

УДК 582.675.1:574.3:502.72(477.75)

Возрастная структура и современное состояние ценопопуляций *Clematis flammula* (Ranunculaceae), натурализовавшегося на территории Крымского полуострова

Багрикова Н. А., Резников О. Н., Перминова Я. А.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
nbagrik@mail.ru

Несмотря на то, что данные о натурализации *Clematis flammula* L. на территории Южного берега Крыма приводятся с конца XIX в., изучение структуры его популяции ранее не проводилось. Цель исследований: на основании общепринятых методов и подходов оценить современное состояние и изучить возрастную структуру ценопопуляций *C. flammula* в естественных сообществах на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартыан» (44°30'–44°31' с. ш., 34°15'–34°16' в. д.). Установлено, что вид на изученной территории встречается в разных типах разреженных или относительно сомкнутых древесно-кустарниковых сообществ, на высоте от 5 до 210 м н. у. м., на склонах от 5 до 60°, юго-западной, южной и юго-восточной экспозиций. Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций представлена двумя типами: полночленные и неполночленные, левосторонние (ЦП 2, 4, 6–9) и бимодальные (ЦП 1, 3, 5) согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969, 1975), тремя типами: молодые (ЦП 2, 6–9), переходные (ЦП 3, 5) и стареющая (ЦП 1) по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001). Большинство описанных ценопопуляций относится к молодым, в них к растениям прегенеративных возрастных состояний относится 63–81 %, абсолютный максимум приходится на виргинильные особи (31–43 %). Высокие значения индексов восстановления (2,0–7,5) и замещения (2,2–5,0) свидетельствуют о достаточно высокой способности большинства изученных ценопопуляций поддерживать свою структуру путем семенного размножения вида и при благоприятных условиях обеспечивать пополнение ценопопуляций без приноса семязачатков извне. Наиболее стабильные и полночленные по возрастным состояниям ценопопуляции выявлены на высоте 80–150 м н. у. м., на склонах 10–25°, в основном юго-восточной экспозиции, в относительно разреженных можжевельново-земляничниково-дубовых или дубово-можжевельново-сосновых сообществах с доминированием *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Arbutus andrachne* L., *Quercus pubescens* Willd., *Pinus pallasiana* D. Don. в первом ярусе и значительным участием *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner) Lassen, *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus* (Viv.) Greuter & Burdet, *Ruscus aculeatus* L. – в кустарниковом ярусе. В сообществах с высоким постоянством отмечаются другие инвазионные виды – *Fraxinus ornus* L., *Quercus ilex* L., *Rhamnus alaternus* L., *Viburnum fruticosum* L. Среди экологических и фитоценологических факторов, влияющих на возрастную структуру, значимыми ($p < 0,05$) являются высота над уровнем моря ($r = -0,25$), экспозиция ($r = +0,21$ – $+0,28$) и крутизна ($r = -0,29$), склонов, общее проективное покрытие кустарничково-травяного покрова ($r = +0,26$).

Ключевые слова: ценопопуляции растений, возрастная структура, инвазионный вид, особо охраняемая природная территория «Мыс Мартыан», Южный берег Крыма.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из задач сохранения биологического разнообразия и рационального природопользования является оценка современного состояния популяций не только редких, но и натурализовавшихся в условиях вторичного ареала чужеродных видов растений и животных. Особого внимания требуют инвазионные виды, способные активно внедряться как в антропогенно-нарушенные, так и естественные ценозы.

Clematis flammula L. (клематис жгучий) семейства Ranunculaceae – полукустарниковая или кустарниковая полувечнозеленая лиана с полурозеточными побегами ветвления и мочковатой корневой системой, ксеромезофит, сциогелиофит (Барыкина, Чубатова, 1981; Чубатова, 1991; Голубев, 1996; Зубкова, 2016), в природном ареале вид распространен в разреженных лесах и зарослях кустарников Западного Закавказья, Южной Европы, Северной Африки, Малой и Передней Азии (Tutin, 1964), в том числе в составе термофильных

средиземноморских сосновых и дубовых лесов, а также связанных с ними сообществ маквиса, входящих в класс *Quercetea ilicis* Br.-Bl. ex A. et O. Bolòs 1950 (Rivas-Martínez, 1995). Вид во многих регионах, в том числе в Крыму, используется как декоративное, красивоцветущее растение.

В настоящее время все чаще для решения различных прикладных и фундаментальных задач применяется популяционно-онтогенетический подход, который позволяет полно охарактеризовать структуру популяций как аборигенных, в том числе редких видов, так и чужеродных растений, оценивать их жизнеспособность в различных эколого-ценотических условиях, выявлять их роль в функционировании фитоценозов, прогнозировать основные тенденции развития, разрабатывать рекомендации по контролю численности популяций в составе разных экосистем (Жукова, 1995; Злобин, 2009; Жукова, Полянская, 2013; Нотов, Жукова, 2013). С этих же позиций следует проводить и анализ инвазионных видов, которые представляют реальную угрозу природному биоразнообразию (Жукова, Нотов, 2013). В широком спектре методов значительную роль играет изучение возрастной структуры ценопопуляций растений (Ценопопуляции растений..., 1988; Животовский, 2001). При изучении популяций чужеродных растений популяционно-онтогенетические исследования дают обширный материал, позволяющий получить наиболее полное представление о механизмах адаптации растений к различным эколого-ценотическим условиям, оценить потенциал вида и развитие его популяции в будущем.

Изучению онтогенетических особенностей представителей рода *Clematis* L. посвящены многие работы, среди которых следует отметить исследования по систематике, эволюции и онтогенезу (особенно на начальных стадиях развития) (Барыкина, Чубатова, 1981, 2002; Чубатова, 1991; Насурдинова, 2007; Билалова, Никитина, 2015; Chubatova, Churikova, 2018; Билалова, 2019), которые основаны в основном на изучении растений в условиях культивирования в ботанических садах. Изучение популяционных характеристик, а также описание возрастной структуры популяций некоторых аборигенных, в том числе редких, представителей рода *Clematis* в условиях интродукции или в естественных ценозах ограничивается небольшим перечнем работ (Николаев, 2009; Смолянский, 2011; Шалпыков, 2014).

На территории Крымского полуострова *C. flammula* введен в культуру в Никитском ботаническом саду (НБС) в 1814 году, представлен в коллекции клематисов, используется как красивоцветущее растение, а также в селекционных исследованиях (Донюшкина, 2001; Донюшкина, Зубкова, 2005; Зубкова, 2016; Клименко и др., 2018). Как одичавшее растение указывался в парках НБС и в естественных фитоценозах мыса Мартыян с конца XIX в. (Вульф, 1947). В настоящее время клематис жгучий на Южном берегу Крыма (ЮБК) имеет переходный статус от инвазионного вида к виду-трансформеру (Багрикова, 2014). Натурализовавшиеся растения отмечаются на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) – «Мыс Мартыян», «Никитский ботанический сад» (в парках «Верхний», «Приморский» и «Монтедор»), а также в окрестностях поселков Восход, Отрадное, расположенных между Никитским ботаническим садом и городом Ялта, в естественных сообществах класса *Quercetea pubescentis-petraeae* Jakucs (1960) 1961, порядка *Orno-Cotinetalia* Jakucs (1960) 1961, в том числе в реликтовых субсредиземноморских высокоможжевеловых лесах, относящихся к союзу *Jasmino-Juniperion excelsae* Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 ex Didukh 1996 (Резников и др., 2017), а также вдоль дорог и на заброшенных виноградниках в составе антропогенно-нарушенных сообществ класса *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951 (рис. 1). Несмотря на то, что вид достаточно давно натурализовался в Крыму, изучение структуры его популяции ранее не проводилось.

