

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ВОЛЧЕЯГОДНИКА *DAPHNE LAUREOLA* НА ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Н.А. Багрикова*, Ю.В. Плугатарь, В.В. Корженевский, З.Д. Бондаренко
Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта, Россия

* Эл. почта: nbagri@mail.ru

Статья поступила в редакцию 06.08.2024; принята к печати 06.11.2024

Представлены результаты исследований по адаптации инвазионного вечнозеленого вида *Daphne laureola* в лесных сообществах с доминированием дуба *Quercus pubescens* в нижнем и среднем поясе на особо охраняемых природных территориях Южного берега Крыма. Геоботаническое обследование проведено в 2019–2021 годах в соответствии с эколого-флористическим подходом Ж. Браун-Бланке. Ординационный анализ выполнен с использованием программы PAST 3.26. Рассмотрены 12 факторов: освещённость (Lc), терморегим (Tm), аридность-гумидность (Om), криорежим (Cr), континентальность климата (Kn), увлажнение почвы (Hd), переменность увлажнения (fH), кислотность субстрата (Cr), солевой режим (анионный состав) (Tr), содержание карбонатов (Ca), содержание минерального азота (Nt), гранулометрический состав субстрата (Ae). Параметры экологических ниш вида и сообществ определены методом фитоиндикации. Установлено, что по большинству эдафо-климатических факторов условия изученных местообитаний соответствуют параметрам фундаментальной ниши *D. laureola*, что определяет высокую степень адаптации вида к природным условиям Южного берега Крыма. За пределами оптимальных значений потенциальные требования изученного вида находятся на градиентах факторов Lc, Om, Ae.

Ключевые слова: чужеродные растения, фундаментальная и реализованная ниши, растительные сообщества, экологические шкалы, Крымский полуостров.

ECOLOGICAL NICHE OF *DAPHNE LAUREOLA* IN PRTECTED AREAS OF THE SOUTHERN COAST OF CRIMEA

N.A. Bagrikova*, Yu.V. Plugatar, V.V. Korzhenevsky, Z.D. Bondarenko

Nikitsky Botanical Garden – National Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

* E-mail: nbagri@mail.ru

Presented are the results of studies on the adaptation of the invasive evergreen species *Daphne laureola* in forest communities dominated by *Quercus pubescens* in the lower and middle zones in Protected Areas of the Southern Coast of Crimea. A geobotanical investigation was carried out in 2019–2021 using the Braun-Blanquet approach. PAST 3.26 software was employed for the ordination analysis. Twelve factors were considered: soil humidity (Hd), humidity fluctuation (fH), substrate acidity (Rc), anionic composition (Tr), carbonate content (Ca), nitrogen content (Nt), granulometric composition of substrate (Ae), illuminance of community (Lc), thermal regimen (Tm), aridity/humidity (Om), cryo-regimen (Cr), and climate continentality (Kn). The parameters of the ecological niches of the species and communities were determined using the phytoindication method. It was found that, according to the majority of edaphoclimatic factors, the conditions of the habitats studied correspond to the parameters of the fundamental niche of *Daphne laureola*. This determines the high degree of adaptation of the species to the natural conditions of the Southern Coast of Crimea. Outside the optimal values, the potential requirements of the species are confined to the gradients of the factors Lc, Om, and Ae.

Keywords: alien plant species, fundamental and realized niches, ecological scales, plant communities, Crimean Peninsula.

Введение

В последние десятилетия проблема биологических инвазий приобрела глобальный характер во многих странах мира, так как вселение и распространение чужеродных видов на новых для них территориях способствуют сокращению биоразнообразия и приводят к высоким экономическим потерям [32, 33, 44]. Происходящие при этом процессы связаны с изменением эдафо-климатических условий во многих регионах. Доказано влияние изменений климата на состав, структуру сообществ, биологические особенности не только чужеродных, но и аборигенных видов флоры. Значительное антропогенное воздействие на природные экосистемы, увеличение транспортных потоков привело к активизации внедрения чужеродных видов на новые территории в результате их натурализации в условиях вторичного ареала и преодоления ими географического, репродуктивного, фитоценотического и экологического барьеров [16, 52, 55]. В современной экологии, включая изучение чужеродных и инвазионных видов растений, все чаще используется методы, определяющие объемы фундаментальной и реализованной экологических ниш [11, 40, 45, 67]. Понятие экологической ниши позволяет в определенной степени установить каким образом различные виды могут нормально функционировать в конкретном экотопе [14]. Анализ соответствия объема потенциальной ниши редкого аборигенного или инвазионного вида и реализованной ниши сообществ, в которые они

произрастают, позволяет выявить закономерности их существования и распространения на локальном, региональном и даже на глобальном уровнях, установить механизмы адаптаций к различным условиям окружающей среды при разных уровнях антропогенного воздействия, спрогнозировать их жизненную стратегию в меняющихся условиях [1, 2, 26, 50, 53, 59, 60, 64, 67]. Сравнение параметров реализованных ниш сообществ и потенциальных требований инвазионных видов в разных ценопопуляциях, при использовании еще и методов фитоиндикации, может дать полезную информацию для лучшего понимания процессов вселения вида на территорию вторичного ареала [11, 12, 19, 21, 54]. Знание характера и динамики изменения ниш играет важную роль при разработке стратегий сохранения биоразнообразия растительных сообществ [15, 16, 54]. По результатам исследований экологических ниш инвазионных видов установлено, что в процессе вселения и натурализации вида в новой среде эти виды либо сохраняют, либо расширяют, либо сужают пространство своей ниши в результате изменений реализованной ниши под влиянием природных и антропогенных факторов [47]. При этом давность вселения и динамика размножения и расселения вида также могут влиять на формирование реализованных ниш [48]. Общее утверждение, что консервативность ниш в целом выполняется [43], требует проверки в каждом отдельном случае для каждого инвазионного вида в отдельности [16].

Природные условия Южного берега Крыма (ЮБК) и многовековая история хозяйственного освоения региона способствовали натурализации значительного числа видов растений, из которых не менее 57 отнесены к инвазионным. Среди этих видов преобладают древесные и кустарниковые растения, которые были интродуцированы на южном побережье [24]. Огромное влияние на введение в культуру значительного числа полезных и декоративных видов растений оказали работы по интродукции и селекции, проводимые с начала XIX в. учеными Никитского ботанического сада [42].

