

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья

УДК 581.5:581.93(477.75)

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-157-166



Особенности адаптации инвазионных видов *Berberis aquifolium* Pursh и *Daphne laureola* L. в лесных сообществах Южного берега Крыма

Н. А. Багрикова, З. Д. Бондаренко

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталия Александровна Багрикова, nbagrik@mail.ru

Актуальность. Во многих регионах особое внимание уделяется инвазионным видам, которые в условиях вторичного ареала внедряются в естественные сообщества. Актуальность исследований по изучению степени натурализации *Berberis aquifolium* Pursh и *Daphne laureola* L. на территории Крымского полуострова определена тем, что в настоящее время эти виды отмечаются в разных типах лесной растительности, в том числе на особо охраняемых природных территориях.

Материалы и методы. Объектами исследований являлись лесные сообщества с участием *Berberis aquifolium* и *Daphne laureola*. Геоботаническое обследование проведено в 2019–2021 гг. в соответствии с эколого-флористическим подходом Ж. Брауна-Бланке. Кластерный анализ выполнен с помощью программы JUICE и алгоритма PC-ORD 5.0, ординационный анализ – на основе программы PAST 3.26. Рассмотрены 12 факторов: освещенность (Lc), терморегим (Tm), аридность/гумидность (Om), криорежим (Cr), континентальность климата (Kn), увлажнение почвы (Hd), переменность увлажнения (fH), кислотность субстрата (Rc), солевой режим (анионный состав) (Tr), содержание карбонатов (Ca), содержание минерального азота (Nt), гранулометрический состав субстрата (Ae). Параметры экологических ниш определены методом фитоиндикации.

Результаты. Установлено, что сообщества с участием *Berberis aquifolium*, *Daphne laureola* на Южном берегу Крыма относятся к классам растительности *Quercetea pubescentis* и *Erico-Pinetea*. Наибольшее распространение виды имеют в сосново-дубово-грабовых, дубово-грабово-кизильовых сообществах, где они произрастают в основном по руслам рек, у источников, по днищам балок. По большинству эдафо-климатических факторов условия местообитаний соответствуют параметрам фундаментальных ниш изученных видов, что определяет высокую степень их адаптации к природным условиям Южного берега Крыма.

Ключевые слова: чужеродные растения, кластерный анализ, ординационный анализ, растительные сообщества, факторы среды, экологические шкалы, Крымский полуостров

Благодарности: работа выполнена в рамках госзаданий Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН.

Авторы признательны доктору биологических наук, профессору В. В. Корженевскому за помощь в определении параметров экологических ниш изученных инвазионных видов и сообществ с их участием.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Багрикова Н.А., Бондаренко З.Д. 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):157-166. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-157-166

SYSTEMATICS, PHYLOGENY AND GEOGRAPHY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-157-166

Adaptation features of the invasive species *Berberis aquifolium* Pursh and *Daphne laureola* L. in forest communities on the Southern Coast of Crimea

Nataliya A. Bagrikova, Zoya D. Bondarenko

Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Corresponding author: Nataliya A. Bagrikova, nbagrik@mail.ru

Background. Special attention is paid in many regions to invasive plant species introduced into natural plant communities. Studying the degree of naturalization of *Berberis aquifolium* Pursh and *Daphne laureola* L. on the Crimean Peninsula is important because these species are currently observed in different types of forest vegetation, including Protected Areas.

Materials and methods. Forest plant communities with *B. aquifolium* and *D. laureola* served as the research target. A geobotanical survey was conducted in 2019–2021 using the Braun-Blanquet approach. The JUICE platform and the PC-ORD 5.0 algorithm were employed to perform the cluster analysis, and the PAST 3.26 software 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 (mechanical) composition of the substrate (Ae), illuminance of the community (Lc), thermal regime (Tm), aridity/humidity (Om), cryoregime (Cr), and climate continentality (Kn). Phytoindication technique was used to determine the parameters of ecological niches.

Results and conclusion. The communities with *B. aquifolium* and *D. laureola* on the Southern Coast of Crimea were found to belong to the *Quercetea pubescentis* and *Erico-Pinetea* classes of vegetation. The species appeared to be most widespread in the pine-oak-hornbeam and oak-hornbeam-dogwood forest communities where they occurred mainly along riverbeds, near springs, and along gully bottoms. According to a majority of edaphoclimatic factors, their habitat conditions corresponded to the parameters of the fundamental niches for the studied species, which explains their high degree of adaptation to the natural environments on the Southern Coast of Crimea.

Keywords: alien plants, cluster analysis, ordination analysis, plant communities, environmental factors, ecological scales, Crimean Peninsula

Acknowledgements: the study was conducted within the framework of the state tasks assigned to the Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the RAS.

The authors are grateful to Prof. V. V. Korzhenevsky, Dr. Sci. (Biology), for his assistance in determining the parameters of ecological niches for the studied invasive species and communities.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bagrikova N.A., Bondarenko Z.D. Adaptation features of the invasive species *Berberis aquifolium* Pursh and *Daphne laureola* L. in forest communities on the Southern Coast of Crimea. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(2):157-166. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-157-166

Введение

Во многих регионах особое внимание при изучении вопросов адвентизации флоры и растительности уделяется инвазионным видам, которые не только натурализовались в условиях вторичного ареала, но и внедряются в естественные сообщества. Результаты многолетних исследований показали, что среди инвазионных видов растений в разных типах растительности на Южном берегу Крыма значительный процент участия приходится на интродуцированные виды (Bagrikova, Skurlatova, 2021), среди которых выделяются вечнозеленые листовые деревья и кустарники. Изучение биологических, экологических, ценологических особенностей этих видов, включая применение методов фитоиндикации с использованием различных экологических шкал, позволяет определить их положение на градиентах эдафо-климатических факторов, выявить механизмы их адаптации к различным условиям, а также прогнозировать изменения растительного покрова в будущем.

В результате проведенных в последние годы исследований, в том числе изучения распространения, возрастной структуры популяций, эколого-биологических особенностей сообществ с участием *Berberis aquifolium* Pursh, *Bupleurum fruticosum* L., *Clematis flammula* L., *Daphne laureola* L., *Rhamnus alaternus* L., *Quercus ilex* L., установлено, что эти виды проходят все стадии онтогенеза, произрастают в разных по видовому составу фитоценозах в лесных сообществах Горного Крыма и имеют 1-й или 2-й инвазионный статус (Rasevich, Didukh, 2007; Bondarenko, Bagrikova, 2021; Bagrikova et al., 2021a, 2021b, 2021c; Plugatar et al., 2022; Bondarenko, 2023; etc.).