Цель исследований: оценить современное состояние и изучить возрастную структуру ценопопуляций *Clematis flammula* на ООПТ «Мыс Мартыян» в различных эколого-ценотических условиях.



Рис. 1. *Clematis flammula* в естественных дубово-можжевеловых сообществах на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартъян» (a) и на заброшенных виноградниках в окрестностях поселка Отрадное (b)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Структура ценопопуляций вида изучена в 2018–2020 годы в ООПТ «Мыс Мартъян», расположенном в центральном южнобережном агроклиматическом районе, в 6 км к востоку от города Ялта и занимающем 120 га суши и 120 га акватории Черного моря. Южная граница – морская, северная проходит вдоль трассы Ялта – Симферополь, с востока его окружают земли санатория «Ай-Даниль» и виноградники, с запада – земли ООПТ «Никитский ботанический сад». В северо-западной части к границе заповедника примыкает земли жилого поселка. Растительность на охраняемой территории в створе высот от 0 до 240 м н. у. м. характеризуется разнообразием и мозаичностью сообществ, среди которых доминируют пушистодубовые и высокоможжевеловые сообщества, небольшую по площади территорию занимают леса из сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don), в прибрежной зоне представлены лесные сообщества с участием земляничника мелкоплодного (*Arbutus andrachne* L.), фисташки туполистной (*Pistacia atlantica* Desf.), а также растительность скал, глыбово-галечникового пляжа и береговых обвально-оползневых склонов, а по всей территории фрагментарно встречаются сообщества скал, гротов, трещин и осыпей. Климат относится к субтропическому варианту средиземноморского типа с умеренно жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой зимой с частыми оттепелями (Плугатарь и др., 2018).

При описании эколого-фитоценологических характеристик определялся тип сообщества, сомкнутость (полнота) древесного яруса, общее проективное покрытие полукустарников и

травянистых растений (ОПП, %), а также высота над уровнем моря (м), экспозиция и крутизна склонов (°). Всего в разных эколого-ценоотических условиях заложено 119 площадок по 100 м², местонахождение которых определялось с помощью приложения Maps.Me (геолокация) для мобильных устройств. Высота над уровнем моря в метрах получена в результате обработки данных SRTM 90m Digital Elevation (DEM) версии 4.1 для Google Earth (<https://cgiarcsi.community/data/srtm-90m-digital-elevation-database-v4-1/>). Полученные данные обработаны в результате добавления векторного слоя в виде точек на топографическую основу OpenStreetMap (OSM) в программе QuantumGIS (QGIS) и формирования растрового изображения для создания карто-схемы. Места локализации описанных площадок с *C. flammula* (точки в географической системе координат WGS84) после оцифровки были преобразованы в полигоны с выделением контуров ЦП.

Периодизация онтогенеза, структура и полночленность ценопопуляций (ЦП) установлена по степени представленности в онтогенетическом спектре возрастных состояний по общепринятым методикам Т. А. Работнова (1969), А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, 1975; Уранов, Смирнова, 1969), а также на основе описанных Р. П. Барыкиной, Н. В. Чубатовой возрастных состояний видов рода *Clematis* (Барыкина, Чубатова, 1981, 2002; Чубатова, 1991). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП, а также всей популяции на мысе Мартьян (П 1–9). Для характеристики структуры ЦП, оценки их устойчивости были определены следующие демографические показатели: плотность особей, максимум возрастного распределения, индекс возрастности (Δ), который даёт реальное представление о вкладе каждой онтогенетической группы в общую возрастность ЦП (Уранов, 1975; Животовский, 2001); индекс восстановления (I_v) характеризует отношение числа прегенеративных особей ($j-v$) к числу генеративных (g_1-g_3); индекс замещения (I_z) – отношение числа особей прегенеративного периода к сумме генеративных и постгенеративных (g_2-s) растений (Ценопопуляции растений..., 1988; Жукова, 2013; Жукова, Полянская, 2013); индекс старения (I_c) – соотношение особей постгенеративного ($ss-s$) возрастного состояния к общему количеству особей в популяции или ценопопуляции (Глотов, 1998); индекс эффективности (ω) рассматривается как энергетическая нагрузка на среду. Тип ЦП определяли по классификациям А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) и «дельта–омега» Л. А. Животовского (2001), основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

Статистическая обработка данных выполнена с применением программ MS Excel 2010 и Statistica 10 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1990). Названия растений приведены согласно базы данных The Plant List (2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что *C. flammula* на территории мыса Мартьян встречается в различных эколого-ценоотических условиях на высоте от 5 до 210 м н. у. м., на склонах от юго-западной до юго-восточной экспозиций с крутизной от 5 до 60°. Наибольшее количество натурализовавшихся растений в разных возрастных состояниях выявлено в диапазоне высот от 80 до 160 м н. у. м., на склонах крутизной от 10 до 25°, юго-восточной экспозиции. По данным геоботанических описаний определена фитоценоотическая приуроченность девяти ценопопуляций *C. flammula*, которая приведена ниже. Экологические и фитоценоотические характеристики ЦП показаны на рисунке 2, описанные площадки и контуры выделенных ЦП в ООПТ «Мыс Мартьян» представлены на рисунке 3.

ЦП 1 (44.5077361 N, 34.2498581 E) расположена в самой южной части заповедника, занимает приморские довольно крутые (до 50°) склоны юго-восточной и южной экспозиции или борта и тальвеги в устьевой части балок, на высоте 5–30 м н. у. м. Растительность представлена в основном разреженными (средняя сомкнутость 0,3) можжевельново-земляничниково-дубовыми сообществами, в которых в первом ярусе доминирует *Juniperus excelsa* M. Bieb., *A. andrachne*, *Quercus pubescens* Willd., а также встречается *P. atlantica*. Во

втором ярусе часто присутствует *J. deltoides*. В кустарниковом ярусе преобладают *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner) Lassen, *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus* (Viv.) Greuter & Burdet, *Ruscus aculeatus* L., с высоким постоянством и проективным покрытием до 30–40 %, особенно в западной части ЦП, встречается *Vupleurum fruticosum* L., а также единично *Rhamnus alaternus* L., являющиеся на территории заповедника инвазионными видами. На некоторых участках вместе с клематисом жгучим отмечается аборигенный вид *Clematis vitalba* L. Общее проективное покрытие (ОПП) травяного и кустарничкового яруса – от 25 до 60 %. Характерна высокая каменистость почвы. Изученный вид распределен неравномерно, количество растений варьирует от 1 до 30, при средней плотности 7,4 особей, в большинстве случаев отмечается от 2 до 12 растений на 100 м² (рис. 2, табл.).