Волчегородник *Daphne laureola* L. (рис. 1) на территории Крымского полуострова используется как декоративное растение с 1824 года. С конца XIX века это растение значится как одичавший вид в парках, садах, по балкам и как подлесок в тенистых местах на ЮБК. В настоящее время *D. laureola* часто и с обилием до 2-3 баллов встречается в основном от Никиты до Фороса в лесопарковых насаждениях, а также по балкам, оврагам, в полуприродных и естественных фитоценозах всех лесных поясов Горного Крыма, в пушистодубово-грабинниково-можжевеловых, дубовых, дубово-сосновых, дубово-буковых лесах, в составе классов *Quercetea pubescentis*, *Erico-Pinetea* [3, 4, 6, 7].



Рис. 1. *Daphne laureola* в естественных пушистодубово-грабинниковых сообществах на особо охраняемой природной территории ГПЗ «Ялтинский горно-лесной» (А); молодое генеративное растение (Б) (фото З.Д. Бондаренко)

Daphne laureola (волчник или волчегородник лавровый) – это многолетний вечнозеленый кустарник, высотой до 1,5 м, листья очередные, на верхушке стебля в густых мутовках листьев в пазушных кистях расположены зеленовато-желтые цветки [25] (рис. 1).

В природном (нативном) ареале, охватывающем Европу, Юго-Западную Азию, Северную Африку и Средиземноморский регион, вид встречается в хвойных (сосновых), смешанных (дубово-кедровых, буково-пихтовых), лиственных (сухих буковых, дубовых, березовых, осиновых и др.) лесах в составе разных классов растительности (*Carpino-Fageteta sylvaticae*, *Quercetea pubescentis*, *Erico-Pinetea* и др.) [2-5, 34, 38, 62, 63]. Имеются данные о том, что многие представители рода *Daphne* L., в том числе *D. laureola* относятся к ядовитым растениям, так как во всех частях растения содержатся специфические для рода дафнетоксин, мецереин и другие вещества, которые для людей и других млекопитающих считаются токсичными, но птицы,

поедая плоды, разносят их [28, 66], при этом указывается, что экстракты из разных частей растения применяются в традиционной медицине. *Daphne laureola* может стать важным источником фитохимических веществ, которые действуют как природные антиоксиданты и ингибиторы ацетилхолинэстеразы и могут быть полезными при лечении болезни Альцгеймера, а также как средство при лечении ревматических заболеваний [41, 61]. Ряд работ посвящен изучению генетического полиморфизма, изменчивости морфометрических параметров, биологии *D. laureola* в условиях первичного и вторичного ареалов в зависимости от условий обитания [29, 30, 39, 57] и возрастной структуры ценопопуляций вида [6, 20]. Но наиболее часто *D. laureola* на разных континентах используется как декоративное растение. Поэтому многие исследования посвящены изучению распространения этого растения. Установлено, что вид натурализовался в Австралии, имеет инвазионный статус в Северной Америке, Новой Зеландии, Дании, Ирландии, Крыму, но в большинстве регионов отмечается вблизи мест введения в культуру [25, 27, 31, 35, 37, 51, 56, 57, 58, 65] (рис. 2). В Северной Америке встречается не только вблизи мест интродукции, в том числе на свалках, но и в естественных и полуприродных биотопах, включая редколесья, мезофильные дубовые и хвойные леса [23, 40]. Вид отмечается также на особо охраняемых природных территориях на западном побережье США и Канады [22, 42, 57, 58].

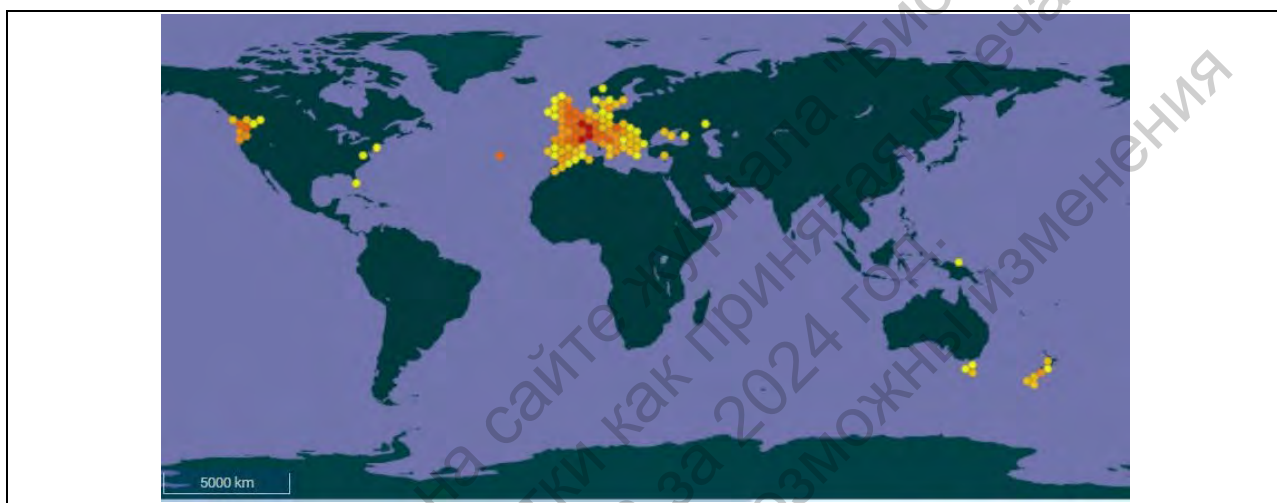


Рис. 2. Распространение *Daphne laureola* (<https://www.gbif.org/species/5420853>)

Ранее нами были рассмотрены некоторые экологические особенности *D. laureola* и распределения сообществ с его участием на градиентах факторов среды с использованием методов ординации и экологических шкал [2]. Целью данной работы является определение параметров фундаментальной ниши вида и реализованной ниш разных фитоценозов в пушистодубово-можжевеловых лесах южного макросклона Крымских гор методами фитоиндикации.

Объект, район и методы исследований

Для определения особенностей адаптации *D. laureola* исследования проводились в пушистодубово-грабниково-грабниковых сообществах, распространенных в нижнем и среднем поясе южного макросклона Крымских гор на мощных рыхлых и свежих коричневых почвах, и отнесенных к классу *Quercetea pubescentis*, на территории трех ООПТ Южного берега Крыма, имеющих в настоящее время разные природоохранные статусы: Государственный природный заповедник «Ялтинский горно-лесной» (ЯГЛ), Природный парк «Мыс Мартьян» (ММ) и Дендрологический парк и Ботанический сад «Никитский ботанический сад» (НБС).

