

УДК 581.9

Н.Є. Паньків

**ВНУТРІШНЬО- ТА МІЖПОПУЛЯЦІЙНА МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ
CORONILLA CORONATA L. (FABACEAE) В УМОВАХ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО
ПОДІЛЛЯ**

*Паньків Н.Є. Внутри- и межпопуляционная морфологическая изменчивость *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) в условиях Северо-Западного Подолья // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 77-84.*

Представлены результаты исследований внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости *Coronilla coronata* L. в условиях северо-западного Подолья. Исследуемые ценопопуляции *C. coronata* разделены на три основные группы по характеристике морфотипа особей: 1 – типичная форма вида, ценопопуляции приурочены к разным ценозам юго-западных склонов, 2 – ценопопуляции приурочены к экотону между буковым лесом и лугово-степными ценозами и размещены на участках с *Pinus sylvestris* и *Stipa pennata*, 3 – ценопопуляции приурочены к ксеротермным стремительным склонам южных экспозиций с лугово-степной растительностью.

*Pankiv N.Y. Intra- and interpopulation morphological changeability of *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) in North-Western Podillia // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 77-84.*

The results of researches of intra- and interpopulation morphological changeability of *Coronilla coronata* L. in north-western Podillia are presented. Probed coenopopulations of *C. coronata* are parted on three basic groups by individuals morphotype characteristic: 1 – a typical form of species; coenopopulations belong to different plant communities on south-west slopes, 2 – coenopopulations attached to ecotone between beech wood and meadow-steppe coenosis as well as to plots with *Pinus sylvestris* and *Stipa pennata*, 3 – coenopopulations on kseroterm steep slopes of south exposition with a meadow-steppe vegetation.

Морфологічна мінливість на внутрішньо- та міжпопуляційному рівнях є виявом реакції рослин на варіабельність умов існування. Морфологічна мінливість у межах норми реакції виду є механізмом пристосування особин популяції до існування в конкретних умовах. На внутрішньопопуляційному рівні вона має яскраве виявлення у межах ценопопуляцій, що належать до угруповань різної еколого-ценотичної структури й походження.

Вивчення закономірностей морфологічної мінливості певного виду в межах ценопопуляцій, що сформувалися на різних етапах сукцесій певного типу фітосистем, має значення для формування підходів до вибору індикаторних параметрів ценопопуляцій. Так, морфологічна диференціація ценопопуляцій *Coronilla coronata* L. в умовах північно-західного Поділля та Опілля, приурочених до угруповань сільвато-постпасквального дигресивно-демутаційного сукцесійного ряду лучних степів *Cariceta humilis* та антропогенних дериватів сосняків низькоосокових (*Carici humilis* – *Pinetum*) є показовим маркером, що ідентифікує певні стадії сукцесії.

Матеріали та методика досліджень

Вивчали морфологічну мінливість *C. coronata* в умовах подільської частини ареалу [5].

Досліджено морфологічну мінливість *C. coronata* (в розрізі окремих ценопопуляцій приурочених до різних ценозів) на північно-західному Поділлі та західному Опіллі (Гологоро-Кременецький масив: Золочівський р-н Львівської обл. – г. Лиса, околиці с. Червоне; г. Свята, околиці с. Білий Камінь; г. Висока, околиці с. Жуличі; урочище Кам'яні гори, околиці с. Тростянець; Бережанський р-н Тернопільської обл. – г. Голиця, околиці с. Гутисько) у межах базових моніторингових локальних популяцій.

Еколого-ценотичні умови (угруповання, до яких належать досліджені ценопопуляції) наведені у підписі до рисунку 5. Вони відповідають певним стадіям сільватизаційної дигресії і постпасквальної демутації лучних степів регіону.

У межах кожної ценопопуляції під час фенофази цвітіння у 30 середньовікових генеративних особин, в яких відбувається кінцеве становлення життєвої форми, характерної для виду, відібрано по одному генеративному пагону. На кожному пагоні визначено 28 морфометричних параметрів. Статистичне опрацювання результатів досліджень здійснено з використанням пакета програм Stat Soft, Statistica, версія 6.