Цель работы – выявить особенности адаптации *Berberis aquifolium* и *Daphne laureola* к условиям разных типов лесных сообществ на основе применения методов ординации и фитоиндикации.

Материалы и методы

Объектами исследований являлись лесные сообщества на двух особо охраняемых природных территориях Горного Крыма (государственный природный заповедник «Ялтинский горно-лесной» и природный парк «Мыс Мартыан»). Геоботаническое обследование проведено в 2019–2021 гг. по общепринятым методикам, при описании выявляли полный флористический состав, участие видов оценивали по шкале обилия/покрытия Ж. Брауна-Бланке (Mirkin et al., 2001): г – вид встречен единично; + – вид встречается редко 3–10 шт. (ПП 3–5%); 1 – число особей велико (до 100 шт.) (ПП 5%); 2 – от 6 до 25%; 3 – от 26 до 50%; 4 – от 51 до 75%; 5 – выше 75%. Анализ распространения *Berberis aquifolium* и *Daphne laureola* показал, что на территории «Мыса Мартыан» эти виды встречаются с незначительным обилием, поэтому для выявления особенностей их адаптации к условиям Южного берега Крыма в комплексный анализ включены 85 геоботанических описаний, выполненных в нижнем и среднем лесных поясах на территории ГПЗ «Ялтинский горно-лесной» (Bondarenko, 2023).

В программе TURBOVEG 2.0 (Hennekens, Schaminée, 2001) создана база данных описаний. Кластерный анализ проведен с помощью программы JUICE (Tichý, 2002) и интегрированного в нее алгоритма PC-ORD 5.0 (McCune, Mefford, 2006), ординационный анализ – на основе программы PAST версия 3.26 (Hammer et al., 2001). Статистическая обработка данных выполнена с помощью паке-

тов программ MS Excel 2010, STATISTICA 10 (Bondarenko, 2023). Интерпретация коэффициента корреляции дана исходя из уровня силы связи: $r > 0,01 \leq 0,29$ – слабая положительная связь; $r > 0,30 \leq 0,69$ – умеренная положительная связь; $r > 0,70 \leq 1,00$ – сильная положительная связь; $r > -0,01 \leq -0,29$ – слабая отрицательная связь; $r > -0,30 \leq -0,69$ – умеренная отрицательная связь; $r > -0,70 \leq -1,00$ – сильная отрицательная связь (Lakin, 1990).

Экологические амплитуды сообществ приведены по шкалам Г. Элленберга (Ellenberg et al., 2001), В. В. Корженевского (Korzhenevsky, 1990; Korzhenevskii, 1999). Расчеты параметров фундаментальной (потенциальной) ниши видов и реализованной ниши фитоценозов выполнены по оригинальной программе Power, унифицированная информация о размещении видов растений на градиентах факторов среды извлечена из базы данных «Экодата» (Korzhenevsky, 1990; Korzhenevskii, 1999). Рассмотрены 12 факторов, в том числе геоклиматические: освещенность ценозов (Lc), терморегим (Tm), омброрегим, аридность/гумидность (Om), криорегим (Cr), континентальность климата (Kn), а также эдафические: увлажнение почвы (Hd), переменность увлажнения (fH), кислотность субстрата (Rc), солевой режим (анионный состав) (Tr), содержание карбонатов (Ca), содержание минерального азота (Nt), гранулометрический состав (порозность) субстрата (Ae). Лимитирующие факторы определялись по положению инвазионных видов на градиентах отдельных факторов, то есть их диапазонные значения от точки минимума до точки максимума (фундаментальные значения) в границах реализованных ниш описанных фитоценозов, а также по распределению описаний в ординационной матрице (Bondarenko, 2023).

Названия высших единиц растительности приведены согласно EuroVegChecklist (Mucina et al., 2016), названия видов – по базе данных Plants of the World Online (<http://www.plantsoftheworldonline.org/>).

Результаты и обсуждение

По результатам флористических исследований, а также обработки геоботанических описаний установлено, что на Южном берегу Крыма натурализовавшиеся растения *Berberis aquifolium*, *Daphne laureola* распространены в основном в нарушенных местообитаниях (вдоль дорог, в хозяйственных и рекреационных зонах), но встречаются также в природных и полустественных фитоценозах на высоте от 120 до 530 м н. у. м. в смешанных лесах, которые согласно эколого-флористической классификации рассматриваются в составе двух классов растительности – *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959 и *Erico-Pinetea* Horvat 1959 (Bondarenko, 2022, 2023; Bondarenko, Bagrikova, 2022). При сравнении сходства флористического состава по результатам кластерного анализа выделено шесть фитоценозов (рис. 1).

Четыре фитоценоза (1BD, 2D, 3B, 4B) входят в состав класса *Erico-Pinetea*, поэтому они объединились в первую группу. В них в первом ярусе с обилием от 2 до 4 баллов отмечена *Pinus pallasiana* D. Don., встречаются также другие диагностические виды порядка *Pinetalia pallasianae-kochianae* Korzhenevsky 1998 (во втором ярусе – *Acer campestre* L., в кустарниковом – *Euonymus verrucosa* Scop., в травяно-кустарничковом покрове – *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Rubus caesius* L., *Physospermum cornubiense* (L.) DC., *Primula vulgaris* Huds., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce,

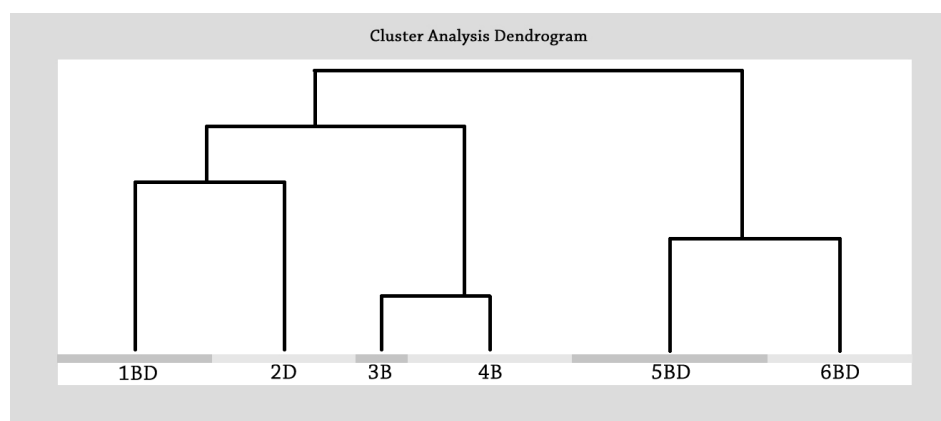


Рис. 1. Дендрограмма дифференциации сообществ с участием *Berberis aquifolium* Pursh и *Daphne laureola* L. (кластерный анализ, PC-ORD)

