



Геоботаніка, екологія, структура популяцій та охорона рослинного світу

В.В. РАСЕВИЧ, Я.П. ДІДУХ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
vrasevich@bigmir.net

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *DAPHNE LAUREOLA* L. НА МЕЖІ ЇХ АРЕАЛУ

Ключові слова: віталітетний аналіз, вікова структура, просторова структура, популяція, Daphne laureola, Крим, Марокко

Єдиним видом роду *Daphne* L., ареал якого на території України останнім часом активно розширюється, є *D. laureola*. Центр походження виду знаходиться у Середземномор'ї. Вважається, що цей вічнозелений кущ, характерний елемент середземноморської флори, завезено із Західної Європи в Нікітський ботанічний сад ще в XIX ст. [12]. Тепер у Криму це адвентивний вид, що швидко дичавіє і поширюється в порушених ценозах, парках, садах Південного берега Криму (ПБК) [16]. У вітчизняній літературі можна знайти небагато, переважно фрагментарних, згадок про *D. laureola* [8, 12, 16, 19, 20, 22].

У Криму вид квітує наприкінці лютого — на початку березня. Чорні ягоди дозрівають у середині літа [16]. Рослину використовують у традиційній медицині для лікування злоякісних і доброякісних пухлин [26]. Хімічні сполуки, що мають лікарські властивості, містяться у різних частинах рослин (дафнетин, дафнін, лінарин тощо) [19]. Спеціальні дослідження статевої

структури популяцій, консортивних зв'язків цього виду та екологічних особливостей їх біотопів ведуться в Іспанії [24, 25], США та Великій Британії [26]. Відомості про синтаксономічну належність рослинних угруповань за участю *D. laureola* наводять грецькі, німецькі та португальські фітосоціологи [27, 29]. В Україні приділяється недостатня увага цьому представнику середземноморської флори. Тому важливим завданням авторів було з'ясувати популяційну структуру, хорологію, деякі питання систематики та характер екологічних зв'язків *D. laureola*.

Матеріали та методи досліджень

Протягом 2005—2006 рр. ми аналізували стан ценопопуляцій *D. laureola*, що знаходяться на північній (Південний берег Криму) та південній (Атлаські гори, Марокко) межах ареалу. Встановлено консортивні зв'язки [7, 8], особливості біології, хорології, аут- і синекології виду. Застосовувалися демекологічні підходи, а саме: встановлення наявності насінневого банку, чисельність, щільність, онтогенетичний спектр, вікова і просторова структура популяцій. З'ясовано стратегію виду [4, 11, 18, 23], синтаксономічну належність за класифікацією Браун—Бланке [21].

Віталітетну структуру визначали на основі індексу якості Q, який обчислювали за формулою $Q = (A+B)/2$, де A і B — кількість особин, відповідно, першого і другого класів віталітету. Отримане за формулою значення порівнювали з числом особин третього класу життєвості (C). Якщо $C = Q$, популяція є рівноважною, $C > Q$ — процвітаючою, якщо ж $C < Q$, то популяція вважається депресивною [10, 11, 13, 17]. Для проведення власне віталітетного аналізу вихідні показники знімали безпосередньо у природі (ценопопуляції Криму) та із зібраного у вересні 2005 р. в Атласі гербарного матеріалу. Крім цього, окремо визначали ступінь скорельованості параметричних показників, проводили їх факторний аналіз.

Інтегральну оцінку вікового стану популяцій давали на основі кількох індексів:

відновлення

$$I_{\text{відновлення}} = \frac{\sum_{i=1}^{p-v} n_i \times 100}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i},$$

старіння популяції

$$I_{\text{старіння}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_3-s} n_i \times 100}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i},$$

генеративності

$$I_{\text{генеративності}} = \frac{\sum_{i=1}^{g_1-g_3} n_i \times 100}{\sum_{i=1}^{p-s} n_i},$$

де $p \dots s$ — вікові спектри особин у кожній популяції. За співвідношенням індексів старіння та відновлення знаходили індекс вікової структури:

$$I_{\text{вікової структури}} = I_{\text{старіння}} / I_{\text{відновлення}} [13].$$

Для з'ясування ступеня подібності досліджуваних популяцій і тотожності таксонів проведено ієрархічний кластерний аналіз [1]. Популяційний матеріал обробляли за стандартними методиками [4, 9, 10, 18, 23] з використанням програм Statistica 5.5A, SPSS 10.0, Microsoft Excel.

Результати досліджень та їх обговорення

Поширення *D. laureola* на Кримському півострові обмежується вузькою смужкою узбережжя від околиць м. Форос до смт Ботанічне, в межах якої рослина спускається до самого моря у Воронцовському парку і піднімається в гори на висоту до 400 м над р. м. (водоспад Учан-Су). *D. laureola* зростає на коричневих гірських щебенюватих ґрунтах, переважно біля потоків.

Особливості біології виду: вічнозелений кущ, очевидно, один з найдавніших у роді *Daphne*, на що вказує ортотропний тип росту, листя тримається на стеблах останніх трьох, інколи — чотирьох років.

Рослина є досить стійкою до безпосереднього антропогенного впливу. Місцеві жителі часто зламують гілки на букети, але при цьому активно утворюються нові пагони. Добре, порівняно з іншими видами, почуває себе у порушених ценозах, на сміттєзвалищах і серед паркової рослинності. Розмножується вегетативно і генеративно. Як і в інших видів роду, прирости різних років вегетації відділені потовщеннями (філоїдами), кількість яких відповідає віку рослин.

Хорологію *D. laureola* для ПБК ми зіставляли на основі гербарних матеріалів Інституту ботаніки НАН України (КИ), Нікітського ботанічного саду (YALT) та власних експедиційних зборів 2005—2006 рр.: Лівадійське лісництво, кв. № 9 (1975), с. Ньютино (1965), Шайтан — Мердвень (1979, 2006), Іссари (1977), «Чортова балка» — околиці Нікітського ботанічного саду (1964, 2005, 2006), с. Наташино — смт Восход (1967), селище міського типу (смт) Мухолатка (1964, 2006), Учан-Су (2006), смт Восход (2006), с. Голуба Затока (2006), «Казкова стежка» біля Лівадійського палацу (2005, 2006).