Вивчали дві форми мінливості виду: індивідуальну (внутрішньопопуляційну) і еколого-географічну (міжпопуляційну), за методикою С.А. Мамаєва [3]. Ознаки внутрішньо- й міжпопуляційної мінливості виду є високоінформативними щодо використання їх для індикації стану популяцій. Аналіз індивідуальної мінливості дає можливість оцінити рівень поліморфності популяцій за кожною ознакою. Рівень індивідуальної мінливості, з одного боку, визначається генотипічними особливостями індивідууму (генофондом популяції), а з іншого – екологічними факторами (різноманітністю екологічних умов на зайнятій популяцією території). Еколого-географічна мінливість відображає диференціацію популяцій в межах ареалу виду [1].

Результати досліджень

Морфологічні ознаки різняться за діапазоном варіювання. Для оцінки мінливості використали коефіцієнт варіації, на підставі значень якого, прийнято виділяти ознаки з низьким, середнім та високим рівнями мінливості. У особин *C. coronata* до високоваріабельних морфометричних показників належать: кількість та висота пагонів, довжина квітконосів, площа часток складних листків (рис. 1). Для оцінки біологічних ознак за ступенем варіювання використали 6-бальну шкалу [2], яка складена на основі величини коефіцієнта варіації. Показники морфометричних параметрів досліджуваного виду за ступенем варіювання належать до 3-ї та 4-ї позиції. Тобто, для особин *C. coronata* властиве „нормальне” – 5-44, та „значне” – 45-64 варіювання морфометричних параметрів.

За результатами аналізу еколого-географічної мінливості виявлено, що за більшістю морфометричних параметрів її рівень істотно нижчий від рівня індивідуальної мінливості. Лише деякі показники (кількість і довжина листків, кількість часток складних листків) мають приблизно однакову амплітуду двох форм

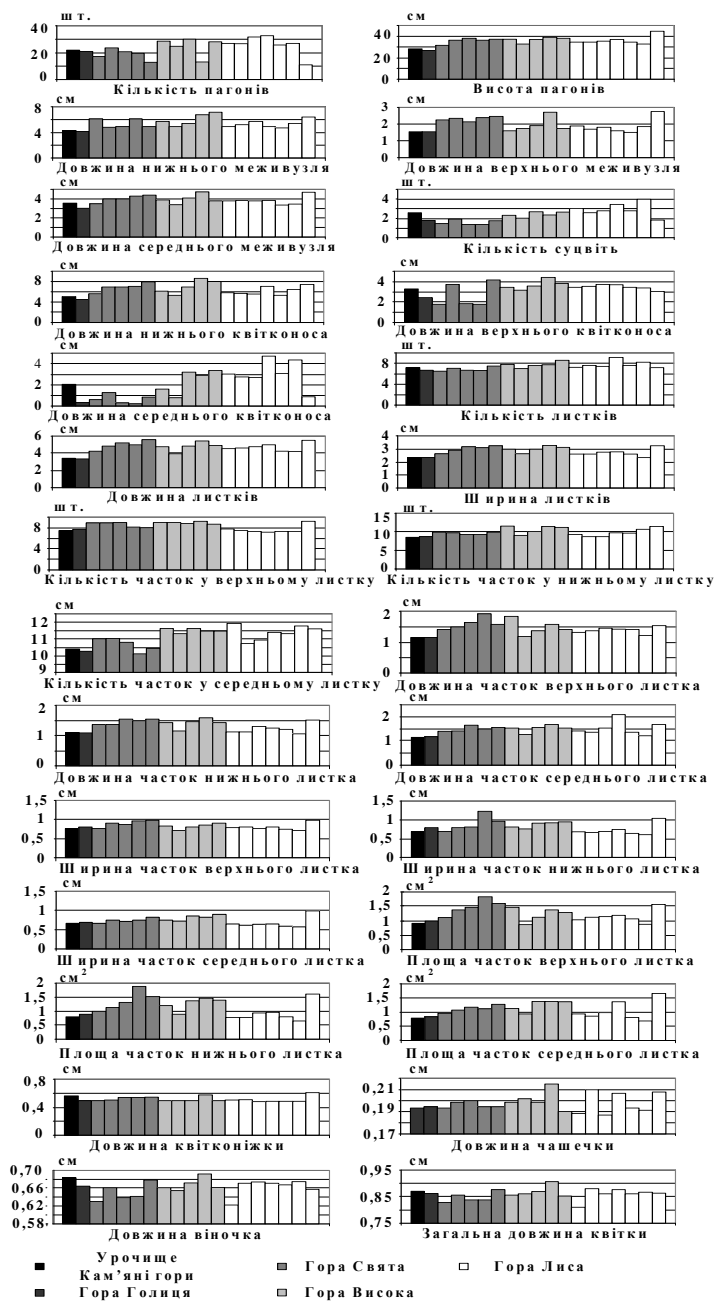


Рис. 1. Морфологічна мінливість *Coronilla coronata* L. на Поділлі та Опіллі.