Fig. 1. Dendrogram showing differentiation of plant communities with *Berberis aquifolium* Pursh and *Daphne laureola* L. (cluster analysis, PC-ORD)

Teucrium chamaedrys L.) и союза *Pinion pallasianae* Korzhenevsky 1998 (в древесном ярусе – *Torminalis glaberrima* (Gand.) Sennikov & Kurtto, в кустарниковом – *Pyracantha coccinea* M. Roem., среди травянистых видов – *Lotus herba-ceous* (Vill.) Jauzein., *Carex halleriana* Asso, *Euphorbia amygdaloides* L., *Viola sieheana* V. Becker, *V. alba* Besser) (Bondarenko, 2023).

В первой группе выделяются сообщества, в которых встречается один из двух инвазионных видов. В сосново-грабово-кленовых лесах, объединенных в фитоценоз 2D, отсутствует *Berberis aquifolium*, тогда как *Daphne laureola* представлена разновозрастными особями с обилием от 1 до 3 баллов. Эти фитоценозы описаны в урочище Багреевка, окрестностях пос. Куйбышево, в основании Штангеевской тропы и ниже водопада Учан-Су (Ливадийское лесничество), на высоте 310–420 м н. у. м., в основном на склонах юго-западных, южных и юго-восточных экспозиций. В них в первом ярусе доминантом является *Pinus pallasiana* (обилие 3–4 балла), содоминантами – *Carpinus betulus* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Fraxinus excelsior* L. (с обилием 1–2 балла). Во втором ярусе отмечены *Acer campestre* (с обилием до 3 баллов), *Cornus mas* L., *Torminalis glaberrima* (с обилием 1–2 балла), в травяном покрове при общем проективном покрытии 50–60% выделяются *Hedera helix* L., *Cardamine quinquefolia* (M. Bieb.) Schmalh., *Lathyrus aureus* (G. Lodd. ex Drapiez) D. Brândză, *Viola sieheana* (Bondarenko, Bagrikova, 2022; Bondarenko, 2023).

Сообщества с участием только *Berberis aquifolium* (с обилием от 2 до 4 баллов) описаны в окрестностях пгт Советское (Гурзуфское лесничество) – в районе Лесхоза (3B) и санатория «Долоссы» (4B) на высоте 325–535 м н. у. м. Растительность в районе Лесхоза (3B) представлена сосново-грабово-кленово-кизильовыми сообществами, в них в первом ярусе также доминирует *Pinus pallasiana*, значительный процент участия приходится на *Carpinus betulus* и на чужеродный вид *Acer platanoides* L., хорошо выражен второй ярус с участием *Cornus mas*, в травяно-кустарниковом покрове доминируют *Ruscus aculeatus* L., *Arum orientale* subsp. *orientale*, *Tamus communis* L., *Hedera helix*.

Растительность в окрестностях санатория «Долоссы» (4B) выше глубокой балки представлена сосново-дубово-грабинниково-кизильовыми сообществами, в которых в первом и втором ярусе доминируют *Pinus pallasiana*, *Quercus pubescens*, *Cornus mas*, *Carpinus orientalis* Mill.,

в подлеске с высоким постоянством и обилием до 2 баллов отмечен *Juniperus deltoides* R.P. Adams, в травяном покрове при общем проективном покрытии 40–60% с высоким постоянством и обилием встречаются *Carex halleriana*, *Teucrium chamaedrys*, *Rubus caesius*, разные представители рода *Viola*. Большинство этих видов характерны для более ксерофитных местообитаний по сравнению с сообществами, объединенными в фитоценозы 2D и 3B (Bondarenko, 2023).

По результатам ординационного анализа (рис. 2), сообщества с участием *Berberis aquifolium* в окрестностях пгт Советское в Лесхозе (3B), *Daphne laureola* в урочище Багреевка и в окрестностях водопада Учан-Су (2D) занимают крайнее правое положение в матрице. По данным фитоиндикации и использования экологических шкал Элленберга, они отличаются наибольшими значениями по фактору увлажнения (Hd) – от 10,4 до 11,4 и содержанию минерального азота в почве (Nt) – от 5,4 до 6,8 и наименьшими по освещенности ценозов (Lc) – от 4,6 до 5,5 (рис. 3), так как сообщества формируются в балках и на склонах тальвегов, в которых достаточный уровень увлажнения в корнеобитаемом слое почвы обеспечивается дождевыми и талыми водами. В них произрастает наибольшее количество мезофитных растений – 63 и 58% соответственно. Кроме того, высокий показатель сомкнутости древостоя 0,8–0,9 обуславливает наименьшие показатели освещенности (Lc) в этих фитоценозах (см. рис. 3). Ведущим фактором дифференциации сообществ, рассматриваемых в рамках фитоценона 2D, является также континентальность климата (Kn), так как многие описания расположились в верхней части вдоль оси 1.

Произрастающие на водоразделе сообщества, описанные в окрестностях пгт Советское и санатория «Долоссы» (4B), напротив, характеризуются достаточно широкой амплитудой и высокими значениями (от 5,6 до 6,4) на градиенте освещенности (Lc) (см. рис. 3). Здесь отмечены минимальные значения показателей, характеризующих эдафотоп: увлажнение (Hd) и содержание минерального азота (Nt) в почве. Поэтому по результатам ординационного анализа они разместились в крайней левой части матрицы вдоль оси 2 (см. рис. 2).

