 1999] виды муравьёв, найденные на *I. parviflora* рядом с колониями тлей *I. asiaticum*, относились к видам-инфлюэнтам и субдоминантам, хотя доминировали по численным показателям: *F. cunicularia* (субдоминант), *F. fusca*, *L. flavus*, *L. niger*, *T. tuberculatum*, *M. rubra*, *M. rugulosus* (инфлюэнты). В целом этот список совпадает с приведённым нами. Нахождение на растениях *L. flavus*, являющегося геобионтом и практически не появляющегося на поверхности почвы, кажется нам сомнительным. В приведённом списке отсутствуют виды

муравьёв, занимающие ранг доминанта. Это может подтверждать и наши данные по видовому распределению муравьёв на этом растении преимущественно инфлюэнтов (за исключением доминанта *L. emarginatus*). Не менее чем в 50% случаев авторами на колониях тлей зафиксировано присутствие муравьёв. Эти данные по посещаемости *I. parviflora* сопоставимы с полученными нами.

Авторами [Stary, Laska, 1999] также отмечен положительный вклад *I. parviflora* в распространение и обмен населением между популяциями мух-сирфид. В условиях биотопов, подвергшихся антропогенному прессингу, некоторые инвазивные виды растений, обладающие потенциально богатой кормовой базой, способны играть положительную роль при создании биокоридоров между популяциями. По некоторым данным, на *I. parviflora* найдено 29 видов насекомых-афидофагов, а на *I. nolitangere* – всего 4 [Göbner et al., 2005].

По нашим данным, на 1 выборку с *I. parviflora*, а также на одно растение в среднем приходится не меньше видов муравьёв, чем на выборку с *A. podagraria*, с самым посещаемым муравьями нативным видом травянистых растений широколиственных лесов. По количественным показателям (рабочих особей на 1 выборку и 1 растение) *I. parviflora* в среднем также не уступает *A. podagraria*. Таким образом, вид *I. parviflora* способствует сохранению высокого видового разнообразия и показателей численности муравьёв даже в рудерализованных лесных биотопах. То есть можно говорить о положительной роли, выполняемой этим растением, как основного источника ресурса для многих насекомых, в том числе и муравьёв.

Массовое зарастание *I. parviflora* и вытеснение им других травянистых растений изменяет структуру мирмекокомплексов вне зависимости от доминанта. Травяной ярус, состоящий из растений данного вида, практически не посещается доминантами *F. rufa* и *L. fuliginosus*, что способствует увеличению количественных показателей видов-инфлюэнтов. При этом в травяном ярусе, посещаемом инфлюэнтами, усиливается конкуренция меж-

ду ними на участках, где доминант *L. emarginatus* отсутствует. Доминант *L. emarginatus* оказывает слабое отрицательное влияние на посещаемость инфлюэнтами *I. parviflora*. На кормовых участках доминантов *F. rufa* или *L. fuliginosus*, где произрастает недотрога, плотность гнёзд и рабочих видов-инфлюэнтов невысокая, но последние получают возможность фуражировки в травяном ярусе.

Выводы

1. На исследованных участках грабовых дубрав среди синузии лесного широколиственного травяного яруса *Impatiens parviflora* обнаружено 14 видов муравьёв, три из которых являются доминантами (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, *L. emarginatus*).

2. В травяном ярусе грабовых дубрав многие фоновые виды растений (нативные *I. nolitangere*, *Carex sylvatica*, *Gallium odoratum*, *Stellaria holostea*, инвазивный – *Phalacrolooma annuum*) практически не посещались муравьями. Максимальные показатели посещаемости зафиксированы для сныти (*Aegopodium podagraria*, нативный фоновый вид) и недотроги (*I. parviflora*, инвазивный вид). На растениях недотроги в общей сложности зафиксировано в два раза больше видов муравьёв, большее среднее количество муравьёв и их видов как на одну выборку, так и на экземпляр растения по сравнению со снытью. Это связано с ресурсной базой недотроги – практически на каждом растении присутствовали колонии характерного только для неё вида тлей (*Impatientinum asiaticum*). Распределение инфлюэнтов на обоих видах растений носит равномерный характер, но привязано к их стациональным предпочтениям.

