

В.В. РАСЕВИЧ, Я.П. ДІДУХ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.
Вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЇ *DAPHNE TAURICA* КОТОВ

Ключові слова: ценопопуляція, віталітетний аналіз, вікова структура, просторова структура

У 60-х рр. ХХ ст. П.С. Каплуновський знайшов новий для Криму вид *Daphne* L. та ідентифікував його як *D. altaica* Pall [11]. М.І. Котов у 1970 р. описав цю рослину як окремий вид *D. taurica*. Він відзначив генетичну спорідненість *D. taurica* з *D. caucasica* Pall. і *D. axilliflora* Koiss. [12]. П.С. Каплуновський зазначив, що М.М. Цвельов, опрацьовуючи гербарні матеріали, вказував на близькість цього виду до *D. sophia* Kalen. [11, 14].

За даними М.І. Котова, у 1970 р. *D. taurica* зростає у вигляді двох порівняно невеликих локалітетів на висоті 550—900 м над р. м. у верхів'ях р. Великої Бурульчі на території Перевального лісництва в урочищі Яман-Таш та біля скель Макроусова у Сімферопольському р-ні. Схили гір у цьому місці, основу яких складають юрські вапняки, вкриті лісом. Вид зростає як серед розрідженого грабово-дубового лісу з домінуванням *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., *Carpinus betulus* L., так і на галявинах. На кам'янистих схилах разом з *D. taurica* росли чагарники *Jasminum fruticans* L., *Berberis vulgaris* L., *Juniperus sabina* L., *Amygdalus nana* L. та петрофітні полікарпіки *Melica taurica* C. Koch., *Alyssum trichostachyum* Rupr. Верхній розріджений ярус (0,2) формували невисокі (3—5 м) поодинокі дерева: *Acer campestre* L., *A. stevenii* Pojark., *Sorbus aucuparia* L., *S. torminalis* (L.) Crantz., *Ulmus scabra* Mill., *Asphodeline lutea* Reichend., *Geranium sanguineum* L., *Lathyrus aureus* (Stev.) Brandza., *Isatis costata* C.A. Mey., *Valeriana grossheimii* Worosch., *Dictamnus gymnostylis* Stev., *Lithospermum purpureo-caeruleum* L., *Paeonia daurica* Andr. Нижче, у глибокій затіненій долині на висоті 350—400 м, сформувався буковий ліс [11, 13].

Питання походження виду викликає гострі дискусії. На противагу гіпотезі М.І. Котова, П.С. Каплуновського, В.М. Голубева та А.Р. Нікіфорова про реліктове походження виду [1, 11, 12], Я.П. Дідух припускає, що *D. taurica* є кенофітом, у процесі адаптації до специфічних екологічних умов у невеликій за розмірами популяції змінювалися морфологічні ознаки виду, які відрізняють його від споріднених видів [5]. Остання гіпотеза ґрунтується на тому, що в радіусі 1 км від місця зростання *D. taurica* знайдено різні за екологією рідкісні для Криму види: *Euonymus nana* Bied., *Aegopodium podagraria* L., *Filipendula denudata* (J. et C. Presl.) Fritsch., *Anemone ranunculoides* L., *Veronica scutellata* L., *Sagina procumbens* L., *Thalictrum lucidum* L. Ця територія зазнава-

© В.В. РАСЕВИЧ, Я.П. ДІДУХ, 2006

ла великого рекреаційного навантаження, а в минулому тут проходив шлях, залишки якого у вигляді вимощених кам'яних ділянок збереглися дотепер. Зростання *D. taurica* у порушених ценозах і відсутність його в корінних лісових поясах пояснюється порівняно слабкою конкурентною здатністю виду [4, 5].

Таким чином, незважаючи на те, що *D. taurica* вивчав ряд дослідників [1, 5, 11, 12, 18], лишається ще багато нез'ясованих питань, які потребують всебічного дослідження, зокрема й на популяційному рівні. З огляду на те, що цей рідкісний вид [16] занесений до Червоної книги України [20] та Європейського червоного списку, ми дослідили еколого-ценотичні особливості популяцій, їх віталітетний і віковий стан.

Матеріали і методика досліджень

Популяцію *D. taurica* досліджували 03.06.2005 р. Вона знаходиться на висоті 930 м над р. м. за 40 м від краю плато (44°5'012" пн. широти, 34°25'875" сх. довготи) поблизу скель Макроусова в місці, де з'єднуються долини Гнилого джерела та Великої Бурульчі.