В трех остальных фитоценозах (1BD, 5BD, 6BD) в описанных сообществах произрастают оба инвазионных вида, но на северных и северо-восточных склонах горы Ай-Никола (окрестности пос. Ореанда, Алушкинское лес-

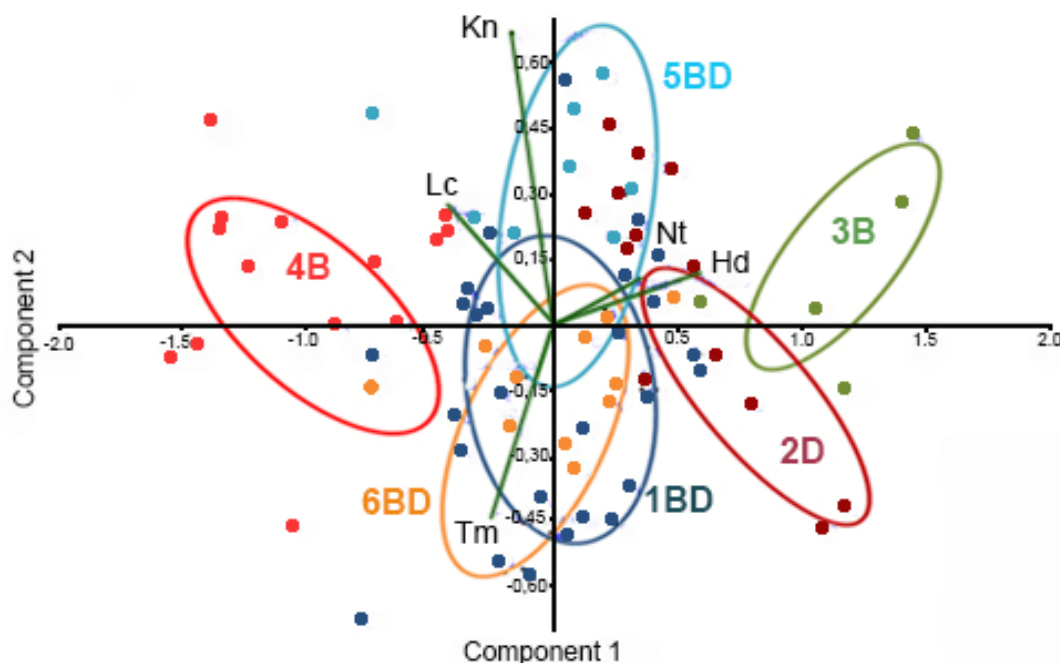


Рис. 2. Ординационный анализ сообществ с участием *Berberis aquifolium* Pursh (B) и *Daphne laureola* L. (D) (PAST 3.26)

Fig. 2. Ordination analysis of plant communities with *Berberis aquifolium* Pursh (B) and *Daphne laureola* L. (D) (PAST 3.26)

ничество) на высоте 215–320 м н. у. м. в сосново-дубово-грабинниково-кизильовых сообществах, объединенных в фитоценоз 1BD, доминирует *Berberis aquifolium* (с обилием до 2 баллов), тогда как *Daphne laureola* встречается реже. В фитоценозе 1BD с высоким постоянством в древесном ярусе отмечены *Pinus pallasiana*, *Tilia cordata* Mill., *Quercus petraea*, хорошо выражен второй ярус с участием *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*. С высоким постоянством и обилием до 2 баллов в кустарниковом ярусе отмечены *Euonymus europaeus* L., *Euonymus verrucosus*, в травяно-кустарничковом покрове – *Aegonychon purpureo-caeruleum* (L.) Holub., *Ruscus hypoglossum* L., *Dictamnus albus* L., *Sanicula europaea* L., *Primula vulgaris*, а также представители семейства Orchidaceae (Bondarenko, 2023). По комплексу диагностических видов они отнесены к классу *Erico-Pinetea*, но в них достаточно большое долевое участие приходится на виды, характерные для пушистодубово-грабинниковых лесов. По сходству видового состава они объединились в первую группу (см. рис. 1). Их положение в центральной части ординационной матрицы подтверждает переходный характер описанных сообществ между двумя классами растительности (см. рис. 2).

Фитоценозы 5BD и 6BD, объединенные во вторую группу по результатам кластерного анализа (см. рис. 1), по комплексу диагностических видов отнесены к классу *Quercetea pubescentis*, который включает сообщества пушистодубово-грабинниковых лесов, распространенных на Южном берегу Крыма в нижнем и среднем поясе. Описанные фитоценозы распространены на высоте от 165 до 490 м н. у. м. В древесном ярусе с обилием 2–3 балла доминируют *Quercus pubescens*, *Cornus mas*, *Carpinus orientalis*. В кустарниковом ярусе произрастают оба инвазивных вида, но преобладает *Daphne laureola*, в травяно-кустарничковом покрове при общем проективном покрытии 40–70% с высоким постоянством и обилием 1–2 балла отмечены *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix*, кроме них часто

встречаются *Lapsana communis* L., виды рода *Viola* (Bondarenko, 2023).

В фитоценоз 5BD вошли сообщества, описанные в Алуштинском лесничестве от пос. Стройгородок до пос. Ореанда – в балке между горами Ай-Никола и Хачла-Каясы, в основании горы Ай-Никола (200–215 м н. у. м.), а также вдоль «Солнечной тропы» (165–185 м н. у. м.). В древесном ярусе с высоким постоянством, кроме вышеприведенных видов, отмечены *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre*, *Torminalis glaberrima*, в кустарниковом ярусе часто встречаются натурализовавшиеся растения *Laburnum anagyroides* Medik., в травянистом покрове – *Aegonychon purpureo-caeruleum*, *Ornithogalum ponticum* Zahar. Группа описаний, объединенных в фитоценоз 5BD, занимает верхнюю часть в ординационной матрице и расположена вдоль оси 1 (см. рис. 2). Таким образом, ведущими факторами его выделения являются континентальность климата (Kn) и освещенность ценозов (Lc) (Bondarenko, 2023).

В фитоценоз 6BD объединены сообщества, описанные в Оползневском лесничестве в окр. пос. Бекетово, Олива, Санаторное, у тропы «Шайтан-Мердвень» (или «Чертова лестница») (400–490 м н. у. м.), а также в окрестностях пос. Горное (280–300 м н. у. м.) в Ливадийском лесничестве. В них с высоким постоянством в травянистом покрове отмечены *Ranunculus constantinopolitanus* (DC.) d'Urv., *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kuntze, *Scilla bifolia* L., *Cardamine graeca* L., *Carex divisa* Huds. Фитоценоз занимает нижнюю часть в ординационной матрице и расположен вдоль оси 2; ведущим фактором его выделения является температурный режим (Tm) (см. рис. 2) (Bondarenko, 2023).