ГПЗ «Ялтинский горнолесной» (Ялтинский ГЛ, ЯГЛ) является одним из наиболее крупных (14,5 тыс. га) на Южном берегу Крыма (ЮБК), расположен вдоль Черного моря от Фороса до Гурзуфа на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, находится в пределах высот 380–1200 м над у. м. от Ай-Петринской, Ялтинской и Никитской яйл (плато) до уреза моря в отдельных местах (координаты 44°23'–44°34' с.ш., 33°57'–34°14' в.д.). Около 75% площади занято сосновыми, широколиственными лесами субсредиземноморского и центрально-европейского типа. На остальной территории представлена горностепная, луговая, ксерофитная растительность томилляров и саванноидов. По современным оценкам, из более 1400 видов высших растений не менее 100 являются чужеродными [5].

Природный парк «Мыс Мартьян» (ММ) находится восточной части городского округа Ялта (44°30'–44°31' с.ш., 34°15'–34°16' в.д.) на высоте от 0 до 240 м над у. м. Из 240 га 120 приходится на акваторию Черного моря; на 120 га территории преобладает лесная (100 га) и кустарниковая (15 га) растительность. На небольшой по площади заповедной территории сохраняются уникальные субсредиземноморские комплексы растений и животных [17]. К высшим растениям относится 553 вида, из них не менее 67 являются чужеродными.

Дендропарк и Ботанический сад «Никитский ботанический сад» (44°30'–44°31' с.ш., 34°13'–34°15' в.д.) занимает около 882 га, находящихся в границах городских округов Ялты и Алушты, Симферопольского и Джанкойского районов. В наиболее развитой рекреационной зоне ЮБК в нижнем приморском поясе расположен Арборетум, в котором на площади 48 га собрано свыше 2 тысяч видов деревьев и кустарников из разных регионов Земного шара, в том числе представлены коллекции роз и других декоративных цветочных культур [18]. На территории четырех парков Арборетума, на коллекционных участках отмечена натурализация не менее 120 видов древесных и кустарниковых растений-интродуцентов.

При описании эколого-ценотических характеристик определен ряд показателей: высота над уровнем моря (м), экспозиция и крутизна склонов (°), тип сообщества, сомкнутость древесного яруса, общее проективное покрытие полукустарников и травянистых растений (ОПП, %). В разных типах растительных сообществ в 2019-2021 годах на изученной территории заложены площадки по 100 м², на которых с целью выявления полного видового состава сообществ по общепринятым методикам [8, 13] выполнены геоботанические описания.

Расчёты параметров фундаментальной экологической ниши вида и реализованной фитоценоза произведены по оригинальной программе «Power». Унифицированная информация о размещении видов растений на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов (каждый из градиентов со ста градациями) извлечена из базы данных «Экодата», созданной в лаборатории флоры и растительности ФГБУН «Никитский ботанический сад РАН». Рассмотрены 12 факторов, в том числе геоклиматические (освещенность ценозов (Lc), терморегим (Tm), омброрегим, аридность-гумидность (Om), криорегим (Cr), континентальность климата (Kn)) и эдафические (увлажнение почвы (Hd), переменность увлажнения (fH), кислотность субстрата (Cr), солевой режим (анионный состав) (Tr), содержание карбонатов (Ca), содержание минерального азота (Nt), гранулометрический состав (аэрация) субстрата (Ae)) [9-11].

Ординационный анализ выполнен с помощью пакета программы Past 3.26 [36]. Названия синтаксонов приводятся по классификационной схеме растительности Европы (EuroVegChecklist) [46], названия видов растений – согласно международной базе данных Plants of the World On-line [49].

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований описано четыре ценопопуляции (ЦП), две на территории ООПТ «Ялтинский горнолесной», по одной – на «Мысе Мартыян» и «Никитском ботаническом саду». Во всех изученных местообитаниях ценопопуляции *D. laureola* по онтогенетическому спектру относятся к неполночленным, нормальным молодым, зрелым или зреющим, неустойчивым, с доминированием молодых генеративных растений, но отличаются по общему числу особей, количеству разновозрастных растений, эффективной плотности на 100 м² и экологической плотности на единицу площади [6].

ЦП 1 (44.512267 N, 34.229766 E) находится в Чертовой балке на территории Нижнего парка Арборетума Никитского ботанического сада, на склонах юго-западной и восточной экспозиций, крутизной 30–35°, на высоте 120–130 м над у. м., занимает борта балки. Растительность представлена достаточно сомкнутыми (0,8–0,9) пушистодубово-грабниково-кленовыми сообществами, в которых доминируют *Quercus pubescens* Willd., *Carpinus orientalis* Mill., значительный процент участия приходится на *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, *Cornus mas* L., *Fraxinus excelsior* L. и разные виды интродуцентов, например, *Laurus nobilis* L., *Berberis aquifolium* Pursh, *Quercus ilex* L., *Laburnum anagyroides* Medikus, представителей рода *Lonicera*. При общем проективном покрытии (ОПП) от 20 до 80% в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Hedera helix* L. и *Ruscus aculeatus* L. Растения *D. laureola* отмечаются с обилием 2–3 балла при проективном покрытии от 10 до 30%. Количество растений варьирует от 2 до 18 на 100 м², в большинстве случаев от 3 до 10, при экологической (6,3 особей/100 м²) и эффективной (до 4 растений g₂ на единицу площади) плотности. Она относится к зрелой, с пиком в возрастном спектре на молодых (g₁ – 48 %) генеративных особях.

ЦП 2 (44.514508 N, 34.246383 E) находится в верхней части ООПТ «Мыс Мартыян», на склонах юго-западной и восточной экспозиций, крутизной 10–20°, на высоте более 200 м над у. м. Растительность представлена разреженными (0,5–0,7) пушистодубово-можжевельново-сосновыми сообществами, в которых значительный процент участия приходится на *Carpinus orientalis*, отмечаются два вида можжевельников (*Juniperus excelsa* M.Bieb. и *J. deltoides* R.P. Adams.). Из натурализовавшихся интродуцентов с высоким постоянством встречается *Fraxinus ornus* L. При ОПП от 50 до 80% в травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Hedera helix* и *Ruscus aculeatus*. Среди всех изученных ценопопуляций отличается наименьшим числом особей *D. laureola*, которые распределены неравномерно, с обилием 1 балл при проективном покрытии до 5%. Соответственно количество растений варьирует от 2 до 8/100 м², а значения плотности минимальные: экологической (4,5 особей/100 м²) и эффективной (1–2 разновозрастных генеративных растений/100 м²). Тип ЦП стареющая, где 30% приходится на средневозрастные генеративные особи.

