

УДК 582.682.4:574.3:502.4(292.471)

Современное состояние и возрастная структура ценопопуляций *Daphne laureola* (Thymellaceae) на особо охраняемых природных территориях Южного берега Крыма

Бондаренко З. Д., Багрикова Н. А.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН
Ялта, Республика Крым, Россия
dreada2803@mail.ru, nbagriko@mail.ru

Цель исследований: на основании общепринятых методов и подходов оценить современное состояние и изучить возрастную структуру ценопопуляций *Daphne laureola* L. в полуприродных и естественных сообществах на особо охраняемых природных территориях Южного берега Крыма, имеющих разные категории охраны: Государственный природный заповедник «Ялтинский горно-лесной» (44°23'–44°34' с. ш., 33°57'–34°14' в. д.), Природный парк «Мыс Мартьян» (44°30'–44°31' с. ш., 34°15'–34°16' в. д.), Дендрологический парк и ботанический сад «Никитский ботанический сад» (44°30'–44°31' с. ш., 34°13'–34°15' в. д.). Установлено, что вид на обследованных территориях встречается в разных типах относительно сомкнутых древесно-кустарниковых сообществ, на высоте от 150 до 480 м н. у. м., на склонах разных экспозиций, крутизной от 5 до 45°. Онтогенетическая структура изученных ценопопуляций представлена тремя типами согласно классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой (1969, 1975): центрированные (ЦП 1, 6, 8, 9, 10), бимодальные (ЦП 2–5) и правосторонние (ЦП 7, 11), двумя типами по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013): зрелая (ЦП 1, 3, 6, 7, 9–11) и стареющая (ЦП 2, 4, 5, 8). Все описанные ценопопуляции являются нормальными, неполночленными, в большинстве из них абсолютный максимум приходится на молодые генеративные особи (28–59%). Низкие значения индекса восстановления (0,11–0,49) свидетельствуют о недостаточном потенциале вида в изученных фитоценологических условиях поддерживать свою структуру семенным размножением. Наиболее стабильные по возрастным состояниям ценопопуляции выявлены на высоте более 300 м н. у. м., на склонах крутизной 10–25°, в основном северо-восточной и восточной экспозиций, на территории природного заповедника «Ялтинский горно-лесной», в относительно сомкнутых дубово-грабово-кленовых или дубово-грабинниковых сообществах с участием *Pinus pallasiana* D. Don., *Cornus mas* L., *Acer campestre* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz.

Ключевые слова: инвазионный вид, ценопопуляция, возрастная структура, особо охраняемые природные территории, лесные сообщества, Южный берег Крыма.

ВВЕДЕНИЕ

Оценка современного состояния популяций, изучение возрастной структуры натурализовавшихся в условиях вторичного ареала чужеродных видов растений является одним из направлений исследований в рамках выполнения задач по сохранению видового разнообразия. Особого внимания требуют инвазионные виды, способные активно внедряться в разные типы растительных сообществ, включая естественные ценозы.

Daphne laureola L. (волчник или волчегородник лавровый) из семейства Thymelaeaceae – вечнозелёный кустарник высотой до 1 м из Средиземноморья. Блестящие, кожистые, темно-зеленые, продолговато-яйцевидные и заострённые на верхушке листья расположены на концах побегов (рис. 1). Душистые, зеленовато-жёлтые, трубчатые 4-лопастные цветки собраны в немного поникающие кисти. Плоды овальные, от черного до голубоватого цвета, содержат одно семя. Цветёт в марте–апреле, плоды созревают в июле. Размножается как семенами, так и корневыми побегами. Растение ядовито для человека и при прикосновении может вызвать контактный дерматит.



Рис. 1. *Daphne laureola* в естественных дубово-грабово-кленовых сообществах на особо охраняемой природной территории ГПЗ «Ялтинский горно-лесной» (a) и молодое генеративное растение (b) (фото З. Д. Бондаренко)

На территории Крымского полуострова *D. laureola* в культуре в Никитском ботаническом саду с 1824 года, на Южном берегу Крыма (ЮБК) от Алупки до Никиты как одичавший вид в садах, парках и по балкам, как подлесок в тенистых местах приводился с конца XIX в., единичные особи отмечены в лесах на северном макросклоне Крымских гор на высоте более 600 м н. у. м. В настоящее время на ЮБК *Daphne laureola* является инвазионным видом со статусом 2, так как натурализовавшиеся растения с высоким постоянством встречаются от Фороса до Никиты не только в лесопарковых насаждениях в населенных пунктах, но и на особо охраняемых природных территориях (ООПТ), имеющих разные категории охраны: Государственный природный заповедник «Ялтинский горно-лесной», Природный парк «Мыс Мартьян», Дендрологический парк и ботанический сад «Никитский ботанический сад» на высоте от 130 до 440 м н. у. м. в разных типах лесных сообществ, в том числе в смешанных крымскососново-грабово-дубовых, дубово-грабово-кизильовых, дубово-грабинниковых и субсредиземноморских гемиксерофильных пушистодубово-грабинниково-можжевельниковых лесах на коричневых или буро-коричневых лесных почвах (Багрикова, 2014; Багрикова и др., 2021).

Цель исследований: оценить современное состояние и изучить возрастную структуру ценопопуляций *D. laureola* на особо охраняемых природных территориях южного берега Крыма в различных эколого-ценотических условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования по изучению возрастной структуры ценопопуляций *D. laureola* проведено на трех заповедных территориях Южного берега Крыма: ГПЗ «Ялтинский горно-лесной», ПП «Мыс Мартьян» и ДП и БС «Никитский ботанический сад».