Проведенный ординационный анализ (см. рис. 2) подтвердил правомерность выделения фитоценозов по результатам кластерного анализа (см. рис. 1). По значениям экологических шкал Элленберга (см. рис. 3) наибольшее сходство эдафо-климатических условий по ре-

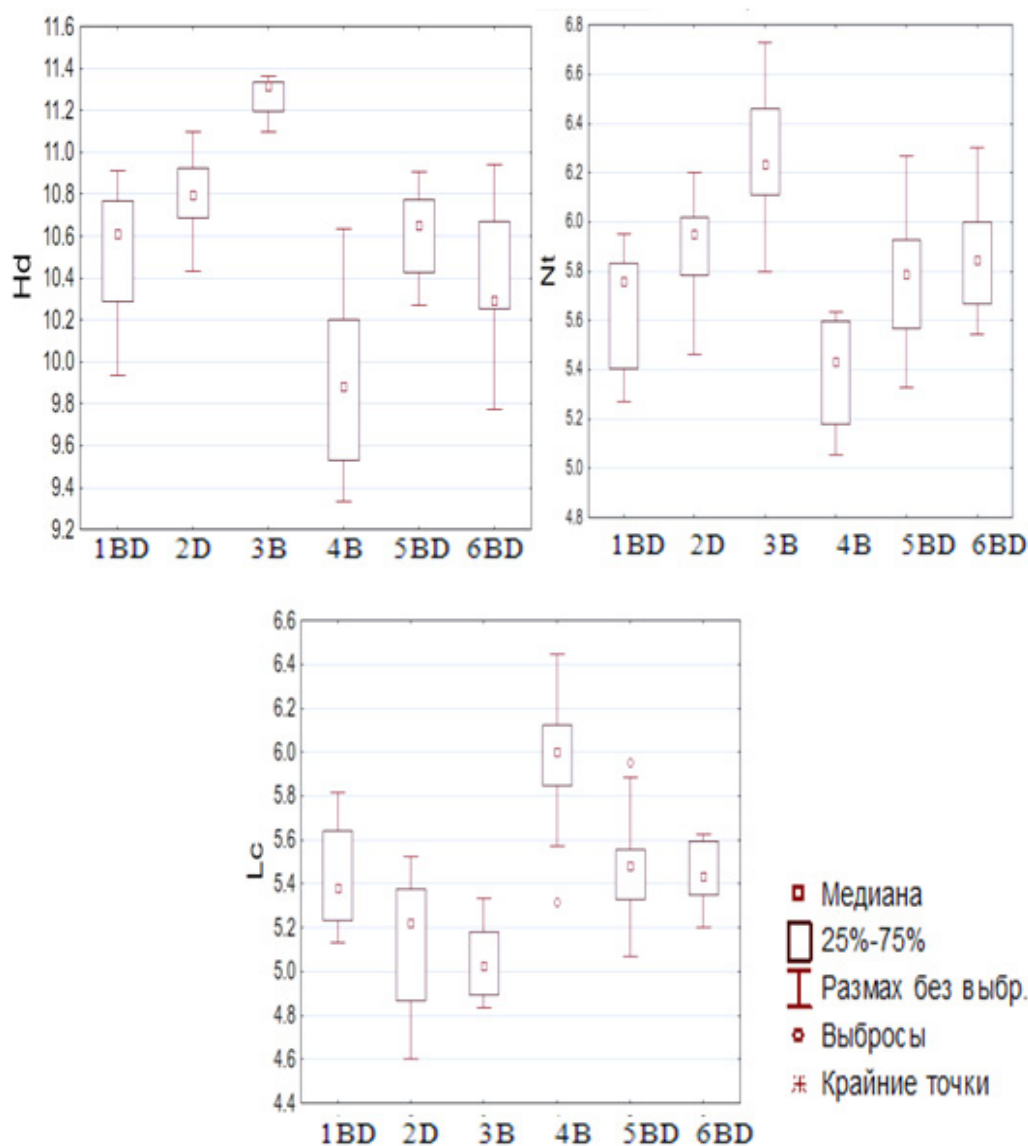


Рис. 3. Экологические амплитуды сообществ с участием *Berberis aquifolium* Pursh (B) и *Daphne laureola* L. (D) по экологическим шкалам Элленберга

Fig. 3. Ecological amplitudes of plant communities with *Berberis aquifolium* Pursh (B) and *Daphne laureola* L. (D) according to the Ellenberg ecological scales

жиму увлажнения почвы (Hd), освещенности ценозов (Lc), содержанию азота в почве (Nt) выявлено для сообществ с участием двух изученных инвазионных видов (фитоценозы 1BD, 5BD, 6BD). Сообщества с участием одного из двух видов, напротив, отличаются по этим факторам (Bondarenko, 2023).

Из таблицы следует, что во всех описанных сообществах выявлена достаточно сильная ($r = 0,77$) положительная корреляция между показателями увлажнения и содержания азота в почве. Достаточно сильная, но отрицательная связь установлена между увлажнением почвы и освещенностью ценозов ($r = -0,74$), умеренная связь выявлена между освещенностью сообществ и содержанием азота в почве, температурным режимом и увлажнением почвы ($r = -0,68$), температурным режимом и реакцией субстрата ($r = 0,62$) (Bondarenko, 2023).

По результатам популяционных исследований (Bondarenko, Bagrikova, 2021, Bondarenko, 2022, 2023), полные по возрастному спектру ценопопуляции выявлены в лесных сообществах, произрастающих на склонах

или по днищам балок. Поэтому соответствие параметров фундаментальной ниши инвазионных видов *Berberis aquifolium* и *Daphne laureola* было рассмотрено в границах реализованной ниши сообществ в этих биотопах. Для этого были построены лепестковые диаграммы, которые представляют собой плоскостное отражение гиперобъема экологической ниши, организованного градиентами факторов среды (Bondarenko, 2023).

Объем фундаментальной ниши *Daphne laureola* соответствует параметрам реализованной ниши смешанных сосново-лиственных лесов на следующих градиентах: криорежим (Cr), континентальность климата (Kn), переменность увлажнения (fh), реакция субстрата (Rc), содержание азота (Nt) и карбонатов (Ca) в почве. Фундаментальная ниша вида смещена в нижнюю часть реализованной ниши фитоценоза на градиентах: терморегим (Tm), увлажнение почвы (Hd); анионный состав (Tr). Лимитирующими факторами для произрастания вида на Южном берегу Крыма являются освещенность ценозов (Lc), омброрегим (Om) и гранулометрический состав

Таблица. Корреляционная матрица параметров эдафо-климатических факторов**Table. Correlation matrix of the parameters of edaphoclimatic factors**

	Hd	Tm	Lc	Nt	Rc
Hd					
Tm	-0,6728				
Lc	-0,7362	0,32683			
Nt	0,77209	-0,54019	-0,67702		
Rc	-0,3864	0,61978	0,17514	-0,31704	
Kn	-0,3604	0,09859	0,33219	-0,24318	0,15959

Примечание: расшифровка условных обозначений дана в разделе «Материалы и методы»

Note: the symbols are decoded in the *Materials and methods* section

субстрата (Ae), так как минимальные значения фундаментальной ниши вида находится в зоне пессимума на градиентах этих факторов (рис. 4) (Bondarenko, 2023).