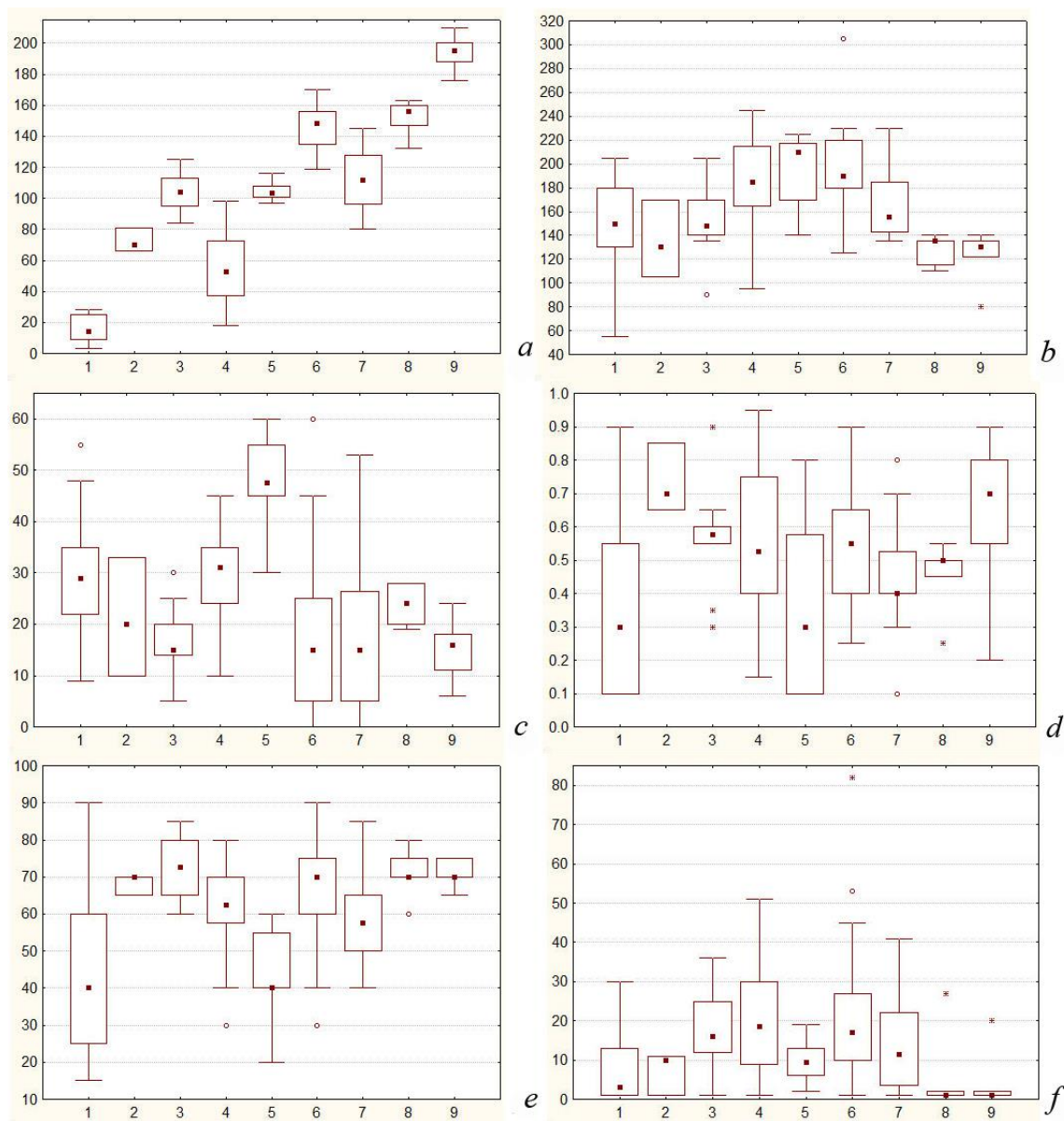


Рис. 2. Эколого-фитоценотическая характеристика условий мест произрастания *Clematis flammula* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян»
 a – высота над уровнем моря, м; b – экспозиция склонов; c – крутизна склонов, °; d – сомкнутость древостоя; e – общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса, %; f – количество особей / 100 м². По оси абсцисс: 1–9 – ценопопуляции.

ЦП 2 (44.5105148 N, 34.2532261 E) расположена в юго-восточной части заповедника, на высоте 60–80 м н. у. м., занимает более пологие (10–30°), юго-восточной экспозиции склоны. Растительность представлена достаточно сомкнутыми (0,6–0,8) земляничниково-можжевело-дубовыми сообществами. В первом ярусе доминируют *A. andrachne*, с меньшим покрытием отмечается *J. excelsa*, *Q. pubescens*, в отличие от ЦП 1 единично отмечается *P. pallasiana*. Подлесок хорошо выражен, в нем преобладают *J. deltoides*, *Carpinus orientalis* Mill., реже – *Cornus mas* L. В кустарниковом ярусе доминантами являются *H. emerus* subsp. *emeroides*, *R. aculeatus*, единично встречаются молодые особи натурализовавшегося *Quercus ilex* L. Небольшое количество выявленных особей (от 1 до 10 на 100 м²) *C. flammula*, вероятнее всего, обусловлено высокими показателями сомкнутости древесного яруса, а также достаточно плотным ОПП травяного и кустарничкового ярусов (65–70 %) (рис. 2).