ООПТ «Ялтинский горно-лесной» (14,5 тыс. га, координаты 44°23'–44°34' с. ш., 33°57'–34°14' в. д.), получивший заповедный статус государственного природного заповедника в 1973 году, находится в административном городском округе Ялты от Фороса до Гурзуфа и занимает южный макросклон главной гряды Крымских гор на протяжении 40 км. Высотное расположение территории от уреза Черного моря до яйл: Ай–Петринской, Ялтинской и Никитской. Значительная часть территории находится в пределах высот 380–1200 м н. у. м.

На большей части территории заповедника представлена естественная растительность. Две трети площади занимают хвойные и широколиственные леса. На платообразной вершине главной гряды леса сменяются горно-степной, луговой растительностью и томилярными сообществами. На территории заповедника находятся объекты городской инфраструктуры, проходят дороги общего пользования, на многих участках он граничит с сельхозугодьями и населенными пунктами (Бондаренко и др., 2015).

ООПТ «Мыс Мартьян» (240 га, 44°30'–44°31' с. ш., 34°15'–34°16' в. д.) образована как государственный природный заповедник в 1973 году, с 2015 года имеет статус природного парка регионального значения. Находится в 6 км восточнее Ялты. Южная граница – морская, северная проходит вдоль трассы Ялта – Симферополь, восточная – земли санатория «Ай-Даниль», западная – земли Никитского ботанического сада. Расположен в пределах высот от 0 до 240 м н. у. м. В растительности доминируют пушистодубовые и высокоможжевеловые сообщества, встречаются леса из *Pinus pallasiana* D. Don, в прибрежной зоне – лесные сообщества с участием *Arbutus andrachne* L., *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 (Плугатарь и др., 2018).

Никитский ботанический сад (НБС) создан 1812 году с целью сохранения, изучения, акклиматизации, размножения в специально созданных условиях и эффективного хозяйственного использования редких и типичных видов местной и мировой флоры путем создания, пополнения и сохранения ботанических коллекций, проведения соответствующей научной, образовательной и просветительской работы. В 1975 году природоохранный статус ботанический сад «Никитский ботанический сад» получила территория 881,6 га, которая расположена в границах городских округов Ялты, Алушты, Симферопольского и Джанкойского районов. С 2015 года ООПТ «Никитский ботанический сад» имеет природоохранный статус дендрологический парк и ботанический сад регионального значения. Уникальным является Арборетум (44°30'–44°31' с. ш., 34°13'–34°15' в. д.), расположенный в наиболее развитой рекреационной зоне ЮБК, в нижнем приморском поясе, в пределах высот от 0 до 240 м н. у. м., в 6 км восточнее Ялты. В четырех парках на площади 48 га собрано свыше 2 тысяч видов деревьев и кустарников из разных регионов Земного шара (Багрикова, 2014; Интродукция и селекция..., 2015). В Арборетуме, в том числе в «Чертовой балке», где проводились исследования, сохранились участки с естественной растительностью из пушистодубово-можжевеловых, пушистодубово-сосновых и других сообществ, в которых встречаются различные одичавшие интродуценты.

В работе использованы общепринятые популяционно-онтогенетические, геоботанические методы. В фитоценозах сделаны геоботанические описания с применением шкалы Ж. Браун-Бланке (Миркин и др., 2001). При описании эколого-ценотических 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 2021 году в разных типах растительных сообществ заложено 63 площадки 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/>).

Онтогенетическую структуру ценопопуляций *D. laureola* изучали с применением общепринятых методов Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1988). Полночленность ценопопуляций установлена по степени представленности в спектре возрастных состояний. Для детальной характеристики ценопопуляций использовали следующие демографические показатели: экологическая плотность – число особей на единицу пространства, которое фактически занято ценопопуляцией, то есть с учетом площадок, где вид присутствует (Одум, 1975), эффективная плотность – число генеративных особей на единицу площади

(Животовский, 2001), индекс восстановления ($I_v = (j+im+v) / (g_1+g_2+g_3)$) – число потомков на одну генеративную особь в данный момент времени (Ценопопуляции..., 1988; Жукова, 1995; Жукова, Полянская, 2013) и индекс старения ($I_s = (ss+s) / (j-s)$) – соотношение особей постгенеративного ($ss-s$) возрастного состояния к общему количеству особей в ценопопуляции (Глотов, 1998). Тип ценопопуляций определяли по классификациям А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975) и «дельта–омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013), основанной на совместном использовании индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω).

Периодизация онтогенеза установлена на основе описанных ранее возрастных состояний *D. laureola*. Особыми признаками онтогенетического спектра для определения возрастной структуры являются количество и размер листьев, количество филлоидов основного стебля, наличие генеративных почек, строение корневой системы, габитуальное состояние растений и состояние основных побегов (Расевич, Дідух, 2007). 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 (g_1), средне- или зрелое генеративное (g_2), поздне- или старое генеративное (g_3); в постгенеративном – субсенильное (ss) и сенильное (s).

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

В результате проведенных исследований описано 11 ценопопуляций (ЦП), 9 из которых выделены на территории ГПЗ «Ялтинский горно-лесной» и по одной – в ПП «Мыс Мартыан», ДП и БС «Никитский ботанический сад».