мінливості. Такі показники, як кількість та висота пагонів, площа часток складних листків, варіюють більше в межах локальних популяцій і значно менше виражена їх міжпопуляційна мінливість. Це свідчить про існування певних відмінностей у механізмах формування і підтримання внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості морфометричних параметрів. Мінливість цих показників у значній мірі залежить від еколого-ценотичних умов росту виду.

Наприклад, локалітети *C. coronata* на г. Голиця та в урочищі Кам'яні гори приурочені до ксеротермних схилів південної експозиції у складі лучно-степових угруповань. Як видно на рисунку 1, гістограми, побудовані за результатами досліджень морфометричних параметрів виду, у цих локалітетах є практично однаковими, лише частково відрізняються показники довжини квітконосів.

Відзначено значне варіювання морфометричних параметрів в різних ценопопуляціях у межах локальних популяцій виду. Зокрема, кількість пагонів є значно меншою в особин виду в ценопопуляціях, що сформувалися за несприятливих еколого-ценотичних умов (світлова повнота деревостану більше 0,4-0,5 та заростання схилів чагарниками) – ценопопуляція V на г. Свята; ценопопуляція IV на г. Висока, та ценопопуляція VI на г. Лиса, у решті ценопопуляцій кількість пагонів особин *C. coronata* є досить стабільною.

Висота пагонів за несприятливих умов, навпаки, збільшується. Так само збільшується довжина міжвузля, оскільки зменшується кількість світла. *C. coronata* належить до факультативних геліофітів, які, залежно від ступеня тінновитривалості, виявляють певні адаптивні особливості, у цьому випадку – це видовження пагонів і відповідно, міжвузля.

Кількість суцвіть є найбільшою в ценопопуляціях на г. Лиса, оскільки південний схил тут зайнятий лучно-степовою рослинністю, відповідно є меншим затінення і вологість ґрунту, але в межах ценопопуляції VI (на узліссі) кількість суцвіть є майже вдвічі меншою.

Довжина квітконосів змінюється аналогічно до висоти пагона та довжини міжвузля, тобто за погіршення умов існування цей показник збільшується.

Кількість листків є майже однаковою у всіх досліджених ценопопуляціях. Відзначено незначну зміну показників довжини та ширини листків, лише на г. Лиса у ценопопуляції VI вони частково зростають.

Кількість часток складних листків є досить стабільною у всіх ценопопуляціях, а от довжина, ширина і, відповідно, їх площа збільшуються з погіршенням умов росту особин виду, оскільки рослини пристосовуються до зменшення кількості світла і набувають ознак, характерних для сціофітів, тобто листки збільшуються за розмірами, набувають темно-зеленого кольору та розташовуються горизонтально.

Довжина квітконіжки залишається незмінною в різних ценопопуляціях. Довжина чашечки, віночка та загальна довжина квітки є найбільшою у рослин з ценопопуляції IV на г. Висока, а найменшою – в ценопопуляціях, що сформувалися на перелогах.

Для дослідження внутрішньопопуляційної мінливості виду використали кластерний аналіз для кожної базової популяції *C. coronata*, що чітко розділені на декілька ценопопуляцій. У результаті, отримано дендрити (рис. 2-4), в яких на високому рівні відмінності (у всіх популяціях) розмежувалися два кластери: 1 – ценопопуляції, які сформувалися в умовах екотону з неморальними лісовими ценозами; 2 – справа відокремлені ценопопуляції, які займають заростаючий переліг

у межах лучно-степових угруповань формації *Cariceta humilis*, решта ценопопуляцій належать до різних варіантів дигресивно-демутаційних стадій сукцесій лучно-степового комплексу за участю різних лісових компонентів і формують компактний кластер.