Синтаксони, в межах яких поширена натуралізована генетична популяція *D. laureola* Криму, обмежуються двома класами: *Quercetea pubescenti-petraea* геміксерофільних листопадних лісів та *Erico-Pinetea*.

Daphne laureola досить часто трапляється в лісах з *Q. pubescens* та *Carpinus orientalis* на ПБК — у нижньому лісовому поясі на свіжих коричневих і коричнево-бурих ґрунтах, в основі яких залягають вапняки та глинисті сланці. *D. laureola* росте тут в умовах середземноморського і перехідного до помірного клімату, січнева ізотерма якого сягає +4 °С, середньорічна кількість опадів становить 300—600 мм. У менш посушливих екотопах на фрагментарних ґрунтах зі слабо диференційованим профілем [14], вище 400 м над р. м., *Q. pubescens* заміщується на *Pinus pallasiana*, куди заходить *D. laureola*. Тут вид формує локальні групи в долинах гірських річок та джерел на ділянках, де січневі температури, очевидно, перевищують середні показники для цього поясу. У даних біотопах формується унікальний для *D. laureola* мікроклімат.

Він підтримується специфічним рельєфом місцевості, який обмежує згубний для рослин вплив холодних арктичних повітряних мас. Ліси з *P. pallasiana*, де трапляється *D. laureola*, ростуть на висоті від 400 м над р. м. Середньорічні температури територій, зайнятих цим видом, коливаються в межах 7,5—10 °С, середньорічна кількість опадів — 600—700 мм [3]. Екологічні амплітуди *Daphne* за верхньою межею показників вологості, омбро- та кріорежимів [5], очевидно, перебиваються з відповідними нижніми показниками цього ценодомінанта.

У Марокко угруповання, де трапляється *D. laureola* subsp. *latifolia* (Cosson) Meissn., формуються на висоті понад 2000 м над р. м. в умовах субгумідного та гумідного клімату, належать до СІ. *Quercetea pubescentis* (аналог кримських лісів СІ. *Quercetea pubescenti-petraea*) і заміщають типові середземноморські угруповання СІ. *Quercetea ilicis* з семіаридним і аридним кліматом.

Перша популяція знаходиться на хребті Ель-Ріф серед тінистих лісів з *Abies maroccana*. Чагарниковий ярус негустий, до 0,1, представлений, крім *D. laureola*, ще й *Plex aquifolium*, *Viburnum tinus* та *Acer granatens*.

Друга популяція зафіксована теж у лісах із ендемічним видом *A. maroccana* на висоті близько 2000 м над р. м., де серед дерев заввишки до 40 м і діаметром до 1 м трапляється ще *Quercus ilex* на верхній межі свого поширення, *Pinus nigra* subsp. *mauritanica*, у чагарниковому ярусі — *Taxus baccata*, *Juniperus oxycedrus*, *Viburnum tinus*, *Plex aquifolium*, *Hedera helix*.

Daphne laureola трапляється і в лісах з *Cedrus atlantica*, що формуються вище 2200 м над р. м. Могутні дерева мають вік понад 300 років, діаметр стовбура — більше 1,5 м. Угруповання належать до специфічного порядку *Quercu-Cedretalia atlantica*, який теж входить до класу *Quercetea pubescentis*. Ми знаходили *D. laureola* у таких лісах як на хребті Ель-Ріф, так і на Середньому Атласі біля м. Азру. Саме тут були зібрані зразки третьої популяції.

Таким чином, *D. laureola* є досить поширеною рослиною в горах Атласу і зростає у верхньому лісовому поясі вище 2000 м над р. м. (СІ. *Quercetea pubescentis*), уникаючи типових аридних умов Середземномор'я. Це елемент вічнозелених тінистих листяних і темнохвойних лісів середземноморського типу, які формують тут єдиний цілісний комплекс.

Зауважимо, що на Балканах угруповання за участю *D. laureola* теж приурочені як до хвойних, так і листопадних лісів: СІ. *Quercu-Fagetalia*, Ord. *Fagetalia*, Al. *Fagion illyricum* (Ass. *Fagetum illyricum* (= *croaticum*) *montanum seslerietosum* (*autumnalis*), Ass. *Fagetum illyricum montanum*, Subas. *fraxinetosum ornit*), Al. *Ostryo-Fagion* (Ass. *Seslerio-Ostrietum*), Al. *Fagion hellericum* (Ass. *Fagetum hellenicum*, Subas. *Fagetum hellenicum submontanum*, Subas. *Fagetum hellenicum subalpinum*), а також СІ. *Erico-Pinetea*, Ord. *Erico-Pinetalia*, Al. *Pinion pallasianae*, Al. *Staeheleon-Pinetum pallasianae* [29].

Таким чином, у межах ареалу вид займає вузьку еконішу на межі між хвойними та листяними лісами, уникаючи оптимальних умов цих лісів. За типом стратегії *D. laureola* є асектатором (*K*-стратегом, пацієнтом).

За ступенем натуралізації ми виділили чотири типи ценозів, у яких зростає *D. laureola* в Криму, використовуючи такі критерії: 1) парки, що доглядаються, — низький ступінь натуралізації; 2) занедбані парки — середній ступінь; 3) території з природною рослинністю в межах населених пунктів — високий; 4) природоохоронні об'єкти та лісові господарства — найвищий (табл. 1)*. Цікаво, що найбільший негативний антропогенний вплив на *D. laureola* спостерігається у ценозах третього ступеня натуралізації.

Окремим аспектом, ще недостатньо вивченим для *D. laureola*, є характер консортивних зв'язків. Так, серед трофічних консортів [7] досліджуваних рослин ми зафіксували представників рядів *Hymenoptera* (*Apis mellifera* L., *Bombus hortorum* L.), *Homoptera* (*Macrosiphum daphnidis* С.М.) класу *Insecta*. Плоди поширюються ендозоохорним шляхом представниками роду *Thurdus* L., які саме у період дозрівання плодів багатьох видів рослин переходять на рослинну їжу [8] (в екотопах *Daphne* найчастіше трапляється *T. viscosus* L., рідше — *T. philomelos* (С.Л.) Brehm.). Ягоди розносяться також гідро- і барохорним способами.