ЦП 1 (Шайтан-Мердвен) (44.421168 N, 33.859761 E) находится в западной части ГПЗ «Ялтинский горно-лесной», на территории Оползневского лесничества, где занимает склоны юго-восточной экспозиции или борта и тальвеги балок, крутизной 15–30°, на высоте 420–480 м н. у. м. (рис. 2). Растения *D. laureola* произрастают вдоль тропы «Чертова лестница», расположенной между горами Мердвен-Кая и Исар-Кая, а также в древесно-кустарниковых сообществах севернее пос. Олива. Растительность представлена в основном достаточно сомкнутыми (0,6–0,8) дубово-грабинниковыми сообществами, в которых в первом ярусе доминирует *Quercus pubescens* Willd., во втором – *Carpinus orientalis* Mill., *Cornus mas* L., в подлеске – *Juniperus deltoides* R.P. Adams. Реже встречаются *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Pinus pallasiiana*. В кустарниковом ярусе с высоким постоянством отмечаются *Berberis aquifolium* Pursh, редко – *Laburnum anagyroidis* Medik. Общее проективное покрытие (ОПП) травяного и кустарничкового яруса, в котором доминируют *Ruscus aculeatus* L., *Hedera helix* L., *Euphorbia amygdaloides* L., представители родов *Carex*, *Viola*, – от 25 до 60 %. Изученный вид распределен неравномерно, количество растений варьирует от 4 до 31, в большинстве случаев отмечается от 4 до 22 растений / 100 м², при средней экологической плотности – 14,2 особей, эффективной плотности – менее 4 средневозрастных (g_2) генеративных растений на единицу площади. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 1 является неполночленной, центрированного типа с пиком на молодых генеративных особях (g_1 – 44 %), по классификации «дельта–омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к зрелой (табл.; рис. 3.).

ЦП 2, 3, 4, 5 находятся на территории Ливадийского лесничества ГПЗ «Ялтинский горно-лесной». ЦП 2–4 расположены по обеим сторонам от дороги, идущей от Севастопольского шоссе до Бахчисарая; ЦП 5 – выше Севастопольского шоссе, в окрестностях пос. Горное.

ЦП 2 (Учан-Су) (44.48964–44.488326 N, 34.09617–097872 E) занимает достаточно большую площадь – от пос. Куйбышево до основания Штангеевской тропы, находится с левой

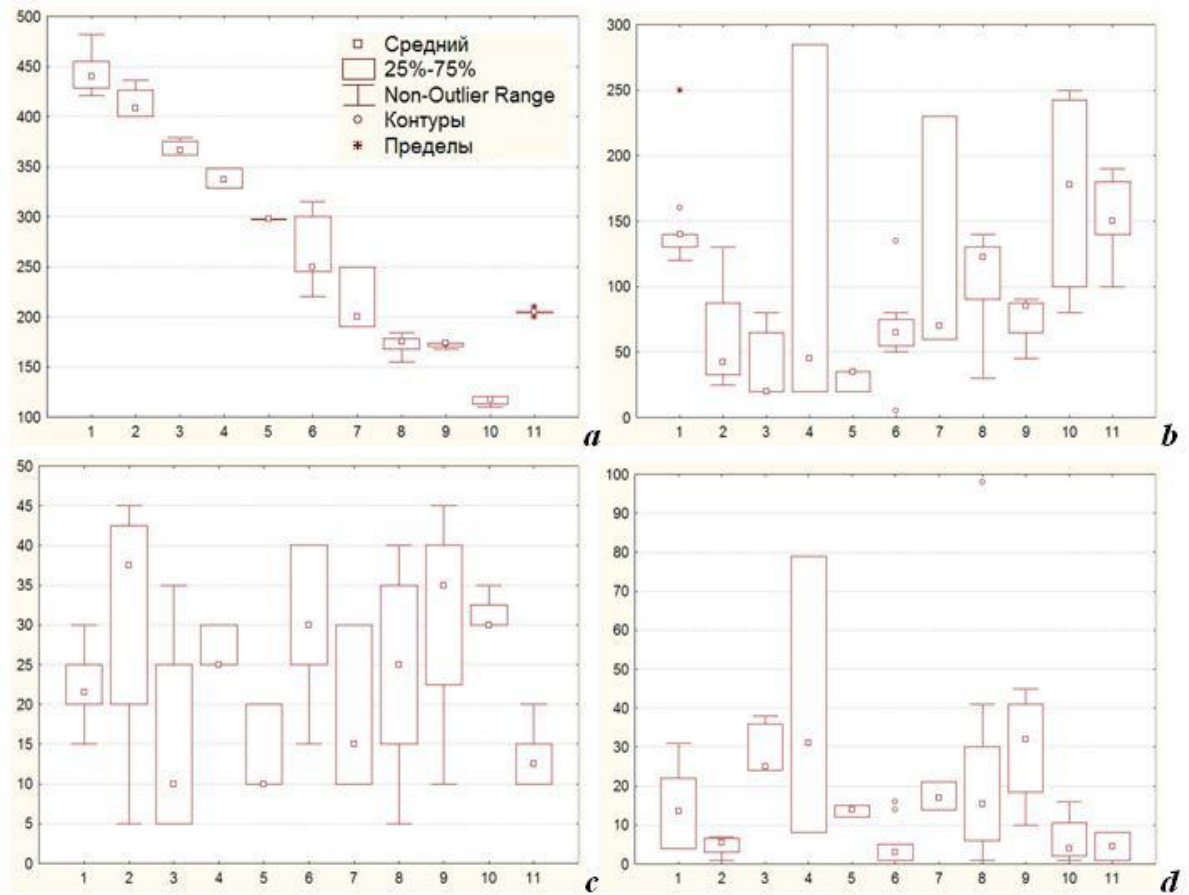


Рис. 2. Эколого-фитоценологическая характеристика условий мест произрастания *Daphne laureola* на особо охраняемых природных территориях ЮБК
 a – высота над уровнем моря (м); b – экспозиция склонов; c – крутизна склонов (°); d – количество (особей / 100 м²). По оси абсцисс: 1–11 – ценопопуляции.