ЦП 3 (44.445465 N, 34.127842 E) находится на территории Алушкинского лесничества ГПЗ «Ялтинский горно-лесной» по обеим сторонам «Солнечной тропы» («Царская тропа»), в центральной ее части (пгт Гаспра), на склонах от юго-восточной до северо-восточной экспозиций, крутизной от 5 до 45°, на высоте

155–170 м над у. м. Растительность представлена относительно сомкнутыми (0,7–0,8) пушистодубово-грабниково-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*, с высоким постоянством отмечаются *Sorbus torminalis*, *Acer campestre*, *Juniperus deltoides*. В кустарниковом ярусе с высоким обилием и постоянством отмечается *Laburnum anagyroides*, изредка *Rosa canina* L., 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 purpureocaeruleum* (L.) Holub, представителей рода *Carex*. Это самая многочисленная по общему числу особей ценопопуляция, *D. laureola* отмечается с обилием 2-3 балла при проективном покрытии от 10 до 30%. Количество растений варьирует от 2 до 42 на 100 м², в большинстве случаев от 5 до 30. Характерны средние значения экологической (23,8 особей/100 м²) и эффективной (до 7–8 растений g₂ на единицу площади) плотности. Она относится к зрелой, с пиком в возрастном спектре на молодых (g₁ – 43%) генеративных особях.

ЦП 4 (44.421168 N, 33.859761) находится в западной части ЯГЛ, на территории Оползневского лесничества, между горами Мердвен-Кая и Исар-Кая, вдоль тропы «Чертова лестница» (Шайтан Мердвен), где занимает склоны юго-восточной экспозиции или борта и тальвеги балок, крутизной 15–30°, на высоте 420–480 м над у. м. Растительность представлена в основном достаточно сомкнутыми (0,6–0,8) дубово-грабниковыми сообществами, в которых в первом ярусе доминирует *Quercus pubescens*, во втором – *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*, в подлеске – *Juniperus deltoides*. Реже встречаются *Torminalis glaberrima* (Gand.) Sennikov & Kurtto, *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*. В кустарниковом ярусе с высоким постоянством встречается *Berberis aquifolium*, реже *Laburnum anagyroides*. Общее проективное покрытие травяного и кустарничкового яруса, в котором доминируют *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix*, *Euphorbia amygdaloides* L., представители родов *Carex*, *Viola*, – от 25 до 60%. Также как в ЦП 3 *D. laureola* отмечается с обилием 2–3 балла при проективном покрытии от 10 до 30%, но растения распределены неравномерно, их количество варьирует от 4 до 31, в большинстве случаев отмечается от 4 до 22 растений/100 м², при эффективной плотности – менее 4 средневозрастных (g₂) генеративных растений на единицу площади и средней экологической плотности – 14,2 особей, на молодые генеративные растения приходится 44% и ЦП относится к зрелой.

По результатам ординационного анализа описаний фитоценозов с участием *Daphne laureola* выявлены экологические связи между ними (рис. 3). Так для сообществ ЦП 4, описанных в Ялтинском ГЛ заповеднике вдоль тропы «Чертова лестница» на склонах в среднем лесном поясе, ведущими факторами являются содержание азота в почве («Nt») и переменность увлажнения «fH» (занимают крайне правое положение вдоль осей). Ведущим фактором дифференциации для достаточно разреженных (0,5-0,7) пушистодубово-можжевельново-сосновых сообществ ЦП 2 на «Мысе Мартьян» является освещенность ценоза («Lc») (крайнее левое положение). Режим увлажнения почвы «Hd» является основным фактором дифференциации для сообществ, описанных по ЦП 1 в Чертовой балке в Никитском ботаническом саду и ЦП 3 на территории Ялтинского ГЛ вдоль «Солнечной тропы», так в них *D. laureola* произрастает по днищам и бортам балок.

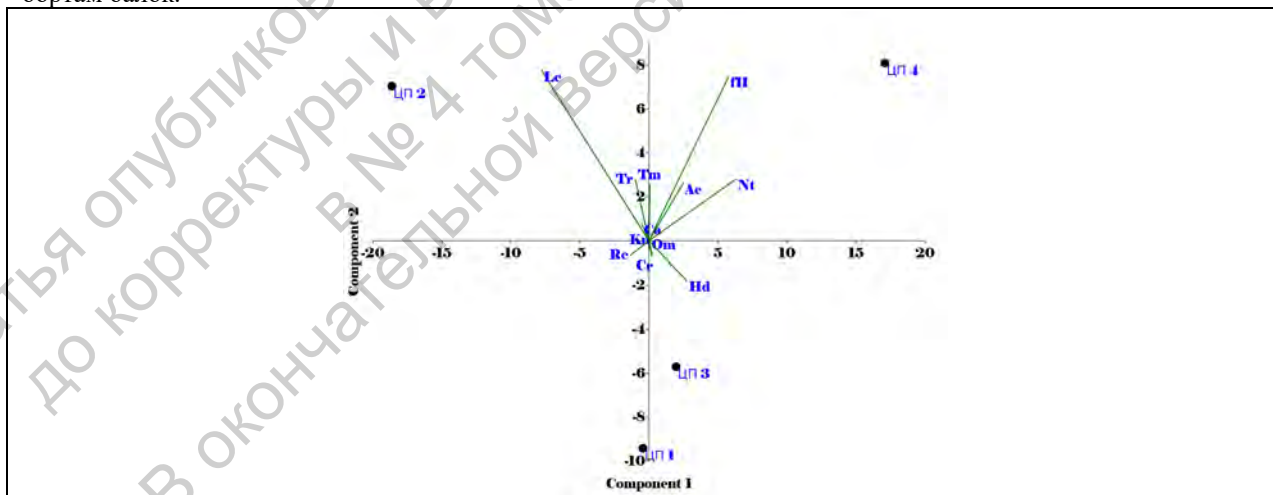


Рис. 3. Дифференциация сообществ с участием *Daphne laureola* на градиентах факторов среды (по экологическим шкалам В.В. Корженевского).

Наименование осей климатопы: Lc – освещенность-затенение, Tm – температура воздуха, Om – омброрегим (аридность-гумидность), Cr – криорегим, Kp – континентальность климата, Hd – увлажнение, fH – переменность увлажнения; Наименование осей эдафотопы: Rc – кислотность субстрата, Tr – анионный состав (солевой режим), Са – содержание карбонатов, Nt – содержание азота, Ae – механический состав (аэрация) субстрата. Обозначения: ЦП 1 – НБС, Чертова балка; ЦП 2 – Мыс Мартьян; ЦП 3 – ЯГЛ «Солнечная тропа»; ЦП 4 – ЯГЛ «Шайтан-Мердвен».