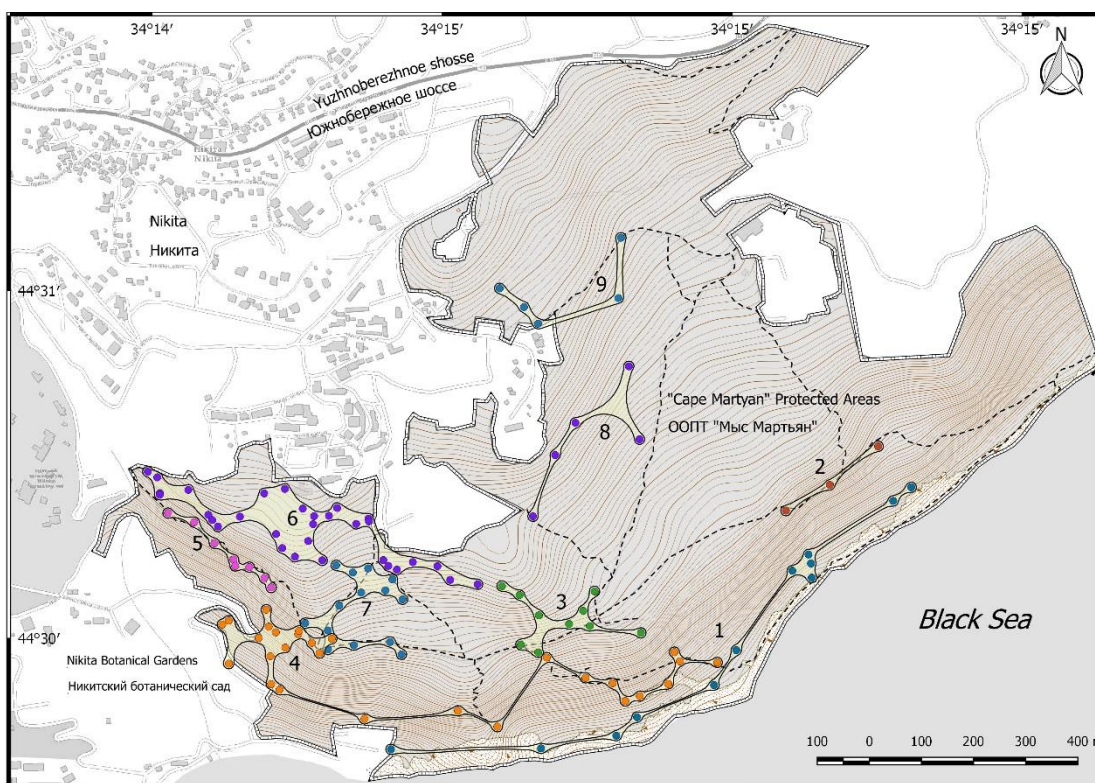


Рис. 3. Распространение *Clematis flammula* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян»

Номера и контуры ценопопуляций (1–9), точками отмечены описанные площадки.

ЦП 3 (44.5081474 N, 34.2465688 E) расположена в среднем высотном поясе центральной части заповедника, занимает относительно выровненные (5°) или не очень крутые (в среднем 15–20°) участки южной или юго-восточной экспозиции на высоте от 85 до 125 м н. у. м. Растительность относится к дубово-можжевело-грабинниковым сообществам, со значительным участием *A. andrachne* в первом и втором ярусах. Во втором ярусе из аборигенных видов в основном доминирует *C. orientalis*, единично встречается *P. atlantica*, из инвазионных видов значительное участие выявлено для *F. ornus*, довольно часто отмечаются иммутарные и виргинильные особи *Q. ilex*, *Rh. alaternus*. Сомкнутость древесного яруса варьирует от 0,5 до 0,6. В кустарниковом ярусе преобладает *R. aculeatus*, разреженно – *C. creticus* subsp. *eriocephalus*. ОПП кустарничково-травяного яруса составляет 60–80 %. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 35, в среднем встречается от 10 до 25 растений, плотность в ЦП

составляет 17 особей / 100 м² (рис. 2, табл.). При увеличении сомкнутости древесного и кустарникового ярусов количество растений резко снижается или изученный вид вообще отсутствует.

Таблица

Тип и демографические показатели состояния ценопопуляций *Clematis flammula*

№ ЦП	Тип ЦП (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975)	Тип ЦП «дельта-омега» (Животовский, 2001)	Индекс возрастности (Δ)	Индекс эффективности (ω)	I в	I з	I с	Плотность, особей / 100 м ² (M±m)	Абсолютный максимум %
1	НПЧ, бимодальный	Стареющая	0,60	0,68	0,22	0,17	0,25	7,4±2,3	g ₃ 32,0
2	НПЧ, левосторонний	Молодая	0,26	0,37	3,75	3,00	0,14	7,3±3,2	v 31,9
3	ПЧ, бимодальный	Переходная	0,39	0,56	1,06	0,87	0,14	16,6±4,3	v 27,7, g ₃ 19,9
4	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,29	0,47	2,36	2,27	0,05	20,2±2,9	v 42,2
5	ПЧ, бимодальный	Переходная	0,38	0,60	0,80	0,84	0,05	9,8±1,9	v 23,1, g ₃ 25,6
6	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,22	0,43	2,97	3,28	0,04	19,2±3,0	v 42,9
7	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,26	0,49	2,00	2,33	0,05	14,1±3,2	v 37,3
8	НПЧ, левосторонний	Молодая	0,29	0,38	3,67	2,20	0,13	6,4±5,2	im 25,0, v 31,3
9	НПЧ, левосторонний	Молодая	0,19	0,35	7,5	5,0	0,08	7,4±3,9	v 40,6
1–9	ПЧ, левосторонний	Молодая	0,29	0,48	2,05	1,93	0,08	15,8±1,3	v 37,9

Примечание к таблице. Типы ценопопуляций по А. А. Уранову и О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975): ПЧ – полночленная ЦП, НПЧ – неполночленная ЦП. I в – индекс восстановления, I з – индекс замещения, I с – индекс старения.

ЦП 4 (44.5074754 N, 34.2425566 E) занимает довольно крутые склоны (25–35°), южной и юго-западной экспозиции, на высоте 20–100 м н. у. м. Растительность представлена можжевельново-земляничниково-дубовыми или можжевельново-дубово-земляничниковыми средне- или довольно сомкнутыми (0,4–0,8) сообществами. В первом ярусе доминирует *J. excelsa*, *A. andrachne*, *Q. pubescens*, реже встречается *P. atlantica*, в западной части отмечены интродуцированные и натурализовавшиеся экземпляры *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba. Во втором ярусе и в подлеске отмечаются натурализовавшиеся интродуценты – *F. ornus* (обильно), *Q. ilex* (часто, в основном иматурные и виргинильные особи), *Rh. alaternus* (часто – виргинильные растения, реже – единичные генеративные особи). В кустарниковом ярусе преобладает *C. creticus* subsp. *eriocephalus*, с высоким постоянством и проективным покрытием до 30–40 % встречается *Jasminum fruticans* L., *R. aculeatus*, а также инвазионный вид – *Vupleurum fruticosum*. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, но в западной части занимает более широкую полосу, количество особей на площадках значительно варьирует от 2 до 50, в среднем встречается от 10 до 30 растений при самой высокой по сравнению с другими ЦП плотности 20 особей / 100 м² (рис. 2, табл.)

ЦП 5 (44.5094497 N, 34.2385647 E) расположена в самой западной части заповедника на высоте 100–120 м н. у. м., на наиболее крутых (45–55°) в основном юго-западной экспозиции. Растительность представлена разреженными древесно-кустарниковыми сообществами с незначительным участием *A. andrachne*, *Q. pubescens*, *J. excelsa* (сомкнутость до 0,3), в которых единично встречается *P. pallasiana*, *J. deltoides*, но достаточно хорошо выражен кустарниковый

ярус из *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus*. ОПП травяного яруса в среднем 40–50 %. Из чужеродных видов представлены в основном иматурные особи *F. ornus* и *Q. ilex*. Характерны выходы каменистых пород. Плотность *C. flammula* невысокая, чаще всего на площадках встречается 5–15 растений разных возрастных состояний, при средней плотности 10 особей / 100 м² (рис. 2, табл.). На открытых участках, очень крутых склонах клематис жгучий отсутствует, тогда когда изредка отмечаются растения аборигенного вида *C. vitalba*.