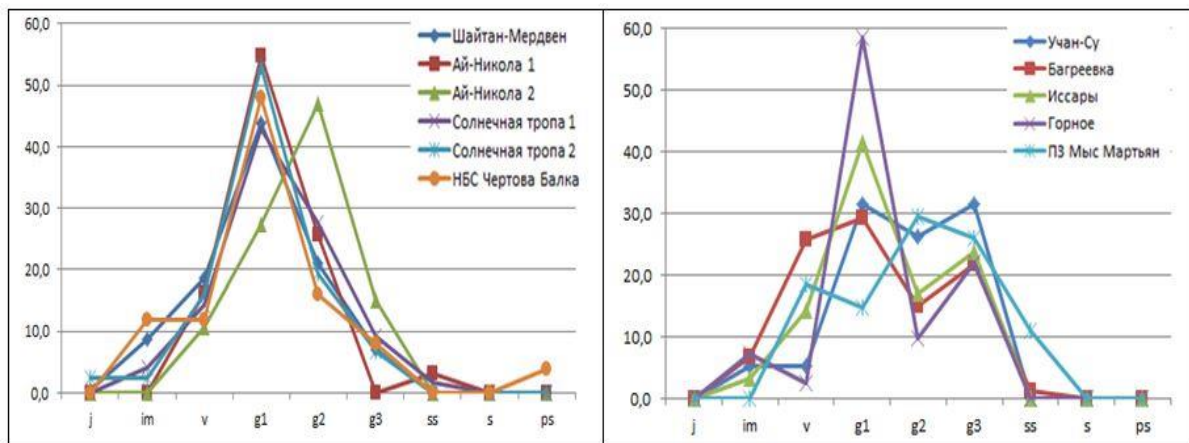


Рис. 3. Возрастной спектр ценопопуляций *Daphne laureola* на особо охраняемых природных территориях Южного берега Крыма

Таблица
 Тип и демографические параметры состояния ценопопуляций *Daphne laureola*

ЦП	Количество особей	ЭкПл (M±m)	ЭфПл (M±m)	Соотношение онтогенетических групп, % (j+im):v:(g ₁ +g ₂ +g ₃):(ss+s) и тип ЦП	I в	I с	Индекс возрастной (Δ)	Индекс эффективности (ω)
Шайтан-Мердвен	171	14,2±2,7	3,6±0,2	9,4:18,7:71,9:0 центрированная зрелая	0,39	0,00	0,50	0,82
Учан-Су	19	4,8±1,3	1,7±0,1	5,3:5,3:89,4:0 бимодальная стареющая	0,12	0	0,68	0,72
Багреевка	147	29,4±3,1	4,4±0,2	6,8:25,9:65,9:1,4 бимодальная зрелая	0,49	0,01	0,54	0,74
Иссары	118	39,3±20,9	10,0±1,8	3,4:14,4:82,2:0 бимодальная стареющая	0,22	0	0,58	0,78
Горное	41	13,7±0,9	1,3±0,1	7,3:2,4:90,3:0 бимодальная стареющая	0,11	0	0,57	0,80
Ай-Никола 1	31	5,0±2,0	2,7±0,4	0:16,1:80,7:3,2 центрированная зрелая	0,20	0	0,54	0,88
Ай-Никола 2	66	17,3±2,0	7,7±0,6	0:10,6:89,4:0 правосторонняя стареющая	0,12	0	0,64	0,79
Солнечная тропа 1	238	23,8±9,1	7,3±0,8	4,2:14,3:79,8:1,7 центрированная стареющая	0,23	0,02	0,56	0,82
Солнечная тропа 2	119	29,8±7,5	5,8±0,6	5,0:16,0:79,0:0 центрированная зрелая	0,27	0	0,51	0,85
НБС, Чертова балка	25	6,3±3,4	4,0±0	12,0:12,0:72,0:4,0 центрированная зрелая	0,33	0,04	0,51	0,78
Мыс Мартьян	27	4,5±1,3	1,3±0,1	0:18,5:70,4:11,1 правосторонняя стареющая	0,26	0	0,67	0,66

Примечание к таблице. ЭкПл – экологическая плотность (особей/100 м²); ЭфПл – эффективная плотность (особей/100 м²).

и правой стороны от дороги на Учан-Су, на склонах северо-восточной и восточной экспозиций, крутизной до 45°, на высоте 400–435 м н. у. м. Растительность представлена сомкнутыми (0,8) дубово-грабовыми сообществами. В первом и втором ярусах доминируют *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Carpinus betulus* L., с меньшим покрытием отмечается *Sorbus torminalis*, *Pinus pallasiana*. В подлеске преобладает *Cornus mas*, кустарниковый ярус не выражен. В ценопопуляции выявлено небольшое количество особей *D. laureola* (от 1 до 6 на 100 м²), при средней экологической плотности – 5 растений, эффективной плотности – менее 2 генеративных особей на единицу площади, что вероятнее всего, обусловлено высокими показателями крутизны склонов 35–45°, а также высокой сомкнутостью древесного яруса (рис. 2). Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой

(Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.) ЦП 1 является неполночленной, бимодального типа с вершинами на молодых ($g_1 - 32\%$) и старых ($g_3 - 32\%$), генеративных особях; по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к стареющей (табл.; рис. 3).