Насінневий банк досліджували як поблизу гірських потоків з підвищеною вологістю ґрунту, так і на сухіших ділянках. Значну частину дозрілого насіння на нові території швидко переносять птахи (ендозоохорія), а також воно поширюється гідро- і барохорним способами. В угрупованнях СІ. *Quercetia pubescenti-petraea* на 1 м² у середньому припадає 3—4 насінини, а в межах угруповань *Erico-Pinetia* — 10. Такі розбіжності в кількості збереженого насіння можна пояснити різними екологічними режимами угруповань у межах цих двох класів. Головним фактором сезонної консервації насіння, на нашу думку, є режим зволоженості і товщина лісової підстилки, в якій воно зберігається та стратифікується. У неморальних лісах за об'ємними показниками рівень зволоженості вищий, аніж у хвойних [15], але у разі перерахунку на одиницю площі виявляється, що соснові ліси утримують більше вологи завдяки значно товстшому шару підстилки, яка хімічно зв'язує воду, адсорбує її та утримує слабкими силами міжмолекулярної взаємодії (вандерваальсовими). В окремих випадках на розподіл опаду суттєво впливає рельєф місцевості: так, у кримських лісах у нижніх частинах схилів крутістю 10—20° його накопичується у 5—10 разів більше за середню величину, а отже, і вологемність на одиницю площі зростає пропорційно. Розкладання підстилки у хвойних лісах відбувається у п'ять разів повільніше, ніж у широколистяних [14]. У даному разі соснова підстилка в мікронизженнях біля потоків, навіть у літній спекотний період, висихає досить повільно, що позитивно впливає на збереження насіння.

Велику роль у розповсюдженні плодів відіграють рельєф місцевості і наявність або відсутність річок та струмків, що забезпечують транспортування насіння вниз, тимчасом як його рознесення тваринами — споживачами плодів має радіальний характер.

*В таблицях 1—4 римські цифри відповідають номерам ценопопуляцій.

Таблиця 1. Синтаксономія та ступінь натуралізації досліджених популяцій *D. laurocola*

Місцезростання ценопопуляції <i>D. laurocola</i>	№ цено-популяції	Ступінь натуралізації	Синтаксономічна належність
Україна, АР Крим, ПБК, смт Мухоматка, занедбаний парк у районі урочища «Чоргові сходи» (Шайтан-Мердвен)	I	4	<i>Quercetalia Pubescenti petraeae</i>
	II	4	>>
	III	3	<i>Erico-Pinetea</i>
	IV	2	>>
	V	2	>>
	VI	2	>>
Україна, АР Крим, ПБК, с. Голуба Затока	VII	3	<i>Quercetalia Pubescenti petraeae</i>
	VIII	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, м. Алушка, Воронцовський палац	IX	1	>>
Україна, АР Крим, ПБК, біля водоспаду Учан-Су	X	4	<i>Erico-Pinetea</i>
Україна, АР Крим, ПБК, шосе м. Ялта — г. Ай-Петрі, кв. 46 Ялтинського гірськолисового заповідника	XI	4	>>
Україна, АР Крим, ПБК, Лівадійський парк	XII	4	>>
Україна, АР Крим, ПБК, нижче Лівадійського парку	XIII	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, м. Лівадія, маршрут «Казкова стежка», за 400 м від початку маршруту	XIV	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, маршрут «Казкова стежка», санаторій Нижня Ореанда, 800 м від початку маршруту	XV	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, маршрут «Казкова стежка», за 1800 м від палацу, по схилах біля трьох джерел	XVI	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, маршрут «Казкова стежка», за 2700 м від Лівадійського палацу	XVII	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, маршрут «Казкова стежка», за 3800 м від палацу (смт Будмістечко)	XVIII	3	>>
Україна, АР Крим, ПБК, смт Восход	XIX	2	>>
Україна, АР Крим, ПБК, Нікітський ботанічний сад, урочище «Чоргова балка»	XX	2	>>
Марокко, гори Атласу, хр. Ель-Ріф Ібел Тесавут, 1850 м над р. м.	XXI	—	<i>Quercetalia pubescenti</i>
Марокко, гори Атласу, хр. Ель-Ріф, нац. парк Ібел Лакраа, 2000 м над р. м.	XXII	—	>>
Марокко, гори Атласу, Середній Атлас, м. Азру Ібел Хебрі, 2000 м над р. м.	XXIII	—	<i>Quercetalia atlanticae</i>

До вивчення *D. laureola* застосовано популяційний підхід. Місцезнаходження в межах Криму ми розглядаємо як єдину популяцію, в межах якої виділили ряд ценопопуляцій, що й були об'єктом досліджень. Так, з'ясовано, що рослини в ценопопуляціях розміщуються випадково та скупчено, формуючи клони [4]. Онтогенетичні спектри для встановлення вікової структури ми виділяли в Криму на основі кількісних і якісних показників, використовуючи підходи Работнова [18]. Важливими ознаками цих спектрів є кількість і розміри листків, кількість філоїдів основного стебла, наявність генеративних бруньок, будова кореневої системи, габітуальний стан рослин та стан основних пагонів.

Насіння (*se*) — дозріле, готове до проростання, має зморщену поверхню чорного кольору, еліптичної або оберненояйцеподібної форми розміром 6×4 мм. Сім'ядолі у процесі проростання з боків розділяються на частини, звідки з'являється первинний корінець.

Проростки (*p*) мають надземне проростання [2], з'являються у березні. Утворюються два первинні листки, завдовжки до 3 см і завширшки до 0,8 см, висотою близько 5 см.

Ювенільні (*j*) рослини мають 3—5 листків довжиною до 5 см і шириною до 2 см. Забарвлення стебла темно-зелене, в основі починається здерев'яніння. Рослина з прямостоячим стеблом висотою 9 см. На цій стадії починає галузитися корінь.

В іматурний стан (*im*) рослини переходять на другому році життя. На цій стадії розростається кореневище із придатковими коренями. На прирості обох років виростає до 10 листків, котрі цілком перекривають приріст останнього і верхню частину приросту попереднього років. Між приростами формується ущільнене кільце філоїдів. Цей період триває 1—2 роки.

Віргінільні (*v*) рослини мають габітус, подібний до генеративних. Збільшуються розміри листків, товщина кореневищ та їх річний приріст. На кореневищі утворюються вегетативні бруньки, з яких розвиваються ортотропні висхідні стебла. На цьому і наступному етапах починається відтворення виду раметами. Тривалість періоду — 1—2 роки.