Плато складене з юрських вапняків, які тут виходять на поверхню. Дерново-буроземні ґрунти, що сформувалися на їх основі, мають слаболужну реакцію, рН поверхневих шарів становить 7,5. Ґрунт формується на плакорних ділянках мікрорельєфу, а в заглибинах карстового походження він постійно змивається.

Видовий склад ценозів, де ми досліджували *D. taurica*, подібний до описаних М.І. Котовим, тобто за цей період практично нічого не змінилося. Популяція *D. taurica* займає площу 17 м². Оскільки інші локалітети, що наводяться в літературі для цієї місцевості [11, 12], очевидно, зникли, то вищезазначена є «менделівською», яка за Т.А. Работновим відповідає двом ценопопуляціям [2, 15]. Перша займає схил західної експозиції (2°), вкритий розрідженим до (0,2) листяним лісом з густим трав'яним покривом (90 %).

У першому ярусі зростали *Fraxinus excelsior* L. (2), *Acer campestre* (1), *Quercus petraea* (+), *Carpinus orientalis* Mill (+), *Cornus mas* L. (+), тобто типові види листяних лісів. У чагарниковому (0,1) ярусі трапляються *Daphne taurica* (2), *Rosa tschatyrdagii* Chrshan. (+), *Euonymus verrucosa* Scop. (+), *Berberis vulgaris* (1), *Juniperus sabina* (5), *Amygdalus nana* (+) — зовсім різні за екологією види. Густий трав'яний покрив (до 90 %) формують *Euphorbia lathyris* L. (+), *Galium calcareum* (Albov) Poded. (+), *Geranium sanguineum* (+), *Festuca sulcata* (Hack.) Nym. (1), *Dictamnus gymnostylis* (+), *Carlina taurica* Klok. (+), *Cerastium biebersteinii* DC. (+), *Veronica incana* L. (+), *Isatis taurica* Bieb (+), *Valeriana grossheimii* (+), *Achillea pannonica* Schecl. (+), *Allium paniculatum* L. (+), *Paeonia daurica* Andr. (+), *Vicia cassubica* L. (+), *Fragaria vesca* L. (1), тобто різні за екологією види, не характерні для типових листяних лісів.

Daphne taurica також поширюється на узлісся, де зімкненість деревного ярусу нижча (0,1), а проективне покриття трав'яного с'ягає 75 %. Оскільки окремі ділянки займають виходи скель, тут трапляються дерева — *Quercus*

petraea (+), *Fraxinus excelsior* (+), чагарники *Daphne taurica* (+), *Amygdalus nana* (+), трав'яні узлісні види *Festuca sulcata* (1), *Allium paniculatum* (1), *Geranium sanguineum* (3), *Galium calcareum* (1), *Dictamnus gymnostylis* (1), *Asphodeline lutea* (+), *Laser trilobum* (L.) Borkh (+), *Odontites glutinosa* (Bieb.) Benth. (+), *Polygonatum multiflorum* (L.) All. (+), *Scorzonera crispa* Bieb. (+), *Elytrigia repens* (L.) Nevski (1), *Lamium purpureum* L. (+), *Carlina taurica* (+), *Vicia cassubica* (+). Ці угруповання можна вважати дериватними щодо до асоціації *Laserpitio-hispidi-Quercitum petraeae*, які відносяться до союзу *Lathyro laxiflorae-Quercion petraeae*, порядку *Quercu-Carpinifolia betuli* — до їхнього складу домішується багато узлісних, лучно-степових і петрофітних елементів [6].

Ми досліджували віковий та віталітетний склад популяції *D. taurica*, а також визначили її чисельність і щільність.

Цікавим є те, що щільність рослин популяції збільшується в межах багаторічних куртин *J. sabina*, а решта особин концентрується навколо кущів та дерев у помірно затінених та зволжених місцях. Вірогідно, саме такий мікроклімат, який формують куртини *J. sabina* чи легке затінення, є фактором, що зумовлює розвиток *D. taurica*.

Віковий склад досліджували за методикою Т.А. Работнова [3, 17], віталітетну структуру популяції — за методикою Ю.А. Злобіна (R-техніка) [9]. Цей аналіз відображає повноту фенотипічних проявів ознак організмів у популяції залежно від зміни екологічних факторів. За співвідношенням організмів різного класу віталітету ценопопуляції умовно поділяються на депресивні (А), рівноважні (В) та процвітаючі, або експансивні (С).

Ми вже провели попередній віталітетний аналіз популяції *D. taurica* станом на травень 1968 р. за параметрами гербарних зразків, зібраних М.І. Котвим [18].