ЦП 3 (Багреевка) (44.5105148 N, 34.2532261 E) находится с левой стороны от дороги на Учан-Су, недалеко от часовни в память жертв репрессии «Багреевка», занимает склоны северо-восточной и восточной экспозиций, в том числе борта и тальвеги балок, крутизной $5-45^\circ$, на высоте 360–380 м н. у. м. Растительность представлена относительно сомкнутыми (0,6–0,7) сосново-дубово-грабовыми сообществами. В первом ярусе доминируют *Pinus pallasiana*, *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, с высоким постоянством встречаются *Fraxinus excelsior* L., во втором ярусе преобладают *Sorbus torminalis*, *Acer campestre* L. Подлесок хорошо выражен, в нем доминирует *Cornus mas*, реже встречаются *Juniperus deltoides*, разные виды рода *Crataegus*. В кустарниковом ярусе кроме *D. laureola* с невысоким обилием отмечаются *Pyracantha coccinea* M. Roem., *Rosa canina* L., разные виды рода *Euonymus*. ОПП травяного и кустарничкового яруса от 20 до 70 %, в нем с обилием до 2 баллов встречаются *Dactylis glomerata* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv., представители родов *Viola*, *Carex*, а также семейства Fabaceae. Растения *D. laureola* распределены по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 25 до 38. ЦП 3 отличается высокими показателями экологической плотности (29,4 особей / 100 м²) при низкой эффективной плотности – менее 5 генеративных растений на единицу площади. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.) ЦП 3 является неполночленной, бимодального типа с вершинами на молодых ($g_1 - 29\%$) и старых ($g_3 - 22\%$) генеративных особях; при этом на виргинильные (v) растения приходится не менее 26 %, поэтому по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к зрелой (табл.; рис. 3).

ЦП 4 (Иссары) (44.5105148 N, 34.2532261 E) находится с левой стороны от дороги, идущей от пос. Куйбышево до крепости Учан-Су-Иссар, на склоне северо-восточной экспозиции, крутизной $25-35^\circ$, на высоте 330–350 м н. у. м., занимает борта и тальвеги балок. Растительность представлена относительно сомкнутыми (0,7–0,9) сосново-дубово-грабинниковыми сообществами. В первом ярусе доминируют *Pinus pallasiana*, *Quercus petraea*, иногда встречается *Fraxinus excelsior*, во втором ярусе и подлеске преобладают *Carpinus orientalis*, *Acer campestre*, менее представлена *Sorbus torminalis*. В кустарниковом ярусе кроме *D. laureola* с невысоким обилием отмечаются *Pyracantha coccinea*, *Laburnum anagyroidis*. ОПП травяного и кустарничкового яруса от 20 до 70 %, в нем значительный процент участия приходится на *Hedera helix*, *Dentaria quinquefolia* M. Bieb., *Aegonychon purpureo-coeruleum* Holub, *Carex halleriana* Asso, представителей рода *Viola*, а также семейства Fabaceae. Растения *D. laureola* распределены по территории неравномерно, количество особей на площадках варьирует значительно – от 8 до 79. При этом наибольшее количество растений отмечено по днищу относительно широкой балки. ЦП 4 отличается самыми высокими значениями экологической плотности (39,4 особей / 100 м²), однако показатель эффективной плотности относительно низкий – 10 генеративных растений на единицу площади. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.) ЦП 3 является неполночленной, бимодального типа с вершинами на молодых ($g_1 - 42\%$) и старых ($g_3 - 24\%$) генеративных особях, по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к стареющей (табл.; рис. 3).

ЦП 5 (Горное) (44.5105148 N, 34.2532261 E) находится севернее пос. Горное (бывший санаторий «Горная здравница») с правой стороны от ул. Лесная, на северо-восточных склонах балки, крутизной $10-20^\circ$, на высоте 290–295 м н. у. м. Растительность представлена сомкнутыми (0,8–0,9) дубово-грабинниково-кизильовыми сообществами. В первом ярусе доминируют *Quercus pubescens*, во втором ярусе преобладает *Carpinus orientalis*, с высоким постоянством встречается *Sorbus torminalis*, в подлеске доминирует *Cornus mas*. В кустарниковом ярусе кроме *D. laureola* с невысоким обилием отмечаются *Berberis aquifolium*,

Rosa canina, разные виды рода *Euonymus*. ОПП травяного и кустарничкового яруса от 20 до 70 %, в нем значительный процент участия приходится на представителей семейства Fabaceae. Растения *D. laureola* распределены по территории равномерно, количество особей на площадках варьирует незначительно – от 12 до 15. В ЦП 5 показатель экологической плотности (13,7 особей / 100 м²) близок к таковому в ЦП 1, однако эффективная плотность составляет менее 2 средневозрастных (g_2) генеративных растений на единицу площади. При этом пик приходится на молодые (g_1 – 59 %) генеративные особи, поэтому согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 5 является неполночленной, но бимодального типа, так как к старым генеративным особям (g_3) относится 22 % растений. По классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) ЦП 6 относится к стареющей (табл.; рис. 3).

ЦП 6–9 находятся на территории Алушкинского лесничества ГПЗ «Ялтинский горно-лесной»: ЦП 6, 7 – на склонах горы Ай-Никола, севернее пос. Ореанда, ЦП 8, 9 – на отрезке Солнечной (или Царской) тропы, идущей от Гаспры до Ореанды.

ЦП 6 (Ай-Никола 1) (44.457433 N, 34.125659 E) находится в основании горы Ай-Никола, в основном на склонах северо-восточной и восточной экспозиций, крутизной от 15 до 35°, на высоте 220–320 м н. у. м., занимает верхнюю часть и борта балки. Растительность представлена сомкнутыми (0,7–0,9) дубово-сосново-грабниковыми сообществами. В первом ярусе доминируют *Quercus petraea*, *Pinus pallasiana*, с высоким постоянством встречаются *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior*, во втором ярусе преобладают *Sorbus torminalis*, *Acer campestre*, в подлеске доминирует *Cornus mas*. В кустарниковом ярусе кроме *D. laureola* с высоким постоянством отмечаются *Berberis aquifolium*, *Euonymus latifolius* (L.) Mill., *E. verrucosus* Scop., *Hippocrepis emerus* subsp. *emeroides* (Boiss. & Spruner.) Lassen. ОПП травяного и кустарничкового яруса от 50 до 80 %, в нем значительный процент участия приходится на *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus*, *R. hypoglossum* L. *Euphorbia amygdaloides*, представителей родов *Viola*, *Carex*, а также семейств Fabaceae, Orchidaceae, Apiaceae. В ЦП 6 выявлено небольшое количество особей *D. laureola* (от 3 до 7 / 100 м²), но она отличается от всех описанных ценопопуляций, так как в ней отсутствуют старые (g_3) генеративные особи, выявлено наибольшее количество растений, находящихся в субсенильном (ss) возрастном состоянии, а пик в возрастном спектре приходится на молодые (g_1 – 55 %) генеративные особи (рис. 3). При средней экологической плотности – 5 растений, показатель эффективной плотности в ЦП 6 – менее 3 средневозрастных генеративных особей на единицу площади. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 6 является неполночленной, центрированного типа; по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к зрелой (табл., рис. 3).