Молоді генеративні (*g₁*) рослини відрізняються від попередньої стадії наявністю генеративних бруньок, квіток, плодів, що формуються на частинах стебел, які утворилися 3—4 роки тому, а також слідів від опалих плодів у формі характерних ямок на стеблах. Тривалість стадії — 2—3 роки.

Характерною ознакою середніх генеративних (*g₂*) рослин є максимальний розвиток — пік життєвості. Генеративні органи, крім головного, утворюються і на бічних висхідних пагонах. Кореневища суттєво потовщуються і міцно закріплюються в ґрунті. За умови неушкодженості дорослі рослини мають низький рівень вегетативної дезінтеграції, ушкоджені ж рослини розмножуються переважно раметами.

У старіючих генеративних (*g₃*) рослин численними є засохлі, часто зламані стебла. Крім цього, кора стовбурів стає грубішою і темнішою, довжина приростів кількох останніх років зменшується.

Для субсенільної стадії (ss) характерною є незначна кількість гілок з листками, відсутність генеративних органів. Кореневища мають максимальний приріст, хоча їх розгалуженість зменшується.

Сенільні (s) рослини мають молоді новоутворені гілки та листки. Значна частина кореневища зруйнована, від його залишків зрідка йде молода поросль.

Відомий максимальний вік життя *D. laureola* в культурі 15 років [26]. На ПБК ми знайшли особини віком 12 років.

Основними показниками стану ценопопуляцій є чисельність і щільність (таблиці 1, 2) [18]. Оскільки рослини розмножуються як генеративно, так і вегетативно, за одиницю обрахунку ми взяли пагін. Ділянки з найвищою чисельністю кримських ценопопуляцій трапляються у занедбаному парку біля смт Мухолатка. Там же було знайдено і біотопи з найнижчою чисельністю. Низька чисельність спостерігається і в ценопопуляціях поблизу с. Голуба Затока.

Середня щільність популяцій *D. laureola* в Криму становить близько 24 особин на 25 м², або до 0,95 особини на м². Ці показники характеризують просторову структуру ценопопуляцій як процвітаючу. Дещо іншу ситуацію висвітлюють вікові спектри ценопопуляцій (табл. 2): по-перше, всі вони різною мірою неповночленні, по-друге, кількість молодих і старих особин досить низька, що вказує, з одного боку, на великий біотичний потенціал виду, а з іншого, — на слабе насінневе відтворення, тобто у ценопопуляції формуються рамети за модулярним типом. Рослина ранньоквітуча, має виражені декоративні якості, тому її часто зрізують на букети. Натомість вона дає густу поросль. Окрім дії антропогенного фактора, такий стан можна пояснити певною функціональною ритмікою рослин. Мабуть, тут виявляється і загальновідомий ефект, коли старі особини набувають рис молодих рослин (квазісенільні стани) [23]. Тому, ймовірно, ценопопуляції з такими віковими спектрами можна охарактеризувати як регресивні. Єдину нормальну дефінітивну ценопопуляцію (VI) ми знайшли в занедбаному парку біля смт Мухолатка. Очевидно тут виявився вплив ценотичних факторів, зокрема, тривалої неушкодженості фітоценозу, про що свідчить присутність дерев *Pinus pallasiana* віком близько 100 років.

Високий індекс генеративності є наслідком незначного числа молодих і старих особин. Цей висновок підтверджують й індекси старіння та відновлення, а також виведений на їх основі показник вікової структури (табл. 2) [13]. Індекс вікової структури II і V популяцій рівний нулю, що відображає відсутність значної частини вікових спектрів. Популяція V має найвищу тенденцію до виродження, а найбільш збалансованими є показники VI локалітету.

Для з'ясування життєвих характеристик ми здійснили віталітетний аналіз популяцій *D. laureola* Південного берега Криму та гір Атласу, зокрема їх основних параметричних показників. Слід підкреслити, що значну частину показників (табл. 3) знімали лише в польових умовах. Серед важливих індикаційних ознак, що якнайкраще характеризують життєвість ценопопуляцій

Таблиця 2. Показники чисельності, щільності, вікових спектрів та індекси, виведені на їх основі для популяцій *D. lauricola*

№ популяції	Чисельність	Щільність, р/м ²	Віковий стан										I відновлення	I старіння	I генеративності	I вікової структури
			p	j	im	V	G ₁	g ₂	g ₃	ss	s					
I	33	1,32	7	0	0	4	2	1	19	0	0	33	58	67	1,76	
II	32	1,28	0	3	0	0	10	19	0	0	9,4	0	91	0		
III	9	0,36	0	0	0	0	1	4	4	0	0	44	100	—		
IV	6	0,24	0	0	1	0	1	2	2	0	17	33	83	0,019		
V	6	0,24	0	0	0	0	3	0	3	0	0	50	100	0		
VI	182	7,28	0	33	29	20	58	30	9	2	45	6,6	53	0,14		
VII	13	0,52	0	0	6	0	3	0	4	0	46	31	54	0,67		
VIII	25	1	0	0	0	4	8	0	10	3	16	52	72	3,25		
IX	30	1,2	0	2	4	13	6	0	4	1	63	10	33	0,16		
XIX	33	1,32	7	0	0	4	2	9	11	0	3,8	71	52	18,63		
XX	52	2,08	0	2	0	0	4	8	15	22	33	58	67	1,76		