Внедрение вида в различные по степени сохранности или нарушенности фитоценозы во вторичном ареале происходит при соответствии факторов-условий и факторов-ресурсов новых мест произрастания требованиям чужеродного вида. Результаты, полученные при анализе параметров фундаментальной ниши *D. laureola* и реализованных ниш изученных фитоценозов, представленные на рисунке 4 и в таблице 1, также показывают какие из факторов являются лимитирующими для распространения вида в новых для него условиях. В таблице приведены реальные значения факторов-условий и факторов-ресурсов для изученного вида и сообществ, в которых растения *D. laureola* в разных возрастных состояниях отмечены в травяно-кустарниковом ярусе. Данные демонстрируют несколько отдельных градиентов климатопа и эдафотопы фундаментальной ниши вида укладываются в реализованную нишу описанных сообществ и тем самым показывают, что по большинству факторов *D. laureola* успешно внедрилась в естественные фитоценозы, но не является видом-трансформером.

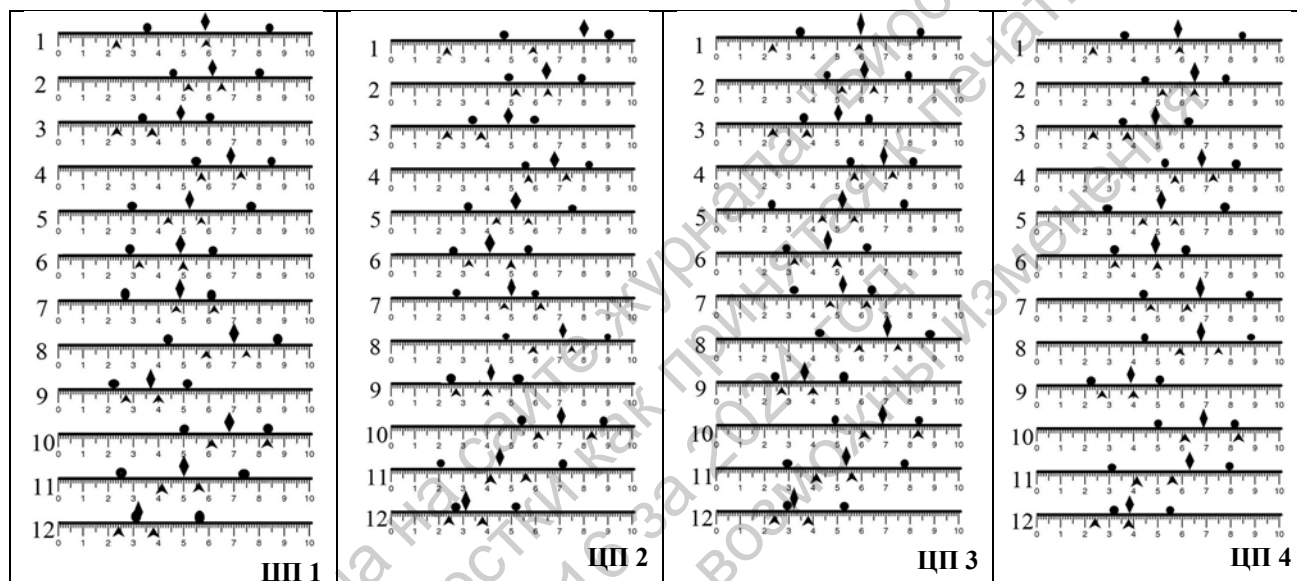


Рис. 4. Соотношение фундаментальной ниши *D. laureola* (обозначен треугольниками вниз) и реализованных ниш фитоценозов (диапазон толерантности (он же «коридор комфортности») в верхней части шкал – овалы, точка оптимума на градиенте – ромб). Нумерация градиентов: 1 – освещение-затенение; 2 – терморегим; 3 – омброрегим; 4 – криорегим; 5 – континентальность; 6 – увлажнение; 7 – переменность увлажнения; 8 – реакция субстрата; 9 – солевой режим; 10 – содержание карбонатов; 11 – содержание азота; 12 – механический состав (аэрация) субстрата.

В сообществах, относящихся к классу *Quercetea pubescentis*, ниша *Daphne laureola* находится в зоне комфорта по большинству параметров: терморегим, криорегим, континентальность, реакция субстрата, солевой режим, переменность увлажнения, содержание карбонатов и азота (рис. 3). В зоне пессимума за пределами оптимальных значений потенциальные требования изученного вида находятся на градиентах факторов освещение-затенение, омброрегим, аэрация субстрата (или гранулометрический состав). На градиенте увлажнение почвы описанные сообщества имеют более широкую экологическую нишу, тогда как фундаментальная ниша *D. laureola* расположена ближе к минимальным значениям реализованных ниш фитоценозов. Такое положение вида на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов в разных лесных сообществах на Южном берегу Крыма объясняется тем, что в природном ареале *Daphne laureola* произрастает на суглинистых и глинистых почвах, достаточно морозостойчива, переносит низкий уровень освещенности от частичной до глубокой тени. Она предпочитает влажные хорошо дренированные суглинисто-глинистые или известняковые богатые обменным кальцием почвы от нейтральных до слабокислых, но может расти на осушенных почвах (обычно вдоль береговой линии в Англии) [5].

Реальные значения факторов-условий и факторов-ресурсов на градиентах для фундаментальной ниши *Daphne laureola* и реализованных ниш фитоценозов