ЦП 6 (44.5098566 N, 34.2403999 E) расположена в западной части изученной территории, вдоль границы заповедника, за которой расположены научно-производственные участки «НБС-ННЦ» и жилой поселок, занимает относительно выровненные участки или некрутые склоны (5–25°) в основном юго-западной экспозиции, на высоте 120–170 м н. у. м. Растительность относится к дубово-можжевельново-сосновым сообществам, со значительным участием *P. pallasiana*, *C. orientalis*, а также инвазионного вида – *F. ornus*. Во втором ярусе и в подлеске отмечены *A. andrachne*, единичные генеративные, а также достаточно часто иматурные и виргинильные растения *Q. ilex* и *Rh. alaternus*. Сомкнутость древостоя – 0,4–0,6. В кустарниковом ярусе преобладает *R. aculeatus* (до 40–60 %), мозаично отмечается *C. creticus* subsp. *eriocephalus*, редко встречаются виргинильные натурализовавшиеся растения *Berberis aquifolium* Pursh. ОПП травяного яруса составляет 30–60 %. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 50, в среднем встречается от 10 до 28 растений, плотность в ЦП составляет 19 особей / 100 м² (рис. 2, табл.). При увеличении сомкнутости древесного и кустарникового ярусов количество растений резко снижается.

ЦП 7 (44.5083364 N, 34.2417909 E) расположена в среднем высотном поясе, занимает относительно выровненные или не очень крутые (5–25°) участки юго-восточной экспозиции, на высоте 80–140 м н. у. м. Растительность представлена можжевельново-дубовыми сообществами, с сомкнутостью от 0,3 до 0,7, в среднем 0,4, в которых в первом ярусе к доминантам относится не только *J. excelsa* и *Q. pubescens*, но и инвазионный на заповедной территории *F. ornus*. В подлеске обильны *J. deltoides*, *Rh. alaternus*, в кустарниковом ярусе – *R. aculeatus* и *C. creticus* subsp. *eriocephalus*, часто встречаются иматурные и виргинильные особи *Q. ilex*. Отличается от других ЦП значительными по площади зарослями *B. fruticosum*. ОПП травяного яруса составляет 50–65 %. Клематис жгучий распределен по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 40, в среднем встречается от 10 до 20 растений, плотность в ЦП составляет 14 особей / 100 м² (рис. 2, табл.).

ЦП 8 (44.5113932 N, 34.2473938 E) занимает участки на высоте 130–165 м н. у. м. на склонах юго-восточной экспозиции, крутизной 20–25°. Растительность представлена дубово-можжевельново-земляничниковыми сообществами с участием *C. orientalis* и *P. pallasiana*. По видовому составу и сомкнутости древостоя (0,5) имеет значительное сходство с сообществами, в которых описана ЦП 6, но отличается юго-восточной экспозицией и большей крутизной склонов, а также незначительным участием натурализовавшихся интродуцентов в фитоценозе. В подлеске с высоким постоянством отмечается *J. deltoides*, из чужеродных видов – единично *Q. ilex*. ОПП кустарникового и травяного яруса 70–80 %. В кустарниковом ярусе доминируют *R. aculeatus* и *C. creticus* subsp. *eriocephalus*, реже отмечается *J. fruticans*. Клематис жгучий распространен мозаично, в основном отмечаются единичные виргинильные или иматурные растения, только на одной площадке выявлен практически полный возрастной спектр с общим числом 27 особей. Плотность вида минимальная, в среднем не более 6 особей / 100 м² (рис. 2, табл.).

ЦП 9 (44.5137892 N, 34.2470747 E) описана на высоте 180–210 м н. у. м., занимает относительно выровненные или не очень крутые участки (10–20°) юго-восточной экспозиции. Растительность представлена достаточно сомкнутыми (0,6–0,8) дубово-можжевельново-грабинниковыми сообществами. В первом ярусе часто встречается *P. pallasiana*, во втором ярусе обычен *J. deltoides*. В подлеске из аборигенных видов изредка отмечаются *C. mas*, из натурализовавшихся интродуцентов – молодые растения *L. nobilis*, *Q. ilex*, *B. aquifolium*, в кустарниковом ярусе с покрытием до 40–60 % выделяются *R. aculeatus*, как почвопокровное – *Hedera helix* L., единично встречается *Rh. alaternus*. ОПП кустарникового и травяного яруса

составляет 65–75 %. Клематис жгучий распределен неравномерно, количество растений варьирует от 1 до 20, при средней плотности 7 особей/ 100 м² (рис. 2, табл.). Наибольшее число разновозрастных особей *C. flammula* отмечено на площадках с более разреженным растительным покровом. В составе сообществ довольно часто встречается аборигенный вид – *Clematis vitalba*.

Для выявления особенностей возрастной структуры выделено восемь онтогенетических состояний: в прегенеративном периоде – ювенильное (j), имматурное (im) и виргинильное (v); в генеративном периоде – ранне- или молодое генеративное (g₁), средне- или зрелое генеративное (g₂), поздне- или старое генеративное (g₃); в постгенеративном – субсенильное (ss) и сенильное (s). Ни в одной из ЦП не были выявлены проростки, что обусловлено особенностями онтогенеза *C. flammula*, для которого характерен котиленодрарный тип прорастания, при котором почечка находится под землей, пластинки семядолей выносятся на поверхность посредством удлинения черешков, а гипокотиль короткий и остается под поверхностью почвы (Барыкина, Чубатова, 1981, 2002; Чубатова, 1991). Подземное положение почечки у проростка позволяет осуществить переход в фазу всхода в наиболее благоприятный для этого период вегетации при том, что в условиях ЮБК длительность прорастания семян составляет 39–140 дней (Донюшкина, 2001; Донюшкина, Зубкова, 2005; Зубкова, 2016) при продолжительном периоде диссеминации с октября месяца. Прошлогодние семена красно-коричневого цвета часто сохраняются на растениях до начала вегетации в следующем году. К тому же обнаружить проростки в толстой подстилке в лесных сообществах затруднительно.

Несмотря на то, что одичавшие растения клематиса жгучего указывались для территории мыса Мартьян в конце XIX в. (Вульф, 1947), вероятно всего, наиболее интенсивное (инвазионное) внедрение вида в состав естественных сообществ происходило в последние десятилетия. Распространению вида способствует достаточно густая дорожно-тропиночная сеть (экологические тропы, противопожарные дороги), вдоль которой вид активно распространяется от западных границ в восточном и северо-восточном направлениях. Данное предположение подтверждается результатами изучения возрастной структуры популяции, в целом, и отдельно выделенных ЦП.