Таблиця 3. Статистичні характеристики рослин популяції *D. laureola*

Вибірка	Статистичні показники	№ популяції	Ознаки																
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
4	X		39,1	1,25	3,09	11,06	0,15	0,18	15,05	10,38	0,49	0,32	0,15	16,74	0,04				
	δ	III	10,85	0,6	0,28	0,68	0,06	0,004	2,5	3,58	0,05	0,06	0,05	4,73	0,021	—	—	—	—
	Cv		27,76	48	9,1	6,17	38,58	19,88	16,61	34,53	11,18	17,45	33,87	28,25	42,8				
9	X		3,02	11,82				0,17	15,56	8	0,29	0,14		0,04					
	δ	X	—	—	0,26	0,68	—	0,06	2,92	3,61	—	0,04	0,07	—	0,02	—	—	—	—
	Cv		8,62	5,71				34,49	18,77	45,07		14,81	51,52	42,26					
11	X		2,98	11,14				0,198	14,09	5,18	0,28	0,1		0,031					
	δ	XI	—	—	0,38	1,58	—	0,05	1,76	2,89	—	0,08	0,02	—	0,02	—	—	—	—
	Cv		12,89	14,18				26,1	12,48	55,81		27,38	24,68	62,57					
27	X		2,62	9,09				0,16	13,33	1,85	0,081	0,08		0,01					
	δ	XIV	—	—	0,36	1,83	—	0,05	2,94	1,79	—	0,036	0,03	—	0,004	—	—	—	—
	Cv		13,61	20,12				35,23	22,01	96,72		31,3	41,24	29,24					
40	X		2,67	8,81				0,74	12,69	2,68	0,67	0,84		0,62					
	δ	XVI	—	—	0,33	1,47	—	0,03	2,27	1,42	—	0,02	0,03	—	0,004	—	—	—	—
	Cv		12,21	16,74				4,25	17,9	53,08		3,58	3,64	0,57					
X		36,21	7,54	2,86	8,84									0,63	36,36	1,71			
14	δ	XVII	6,08	2,04	0,38	1,99	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Cv		16,79	27,1	13,22	22,45									41,03	44,03	48,15		
	X		32,57	6,13	2,76	9,79									0,51	33	1,36		
14	δ	XVIII	5,42	1,39	0,42	1,79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Cv		16,63	22,7	15,19	18,33									28,8	22,51	46,67		

X	2,98	10,53	0,17	15,38	8,85	0,28	0,13	0,02										
δ	XIX	—	—	0,25	1,09	—	—	0,03	1,12	2,82	—	0,04	0,02	—	0,01	—	—	
Cv		8,49	10,35	19,22	7,29	31,92	17,89	16,67	45,94									
X		2,61	9,38	0,17	14,73	1,69	0,09	0,07	0,01									
δ	XX	—	—	0,39	1,56	—	—	0,04	3,13	1,67	—	0,03	0,04	—	0,002	—	—	
Cv		14,87	16,67	26,45	21,26	98,55	39,1	48,43	16,62									
X		22,3	5,63	2,26	7,41	0,39	0,34	0,19	17	14,48	0,47	0,13	0,11	5,89	0,03			
δ	XXI	7,16	21,9	0,42	1,2	0,08	0,2	0,04	4,95	7,53	0,09	0,04	0,03	2,39	0,01	—	—	
Cv		32,12	51,55	18,65	16,14	19,13	59,7	19,13	29,1	51,97	19,58	30,22	26,22	40,66	68,86			
X		15,41	3,28	2,9	7,58	0,38	0,31	0,21	12,9	10,9	0,36	0,14	0,13	2,37	0,02			
δ	XXII	4,23	1,69	0,55	1,3	0,09	0,14	0,05	1,95	4,39	0,1	0,04	0,04	1,42	0,01	—	—	
Cv		27,44	51,66	18,91	17,18	23,31	47	21,82	15,44	40,33	28,61	30,54	30,22	59,96	35,83			
X		2,48	8,01	0,17	16,59	10	0,13	0,13	0,04									
δ	XXIII	—	—	0,29	1,43	—	—	0,15	3,48	4,36	—	0,04	0,1	—	0,02	—	—	
Cv		11,5	17,88	27,24	21,01	43,59	29,27	76,29	61,37									
X		26,98	4,43	2,67	8,98	0,32	0,32	0,17	14,74	6,96	0,43	0,15	0,11	7,52	0,02	0,57	34,68	1,54
δ	XXIV	11,7	2,86	0,44	1,9	0,134	0,17	0,05	3,38	6,17	0,1	0,11	0,06	6,57	0,02	0,21	12,36	0,74
Cv		43,37	64,69	16,55	21,1	0,39	54	26,86	22,95	88,64	23,84	70,79	52,70	87,33	83,24	37,33	35,65	48,48

Примітки. X — середнє арифметичне значення, δ — середнє квадратичне відхилення, Cv — коефіцієнт варіації. Параметричні показники ознак: 1) кількість листків, 2) довжина приросту першого року, 3) ширина найдовшого листка, 4) довжина найдовшого листка, 5) діаметр приросту першого року, 6) довжина найбільшої бруньки, 7) діаметр черешка найдовшого листка, 8) кількість жилок першого порядку, 9) кількість жилок другого порядку, 10) діаметр стовбура нижче останнього листка, 11) маса листкової пластинки, 12) діаметр основи жилки найдовшого листка, 13) відстань від верхівки стебла до його нижнього черешка, 14) товщина листкової пластинки, 15) діаметр стебла, 16) висота стебла, 17) кількість вегетативних пагонів.

Таблиця 4. Віталітетні стани ценопопуляцій *D. laureola* за одно- та двомірними рішеннями

№ популяції	Індекс якості Q	Достовірність за χ^2 тестом (%)	Клас віталітету
III	0,5	60	процвітаюча
X	0,5	84	»
XI	0,5	84	»
XIV	0,33	98	рівноважна
XVI	0,21	98	депресивна
XVII	0,29	99	»
XVIII	0,39	99	процвітаюча
XIX	0,45	84	»
XX	0,35	99	депресивна
XXI	0,31	99	рівноважна
XXII	0,4	99	процвітаюча
XXIII	0,38	98	рівноважна

чагарнику, — суха маса і довжина найдовшого листка. Чим вищі ці показники, тим вищою є життєвість популяції. Як бачимо, вони найвищі в III, X та XI ценопопуляціях (табл. 4), приурочених до соснових лісів *Al. Brachypodio-Pinion pallasianaе*.

Показник віталітету нестабільний у часі і змінюється відповідно до змін умов навколишнього середовища. Він відображає загальну реакцію різних ценопопуляцій на зміну факторів, впливу яких вони зазнають [10].

Досліджені нами локалі-

тетети в Криму по суті формують еколого-ценотичні профілі:

1) Висотний (рис. 1) — від водоспаду Учан-Су (400 м над р. м.) до Лівадійського палацу (230 м над р. м.), популяції X, XI, XIV (таблиці 3, 4). Життєвість знижується у популяції XIV, що спричинено, на нашу думку, рекреаційними навантаженнями. Існуючий невеликий градієнт висот не справляє негативного впливу на віталітет особин, вище ж вид не поширюється через непридатний для зростання рослин вертикальний скелястий ландшафт та кліматичні особливості.