Ми проаналізували кілька морфометричних параметрів та розрахували відповідні показники. Це: 1) довжина листків — H_L^* ; 2) кількість листків — N_L ; 3) кількість квіток — N_{fl} ; 4) кількість суцвіть — N_I ; 5) кількість бічних гілок першого порядку — Nb_I ; 6) довжина міжвузлів основного стебла за останні 4 роки приросту — $L_{int.st.}$; 7) діаметр міжвузлів основного стебла за останні 4 роки приросту — D_i ; 8) сума довжини перпендикулярів до основного стебла між двома найвіддаленішими кінцями бічних гілок по різні боки цього стебла — G ; 9) довжина основного стебла від точки перетину уявних перпендикулярів між найвіддаленішими кінцями бічних гілок з основним стеблом до верхівкової бруньки — $h_{st.}$; 10) діаметр стебла в означеній вище точці перетину перпендикулярів — $D_{st.}$; 11) відстань між кінцями бічних гілок і центральним стеблом — O ; 12) кількість гілок другого порядку — Nb_{II} ; 13) кількість гілок третього порядку — Nb_{III} ; 14) діаметр стебла нижче останньої гілки — D_b ; 15) найдовший листок верхівки — L_1 ; 16) кількість листків одного з вузлів верхівки — C ; 17) кількість квіток у суцвітті верхівкової гілки — N_q ; 18) діаметр

* Номери морфометричних параметрів відповідають числам у колах на рис. 1 і 2.

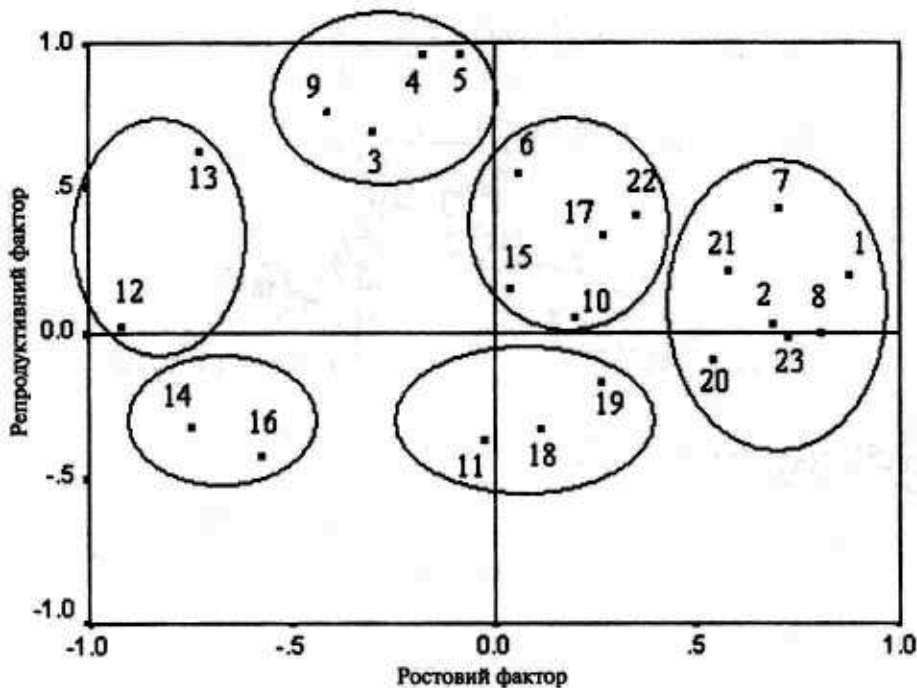


Рис. 1. Положення ознак морфогенезу *Daphne taurica* Kotov у просторі ростового та репродуктивного факторів. Об'єднано групи морфологічних параметрів за ступенем їх взаємопов'язаності у двофакторному просторі. Цифри у колах відповідають порядковим номерам морфологічних параметрів у тексті

Fig. 1. Situation of morphogenesis attributes *Daphne taurica* Kotov in space of growing and reproductive factors. Are assembled groups of morphological parameters behind a degree of its affinity in space of two factors. The numbers at circles are equal for serial numbers morphological parameters in the text

приросту останнього року — D_t ; 19) довжина приросту останнього року — h_t . Проаналізовано також аллометричні морфометричні параметри: 20) показник габітусу — G/D_{st} ; 21) енергетичні затрати фотосинтезу на підтримку генеративної функції — N_I/N_{II} ; 22) потенційна фотосинтетична здатність — H_I/N_L ; 23) реалізована фотосинтетична здатність — N_I/N_{II} .