В природном ареале в южных регионах в Западной Европе *Daphne laureola* является диагностическим видом класса *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968, объединяющего буковые, дубово-буковые леса, отличающиеся высокой сомкнутостью древостоя. Сообщества с его участием приурочены как к хвойным, так и листопадным лесам, в том числе вид произрастает в дубово-кедровых лесах, поднимающихся до субальпийского пояса, в сухих буковых, в буковых и смешанных буково-пихтовых лесах, рассматриваемых в составе класса *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968, сосновых лесах класса *Erico-Pinetea*, в пойменных лесах с *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* L., в березовых и осиновых лесах (Bagrikova et al., 2021a, 2021b). Наибольшие по площади и численности ценопопуляции вида на Южном берегу Крыма выявлены в смешанных сосново-дубово-грабовых, дубово-грабово-кизильовых лесах, произрастающих в основном по руслам рек, у источников, по днищам балок и относящихся к классу *Erico-Pinetea*, но вид отмечается и в нижнем лесном поясе в составе сообществ, относящихся к классу *Quercetea pubescentis* (Bagrikova et al., 2021b; Bondarenko, Bagrikova, 2022).

Berberis aquifolium имеет гораздо более широкую фундаментальную нишу, которая по минимальным и максимальным показателям находится за пределами реализованной ниши описанных фитоценозов практически на

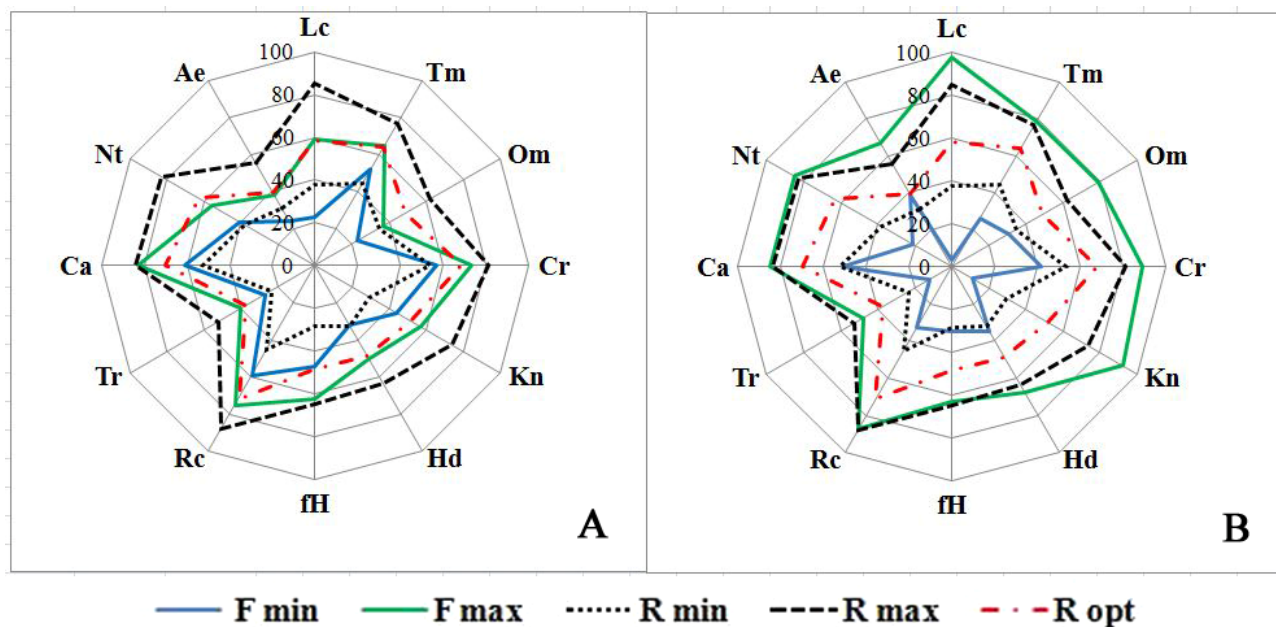


Рис. 4. Проекция фундаментальных ниш *Daphne laureola* L. (A) и *Berberis aquifolium* Pursh (B) и реализованной ниши фитоценоза на градиентах факторов среды (Фундаментальная ниша вида: F min – минимальное значение на градиенте; F max – максимальное значение. Реализованная ниша фитоценоза: R min – минимальное значение на градиенте; R max – максимальное значение; R opt – оптимальное значение)

Fig. 4. Projection of the fundamental niches of *Daphne laureola* L. (A) and *Berberis aquifolium* Pursh (B) and the realized niche of the phytocenosis on gradients of environmental factors (Fundamental niche of the species: F min – minimum value on the gradient; F max – maximum value. Realized niche of the phytocenosis: R min – minimum value on the gradient; R max – maximum value; R opt – optimal value)

всех градиентах факторов среды, за исключением увлажнения почвы (Hd), содержания карбонатов (Ca) и гранулометрического состава субстрата (Ae). Поэтому можно предположить, что именно последние три фактора могут быть лимитирующими для адаптации вида к условиям произрастания во вторичном ареале (рис. 5). Но именно широкий размах показателей по большинству факторов определяет внедрение вида в разные по эдафо-климатическим характеристикам местообитания. Нами установлено, что вид на Южном берегу Крыма отмечается в сообществах разных классов растительности, отличающихся по увлажнению, освещенности ценозов, порозности субстратов (Bondarenko, 2023).