ЦП 7 (Ай-Никола 2) (44.457337 N, 34.131286 E) находится в нижней части балки, идущей в восточном направлении в основании горы Ай-Никола. Растения *D. laureola* в основном произрастают по тальвегу балки, а также на склонах разных экспозиций, крутизной от 10 до 30°, на высоте 180–250 м н. у. м. Древесно-кустарниковый и травянистый ярус имеет значительное сходство с составом сообществ, описанных для ЦП 6, но *Quercus petraea* заменяется на *Q. pubescens*, значительный процент участия приходится на *Sorbus domestica* L., в кустарниковом ярусе с высоким постоянством отмечаются *Cotinus coggygria* Scop., *Ligustrum vulgare* L. Растения *D. laureola* распределены по территории относительно равномерно, количество особей на площадках больше, чем в ЦП 6 и варьирует от 14 до 22. ЦП 7 отличается от других ценопопуляций средними показателями экологической (17,3 особей / 100 м²) и эффективной (до 8 средневозрастных генеративных растений) плотности. В возрастном спектре пик приходится на средневозрастные (g_2 – 47 %) генеративные особи. Поэтому, согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 7 является неполночленной, правостороннего типа, а по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к стареющей (табл.; рис. 3).

ЦП 8 (Солнечная тропа 1) (44.445465 N, 34.127842 E) находится по обеим сторонам «Царской тропы», в ее центральной части, проходящей над землями санаторных комплексов «Горный» и «Palmira Palace» (пгт Гаспра), на склонах от северо-восточной до юго-восточной экспозиций, крутизной от 5 до 45°, на высоте 155–170 м н. у. м. Растительность представлена относительно сомкнутыми (0,7–0,8) пушистодубово-грабинниково-кизиловыми сообществами. В первом ярусе доминирует *Quercus pubescens*, с высоким постоянством встречаются *Fraxinus excelsior*, во втором ярусе и в подлеске преобладают *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*, часто отмечаются *Sorbus torminalis*, *Acer campestre*, *Juniperus deltoides*. В кустарниковом ярусе кроме *D. laureola* с высоким обилием и постоянством отмечается *Laburnum anagyroidis*, изредка *Rosa canina*, разные виды рода *Euonymus*. ОПП травяного и кустарничкового яруса от 20 до 70 %, в нем значительный процент участия приходится на *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix*, *Aegonychon purpureo-coeruleum*, представителей рода *Carex*. Растения *D. laureola* распределены по территории неравномерно, количество особей на площадках варьирует от 2 до 42, в большинстве случаев от 5 до 30. ЦП 8 отличается средними значениями экологической (23,8 особей / 100 м²) и эффективной (до 7–8 средневозрастных генеративных растений / 100 м²) плотности. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 8 является неполночленной, центрированного типа с пиком в возрастном спектре на молодых (g_1 – 43 %) генеративных растениях; но по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к стареющей (табл.; рис. 3).

ЦП 9 (Солнечная тропа 2) (44.450256 N, 34.128682 E), также как ЦП 8, описана в сообществах, через которые пролегает «Царская тропа», находится на участке от Стройгородка до Ореанды, в основном на склонах восточной экспозиции, крутизной 10–45°, на высоте 170–180 м н. у. м., занимает борта и тальвеги балок. Растительность по составу сходна с сообществами, описанными для ЦП 8, но отличается большей сомкнутостью древостоя, а также увеличением роли *Sorbus torminalis*, *Acer campestre* и значительным участием в сообществе *Pinus pallasiana*. Травяно-кустарничковый ярус имеет ОПП от 20 до 70 %. Растения *D. laureola* распределены по территории относительно равномерно, количество особей на площадках варьирует от 10 до 45, в основном от 19 до 40. ЦП 9 отличается высокими показателями экологической (29,8 особей / 100 м²) при низкой эффективной (менее 6 средневозрастных генеративных растений) плотности. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 9 является неполночленной, центрированного типа, с пиком в возрастном спектре на молодых (g_1 – 53 %) генеративных особях; по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к зрелой (табл.; рис. 3).

Еще две ценопопуляции *D. laureola* описаны на двух ООПТ: «Никитский ботанический сад» и «Мыс Мартыан».

ЦП 10 (НБС, Чертова балка) (44.512267 N, 34.229766 E) находится на территории Арборетума Никитского ботанического сада, в Чертовой балке, на крутых (30–35°) склонах восточной и юго-западной экспозиций, на высоте 120–130 м н. у. м., занимает борта балки. Растительность представлена сомкнутыми (0,8–0,9) пушистодубово-грабинниково-кленовыми сообществами, в которых значительный процент участия приходится на *Pinus pallasiana*, *Fraxinus excelsior*, *Cornus mas* и разные виды интродуцентов, например, *Quercus ilex* L., *Laurus nobilis* L., *Laburnum anagyroidis*, *Berberis aquifolium*, представителей рода *Lonicera*. При ОПП от 20 до 80 % в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix*. Растения *D. laureola* распределены по территории неравномерно, общая численность на площади 400 м² составила 25 особей, количество растений на площадках варьирует от 2 до 18, в большинстве случаев от 3 до 10. ЦП 10 отличается низкими значениями экологической (6,3 особей / 100 м²), но относительно высокими показателями эффективной (до 4 средневозрастных генеративных растений) плотности. Только в этой ценопопуляции выявлены постсенильные (ps) растения. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 10 является неполночленной, центрированного типа с пиком в возрастном спектре на молодых (g_1 – 48 %)

генеративных особях; но по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) – относится к зрелой (табл.; рис. 3).