Аналізуючи ці 23 параметри з використанням пакетів програм STATISTICA 5.0 та SPSS 10.0, ми отримали парні коефіцієнти кореляції [15], побудували кореляційні плеяди за методом найкоротшого кореляційного шляху, розрахували коефіцієнти варіації морфопараметрів [17].

Факторна редукція морфометрії (рис. 1), метод головних компонент і кореляційний аналіз (рис. 2), а також ступінь варіювання параметрів дали змогу виділити ті, що найкраще репрезентують репродуктивну та ростову (групи параметрів, тобто універсальні для характеристики віталітету будь-якої ценопопуляції *D. taurica*. Це поазники N_{II} , G , h_t) 22 генеративних рослин з популяції, обстеженої в 2005 р. Після цього ми встановили індекси якості Q для різних рішень віталітету, за якими і визначали віталітетну структуру

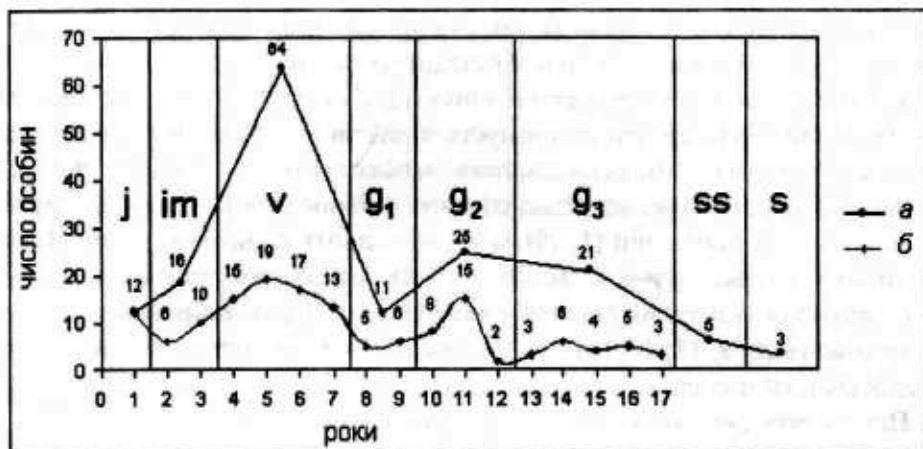


Рис. 3. Вікові спектри *D. taurica* 2005 р. та їх розрахунок щодо одного року. У м о в н і п о з н а ч е н н я: *a* — чисельність вікових спектрів *D. taurica* 2005 р.; *b* — розрахунок чисельності вікових стадій щодо одного року

Fig. 3. Age spectra *D. taurica* 2005 p. and their account in relation to one year. Symbols indicate: *a* — the curve shows numerity of a age-old spectras *D. taurica* 2005 year; *b* — the curve shows numerity of a age-old spectras rathe in relation to one year

Було зафіксовано 12 ювенільних (*j*), 16 іматурних (*im*), 64 віргінільних (*v*), 11 молодих генеративних (*g₁*), 25 середніх генеративних (*g₂*), 21 дорослу генеративну (*g₃*), 5 субсенільних (*ss*), 3 сенільні (*s*) особини (рис. 3). Ми не виявили стадії проростків (*p*), можливо, тому, що минулий рік міг бути несприятливим для проростання або через можливе вегетативне розмноження виду. Аналізуючи потовщення на стеблах, що утворюються після кожного нового вегетаційного сезону, ми визначали вік рослин. Різні стадії розвитку рослин тривають різний час: *p* — кілька місяців, *j* — 1 рік, *im* — 2 роки, *v* — 4 роки, *g₁* — 2 роки, *g₂* — 3—4 роки, *g₃* — 4—6 років. Вік рослин субсенільної та сенільної стадій точно з'ясувати не вдалося, оскільки місця потовщення стебел після приросту кожного нового року у цих рослин полічити неможливо.

У віковому спектрі *D. taurica* можна спостерігати два піки чисельності: один на віргінільній стадії (64 особини, або 40,8 % їх загальної кількості), другий — на стадії *g₂* (25 особин, або 15,9 %). Враховуючи специфіку переходу рослин від однієї до іншої вікової стадії, велика кількість особин віргінільної стадії є нормальним явищем для популяції *D. taurica*. Але у будь-якому разі чисельність рослин на цій стадії — порівняно висока на фоні низької чисельності рослин *g₁*. Такий розподіл ми пояснюємо високим рівнем смертності молодих особин та різною насінневою продуктивністю в різні роки. Не слід виключати і фактор постійного рекреаційного навантаження, яким можна пояснити низьку чисельність генеративних і старих особин, що знищуються.