Установлено, что популяция вида в ООПТ «Мыс Мартьян» является молодой, так как в ней индекс восстановления составляет 2,05, индекс замещения – 1,93, индекс старения – 0,08, на долю ювенильных (j) растений приходится 10 %, имматурных (im) – 14 %, виргинильных (v) – 38 %, генеративных (g₁-g₃) – 30 %, субсенильных (ss) и сенильных (s) – 8 %. Однако возрастной спектр в ценопопуляциях, а также число особей в разных эколого-ценотических условиях отличается. Изученные ценопопуляции насчитывают от 32 (ЦП 8) до 658 (ЦП 6) особей. Значительное варьирование значения плотности от 2 до 20 особей / 100 м² в разных ЦП (рис. 2F) свидетельствует о том, что данный показатель чутко реагирует на экологические и фитоценотические особенности местообитаний. Онтогенетическая структура изученных ЦП представлена двумя типами: левосторонние (ЦП 2, 4, 6–9) и бимодальные (ЦП 1, 3, 5) согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) (рис. 4А–С, табл.), тремя типами: молодые (ЦП 2, 6–9), переходные (ЦП 3, 5) и стареющая (ЦП 1) по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) (рис. 4D, табл.).

Среди молодых ЦП выделяются две группы: к первой группе отнесены ЦП 4, 6, 7, в западной части заповедной территории, ко второй группе ЦП 2, 8, 9, в восточной, центральной и северо-восточной частях ООПТ. В первой группе (ЦП 4, 6, 7) также, как во всей изученной популяции, преобладают виргинильные особи (37–43 %), на ювенильные (j) приходится 8–14 %, на имматурные (im) – до 14–17 %, на разновозрастные генеративные (g₁-g₃) – от 6 до 14 %. Согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975), эти ЦП относятся к типу нормальных, полночленных, с левосторонним спектром (рис. 4А), по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) – к молодым (рис. 4D). Они отличаются высокой плотностью (14–20 особей / 100 м²), абсолютным максимумом на виргинильном возрастном состоянии (37–43 %), самым низким показателем индекса старения (I_c – 0,04–0,07). Высокая плотность особей и полносоставность ЦП 4, 6, 7 может быть

обусловлена как наиболее благоприятными условиями среды обитания, так и заносом семян извне с территории парка «Приморский» НБС, где выявлено значительное количество натурализовавшихся растений клематиса жгучего. Высокие показатели индекса замещения (I_z) – 2,27–3,28 позволяют эти ЦП согласно Л. А. Жуковой, Т.А. Полянской (2013) отнести к «перспективным» или «процветающим», значения индекса восстановления (I_v) – 2,00–2,97, а также достаточное количество виргинильных и генеративных растений обеспечивают высокий уровень самоподдержания ЦП (табл.).

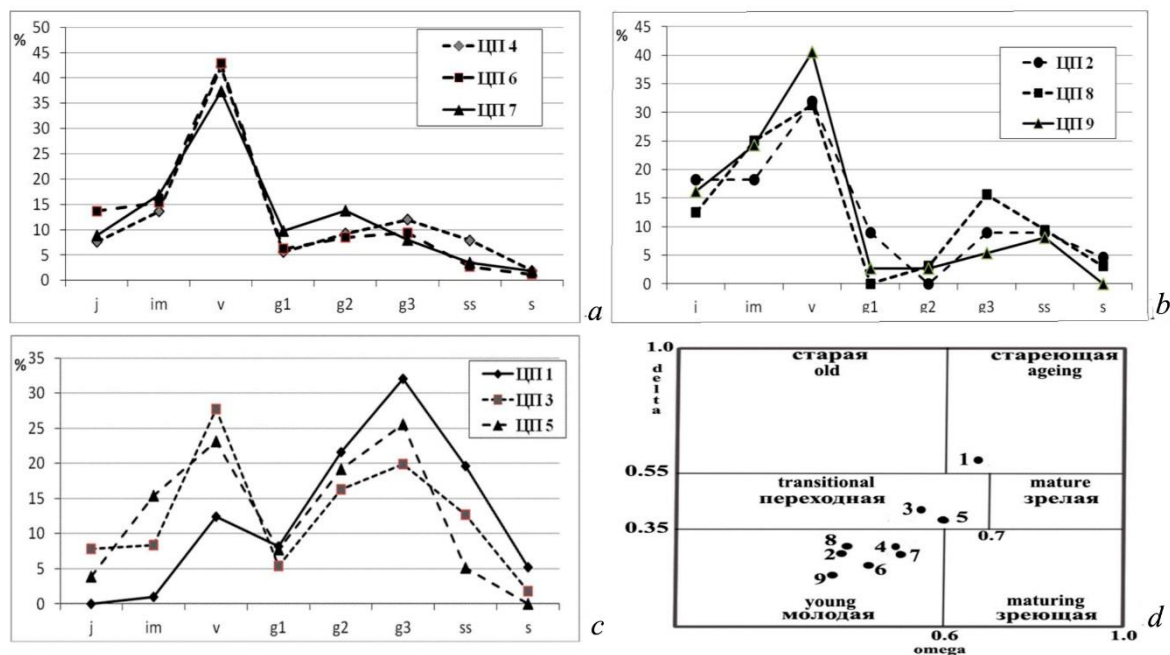


Рис. 4. Возрастной спектр (А–С) и типы ценопопуляций (D) *Clematis flammula* на особо охраняемой природной территории «Мыс Мартыан»

Онтогенетические состояния: ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v); молодое генеративное (g₁), зрелое генеративное (g₂), старое генеративное (g₃); субсенильное (ss), сенильное (s). Типы ЦП: a–b – левосторонние, c – бимодальные по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975), d – по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001).

Для второй группы (ЦП 2, 8, 9) при достаточно высоких показателях индексов восстановления (I_v – 3,67–7,5) и замещения (I_z – 2,2–5,0) характерны более высокие по сравнению с ЦП 4, 6, 7 значения индекса старения (I_c – 0,08–0,14) и самые низкие показатели плотности особей (6,4–7,4) (табл.). Только на отдельных площадках выявлены особи всех возрастных состояний, но на длительность существования этих ЦП указывает высокий процент участия субсенильных (8,1–9,4 %) и сенильных (3,1–4,6 %) особей (рис. 4С). Эти ЦП по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) относятся к молодым (рис. 4D), по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) – к молодым, нормальным, неполночленным, с левосторонним спектром, с максимумом на виргинильных особях, но в отличие от первой группы (ЦП 4, 6, 7), в них среди генеративных растений преобладают старовозрастные (g₃) особи (рис. 4С). Несмотря на то, что в онтогенетическом спектре на особи поздних онтогенетических состояний (g₃-s) приходится до 16–28 %, показатели индексов восстановления и замещения (табл.) свидетельствуют о достаточно высокой способности изученных ЦП поддерживать свою структуру путем семенного размножения и при благоприятных условиях обеспечивать пополнение ЦП без приноса семян извне.