3. Муравьи-доминанты оказывают разное влияние на посещаемость подчинёнными видами муравьёв куртин недотроги. Доминанты *F. rufa* и *L. fuliginosus* не фуражируют на *I. parviflora* и не оказывают влияния на численность подчинённых видов на этом растении. Доминант *L. emarginatus* травяной ярус посещает, в связи с чем с его стороны наблюдается

слабая отрицательная корреляция с количественными показателями инфлюэнтов. При минимальных показателях посещаемости доминантом растений недотроги увеличиваются численные показатели инфлюэнтов.

4. Влияние *I. parviflora* на видовой состав и численность муравьёв в целом можно оценить как положительное по сравнению с другими сообществами, образованными аборигенными травянистыми растениями.

Благодарности

Автор глубоко признателен Р.И. Бурде (Институт эволюционной экологии НАН Украины, Киев), А.Г. Радченко (Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев) за ценные советы и замечания.

Литература

- Алёшкина У.М. Растительные сообщества зелёной зоны г. Киева. // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы. Том 1: Разнообразие типов растительных сообществ и вопросы их охраны. География и картография растительности. История и перспективы геоботанических исследований. СПб., 2011. С. 7–10.
- Андриенко Т.Л., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Растительный мир Украинского Полесья в аспекте его охраны. Киев: Наук. думка, 1983. 206 с.
- Бурда Р.И. Адвентивный вид *Impatiens parviflora* DC. (Balsaminaceae) у міських лісах Києва // Ukr. Botan. Journ. 2012. Vol. 69. № 3. С. 352–362.
- Гончаренко І.В., Ігнатюк О.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Лісова рослинність урочища Феофанія та її антропогенна трансформація // Ecology and noospherology. 2013. Vol. 24. №3–4. С. 51–63.
- Захаров А.А. Организация сообществ у муравьёв. М.: Наука, 1991. 280 с.
- Захаров А.А., Саблин-Яворский А.Д. Муравьи в изучении биологического разнообразия // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118, вып. 3. С. 246–265.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения муравьёв. Новосибирск: Наука, 1983. 206 с.
- Стукалюк С.В., Радченко В.Г. Структура многовидовых ассоциаций муравьёв (Hymenoptera: Formicidae) Горного Крыма // Энтомол. обзор. 2010. Т. 89, вып. 3. С. 532–560.
- Флора СССР / Ботанический Институт АН СССР. Под ред. В.Л. Комарова. Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1964. 30 т.
- Beerling D.J., Perrins J.M. *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.). // J. Ecol. 1993. Vol. 81. P. 367–382.