Якщо розрахувати кількість особин відносно 1 року, то отримаємо цілком інший, нормальний, спектр з максимумом на віргінільній стадії (16) і зни-

ження як на лівій ($j = 12$, $im = 8$), так і на правій генеративній ($g_1 = 5,5$, $g_2 = 7,14$, $g_3 = 4,2$) і субсенільній ($ss = 5$) стадіях (рис. 3).

Таким чином, вікова структура популяції по суті має злегка виражений лівосторонній характер, що підтримується постійною дією лімітуючих факторів, зокрема потужним рекреаційним навантаженням. Водночас популяція цього ендема близька до збалансованого, рівноважного стану. Це характерно для малих популяцій [4, 19], про що свідчить кількісний розподіл генеративних рослин ($g_1 - g_3$). Тобто у своїх межах популяція нормально функціонує з огляду на те, що вона приурочена до фіксованих ценозів більш як півстоліття [5, 9, 17, 18] і має вузьку екологічну амплітуду. За таких умов не відбувається її експансія за вказані межі.

Під час вивчення віталітетної структури ценопопуляції у 1968 та 2005 рр. виявилось, що найвищі значення коефіцієнта варіації мають такі морфопараметри: $N_L = 90\%$, $N_n = 100\%$, $N_1 = 88\%$, $G = 110\%$, $Nb_{II} = 95\%$, $D_t = 90\%$, $h_t = 120\%$. Також було з'ясовано, що ценопопуляція *D. taurica* у 1968 р. мала рівноважний стан ($Q = C$) майже за всіма ознаками віталітету, а у 2005 р. депресивною за всіма рішеннями віталітету ($Q < C$) (таблиця) [9].

Віталітетні стани ценопопуляції *Daphne taurica* 1968 та 2005 рр.

Популяція <i>D. taurica</i> 1968 р.						
Рішення	Морфопараметри	Тип віталітету			Індекс якості Q	Тип популяції
		C	B	A		
Одновимірне	N_n	0,364	0,364	0,273	0,323	рівноважна
	h_t	0,273	0,455	0,273	0,364	»
	G	0,182	0,545	0,273	0,409	процвітаюча
Двовимірне	G / N_n	0,364	0,364	0,273	0,319	рівноважна
	N_n / h_t	0,364	0,364	0,273	0,319	»
	G / h_t	0,273	0,455	0,273	0,364	»
Популяція <i>D. taurica</i> 2005 р.						
Одновимірне	N_n	0,500	0,227	0,273	0,250	депресивна
	h_t	0,591	0,091	0,318	0,205	»
	G	0,455	0,318	0,227	0,273	»
Двовимірне	G / N_n	0,500	0,273	0,227	0,250	»
	N_n / h_t	0,455	0,318	0,227	0,273	»
	G / h_t	0,500	0,227	0,273	0,250	»

Віталітетний аналіз і вікова структура засвідчують незадовільний стан популяції у знайденому нами екоотопі. Причиною цього ми вважаємо постійні рекреаційні навантаження. Для збереження надзвичайно рідкісного виду *D. taurica* ми пропонуємо закрити туристичні маршрути, які проходять поруч з його локалітетом.

Висновки

Отже, з'ясовано, що *D. taurica* зростає на дерново-карбонатних ґрунтах з лужною реакцією і потребує достатнього рівня зволоженості та високої освітленості. Рослини ценотично приурочені до щільних багаторічних куртин *J. sabina*, які формують придатний для молодих проростків мікроклімат. Саме у цих куртинах відзначена найвища щільність особин досліджуваного виду. *D. taurica* — вид з вузькою екологічною валентністю.

Вікова структура популяції має лівосторонній характер, що підтримується постійною дією лімітуючих факторів, найпотужнішим з яких є антропогенний. З іншого боку, кількість особин щодо 1 року відображає нормальний розподіл з піком на віргінільній стадії.

Аналіз віталітетної структури засвідчує, що популяція *D. taurica* у 2005 р. мала депресивний характер, тоді як у 1968 р. була рівноважною. Такий незадовільний віталітетний стан, на нашу думку, є наслідком антропогенного впливу, який слід обмежити заради збереження єдиного відомого нині природного місцезростання виду.