ЦП 11 (Мыс Мартьян) (44.514508 N, 34.246383 E) находится в верхней части ООПТ «Мыс Мартьян», на склонах восточной и юго-западной экспозиций, крутизной 10–20°, на высоте более 200 м н. у. м. Растительность представлена разреженными (0,5–0,7) пушистодубово-можжевельново-сосновыми сообществами, в которых значительный процент участка приходится на *Carpinus orientalis*, отмечаются два вида можжевельников (*Juniperus excelsa*, *J. deltoides*). Из натурализовавшихся интродуцентов с высоким постоянством встречается *Fraxinus ornus* L. При ОПП от 50 до 80 % в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix*. Растения *D. laureola* распределены по территории равномерно, общая численность на площади 600 м² составила 27 особей, количество растений на площадках варьирует от 2 до 8. ЦП 11 отличается самыми низкими значениями экологической (4,5 особей / 100 м²) и эффективной (1–2 средневозрастных генеративных растений) плотности. Согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В. Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), ЦП 11 является неполночленной, правостороннего типа, в которой значительный процент участка приходится на средневозрастные (g_2 – 30 %) и старые (g_3 – 26 %) генеративные особи. Поэтому по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) она относится к стареющей (табл.; рис. 3). Вероятнее всего, относительно засушливые условия лимитируют семенное возобновление и дальнейшее распространение вида по территории.

Проведенные исследования показали, что все изученные ценопопуляции *D. laureola* являются нормальными, неполночленными, так как ни в одной из ЦП не были обнаружены проростки, в большинстве из них отсутствуют сенильные и субсенильные особи. Только в ЦП 10 (НБС, Чертовая балка) отмечено постсенильное растение, ювенильные растения найдены в двух ценопопуляциях: ЦП 1 Шайтан-Мердвен и ЦП 9 Солнечная тропа 2, а доля имматурных особей в большинстве изученных ЦП не превышает 10 %. Такая структура ценопопуляций может быть обусловлена несколькими причинами: нерегулярным прорастанием семян в неблагоприятные годы, недостаточным количеством семян, так как в период вегетации растения подвергаются антропогенному влиянию (активно используются местным населением для среза в букеты), тогда как для растений характерны большое количество прикорневых отпрысков и побегов. Эти же причины, вероятно, послужили тому, что в ЦП 6, 7 (Ай-Никола 1 и 2), ЦП 11 Мыс Мыртыян отсутствовали имматурные растения. Следует отметить, что в ЦП 6 Ай-Никола 1 также не выявлены старые генеративные (g_3) растения. Достаточно высокий процент виргинильных растений (от 10,6 до 25,9 %) в прегенеративной фазе обеспечивают непрерывное пополнение генеративных растений в большинстве изученных ценопопуляций. Однако в ЦП 5 Горное и ЦП 2 Учан-Су их доля невелика и составляет 2,4 и 5,3 %, соответственно. Преобладание генеративных особей (табл.; рис. 3) в большинстве ценопопуляций связано с наибольшей продолжительностью жизни растения в этом онтогенетическом состоянии.

Наиболее стабильные ценопопуляции выявлены на территории ГПЗ «Ялтинский горно-лесной», где на площади 5300 м² отмечено произрастание 950 особей *D. laureola*. Экологическая плотность популяции, в целом, составила 17,9 особей / 100 м², эффективная плотность – до 5 особей / 100 м². В возрастном спектре преобладают молодые (g_1) – 41,8 %, средневозрастные (g_2) – 22,6 %) генеративные растения. На ювенильные (j) особи приходится 0,4 %, имматурные (im) – 4,8 %, виргинильные (v) – 16,2 %, старые генеративные (g_3) – 13,4 %, субсенильные (ss) – 0,7 %. В целом, популяцию можно охарактеризовать как нормальную, неполночленную с центрированным возрастным спектром и пиком на молодых генеративных растениях. Согласно индексам возрастности ($\Delta=0,55$) и эффективности ($\omega=0,80$), популяция на территории заповедника имеет переходный характер от зрелой к стареющей.

Все изученные ЦП можно разделить по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001; Жукова, Полянская, 2013) на две группы: зрелые и стареющие, в которых по онтогенетическому спектру, согласно классификации Т. А. Работнова, А. А. Уранова, О. В.

Смирновой (Работнов, 1969; Уранов, Смирнова, 1969; Уранов, 1975 и др.), выделяется три типа: центрированные, бимодальные и правосторонние.

Среди «зрелых» преобладают ценопопуляции с онтогенетическим спектром центрированного типа, в которых пик приходится на молодые генеративные растения (g_1): ЦП 1 Шайтан–Мердвен, ЦП 6 Ай-Никола 1, ЦП 9 Солнечная тропа 2 и ЦП 10 НБС, Чертова балка. К ценопопуляциям с правосторонним типом, в которых доминируют средневозрастные генеративные растения (g_2), относится ЦП 7 Ай-Никола 2 и ЦП 11 Мыс Мартьян. В ЦП 3 Багреевка с бимодальным типом абсолютный максимум приходится на молодые генеративные растения (g_1), второй пик – на старые генеративные растения (g_3). В группе «стареющих» преобладают ценопопуляции с бимодальным типом: ЦП 2 Учан-Су, ЦП 4 Иссары, ЦП 5 Горное, тогда как только одна ценопопуляция (ЦП 8 Солнечная тропа 1) имеет центрированный тип (табл.; рис. 3).