Факторы-условия и факторы-ресурсы	Фундаментальная ниша <i>D. laureola</i>		Реализованная ниша фитоценоза												
			ЦП 1			ЦП 2			ЦП 3			ЦП 4			
	min	max	min	opt	max	min	opt	max	min	opt	max	min	opt	max	
Освещенность, %	4,5	18,2	6,7	17,7	41,4	9,8	37,7	47,3	6,6	18,6	41,4	7,0	17,7	41,8	
Средняя июльская температура, °С	19,0	21,3	18,2	20,7	23,5	18,6	21,2	23,2	18,6	20,7	23,5	17,9	21,3	23,0	
Сумма эффективных температур > 10°С	2691	3164	2491	3036	3736	2502	3145	3691	2473	3036	3736	2418	3164	3645	
Аридность-гумидность	-1222	-600	-733	-67	489	-734	-89	375	-622	-1,4	590	-632	-67	533	
Температура самого холодного месяца, °С	-4,6	4,6	-5,7	2,0	11,1	-5,1	1,4	10,0	-5,4	2,3	9,6	-6,9	1,7	9,7	
Континентальность, %	120,0	138,6	98,6	131,4	165,7	103,6	130,7	164,3	90,3	131,4	167,9	97,8	130,7	168,7	
Индекс сухости	8,16	1,56	2,3	1,61	1,25	2,4	1,84	1,35	2,24	1,69	1,23	2,14	1,59	1,23	
Коэффициент переменности увлажнения	0,23	0,31	0,13	0,24	0,30	0,13	0,25	0,30	0,16	0,26	0,34	0,22	0,34	0,44	
рН субстрата	6,4	7,2	5,6	7,0	8,1	5,8	7,1	8,5	5,5	7,0	8,4	5,6	6,9	8,2	
Содержание анионов в мг\100 г почвы в слое 0-50 см	HCO ₃	0,42	12,56	0,07	4,88	39,1	0,07	4,88	39,1	0,16	2,31	40,5	0,09	10,0	37,0
	Cl ⁻	0,007	0,08	0,005	0,05	2,5	0,005	0,05	2,5	0,006	0,045	3,1	0,006	0,07	1,67
	SO ₄	0,06	0,68	0,048	0,48	5,2	0,048	0,48	5,2	0,054	0,41	6,1	0,05	0,62	3,9
Содержание карбонатов, %	3,44	7,32	1,51	4,76	7,38	2,21	5,12	9,6	1,47	4,85	7,41	1,48	4,85	7,15	
Содержание азота, %	0,23	0,31	0,15	0,28	0,4	0,13	0,25	0,38	0,17	0,29	0,42	0,18	0,34	0,43	
Общая аэрация, %	67,9	43,6	52,8	52,9	22,1	61,4	53,6	20,0	56,1	52,1	25,4	52,1	42,9	23,2	

Примечание: min - минимальное значение на градиенте, max - максимальное значение на градиенте, opt – оптимальное значение.

Выводы

Проведенные исследования показали, что *D. laureola* адаптировался к природным условиям в нижнем и среднем поясе на южном макросклоне Крымских гор в составе пушистодубово-грабинниковых сообществ, так как соответствие большинства параметров реализованных ниш фитоценозов отвечает потенциальным требованиям вида. Возрастное состояние растений в разных ценопопуляциях отражает его инвазионный потенциал, во всех изученных местообитаниях ценопопуляции *D. laureola* по онтогенетическому спектру относятся к неполночленным, нормальным молодым, зрелым или зреющим, неустойчивым, с доминированием молодых генеративных растений. Для вида определен 2-й инвазионный статус, так как натурализовавшиеся растения отмечаются в изученных полуестественных лесных сообществах с обилием до 2-3 баллов, то есть его проективное покрытие не превышает 60 %. Несмотря на способность к семенному возобновлению, преобладает вегетативный способ самоподдержания ценопопуляций. Для снижения рисков дальнейшего распространения вида необходим мониторинг состояния растений в ранее изученных локалитетах, выявление новых местонахождений. Не рекомендуется использовать данный вид при озеленении участков, граничащих с особо охраняемыми природными территориями.

Литература/References

1. Абраменков АА, Корженевский ВВ. Реализованная ниша *Daphne taurica* Kotov в Крыму. Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2023;2(167):72-83.
2. Багрикова НА, Бондаренко ЗД. Особенности адаптации инвазионных видов *Berberis aquifolium* Pursh. и *Daphne laureola* L.. в лесных сообществах Южного берега Крыма. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(2):157-66. doi: 10.30901/2227-8834-2024-2-157-166
3. Багрикова НА, Бондаренко ЗД, Резников ОН. Об инвазии *Daphne laureola* (Thymellaceae) на территориях заповедников Южного берега Крыма. Наука Юга России. 2021; 17(3):72-9. doi: 10.7868/S25000640210309
4. Багрикова НА, Плугатарь ЮВ, Бондаренко ЗД, Резников ОН. Наиболее опасные инвазионные виды растений на особо охраняемых природных территориях Горного Крыма. Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». 2021;12:114-48.
5. Бондаренко ЗД. Адвентизация флор особо охраняемых природных территорий (на примере природного заповедника "Ялтинский горно-лесной" (дисс. ... канд. биол. наук). Ялта: НБС-ННЦ; 2023.