1. Голубев В.Н., Никифоров А.Р. Эколого-биологическая структура лиственных лесов верхнего пояса южного макросклона главной гряды крымских гор // Ботан. журн. — 1996. — 53, № 6. — С. 666 — 677.
2. Грант В.В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. — М.: Мир, 1991. — 488 с.
3. Денисова Л.В., Никитина Л.В., Ленина В.И., Заугольнова Л.Б. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной Книги СССР. — М.: ВАСХНИЛ, 1986. — 34 с.
4. Дідух Я.П. Растительный покров Горного Крыма. — Киев: Наук. думка, 1992. — С. 26—152.
5. Дідух Я.П. Эколого-ценоотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории оттеснения реликтов // Ботан. журн. — 1988. — 73, № 12. — С. 1686—1697.
6. Дідух Я.П. Неморальні ліси Гірського Криму класу *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieg. 1937 // Укр. фітоцен. зб. — К.: Фітосоціоцентр, 1996. — Сер. А, № 3. — С. 34—51.
7. Дідух Я.П. Популяційна екологія. — К.: Фітосоціоцентр, 1998. — 191 с.
8. Дідух Я.П., Ромащенко К.Ю. Теорія еконіш. Вимір широти та перекриття // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 5. — С. 529—542.
9. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. — Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. — 146 с.
10. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У. Факторный анализ: статистические методы и практические вопросы // Факторный дискриминантный и кластерный анализ. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 139 с.
11. Каплуновский П.С. О дикорастущем волчегоднике *Daphne altaica* Pall. как новом виде для флоры Крыма // Ботан. журн. — 1967. — 52, № 4. — С. 504—508.
12. Котов М.И. Новый вид — волчегодник крымский (*Daphne taurica* Kotov) и его генетические связи // Ботан. журн. — 1970. — 55, № 9. — С. 1335—1340.
13. Котов М.И. Вовчі ягоди кримські *Daphne taurica* Kotov та умови їх зростання // Досягнення ботанічної науки 1969. — К.: Наук. думка, 1972. — С. 56—58.
14. Мельник В.И. Эколого-ценоотические закономерности распространения *Daphne sophia* (*Thymelaeaceae*) в реликтовых местообитаниях // Ботан. журн. — 1995. — 80, № 3. — С. 46—50.

15. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии / Под ред. Розенберга Г.С. — М.: Наука 1985. — С. 16.
16. *Определитель* высших растений Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. — К.: Фитосоцицентр, 1999. — 548 с.
17. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. — М.; Л.: Наука, 1964. — С. 209—299.
18. Расевич В.В. Віталітетний аналіз гербарних зразків *Daphne taurica* Kotov // Акт. пробл. дослідж. та збереж. фіторіз. (Умань, вересень 2005 р.): Тез. доп. — К.: Фітосоціцентр, 2005. — С. 69.
19. Царик Й., Жилев Г., Кияк Ю. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / За ред. Голубця М., Малиновського К. — Львів: Поллі, 2004. — 198 с.
20. Червона книга України. Рослинний світ. — К.: УЕ, 1996. — 608 с.
21. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. — 288 с.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 22.11.2005

В.В. Расевич, Я.П. Дидух

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

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *DAPHNE TAURICA* КОТОВ

В результате наших исследований было установлено, что *D. taurica* растет на почвах со щелочной реакцией. Растения тяготеют к многолетним кустам *Juniperus sabina* L., обеспечивающим необходимый для исследуемого вида микроклимат.

Возрастная структура популяции 2005 г. имеет левосторонний тип с пиком на виргинильной стадии. Виталитетная структура популяции 1968 г. имела равновесный характер, а 2005 — депрессивный. Такое состояние *D. taurica* является следствием рекреационных нагрузок. Учитывая крайнюю редкость растения, ареал которого занимает всего 17 м², следует закрыть туристические маршруты возле единственного местообитания вида.

Ключевые слова: ценопопуляция, виталитетный анализ, возрастная структура, пространственная структура

V.V. Rasevich, Ya.P. Didukh

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

ECOLOGO-COENOTICAL PECULIARITIES OF POPULATIONS OF *DAPHNE TAURICA* KOTOV

Realization of ecologo-coenotical and population researches is important step to preservation of biodiversity. Thus we have analysed coenotical, ecological and population peculiarities *Daphne taurica* on a temporary gradient. Such analysis shows us that the population of these plants gradually move to disappearance. The basic reason of such dynamics is influence of man on an environment.

Key words: coenopopulation, vitality analysis, age structure, spatial structure