Средняя плотность изученных ценопопуляций изменяется от 4,5 особей / 100 м² (ЦП 11 Мыс Мартьян) до 39,3 особей / 100 м² (ЦП 4 Иссары) при разном общем количестве особей от 19 (ЦП 2 Учан-Су) до 238 (ЦП 8 Солнечная тропа 1). Эффективная плотность во всех ЦП по значению гораздо меньше экологической, что подтверждает их тип «стареющие и зрелые». При достаточно низких показателях индекса восстановления (I_v – 0,11–0,49) (табл.), отражающего незначительное количество растений, находящихся в прегенеративном состоянии (Жукова, Полянская, 2013), изученные ЦП относятся к группе «неустойчивых», так как подростов слишком мало, чтобы перейти во взрослую фракцию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изученные ЦП характеризуются одновершинными или двувершинными возрастными спектрами, в которых максимумы располагаются в молодой (g_1) или средневозрастной (g_2) генеративной частях. По классификации А. А. Уранова, О. В. Смирновой они относятся к нормальным, неполночленным с бимодальным, центрированным и правосторонним онтогенетическим спектром. По классификации «дельта-омега» изучаемые ЦП разделились на два типа: зрелые и стареющие. Полученные нами данные подтвердили и дополнили сведения, приведенные другими авторами (Расевич, Дідух, 2007), о распространении, а также возрастной структуре ценопопуляций *D. laureola* на Южном берегу Крыма.

Наиболее стабильные по возрастным состояниям ЦП выявлены на территории ООПТ «Ялтинский горно-лесной» в относительно сомкнутых лесных сообществах, произрастающих в основном по бортам или тальвегам балок. 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 *D. laureola* проходят полный онтогенез. Выявленные особенности возрастной структуры, а также распространение изученного вида в полуприродных и естественных сообществах на особо охраняемых природных территориях ЮБК являются подтверждением его инвазионного статуса.

Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» по теме № 0829-2019-0037.

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>

Багрикова Н. А., Бондаренко З. Д., Резников О. Н. Об инвазии *Daphne laureola* (Thymellaceae) в растительные сообщества на территории заповедников Южного берега Крыма // Наука юга России. – 2021. – Т. 17, № 3. – С. 72–79. – DOI: 10.7868/S25000640210309.

Бондаренко З. Д., Жигалова Т. П., Гавриш Е. А. Аннотированный список высших сосудистых растений Ялтинского горно-лесного природного заповедника // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». 2015. – Вып 6. – С. 332–402.

- 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.
- 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., 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.
- Интродукция и селекция декоративных растений в никитском ботаническом саду (современное состояние, перспективы развития и применение в ландшафтной архитектуре) / Ю. В. Плугатарь, В. П. Коба, З. К. Клименко и др. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 432 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломещ А. И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
- 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 ценоценозов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1969. – Т. 74, № 1. – С. 147–149.
- Расевич В. В., Дідух Я. П. Структура популяцій *Daphne laureola* L. на межі їх ареалу // Український ботанічний журнал. – 2007. – Т. 64, № 3. – С. 393–410.
- Уранов А. А. Возрастной спектр ценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологический 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.
- The Plant List. 2013 [Электронный ресурс] Режим доступа <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения 05.07.2021)

Bondarenko Z. D., Bagrikova N. A. Current state and age structure of cenopopulations of *Daphne laureola* (Thymellaceae) on Protected Areas of the Southern Coast of the Crimea // Ekosistemy. 2021. Iss. 27. P. 36–47.

The aim of the research is to study the current state and the age structure of *Daphne laureola* cenopopulations in semi-natural and natural communities in Protected Areas of the Southern coast of the Crimea, with different categories of protection: State Nature Reserve "Yalta Mountain-Forest" (44°23'–44°34'N, 33°57'–34°14'E), Nature Park "Cape Martyan" (44°30'–44°31'N, 34°15'–34°16'E), Dendrological Park and Botanical Garden "Nikitsky Botanical Garden" (44°30'–44°31'N, 34°13'–34°15'E) on the bases of generally accepted methods and approaches. It was found that in the studied territories the species grows in different types of relatively closed tree and shrub communities, at an altitude of 150 to 480 m above sea level, on the slopes of different exposures from 5 to 45°. The ontogenetic structure of the studied cenopopulations is represented by three types) according to the classification of A. A. Uranov, O. V. Smirnova (1969, 1975): centered (CP 1, 6, 8, 9, 10), bimodal (CP 2–5) and right-hand (CP 7, 11) and two types according to the "delta-omega" classification (Zhukova, Polyanskaya, 2013): mature (CP 1, 3, 6, 7, 9–11) and aging (CP 2, 4, 5, 8). All of the described cenopopulations are normal, incomplete, and it should be noted that young generative individuals (28–59 %) get the absolute maximum in majority of them. Low values of the recovery index (0,11–0,49) indicate the insufficient potential of the to maintain its structure by seed reproduction species in the studied phytocenotic conditions. The most stable Cenopopulations in terms of age were registered at the altitude of more than 300 m above sea level, mostly on slopes of North-Eastern and Eastern exposures with 10–25°, on the territory of the "Yalta mountain-forest" Nature Reserve, in relatively closed oak-hornbeam-maple or oak-hornbeam communities dominated by *Pinus pallasiana* D. Don., *Cornus mas* L., *Acer campestre* L., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz.

Key words: invasive species, cenopopulations, age structure, Protected Areas, forest communities, the Southern Coast of the Crimea.

Поступила в редакцию 19.07.21

Принята к печати 19.08.21