- Blackman R.L., Eastop V.F. Aphids on the World's Herbaceous Plants and Shrubs. Chichester: John Wiley & Sons, 2006. 1439 pp.
- Chmura D., Sierka E. Relation between invasive plant and species richness of forest floor vegetation: a study of *Impatiens parviflora* DC. // Polish Journal of Ecology. 2006. Vol. 54. No 3. P. 417–428.
- Chmura D., Sierka E. The invasibility of deciduous forest communities after disturbance: a case study of *Carex brizoides* and *Impatiens parviflora* invasion // Forest Ecology and Management. 2007. Vol. 242. P. 487–495.
- Coombe D.E. Biological Flora of the British Isles. *Impatiens parviflora* DC // Journal of Ecology. 1956. Vol. 44. P. 701–713.
- Csiszar A. Research of the spread strategies of the small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) and the fireweed (*Erechtites hieracifolia* RAF. ex DC.) // Doctorial (PhD) thesis themes. 2004. Sopron. 16 pp.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. Warsaw: Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, 2002. 200 pp.
- Czechowski W., Marko B., Radchenko A., Slipinski P. Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species // Eur. J. Entomol. 2013. Vol. 110(2). P. 327–337.
- Dostálek J. Spreading of *Impatiens parviflora* DC. along roads in the territory of the Orlické hory Mts. and their foothills // Pflöda. 1997. Vol. 10. P. 153–157 (in Czech with English abstract).
- Eliašová M. The phenological synchrony between alien aphid *Impatientinum asiaticum* Nevsky and its host – alien plant *Impatiens parviflora* DC. Šiška, B. / Eds. M. Hauptvogel, M. Eliašová. Bioclimate: Source and Limit of Social Development International Scientific Conference, 6th–9th September 2011. Topoľčianky, Slovakia, 2011.
- EPPO data sheet on Invasive Plants 05-11832 P IAS point 7.2 *Impatiens parviflora*. 10 pp. (Электронный документ) // (<https://www.eppo.int>). Проверено 15.03.2016.
- Goßner M., Gruppe A., Simon U. Aphidophagous insect communities in tree crowns of the neophyte Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] and Norway spruce (*Picea abies* L.) // Journal of Applied Entomology. 2005. Vol. 129. Is. 2. P. 81–88.
- Godefroid S., Koedam N. Comparative ecology and coexistence of introduced and native congeneric forest herbs: *Impatiens parviflora* and *I. noli-tangere* // Plant Ecology and Evolution. 2010. Vol. 143 (2). P. 119–127. doi:10.5091/plecevo.2010.397
- Golivets M. Ecological and biological determination of invasion success of non-native plant species in urban woodlands with special regard to short-lived monocarps // Urban Ecosyst. 2013. DOI 10.1007/s11252-013-0313-4.
- Hejda M. What Is the impact of *Impatiens parviflora* on diversity and composition of herbal layer communities of temperate forests? // PLoS One. 2012. 7(6):e39571. doi:10.1371/journal.pone.0039571
- Holman J. Taxonomy and ecology of *Impatientinum asiaticum* Nevsky, an aphid recently introduced to Europe (Homoptera: Aphididae) // Acta Entomologica Bohemoslovaca. 1971. Vol. 68. P. 153–166.
- Ihnatiuk O.A., Stukalyuk S.V. Degradation Changes in the Structure of Multispecies Associations of Ants in Urbanized Areas // Russian Journal of Ecology. 2015. Vol. 46. No 1. P. 109–115.
- Kaspari M., Majer J.D. Using ants to monitor environmental change // In: Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity / Eds. D. Agosti, J. Majer, E. Alonso, T.R. Schultz. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000. P. 89–98.
- Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarošík V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglová I., Pino J., Vilf M., Zikos A., Roy D.B., Hulme P.E. Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs // Preslia. 2008. 80. P. 101–149.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database // The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN). 2004. 12 pp.
- Lysik M. Ten years of change in ground-layer vegetation of European beech forest in the protected area (Ojcow National Park, South Poland) // Polish Journal of Ecology. 2008. Vol. 56. P. 17–31.
- Majer J.D., Day J.E., Kabay E.D. Recolonization by ants in bauxite mines rehabilitated by a number of different methods // Journal of Applied Ecology. 1984. Vol. 21. P. 355–375.
- Obidzinski T., Symonides E. The influence of the groundlayer structure on the invasion of small balsam (*Impatiens parviflora* DC.) to natural and degraded forests // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2000. Vol. 69. P. 311–318.
- Piscorz R., Klimko M. The effect of *Puccinia komarovii* Tranzch. infection on characters of *Impatiens parviflora* DC. in Galio Sylvatici-Carpinetum (R. Tx. 1937) Oberd. 1957 forest association // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2006. Vol. 75. No 1. P. 51–59.
- Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. The global invasion success of Central European plants is related to distribution characteristics in their native range and species traits // Diversity and Distributions. 2009. Vol. 15. P. 891–903.
- Richardson D., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta D.F., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. Vol. 6. P. 93–107.