или влажных, часто в затененных условиях, заселяют широкий спектр различных биотопов и выявлены в типах растительности, сходных с таковыми в природном ареале (Bagrikova et al., 2021a, 2021c; Bondarenko, 2023). Из всего разнообразия природных и полустественных растительных сообществ с участием *Berberis aquifolium*, описанных на Южном берегу Крыма, растения данного вида с обилием от единичных особей (+) до 4 баллов произрастают в хвойных или смешанных лесах на высоте от 120 до 535 м н. у. м., относящихся к двум классам растительности. Предпочитают сообщества, относящиеся к классу *Erico-Pinetea*, произрастающие в среднем лесном поясе, но встречаются и в нижнем лесном поясе в составе

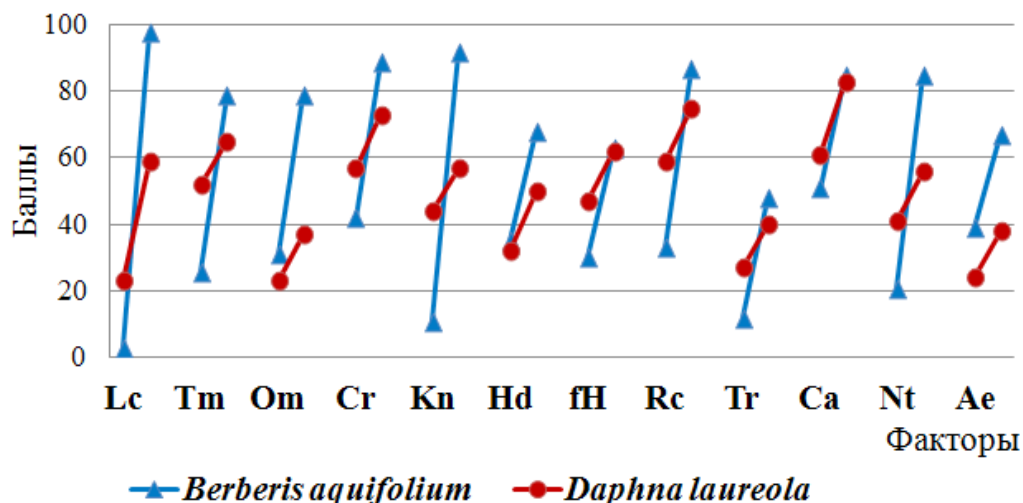


Рис. 5. Экологические параметры фундаментальных ниш инвазивных видов (расшифровка условных обозначений дана в разделе «Материалы и методы»)

Fig. 5. Ecological parameters of the fundamental niches for the studied invasive species (the symbols are decoded in the *Materials and methods* section)

Результаты наших исследований подтверждают высокую степень адаптации *Berberis aquifolium* к разным условиям произрастания, так как и в природном ареале в западной части Северной Америки вид встречается в разных типах растительности на высоте до 2100 м н. у. м. и является диагностическим видом в сообществах хвойных лесов классов *Tsugetea mertensiano-heterophyllae* Rivas-Martínez, Sánchez-Mata & Costa 1999 и *Linnaeo americanae-Piceetea marianae* Rivas-Martínez, Sánchez-Mata & Costa 1999. Во вторичном ареале отмечается в полустественных и природных биотопах на участках от бедных до богатых питательными веществами почвах, встречается в разных типах лесной растительности: пойменные леса, хвойные леса класса *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, смешанные широколиственные леса класса *Carpino-Fagetea sylvaticae*, а также сухие дубовые леса, в том числе ксеротермные дубравы с преобладанием *Quercus cerris* L. и *Quercus frainetto* Ten., относящихся к классу *Quercetea pubescentis*. Вид выявлен в составе луговой растительности, а также в открытых или древесно-кустарниковых сообществах прибрежных авантюн, в том числе с участием *Elaeagnus rhamnoides* (L.) A. Nelson или *Salix repens* L. С высоким обилием достаточно часто отмечается в антропогенно нарушенных местообитаниях, в том числе в сообществах, относящихся к классу *Robinietea* Jurko ex Hadác et Sofron 1980, *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962.

Таким образом, во вторичном ареале натурализовавшиеся растения *Berberis aquifolium* могут расти в сухих

фитоценозов класса *Quercetea pubescentis*, которые отличаются неоднородностью, мозаичностью древостоя и подлеска.

Для выявления сходства и отличий экологических требований изученных инвазивных видов построена сравнительная схема их размещения на градиентах эдафо-климатических факторов. Из рисунка 5 следует, что на градиентах большинства факторов (освещенность ценозов, температурный режим, криорежим, континентальность климата, переменность увлажнения; кислотность субстрата, анионный состав, содержание карбонатов и минерального азота в почве) фундаментальная ниша *Berberis aquifolium* гораздо шире, чем у *Daphne laureola*. Диапазоны асимметричны по отношению друг к другу и ниже у *Daphne laureola* по омброрежиму, увлажнению почвы и порозности субстрата (Bondarenko, 2023).

Определение параметров фундаментальных и реализованных ниш изученных видов в описанных фитоценозах показало, что *Berberis aquifolium* является эвритопом, так как имеет гораздо более широкую фундаментальную нишу, которая по минимальным и максимальным показателям находится за пределами реализованной ниши сообществ практически на всех градиентах факторов среды, за исключением увлажнения, содержания карбонатов в почве и гранулометрического состава субстрата. *Daphne laureola* является в большей степени стенотопом, так как ниша вида находится в границах реализованной ниши фитоценоза по большинству параметров (континентальность климата, температурный режим, криорежим, переменность увлажнения; кислотность субстрата, анионный состав, содержание карбонатов и минерального азота в почве).

нентальность климата, переменность увлажнения, реакция субстрата, анионный состав, содержание карбонатов и азота в почве); смещена в нижнюю часть на трех градиентах (терморезим, криорезим, увлажнение почвы); находится в зоне пессимума по освещенности ценозов, омброрезиму и гранулометрическому составу субстрата (Bondarenko, 2023).

Заключение

На Южном берегу Крыма растения *Berberis aquifolium* и *Daphne laureola* в природных и полуестественных биотопах в нижнем и среднем лесном поясах натурализовались в смешанных и сосновых лесах на высотах от 120 до 535 м н. у. м. Наибольшее распространение виды имеют в травяно-кустарниковом ярусе в сосново-дубово-грабовых, дубово-грабово-кизильовых лесах, произрастающих в основном по руслам рек, у источников, по днищам балок на высоте более 200 м н. у. м. По большинству эдафоклиматических факторов условия местообитаний соответствуют параметрам экологических ниш видов, что подтверждает их 2-ой инвазионный статус в условиях Южного берега Крыма. Изученные виды довольно близки по требованиям к большинству геоэкологических факторов, наибольшие отличия выявлены по режиму увлажнения, нитрификации почвы и освещенности ценозов. Параметры фундаментальных экологических ниш изученных видов и реализованных ниш сообществ отражают высокую степень адаптации видов к условиям изученных биотопов.