6. Бондаренко ЗД, Багрикова НА. Современное состояние и возрастная структура ценопопуляций *Daphne laureola* (Thymellaceae) на особо охраняемых природных территориях Южного берега Крыма. Экосистемы. 2021;27:36-47.
7. Бондаренко ЗД, Багрикова НА. Эколого-биологические особенности сообществ с участием *Daphne laureola* на территории природного заповедника «Ялтинский горно-лесной». В кн.: Сотрудничество ботанических садов в сфере сохранения ценного растительного генофонда. Москва; 2022. С. 257-60.
8. Голубев ВН, Корженевский ВВ. Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма. Ялта: Никитский ботанический сад; 1985.
9. Корженевский ВВ. Об одном простом способе интерпретации экологических шкал. Экология. 1990;6:60-3.
10. Корженевский ВВ. Новый способ графического выражения зависимости видового богатства и комплексных градиентов среды. Экология. 1999;3:216-9.
11. Корженевский ВВ, Абраменков АА, Корженевская ЮВ. Кто выиграет в условиях трансформации средовых условий: сосна крымская или сосна алеппская? В кн.: Материалы научно-практической конференции с международным участием, посвященной 40-летию Сочинского национального парка. Сочи: 2023. С. 172-6.
12. Корженевский ВВ, Плугатарь ЮВ, Корженевская ЮВ, Абраменков АА. Регенерационная ниша *Malva alcea* L. в крымских горах. Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2020;(154):7-22. doi: 10.36305/2712-7788-2020-1-154-7-22
13. Миркин БМ, Наумова ЛГ, Соломещ АИ. Современная наука о растительности. Москва: Логос, 2001.
14. Одум Ю. Экология. Москва; 1986.
15. Павлов ДС, Стриганова БР, Букварева ЕН, Дгебуадзе ЮЮ. Сохранение биологического разнообразия как условие устойчивого развития. Вестник РАН, 2010;80(2):131-40.
16. Петросян ВГ, Осипов ФА, Фенева ИЮ, Дергунова НН, Хляп ЛА. Моделирование экологических ниш самых опасных инвазионных видов топ-100 России: проверка гипотезы консерватизма экологических ниш. Известия РАН Сер биол. 2023;7:70-92. doi: 10.31857/S102634702360022X
17. Плугатарь ЮВ, Багрикова НА, Белич ТВ, Костин СЮ, Крайнюк ЕС, Маслов ИИ, Садогурский СЕ, Садогурская СА, Саркина ИС. Природный заповедник «Мыс Мартьян». Симферополь: ИТ «АРИАЛ»; 2018.
18. Плугатарь ЮВ, Коба ВП, Клименко ЗК, Корженевский ВВ, Смыков АВ, Исиков ВП, Комар-Тёмная ЛД, Паштецкий АВ, Головнёв ИИ, Саркина ИС, Александров ЛМ, Зыкова ВК, Максимов АП, Пилькевич РА, Ругузова АИ, Губанова ТБ, Корженевская ЮВ, Цюпка СЮ, Плугатарь СА, Улановская ИВ, Смыкова НВ, Зубкова НВ, Герасимчук ВН, Федорова ОС, Гончаренко ВА, Головнёва ЕЕ, Андриюшенкова ЗП, Спотарь ЕН, Квитницкая АА, Харченко АЛ, Палий ИН, Кравченко ИН, Князева ОИ, Рогатенюк ЛА, Палькеев АМ. Интродукция и селекция декоративных растений в Никитском ботаническом саду (современное состояние, перспективы развития и применение в ландшафтной архитектуре). Симферополь: ИТ «АРИАЛ»; 2015.
19. Плугатарь ЮВ, Корженевский ВВ, Абраменков АА. Шибляк или маквис? О внедрении *Quercus ilex* L. в фитоценозы южнобережного Крыма. Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2022;3(164):6-19.
20. Расевич ВВ, Дідух ЯП. Структура популяцій *Daphne laureola* L. на межі їх ареалу. Український ботанічний журнал. 2007;64(3):393-410.
21. Селедец ВП. Типы экологических ниш видов растений и перспективы фитоиндикации на Дальнем Востоке России. Ботанический журнал. 2013;98(1):25-40.
22. Allen JA, Brown CS, Stohlgren TJ. Non-native plant invasions of United States national parks. Biol Invas. 2009;11:2195-2207. doi: 10.1007/s10530-008-9376-1
23. Alonso C, Herrera CM. Neither vegetative nor reproductive advantages account for high frequency of malesteriles in southern Spanish gynodioecious *Daphne laureola* (Thymelaeaceae). Am J Bot. 2001;88:1016-24. doi: 10.1038/sj.hdy.6800550
24. Bagrikova NA, Skurlatova MV. The materials to the "Black Book" of the flora of the Crimean Peninsula. Russ J Biol Invas. 2021;12(3):244-57. doi: 10.1134/S2075111721030036
25. Baker ML. *Daphne laureola* L. (Thymelaeaceae): A weedy alien species new to Australia. Plant Protect Quart. 2013;28(1):3-5.
26. Bello C, Cintra ALP, Barreto E, Vancine MH, Sobral-Souza Th, Catherine H, Graham CH, Galetti M. Environmental niche and functional role similarity between invasive and native palms in the Atlantic Forest. Biol Invas. 2021;23(3):741-54. doi: 10.1007/s10530-020-02400-8
27. Brown B. *Daphne laureola* in coastal B.C. Invasive Plant Council of B.C. Newsletter. 2006;4:2,4. URL: <http://invasiveplantcouncilbc.ca/publications/newsletters/Newsletter004.pdf>
28. Burrows G, Tylr RJ. *Daphne* L. In: Toxic Plants of North America, 2nd edition. Ames, Iowa: Iowa State University Press. 2013. P. 1186-91.

29. Castilla AR, Alonso C, Herrera CM Genetic structure of the shrub *Daphne laureola* across the Baetic Ranges, a Mediterranean glacial refugium and biodiversity hotspot. *Plant Biol.* 2011;14(3):515-24. doi: 10.1111/j.1438-8677.2011.00521.x
30. Castilla AR, Alonso C, Herrera CM. Exploring local borders of distribution in the shrub *Daphne laureola*: Individual and populations traits. *Acta Oecol.* 2011;37(3):269-76. doi: 10.1016/j.actao.2011.02.011
31. de Salas MF, Baker ML. A Census of the Vascular Plants of Tasmania, Including Macquarie Island. Hobart: Tasmanian Herbarium, Tasmanian Museum and Art Gallery;. 2021. ULR: <https://flora.tmag.tas.gov.au/resources/census/>
32. Diagne C, Leroy B, Vaissière AC, Gozlan RE, Roiz D, Jarić I, Salles JM, Corey JA Bradshaw, Courchamp F. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature.* 2021;592:571-6. doi: 10.1038/s41586-021-03405-6
33. Essl F, Lenzner B, Bacher S, Bailey S, Capinha C, Daehler C, Dullinger S, Genovesi P, Hui C, Hulme PE, Jeschke JM, Katsanevakis S, Kühn I, Leung B, Liebhold A, Liu C, MacIsaac HJ, Meyerson LA, Nuñez MA, Pauchard A, Pyšek P, Rabitsch W, Richardson DM, Roy HE, Ruiz GM, Russell JC, Sanders NJ, Sax DF, Scalera R, Seebens H, Springborn M, Turbelin A, van Kleunen M, von Holle B, Winter M, Zenni RD, Mattsson BJ, Roura-Pascual N. Drivers of future alien species impacts: an expert-based assessment. *Glob Change Biol.* 2020;26:4880-93. doi: 10.1111/gcb.15199
34. Fischer MA. Towards an excursion flora for Austria and all the Eastern Alps. *Botanica Serbica.* 2018;42 (1):5-33. doi: 10.5281/zenodo.1173550
35. GBIF. Global Biodiversity Information Facility. URL: <https://www.gbif.org/species/5420853>
36. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electronica.* 2001;4(1):9.
37. GISP. Invasive Alien Species and Protected Areas. A Scoping Report. 1.2.2007. URL: <https://citeseerx.ist.psu.edu/document?repid=rep1&type=pdf&doi=dfdb9ed1147d7d55c1d96866ab8270d99f54296f>
38. IUCN. Invasive plants affecting Protected Areas of West Africa. Management for reduction of risk for biodiversity. Ouagadougou, BF: IUCN/PACO; 2013. URL: <https://papaco.org/wp-content/uploads/2015/08/Invasive-plants-study.pdf>
39. Jagrič M, Jarni K, Brus R. Sexual dimorphism and distribution of *Daphne laureola* L. in the Bohor area. *Acta Silvae et Ligni* 2013;101:23-32.
40. Jakobs G, Weber E, Edwards PJ. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Divers Distrib.* 2004;0:11-9.
41. Juskovic M, Zabar-Popovic A, Matejić JS, Mihajilov-Krstev T, Manojlovic N, Vasiljević P. Phytochemical screening, antioxidants and antimicrobial potential of leaves of *Daphne laureola* L. *Oxidation.* 2017;40:1058-69.
42. Lei T. Environmental preferences and constraints of *Daphne laureola*, an invasive shrub in western Canada. *Can J Forest Res.* 2014;44 (11):1462-7. doi: 10.1139/cjfr-2014-0261
43. Liu C, Wolter C, Xian W, Jeschke JM. Most invasive species largely conserve their climatic niche. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2020;117(38):23643-51. doi: 10.1073/pnas.2004289117
44. Mačić V, Albano PG, Almpnidou V, Claudet J, Corrales X, Essl F., Evagelopoulos A, Giovos I, Jimenez C, Kark S, Marković O, Mazaris AD, Ólafsdóttir G Á, Panayotova M, Petović S, Rabitsch W, Ramdani M, Rilov G, Tricarico E, Fernández TV, Sini M, Trygonis V, Katsanevakis S. Biological invasions in conservation planning: a global systematic review. *Front Mar Sci.* 2018;5:178. doi: 10.3389/fmars.2018.00178
45. Mack RN. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecol Appl.* 2000;10:689-710.
46. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat JP, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, García RG, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Iakushenko D, Pallas J, Daniëls FJA, Bergmeier E, Santos Guerra A, Ermakov N, Valachovič M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YaP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens S.M, Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *App Veget Sci.* 2016;19(3):264. doi: 10.1111/avsc.12257
47. Pearman PB, Guisan A, Broennimann O, Randin CF. Niche dynamics in space and time. *Trends Ecol Evol.* 2008;23:149-58.
48. Pili AN, Tingley R, Sy EY, Diesmos MLL, Diesmos AC. Niche shifts and environmental non-equilibrium undermine the usefulness of ecological niche models for invasion risk assessments. *Sci Rep.* 2020;14;10(1):7972.
49. POWO. Plant of the World On-line. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org>
50. Protopopova VV, Shevera M. Ergasiophytes of the Ukrainian flora. *Biodiv Res Conserv.* 2014;35:31-46.
51. Randall RP. A Global Compendium of Weeds. Perth, Western Australia; 2017.
52. Richardson DM, Pyšek P, Carlton JT. A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. In: *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton.* Oxford: Blackwell Publishing; 2011. P. 409-20.