- Rodrigo A., Retana J. Post-fire recovery of ant communities in Submediterranean *Pinus nigra* forests // *Ecography*. 2006. Vol. 29, No 2. P. 231–239.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. A competition hierarchy among Boreal ants: Impact on resource partitioning and community structure // *Oikos*. 1988. Vol. 51. No 2. P. 135–155.
- Schmitz G. Neophyten und Fauna: Ein Vergleich neophytischer und indigener *Impatiens*-Arten. // In: *Gebietsfremde Pflanzenarten* / Eds. R. Böcker, H. Gebhardt, W. Konold, S. Schmidt-Fischer. Ecomed, Landsberg. 1995. P. 195–204.
- Starý P., Láska P. Adaptation of native syrphid flies to new exotic plant (*Impatiens* spp.)-aphid-ant associations in Central Europe (Dipt., Syrphidae; Hom., Aphididae; Hym., Formicidae) // *Anzeiger für Schädlingkunde = Journal of pest science*. 1999. Vol. 72. Is. 3. P. 72–75.
- Tiido T. New records of aphids (Homoptera, Aphidodea) from Estonia // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology*. 2002. P. 124–138.
- Trepl L. Über *Impatiens parviflora* DC. als Agriophyt in Mitteleuropa // *Dissertationes Botanicae*. 1984. Vol. 73. P. 1–371.
- Vepsäläinen K., Ikonen H., Koivula M. The structure of ant assemblages in an urban area of Helsinki, Southern Finland // *Ann. Zool. Fennici*. 2008. Vol. 45. P. 109–127.
- Vepsäläinen K., Savolainen R., Tiainen J., Vilen J. Successional changes of ants assemblages from virgin and ditched bogs to forest // *Ann. Zool. Fennici*. 2000. Vol. 37. P. 135–149.

CHANGES IN THE STRUCTURE OF BROAD-LEAVED FOREST ANT ASSEMBLAGES DUE TO DOMINATION OF *IMPATIENS PARVIFLORA* DC. (BALSAMINACEAE) IN HERBACEOUS LAYER

Stukalyuk S.V.

Institute for Evolutionary Ecology of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Akademika Lebedeva str. 37, Kiev, Ukraine 03143.
E-mail: asmoondy@gmail.com

In June – August of 2012–2013, the studies of the changes in the structure of multi-species ant assemblages caused by invasive plant species *Impatiens parviflora* in the areas of deciduous forests of the green zone of Kiev (Ukraine) were carried out. This species is able to penetrate into ecosystems and change their appearance by forming single-species thickets. The data on ant's attendance of each of the 7 species of herbaceous forest plants were compared. The comparison showed that *I. parviflora* was the mostly visited by ants herbaceous forest plant. Fourteen ant species were found in the areas where *I. parviflora* dominated in the grass layer. In these areas, there were three species of dominant ants (*Formica rufa*, *Lasius fuliginosus*, and *L. emarginatus*). Becoming a dominant species in the grass layer of forests, *I. parviflora* creates a separate monolithic layer visited mainly by influent ant species. The main resources provided by *I. parviflora* to ants are the sugary excretions of aphids *Impatiens asiaticum* colonies, as well as herbivorous insects. Dominant ant species, except *L. emarginatus*, do not attend *I. parviflora* plants, which gives the ability to influent species to create a high dynamic density in the grass layer. Influents prefer to visit the herbaceous layer, whereas dominants prefer the ground layer.

Influence of *I. parviflora* on quantitative parameters in multispecies ant assemblages is generally perceived as a positive one. In plant communities where *I. parviflora* dominates in the grass layer the associations of ants are characterized by maximum values (ant species number, medium quantity of ants on sampling) compared to other communities formed by native herbaceous plants.

Keywords: *Impatiens parviflora*, plant communities, multi-species ant assemblages, dominants.