Ця залежність спостерігається на дендрограмі, отриманій за результатами досліджень на г. Свята (рис. 2). Як бачимо, ценопопуляція V (екотон між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозомами *B. pinnatum* + *C. humilis*) чітко відмежована на високому рівні відмінності. Другий кластер розділяється на декілька груп. З них окремо виділена ценопопуляція I (переліг з насадженнями *Pinus sylvestris* + *Teucrium chamaedrys*). Найбільш схожими виявилися ценопопуляції III і IV (синузії *P. sylvestris* + *Corylus avellana* – III; розріджені синузії *P. sylvestris* + *Ceracum fruticosa* – IV), їх кластери є на одному рівні. Отже, кластерний аналіз показує наскільки схожі чи відмінні умови існування особин виду в різних ценопопуляціях. Чим більше схожі еколого-ценотичні умови, тим ближче розміщені кластери у дендрограмі. Найвіддаленішими виявились ценопопуляції I-а і V-а, у яких ці умови найбільше відрізняються.

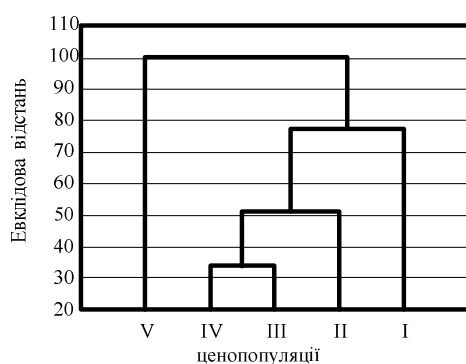


Рис. 2. Внутрішньопопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на г. Свята.

Схожий вигляд має дендрограма, отримана за результатами досліджень на г. Висока (рис. 3). Аналогічно, на високому рівні відмінності, відмежований від інших кластер, що належить ценопопуляції IV (розріджені насадження *Pinus sylvestris* (0,3-0,4) + *Stipa pennata*), що найбільше схожа до середньоевропейських популяцій виду, тому вона відокремлена від інших. Аналогічно до попереднього кластера розміщена ценопопуляція I (переліг – *Teucrium chamaedrys* + *Inula ensifolia*), з якою на одному рівні є ценопопуляція III (*Carici humilis* – *Pinetum*). Так само відокремлена ценопопуляція II з лучно-степовою рослинністю. Ценопопуляція VI (екотон між *Pineto* - *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозомами) займає середнє положення у дендрограмі (на відміну від аналогічної ценопопуляції, що розміщена на г. Свята) тому, що на г. Висока, в межах цієї ценопопуляції, є менша світлова повнота деревостану.

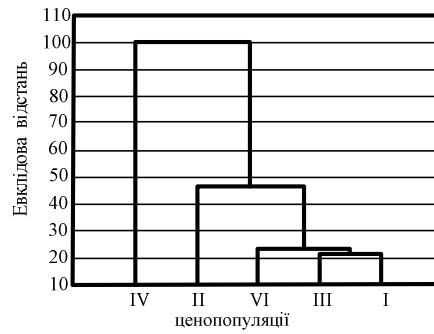


Рис. 3. Внутрішньопопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на г. Висока.

Дендрограма, отримана за результатами досліджень на г. Лиса (рис. 4), розділена на два кластери, один з яких належить ценопопуляції VI, що є на узліссі (де світлова повнота деревостану 0,5-0,6 та більше), і другий кластер, що ділиться на дві компактні групи (лучно-степові ділянки).

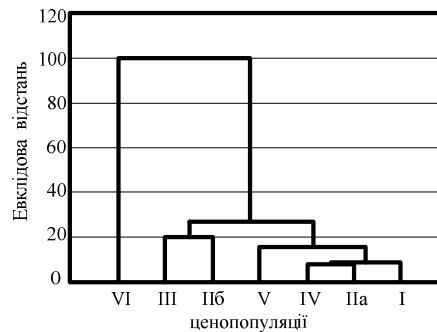


Рис. 4. Внутрішньопопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на г. Лиса.

За результатами кластерного аналізу міжпопуляційної мінливості виду отримано дендрит (рис. 5), в якому на високому рівні відмінності чітко розмежувалися два кластери: перший, що охоплює ценопопуляції (19), які сформувалися в умовах екотону з неморальними лісовими ценозами (7, 12), або узлісних угруповань класу Trifolio-Geranietea. На рівні відмінності 78-79 відокремилася ценопопуляція (3) у складі демутаційного угруповання з домінуванням сосни звичайної, що є первинним етапом вторинних *Pineto-Caricetum humilis*, аналогічних за структурою до корінних. Ценопопуляції, які перебувають в режимі інтенсивного викошування, і, відповідно, стрес-стабілізації структурно-функціональної організації, також відокремлені від основної частини ценопопуляцій лучно-степових угруповань (1, 2). Решта ценопопуляцій формують досить компактний кластер, в межах якого, однак, на рівні 59 спостерігається певна диференціація, зумовлена належністю ценопопуляцій до різних варіантів дигресивно-демутаційних стадій сукцесій лучно-степового комплексу регіону за участю різних лісових компонентів. Ценопопуляції, що сформувалися в типових для регіону квазіклімаксових лучно-степових угрупованнях (13, 14, 17), відзначаються низкою особливостей, що й відображається в їх ізольованому положенні в межах загальної сукупності лучно-степових популяцій.