53. Rolland J, Silvestro D, Schluter D, Guisan A, Broennimann O, Salamin N. The impact of endothermy on the climatic niche evolution and the distribution of vertebrate diversity. *Nat Ecol Evol.* 2018;2:459-64. doi: 10.1038/s41559-017-0451-9
54. Santamarina S, Mateo RG, Alfaro-Saiz E, Acedo C. On the importance of invasive species niche dynamics in plant conservation management at large and local scale. *Front. Ecol Evol.* 2023;10:1049142. doi: 10.3389/fevo.2022.1049142
55. Seebens H, Blackburn TM, Dyer EE, Genovesi P, Hulme PE, Jeschke JM, Pagad S, Pyšek P, Winter M, Arianoutsou M, Bacher S, Blasius B, Brundu G, Capinha C, Celesti-Grapow L, Dawson W, Dullinger S, Fuentes N, Jager H, Kartesz J, Kenis K, Kreft H, Kuhn I, Lenzner B, Liebhold A, Mosena A, Moser D, Nishino M, Pearman D, Pergl J, Rabitsch W, Rojas-Sandoval J, Roques A, Rorke S, Rossinelli S, Roy H.E, Scalera R, Schindler S, Štajerova K, Tokarska-Guzik B, van Kleunen M, Walker K, Weigelt P, Yamanaka T, Essl F. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nat Commun.* 2017;8(1):1-9. doi: 10.1038/ncomms14435
56. Seregin AP. Contribution to the vascular flora of the Sevastopol area (the Crimea): a checklist and new records. *Flora Mediterranea.* 2008;18:171-246.
57. Strelau M, Clements DR, Webb C, Prasad R. The biology of Canadian weeds: 156. *Daphne laureola* L. *Can J Plant Sci.* 2018; 98 (4):947-58. doi: 10.1139/cjps-2017-0247
58. Swearingen J. Invasive Plant Atlas of the United States. Plant Species Reported to be Invasive in Natural Areas. National Park Service and the University of Georgia Center for Invasive Species and Ecosystem Health; 2015. URL: <http://www.invasiveplantatlas.org/distribution.html>
59. Suárez-Mota ME, Ortiz E, Villaseñor JL, Espinosa-García FJ. Ecological niche modeling of invasive plant species according to invasion status and management needs: the case of *Chromolaena odorata* (Asteraceae) in South Africa. *Polish J Ecol.* 2016;64(3):369. doi: 10.3161/15052249PJE2016.64.3.007
60. Tingley R, Vallinoto M, Sequeira F, Kearney MR. Realized niche shift during a global biological invasion. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2014; 111:10233-8.
61. Tundis R, Cappello AR, Bonesi M, Peruzzi L, Loizzo MR. Extracts of different polarity of *Daphne laureola* L. as valuable source of antioxidant and neuroprotective compounds. *Med Sci Forum.* 2021;2(19). doi: 10.3390/CAHD2020-08560
62. Vukelić J, Baričević D, Pernar N, Bakšić D, Racić D, Vrbek B. Phytocoenological-pedological features of subalpine beech forests (as. *Ranunculo platanifoliae-Fagetum* Marinček et al. 1993) on Northern Velebit. *Periodicum Biologorum.* 2008;110 (2):163-71.
63. Vukelić J., Šapić I, Alegro A, Šegota V, Stankić I, Baričević D. Phytocoenological analysis of grey alder (*Alnus incana* L.) forests in the Dinarides of Croatia and their relationship with affiliated communities. *Tuexenia.* 2017;37:65-78. doi: 10.14471/2017.37.014
64. Wiens JJ, Graham CH. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2005;36:519-39.
65. Wilton AD, Schönberger I, Boardman KF, Breitwieser I, Cochrane M, Dawson MI, de Lange PJ, de Pauw B, Fife AJ, Ford KA, Gibb ES, Glenney DS, Heenan PB, Korver MA, Novis PM, Redmond DN, Smissen RD, Tawiri K. Checklist of the New Zealand Flora – Seed Plants. Lincoln: Manaaki Whenua-Landcare Research; 2016.
66. Written Findings of the Washington State Noxious Weed Control Board; 2006. URL: https://www.nwcb.wa.gov/images/weeds/Daphne_laureola_Written-Findings.pdf
67. Xian X, Zhao H, Wang R, Qiao H, Guo J, Zhang G, Liu W, Wan F. Ecological niche shifts affect the potential invasive risk of *Rapistrum rugosum* (L.). *China Front Plant Sci.* 2022;13:827497. doi: 10.3389/fpls.2022.827497