2) На висоті ≈ 200 м над р. м. уздовж берегової лінії від смт Ботанічне на сході до смт Мухолатка на заході розташовуються популяції III, XIV, XIX, XX. Так, ценопопуляція XX, яка знаходиться в Никітському ботанічному саду, характеризується депресивною віталітетною структурою внаслідок недавньої руйнації екотопу забудовами. Встановлено, що вплив хаотичного сміттєзвалища, поруч з яким розміщується ценопопуляція, що знаходиться неподалік від смт Восход, не знижує її віталітетного стану. Але антропогенна діяльність — виривання, витоптування, викопування та санітарні рубки, які трапляються у деяких досліджених локалітетах (XVI, XVII), знижують цей показник.

3) На відрізку маршруту «Казкова стежка» (рис. 1) довжиною 3800 м від Лівадійського палацу до Будмістечка, що знаходиться біля м. Гаспра, досліджено п'ять локалітетів (XIV—XVIII), які зазнають різних рекреаційних навантажень. Рівень життєвості зменшується у локалітетах XVI, XVII внаслідок збільшення антропогенних навантажень, зниження екологічних оптимумів за рахунок рельєфу і незначного проективного вкриття едификаторів деревного ярусу. Так, на відкритих ділянках рослини *Daphne* в'януть через дію прямого сонячного проміння. Віталітетний стан в інших ценозах на цьому

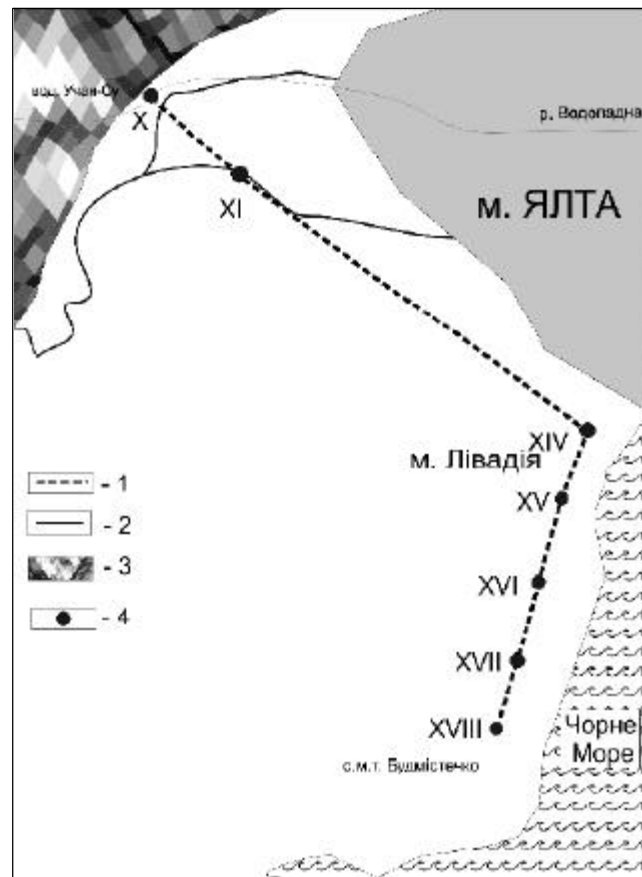


Рис. 1. Картохема висотного профілю (X, XI, XIV) та профілю «Казкова стежка» (XIV—XVIII): 1— лінії профілів; 2— дороги на гору Ай-Петрі; 3— скеляста місцевість; 4— локалізація ценопопуляцій

Fig. 1. Map of high-altitude structure (X, XI, XIV) and «Fantastic track» structure (XIV—XVIII): 1— lines of structures; 2— roads on a mountain Ai-Petry; 3— rocky district; 4— sites of coenopopulations

профілі поліпшувався з огляду на важку доступність для людини окремих ділянок та густу мережу дрібних струмків, завдяки чому вид зростає на значних площах (XVIII локалітет), а не лише у прируслових ділянках великих потоків.

У локалітетах з Атлаських гір, порівняно із кримськими, високий рівень життєвості є лише у популяції з національного парку Ібел Лакраа (XXII), інші ж (XXI, XXIII) — рівноважні.

Окремим завданням, яке поставили перед собою автори, було порівняння ступеня подібності популяцій з різних частин ареалу — північних і південних. За основу обрано метричні показники листкової пластинки. Аналізуючи виділені ознаки підвидового статусу (довжину і ширину листків, довжину квіток, висоту рослин, час цвітіння [26]), ми з'ясували, що на території України зростає підвид *D. laureola* subsp. *laureola*. Ми порівняли параметри