Две ценопопуляции (ЦП 3, 5) относятся к нормальным, бимодальным, полночленным по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) (рис. 4С) и к переходным по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) (рис. 4D), так как в них снижается долевое участие ювенильных (j) – до 4–10 %, виргинильных (v) – до 23–28 % растений, тогда как до 42–52 % увеличивается количество разновозрастных генеративных (g_1 – g_3) и до 15 % субсенильных (ss) и сенильных (s) особей. При самых низких значениях индексов восстановления (I_v – 0,82–1,06), замещения (I_z – 0,82–0,87) (табл.) меньше или близким к 1,0, по которым они по Л. А. Жуковой, Т. А. Полянской (2013) относятся к группе «неустойчивых» ЦП, при средней плотности (от 10 до 17 особей / 100 м²) и относительно низких значениях индекса старения (I_c – 0,05–0,14) эти ЦП при благоприятных условиях способны к самоподдержанию за счет виргинильных (v), молодых (g_1) и средневозрастных (g_2) генеративных растений.

Одна ценопопуляция (ЦП 1) на крутых приморских склонах относится к нормальной, бимодальной, средневозрастной, неполночленной по классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) (рис. 4С) и стареющей по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) (рис. 4D). В ней возрастной спектр характеризуется отсутствием ювенильных особей и единичными экземплярами иматурных растений, значительным преобладанием генеративных групп: g_1 – g_3 – 62 % и увеличением с 3–7 до 25 % участия субсенильных и сенильных растений. Она характеризуется самыми низкими значениями индексов восстановления (I_v – 0,22), замещения (I_z – 0,17) и самыми высокими значениями индекса старения (I_c – 0,25) (табл.). На относительно открытых площадках при сомкнутости древостоя 0,1–0,2 выявлены не все возрастные состояния, только в более сомкнутых земляничниково-можжевельных сообществах отмечено увеличение числа особей прегенеративного возрастного состояния. Для ЦП характерна низкая плотность до 7 особей / 100 м² (табл.), самоподдержание возможно, в том числе, за счет заноса семязачатков из ЦП 3, 4.

Анализ влияния эколого-ценотических факторов на структуру популяции *C. flammula* позволил установить значимую на уровне $p < 0,05$ среднюю по силе влияния положительную зависимость между экспозицией склонов и количеством особей прегенеративного (j-v) ($r = +0,21$), генеративного (g_1 – g_3) ($r = +0,28$) возрастных состояний и плотностью популяции ($r = +0,27$). К увеличению числа особей постгенеративных (ss-s) возрастных состояний приводят увеличение ОПП ($r = +0,26$). Между высотой над уровнем моря и количеством особей постгенеративных возрастных состояний выявлена слабая отрицательная связь ($r = -0,25$). Увеличение крутизны склонов оказывает отрицательное влияние на количество растений прегенеративных возрастных состояний ($r = -0,29$) и количество особей на единицу площади ($r = -0,19$).

Несмотря на то, что изученный вид имеет средиземноморско-переднеазиатское происхождение и произрастает в природном ареале в районах с субтропическим климатом с засушливыми летом и осенью, дождливой зимой и весной, на основании анализа онтогенетического спектра в разных ЦП можно сделать предположение, что основными факторами, способными сдерживать быстрое распространение вида во вторичном ареале, в частности на территории мыса Мартьян, характеризующегося максимумом осадков в осенне-зимний период, могут быть высокая смертность ювенильных и иматурных особей или отмирание надземной части у молодых растений в наиболее засушливые периоды летом, а также в результате резких понижений температуры воздуха и почвы весной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные ЦП характеризуются одновершинными или двувершинными возрастными спектрами, в которых максимумы располагаются в молодой (v) или генеративной (g_2 , g_3) частях. По классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой они относятся к нормальным, большинство из них – полночленные, хотя в некоторых сообществах на площадках отмечаются единичные экземпляры виргинильных или старых генеративных особей. По классификации «дельта-омега» изучаемые ЦП разделились на три типа: молодые, переходные и стареющие.

Наиболее стабильные и полночленные по возрастным состояниям ЦП выявлены на территории ООПТ «Мыс Мартьян» в относительно разреженных древесно-кустарниковых сообществах на склонах 10–25°, в основном юго-восточной экспозиции. На крутых каменистых склонах и в сомкнутых сообществах отмечены неполночленные ЦП или единичные особи *C. flammula*.

Присутствие в спектрах ЦП генеративных, субсенильных и сенильных растений свидетельствует о том, что эколого-ценотические условия в большинстве из изученных сообществ являются благоприятными для адаптации вида в условиях вторичного ареала, так как значительное количество особей *C. flammula* проходят полный онтогенез. Выявленные особенности возрастной структуры, а также распространение изученного вида не только в антропогенно преобразованных местообитаниях на ЮБК, но и на особо охраняемой природной территории являются подтверждением его инвазионного статуса. Условия произрастания, в целом, соответствуют требованиям вида, как ксеромезофита и сциогелиофита к режимам увлажнения и освещенности. Установлены экологические и фитоценотические факторы, оказывающие отрицательное или положительное влияние на распространение и демографические показатели популяции вида, в целом, и отдельных ценопопуляций.

Благодарности. Авторы выражают благодарность инженеру-исследователю лаборатории природных экосистем «НБС-ННЦ» О. Л. Мунтяну за помощь в обработке данных геолокации и подготовке картографического материала.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» по теме «Оценка видового и ценотического разнообразия территориально-аквального комплекса ООПТ «Мыс Мартьян», № АААА-А19-119100290125-5.

Список литературы

- Багрикова Н. А. Интродукция древесно-кустарниковых растений в Никитском ботаническом саду и их натурализация на территории Крымского полуострова // Живые и биокосные системы. – 2014. – № 7. URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-7/article-9>
- Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. Онтогенез ломоноса прямого (*Clematis recta* L.). – Онтогенетический атлас лекарственных растений. Том 3. – Йошкар-Ола. – 2002. – С. 154–158.
- Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. – С. 111–140.
- Билалова Р. А. Биологические особенности видов и сортов рода *Clematis* L. в условиях Башкирского Предуралья: автореф. дисс. канд. биол. наук: спец. 03.02.01 Ботаника. – Уфа: Башкирский ГУ, 2019. – 18 с.
- Билалова Р. А., Никитина Л. С. Особенности начальных этапов онтогенеза *Clematis integrifolia* L. при интродукции в Ботаническом саду-институте Уфимского научного центра РАН // Вестник Удмуртского государственного университета. – 2015. – Т. 25, Вып. 2. – С. 186–189.
- Вульф Е. В. Флора Крыма. Двудольные. Т. 2, вып. 1. – М., Л.: Огиз, Сельхозгиз, 1947. – 330 с.
- Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // В кн.: Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 146–149.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – Ялта, 1996. – 86 с.
- Донюшкина Е. А. Виды рода *Clematis* L. в Никитском ботаническом саду // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2001. – Вып. 83. – С. 33–36.
- Донюшкина Е. А., Зубкова Н. В. Клематисы. – М.: Кладезь-Букс, 2005. – 93 с.
- Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. – 223 с.
- Жукова Л. А., Нотов А. А. Популяционно-онтогенетические исследования и проблема сохранения биоразнообразия // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: матер. V Международной научной конференции. Часть I. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т., 2013. – С. 14–21.
- Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия Биология и экология. – 2013. – Т. 32, № 31. – С. 160–171.
- Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
- Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Унив. книга, 2009. – 263 с.