References / Литература

- Bagrikova N.A., Bondarenko Z.D., Reznikov O.N. About naturalization of *Berberis aquifolium* in the territory of Nature Reserves of the Southern Coast of the Crimea. *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 2021a;(139):17-28. [in Russian] (Багрикова Н.А., Бондаренко З.Д., Резников О.Н. О натурализации *Berberis aquifolium* на территории заповедников Южного берега Крыма. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2021a;(139):17-28). DOI: 10.36305/0513-1634-2021-139-17-28
- Bagrikova N.A., Bondarenko Z.D., Reznikov O.N. About the invasion of *Daphne laureola* (Thymellaceae) in plant communities in the Nature Reserves of the Southern Coast of Crimea. *Science of the South of Russia*. 2021b;17(3):72-79. [in Russian] (Багрикова Н.А., Бондаренко З.Д., Резников О.Н. Об инвазии *Daphne laureola* (Thymellaceae) на территориях заповедников Южного берега Крыма. *Наука Юга России*. 2021b;17(3):72-79). DOI: 10.7868/S25000640210309
- Bagrikova N.A., Plugatar Yu.V., Bondarenko Z.D., Reznikov O.N. The most dangerous invasive plant in Protected Areas of the Mountain Crimea. *Scientific Notes of the "Cape Martyan" Nature Reserve*. 2021c;(12):114-148. [in Russian] (Багрикова Н.А., Плугатарь Ю.В., Бондаренко З.Д., Резников О.Н. Наиболее опасные инвазионные виды растений на особо охраняемых природных территориях Горного Крыма. *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартыан»*. 2021c;(12):114-148). DOI: 10.36305/2413-3019-2021-12-114-148
- Bagrikova N.A., Skurlatova M.V. The materials to the "Black Book" of the flora of the Crimean Peninsula. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2021;12(3):244-257. DOI: 10.1134/S2075111721030036
- Bondarenko Z.D. Adventation of the floras in the Specially Protected Areas (a case study of the Yalta Mountain-Forest Nature Reserve) (Adventizatsiya flor osobo okhranyayemykh prirodnikh territoriy [na primere prirodnogo zapovednika "Yaltinskiy gorno-lesnoy"]) [dissertation]. Yalta: NBG-NRC; 2023. [in Russian] (Бондаренко З.Д. Адвентизация флор особо охраняемых природных территорий (на примере природного заповедника «Ялтинский горно-лесной»: дис. ... канд. биол. наук. Ялта: НБС – ННЦ; 2023).
- Bondarenko Z.D., Bagrikova N.A. Ecological and biological features of communities with the *Daphne laureola* in the Yalta Mountain-Forest Nature Reserve. In: *Cooperation of Botanical Gardens in the Field of Conservation of Valuable Plant Gene Pool. Proceedings of International Scientific Conference dedicated to the 10th anniversary of the IAAS Council of the Botanical Gardens of Commonwealth of Independent States*. Moscow: Kim L.A.; 2022. p.257-260. [in Russian] (Бондаренко З.Д., Багрикова Н.А. 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. Материалы Международной научной конференции, посвященной 10-летию Совета ботанических садов стран СНГ при МААН*. Москва: Ким Л.А.; 2022. С.257-260). DOI: 10.35102/cbg.2022.76.16.046
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3rd ed. *Scripta Geobotanica*. 2001;18:1-262. [in German]
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software. Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9. Available from: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf [accessed Feb. 06, 2024].
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*. 2001;12(4):589-591. DOI: 10.2307/3237010
- Korzhenevskii V.V. A new method for graphical representation of the relationships of species diversity and complex environmental gradients. *Russian Journal of Ecology*. 1999;30(3):193-195.
- Korzhenevsky V.V. About a simple way of interpreting environmental scales (Ob odnom prostom sposobe interpretatsii ekologicheskikh shkal). *Russian Journal of Ecology*. 1990;(6):60-63. [in Russian] (Корженевский В.В. Об одном простом способе интерпретации экологических шкал. *Экология*. 1990;(6):60-63).
- Lakin G.F. Biometrics: a manual for biological university specialties (Biometriya: uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsialnostey vuzov). 4th ed. Moscow: Vysshaya Shkola; 1990. [in Russian] (Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для биологических специальностей вузов. 4-е изд. Москва: Высшая школа; 1990).
- McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 5.0 for Windows. Glendon Beach, OR: MjM Software; 2006.
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I. Modern science on vegetation (Sovremennaya nauka o rastitelnosti). Moscow: Logos; 2001. [in Russian] (Миркин Б.М. Наумова Л.Г., Соломеш А.И. Современная наука о растительности. Москва: Логос; 2001).
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.P., Raus T., Čarni A. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen,

- and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19 Suppl 1:3-264. DOI: 10.1111/avsc.12257
- Plants of the World Online. Kew Royal Botanic Gardens: [site]. Available from: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> [accessed Jan. 22, 2024].
- Plugatar Yu.V., Korzhenevsky V.V., Abramenzkov A.A. Shibliak or maquis? On the introduction of *Quercus ilex* L. in phytocenosis of the Southern Coast of the Crimea. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation*. 2022;3(164):6-19. [in Russian] (Плугатарь Ю.В., Корженевский В.В., Абраменков А.А. Шибляк или маквис? О внедрении *Quercus ilex* L. в фитоценозы южного берега Крыма. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2022;3(164):6-19). DOI: 10.36305/2712-7788-2022-3-164-6-19
- Protopopova V.V., Shevera M.V., Bagrikova N.A., Ryff L.E. Transformer species in the flora of the South Coast of Crimea. *Ukrainian Botanical Journal*. 2012;69(1):54-68. [in Ukrainian] (Протопопова В.В., Шевера М.В., Багрикова Н.О., Рыфф Л.Е. Види-трансформери у флорі Південного берега Криму. *Український ботанічний журнал*. 2012;69(1):54-68).
- Rasevich V.V., Didukh Ya.P. The structure of *Daphne laureola* L. populations at the border of their range. *Ukrainian Botanical Journal*. 2007;64(3):393-410. [in Ukrainian] (Расевич В.В., Дідух Я.П. Структура популяцій *Daphne laureola* L. на межі їх ареалу. *Український ботанічний журнал*. 2007;64(3):393-410).
- Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*. 2002;13(3):451-453. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x

Информация об авторах

Наталья Александровна Багрикова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, nbagrlik@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2305-4146>

Зоя Дмитриевна Бондаренко, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, dreada2803@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1572-8355>

Information about the authors

Nataliya A. Bagrikova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, nbagrlik@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2305-4146>

Zoya D. Bondarenko, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, dreada2803@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1572-8355>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 05.03.2024; одобрена после рецензирования 08.04.2024; принята к публикации 05.06.2024. The article was submitted on 05.03.2024; approved after reviewing on 08.04.2024; accepted for publication on 05.06.2024.