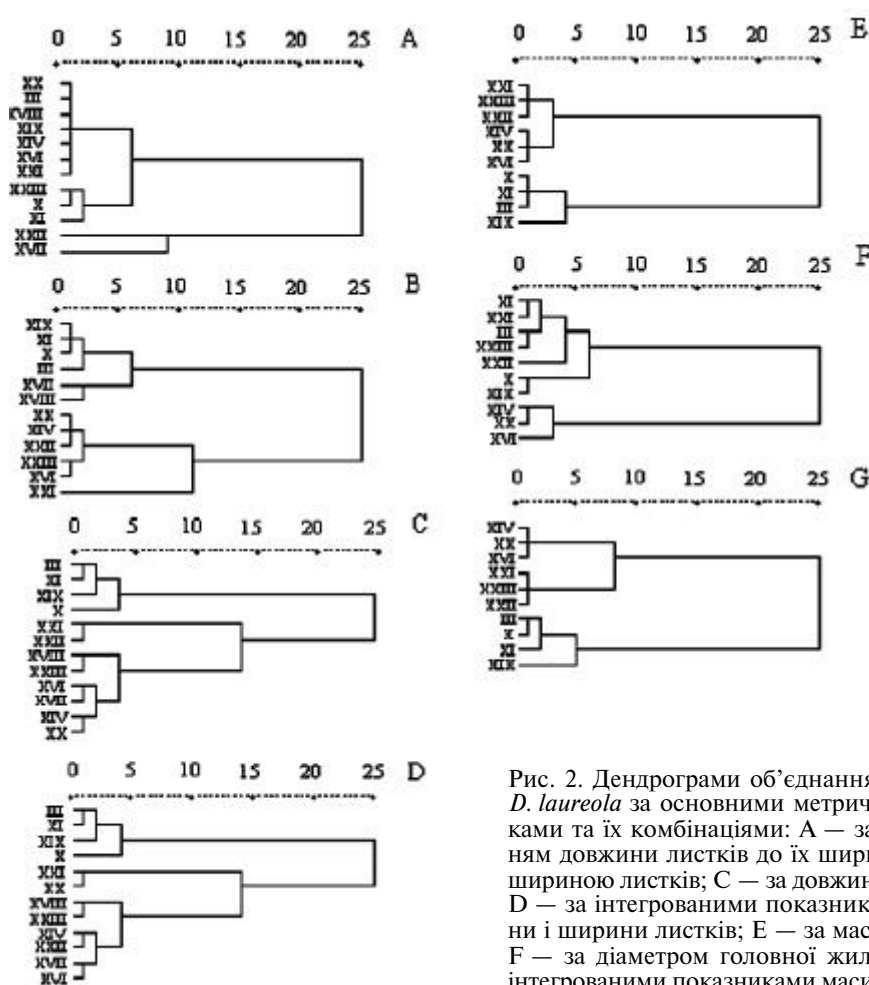


Рис. 2. Дендрограми об'єднання популяцій *D. laureola* за основними метричними ознаками та їх комбінаціями: А — за відношенням довжини листків до їх ширини; В — за шириною листків; С — за довжиною листків; D — за інтегрованими показниками довжини і ширини листків; Е — за масою листків; F — за діаметром головної жилки; G — за інтегрованими показниками маси і діаметром головної жилки

Fig. 2. Dendrograms of the join *D. laureola* populations by the main metric attributes and its combinations: A — on a ratio are long of leaves to their width; B — on a width of leaves; C — on a long of leaves; D — on a integration parameters the width and long of leaves; E — on a weight of leaves; F — on a diameter of main rib; G — on a integration parameters the weight and diameter of main rib

рослин популяцій з України та марокканських популяцій *D. laureola* subsp. *latifolia* (Cosson) Meissn. З цією метою використовували ієрархічний кластерний аналіз [1]. Порівнювали такі показники: ширину та довжину листків, інтегровані показники за цими обома параметрами, масу листків і діаметр центральної жилки, інтегровані значення за останніми двома показниками, а також співвідношення довжини і ширини листків.

Daphne laureola subsp. *latifolia* [6, 28], або *D. laureola* var. *latifolia* описано в 1987 р. у південній Іспанії (гірський хребет Гренада), вид наводиться для Великого Атласу. Ознаками, за якими виділяють таку варіацію, є: обернено-

яйцеподібні та ширші, ніж в інших підвидів, листки, а також пізні червене цвітіння [26]. Тому саме показники довжини і ширини листків та їх співвідношення мали б показати відмінності марокканської *Daphne* від кримської. За останнім співвідношенням усі атласкі популяції входили до різних кластерів, виявляючи більшу спорідненість до кримських місцезнаходжень, аніж між собою (рис. 2). Аналізуючи ширину листків, ми виявили, що популяція *D. laureola* var. *latifolia* з Ель-Ріф Ібел Тесавуд (XXI), навпаки, найбільш «вузьколиста» серед усіх досліджених, інші дві популяції з Марокко займають теж чи не найостанніші позиції. За параметром довжини листків XX і XXI популяції виявляють спорідненість високого рівня, а одна з марокканських популяцій (XXIII) має подібну спорідненість з ценопопуляціями профілю «Казкова стежка». Таку саму залежність виявлено і щодо інтегрованих показників ширини і довжини листків. За діаметром головної жилки марокканська ценопопуляція (XXI) найближча до кримської, що біля м. Ялта (XI). Вони мають найвищі показники. Трохи нижчі результати отримано для марокканських популяцій XXII та XXIII.

Єдиним показником, який чітко окреслив відмінність марокканських популяцій від кримських, була маса листкових пластинок. Листки середземноморських популяцій відзначаються вираженим склероморфізмом: потовщенням пластинок, більшою механічною пружністю, товстішими другорядними жилками пластинок. За інтегрованим показником маси та діаметром жилок вони поступаються деяким популяціям з України (рис. 2, E), але разом з ними знову формують кластери високого рівня подібності.

Оскільки маса листкової пластинки виявилася найбільш придатним індикатором екологічної варіабельності в ценопопуляціях *Daphne* за фактором аридності, то дендрограму за цим показником слід розглянути детальніше. Так, ценопопуляції з профілю Лівадія — Гаспра (XXIV, XXVI) та Нікітського ботанічного саду (XX), що знаходяться на висоті близько 200 м над р. м., займають друге місце стосовно марокканських (XXI, XXII, XXIII). Третій віддалений кластер формується з кримських ценопопуляцій, особини яких зростають вище 400 м над р. м. — на верхній межі свого поширення (III, X, XI, XIX). Такий градієнт змін відповідає зниженню рівня аридизації екотопів.

Проведений аналіз дає підстави для сумніву щодо внутрішньовидової систематичної відмінності між дослідженими рослинами з Марокко та Криму. Ознаки географічної раси *D. laureola* Гренади та Марокко зумовлені ксерофітнішим кліматом і ширшим висотним градієнтом. Ми поділяємо думку зарубіжних дослідників про відсутність потреби окремого статусу варіації (підвиду) у марокканських популяціях [26, 28]. Щодо літнього квітіння як індикатора особливого статусу таксона, то слід зауважити, що таке явище відзначене і в інших видів роду. Однак питання систематичної належності досліджених рослин з Африки потребує глибшої ревізії, яка має базуватися на аналізі більшого фактичного матеріалу, насамперед генеративних органів з різних типів екосистем.

Висновки

З'ясовано, що популяції *D. laureola* з ПБК приурочені до ценозів різного ступеня антропогенної трансформації, мають неповночленні вікові спектри і, як наслідок, регресивну вікову структуру. З іншого боку — за рахунок активного відновлення ушкоджених внаслідок антропогенного впливу стебел і порівняно тривалого періоду життя, вид утримує свої позиції в ценозах. Віталітетна структура показала порівняно кращий життєвий стан популяції в угрупованнях С1. *Erico-Pinetea*, ніж *Quercetea-pubescenti petraea*. Окрім ценотичних факторів на віталітет особин суттєво впливають рекреаційні навантаження.

Daphne laureola var. *latifolia* з Атласу виділено за якісними ознаками, проте ступінь їх варіабельності не підтвердив таксономічний статус цієї географічної раси.

1. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. — М.: Компьютер-Пресс, 1998. — 26 с.
2. Васильченко И.Т. Вскоды деревьев и кустарников. Определитель. — М.: Наука, 1960. — 301 с.
3. Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма. — Киев: Наук. думка, 1992. — С. 26—152.
4. Дидух Я.П. Популяційна екологія. — К.: Фітосоціоцентр, 1998. — 191 с.
5. Дидух Я.П. Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 280 с.
6. Дидух Я.П., Ромо А., Боратинський А. Ботаніко-географічні нариси щодо гірської системи Атлас // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 6. — С. 859—870.
7. Дудка І.О., Сміцька М.Ф., Смик Л.В., Мережко Т.О. Деякі теоретичні питання мікоценології // Укр. ботан. журн. — 1976. — 33, № 2. — С. 113—124.
8. Жизнь животных. Т. 5 / Под ред. Н.А. Гладкова, А.В. Михеева. — М.: Просвещение, 1970. — 621 с.
9. Заугольнова Л.Б., Жуков А.А., Комарова А.С., Смирнова О.В. Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1988. — 183 с.
10. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. — 146 с.
11. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—781.
12. Каплуновский П.С. О дикорастущем волчегоднике *Daphne altaica* Pall. как новом виде для флоры Крыма // Ботан. журн. — 1967. — 52, № 4. — С. 504—508.
13. Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарникового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Віталітетна структура // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 5. — С. 376—383.
14. Кочкин М.А. Почвы, леса и климат Горного Крыма и пути их рационального использования. — М.: Колос, 1967. — 365 с.
15. Одум Ю. Экология. Т. 2 / Под ред. В.Е. Соколова — М.: Мир, 1986. — 376 с.
16. Определитель высших растений Украины / Д.Н. Доброчаева, М.И. Котов, Ю.Н. Прокудин и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 548 с.
17. Панченко С.М., Черноус О.П. Вікова та віталітетна структура популяцій *Diphasiastrum complanatum* s. l. у НПП «Деснянсько-Старогутський» // Укр. ботан. журн. — 2005. — 62, № 5. — С. 698—705.
18. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. — М.; Л.: Наука, 1964. — С. 209—299.
19. Растительные ресурсы СССР. Т. 2 / Под ред. П.Д. Соколова. — Л.: Наука, 1986. — С. 222—223.

20. Рубцов Н.И., Привалова Л.А. Крюкова И.В. Краткий биоэкологический анализ флоры Крыма // Ботан. журн. — 1961. — 46, № 8. — С. 1087—1097.
21. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. — К.: Фітосоціоцентр, 1996. — 119 с.
22. Фалькова Т.В. Влияние повторных тепловых закалок на устойчивость растительных клеток к нагреву // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1973. — 1, № 20. — С. 45—48.
23. Царик Й., Жиляев Г., Кияк Ю. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / За ред. М. Голубця, К. Малиновського. — Львів: Поллі, 2004. — 198 с.
24. Alonso C., Herrera C. Seasonal variation in leaf characteristics and food selection by larval noctuids on an evergreen Mediterranean shrub // Acta Oecologica. — 2000. — 21, N 4/5. — P. 257—265.
25. Alonso C., Perez R., Nieto P., Delgado J. Gender dimorphism and altitudinal variation of secondary compounds in leaves of the gynodioecious shrub *Daphne laureola* // Journ. of Chemical Ecol. — 2005. — 31, N 1. — P. 139—150.
26. Brickell C., Mathew B. *Daphne*: the genus in the wild and in the cultivation. — Birmingham: Alpine Garden Society, 1981. — 194 p.
27. Cruz C.S. Notas sobre *Daphne laureola* L. subsp. *laureola* na sierra de Sintra // Boletim da Sociedade Broteriana. — 1986. — 59, N 2. — P. 35—42.
28. Feliner N. Growth-form and intraspecific taxonomy in western Mediterranean *Daphne* (*Tymelaeaceae*) // Israel Journ. of Plant Sciences. — 1996. — 44, N 4. — P. 369—379.
29. Horvat I., Glavac V., Elenberg H. Vegetation Südosteuropas. — Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1974. — 768 p.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 26.02.2007

В.В. Расевич, Я.П. Дидух

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *DAPHNE LAUREOLA* L. НА ГРАНИЦЕ ИХ АРЕАЛА

Рассмотрены 23 ценопопуляции *D. laureola*, их возрастная, пространственная, жизненная структуры в соответствии с экологическими условиями произрастания. Исследованы численность, плотность, онтогенетический спектр и консортивные связи. Проанализированы различия и сходство растений Крыма и Марокко по структуре листовой пластинки и побегов (17 признаков).

Установлено, что возрастные спектры ценопопуляций Крыма неполночленные, правосторонние, несмотря на достаточно большую среднюю плотность (0,95 особи/м²). Виталитетная структура популяций в пределах класса *Erico-Pinetea* выше, чем класса *Quercetea-Pubescenti petraea*. Количественный анализ параметров листовой пластинки не подтвердил отличий между *D. laureola* subsp. *laureola* из Крыма и *D. laureola* var. *latifolia* с гор Атласа.

Ключевые слова: виталитетный анализ, возрастная структура, пространственная структура, популяция, *Daphne laureola*, Крым, Марокко

V.V. Rasevich, Ya. P. Didukh

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

POPULATIONS STRUCTURE OF *DAPHNE LAUREOLA* L.
ON THE BORDER OF IT RANGE

The structures of 23 *D. laureola* populations are given: age, spatial, vitality in the ratio with the ecological factors which situated on plants habitat. Were investigated: numberity, density, ontogenetic spectrum and consorts connection of populations. Was carried out analysis on a different and similarity of *Daphne* plants from Crimea and Morocco. For this proper authors used structure of leaves plate and branches (17 parameters).

Age populations spectra from Crimea are not complete and generally with right-hand type. On other side average density of specia 0,95 plants/m². The vital structure of populations in borders of a Cl *Erico-Pinetea* is higher than Cl *Quercetea-Pubescenti petraea*. Quantitative analysis of leaves flat parameters has not confirmed difference between *D. laureola* subsp. *laureola* from Crimea and *D. laureola* var. *latifolia* from Atlas mountains.

Key words: vitality analysis, age structure, spatial structure, population, *Daphne laureola*, Crime, Marocco.