Зубкова Н. В. Клематис жгучий или душистый *Clematis flammula* L. // Растения Крыма: Прелестные соседи. Серия «Природная кладовая Крыма». – Симферополь: ООО «ИТ Ариал». – 2016. – С. 362–363.

Клименко З. К., Зубкова Н. В., Зыкова В. К., Плугатарь С. А., Кравченко И. Н., Карпова Е. Н., Швец А. Ф. Аннотированный каталог цветочно-декоративных растений коллекции Никитского ботанического сада. Том 1. Коллекции розы садовой, клематиса, сирени. – Симферополь: ООО «ИТ Ариал». – 2018. – 232 с.

Насурдинова Р. А. Особенности прорастания и изучение онтогенеза некоторых видов рода *Clematis* L. на начальных стадиях развития // Неделя науки-2007. Естественно-технические науки: Научный доклад региональной конференции. – Уфа: РИЦ БашГУ, 2007. – Ч. I. – С. 120–123.

Насурдинова Р. А., Жигунов О. Ю. Особенности начальных этапов онтогенеза некоторых видов рода *Clematis* L. при интродукции // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17. № 4. – С. 248–251.

Николаев И. А. Эколого-ценотическая и биологическая характеристика видов рода *Clematis* L. Республики Северная Осетия-Алания: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – Астрахань: Астраханский ГУ, 2009. – 22 с.

Нотов А. А., Жукова Л. А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной экологии и биологии // Вестник Тверского государственного ун-та. Серия Биология и экология. – 2013. – Т. 32, № 31. – С. 293–330.

Плугатарь Ю. В., Багрикова Н. А., Белич Т. В., Костин С. Ю., Крайнюк Е. С., Маслов И. И., Садогурский С. Е., Садогурская С. А., Саркина И. С. Природный заповедник «Мыс Мартьян». – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 103 с.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1969. – Т. 74, № 1. – С. 147–149.

Резников О. Н., Багрикова Н. А., Зубкова Н. В. Натурализация *Clematis flammula* L. в природных сообществах государственного природного заповедника «Мыс Мартьян» // Вестник Тамбовского ун-верситетата. Серия: Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22, № 5–1. – С. 979–983.

Смолянский М. С. Пространственная структура и динамика численности изолированной популяции ломоноса восточного (*Clematis orientalis* L., Ranunculaceae) на правом берегу р. Хопер в Кумылженском районе Волгоградской области // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 11. – 2011. – № 1. – С. 36–40.

Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.

Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1969. – Т. 79, № 1. – С. 119–135.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 182 с.

Чубатова Н. В. Онтогенез и морфологическая эволюция ломоносов флоры СССР: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 Ботаника. – М.: МГУ им. М. В. Ломоносова, 1991. – 22 с.

Шалпыков К. Т. Онтогенетическая структура ценопопуляций основных жизненных форм пустынных растений Прииссыккуля // Современные проблемы науки и образования. 2014. – № 4.; URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=14149>

Chubatova N. V., Churikova O. A. Comparative study on the ontomorphogenesis of herbaceous and shrubby *Clematis* species (Ranunculaceae) based on the evo-devo concept // Wulfenia. – 2018. – Vol. 25. – P. 161–172.

Rivas-Martínez S., Cantó P., Fernández-González F., Sánchez-Mata D. Revisión de la clase Quercetea ilicis en España y Portugal: 1. subalianza Quercenion ilicis // Folia Botanica Matritensis 1995. – Vol. 15. – P. 1–20

The Plant List. 2013 [Электронный ресурс] Режим доступа <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения 05.05.2020)

Tutin T. G. The genus *Clematis* L. / In: Tutin T. G. [ed.]: Flora Europaea. London : Cambridge Univ. Press. 1964. – Vol. 1. – P. 221–222.

Bagrikova N. A., Reznikov O. N., Perminova Ya. A. Age structure and current state of cenopopulations of *Clematis flammula* (Ranunculaceae), naturalized in the Crimean peninsula // Ekosistemy. 2020. Iss. 23. P. 152–165.

The data on the naturalization of *Clematis flammula* L. on the territory of the Southern Coast of the Crimea have been found since the end of the XIX century, but the study of the structure of its population was not previously conducted. The aim of the research is to study the current state and the age structure of *C. flammula* coenopopulations in natural communities of the "Cape Martyan" protected area (44°30'–44°31' N, 34°15'–34°16' E) based on generally accepted methods and approaches. It is revealed that *C. flammula* grows in the studied area in different types of sparse or relatively closed tree and shrub communities at the altitude of 5 to 210 m above sea level, on slopes of South-Western, Southern and South-Eastern exposures from 5 to 60°. The ontogenetic structure of the majority coenopopulations is represented by two types: complete and incomplete, left-hand (CP 2, 4, 6–9) and bimodal (CP 1, 3, 5) according to the classification of A. A. Uranov's, O.V. Smirnova's (1969, 1975), by three types: young (CP 2, 6–9), transitional (CP 3,5) and ageing (CP 1) according to the classification "delta-omega" (Zhivotovsky, 2001). Most of the described coenopopulations are young, 63–81% of them belong to plants of pregenerative age states, the absolute maximum is taken by virginal individuals (31–43 %). High values of recovery indices (2.0–7.5) and replacement indices (2.2–5.0) indicate a fairly high ability of the studied coenopopulations to maintain their structure by seed propagation of the species and, under favorable conditions, to provide replenishment of coenopopulations without the introduction of ovules from outside. The most stable and complete coenopopulations were found at an altitude of 80–150 m., on slopes of 10–25°, mainly South-Eastern exposure, in relatively sparse juniper-strawberry-oak or oak-juniper-pine communities dominated by *Juniperus excelsa* M. Bieb., *Arbutus andrachne* L., *Quercus pubescens* Willd., *Pinus pallasiana* D. Don. in the first layer and with significant participation of *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner) Lassen, *Cistus creticus* subsp. *eriocephalus* (Viv.) Greuter & Burdet, *Ruscus aculeatus* L. – in the shrub layer. Other invasive species, such as *Fraxinus ornus* L., *Quercus ilex* L., *Rhamnus alaternus* L. and *Bupleurum fruticosum* L., are regularly found in communities. The most significant environmental and phytocenotic factors affecting the age structure ($p < 0.05$) are altitude ($r = -0.25$), the total projective cover of the shrub-grass cover ($r = +0.26$), exposure ($r = +0.21$ – $+0.28$) and the steepness ($r = -0.29$) of the slopes.

Key words: plant coenopopulations, age structure, invasive species, "Cape Martyan" protected area, Southern Coast of the Crimea.

Поступила в редакцию 01.06.20