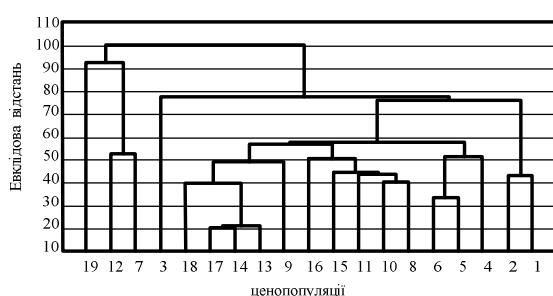


Рис. 5. Міжпопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на Поділлі та Опіллі:

1. Ценопопуляція на г. **Голиця** (*Festuca valesiaca* + *Carex humilis*);
2. Ценопопуляція в **урочищі Кам'яні Гори** (*Caricetum (montanae)* – *Brisaeosum*).
3. В межах дослідної ділянки на г. **Свята** було виділено 5 (I-V) ценопопуляцій:
 - Переліг з насадженнями *Pinus sylvestris* + *Teucrium chamaedrys* – I.
 - Лучно-степові галявини (*Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis*) – II.
 - Синузії *Pinus sylvestris* + *Corylus avellana* – III.
 - Розріджені синузії *Pinus sylvestris* + *Ceracetum fruticosum* – IV.
 - Екотон між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* – V.
4. На г. **Висока** було виділено 6 (I-VI) ценопопуляцій:
 - Переліг (*Teucrium chamaedrys* + *Inula ensifolia*) – I.
 - Лучно-степові ділянки (*Carex humilis* + *Brachypodium pinnatum*; *Carex humilis* + *Stipa pennata* + *Brachypodium pinnatum*) – II.
 - Розріджені соснові насадження (*Carici humilis* - *Pinetum*) – III.
 - Розріджені насадження *Pinus sylvestris* (0,3-0,4) + *Stipa pennata* – IV.
 - Екотон між *Pineto* - *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами – VI.
5. На г. **Лиса** було виділено 7 (I-VII) ценопопуляцій, розміщених послідовно одна за одною по схилу, лише VI-а ценопопуляція знаходиться по краю лісу.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Anthericum ramosum* – I.
 - *Coronilla coronata* + *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Anthericum ramosum* – Па.
 - *Calamagrostis canescens* + *Geranium sanguineum* + *Coronilla coronata* + *Brachypodium pinnatum* – Пб.
 - *Lembotropis nigricans* + *Coronilla coronata* + *Carex humilis* + *Inula ensifolia* – III.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Coronilla coronata* + *Geranium sanguineum* – IV.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Anthericum ramosum* + *Pulsatilla patens* – V.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Melampyrum polonicum* + *Geranium sanguineum* – VI.

Ураховуючи морфометричні параметри (середньовікових генеративних особин) *C. coronata*, а також його екологічні особливості, досліджені ценопопуляції розділили на три основні групи за характеристикою морфотипу особин.

I група. Ценопопуляції, приурочені до різних ценозів південно-західних схилів, лімітуючими факторами для яких є збільшення повноти деревостану сосни до 0,4-0,5 і більше, високий травостій, заростання схилів чагарниками, збільшення вологості ґрунту. Для цієї групи особин виду характерні: велика кількість пагонів (30 і більше), середня висота пагонів становить 30-40 см, кількість листків на пагоні – 7-9.

II група. Ценопопуляції, які приурочені до екотону між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами *B. pinnatum* + *C. humilis* і розміщені на ділянці з *Pinus sylvestris* та *Stipa pennata* (що є найбільш наближеною до умов виростання середньоєвропейських популяцій *C. coronata*). Для особин цієї групи характерне: зменшення кількості пагонів, збільшення середньої висоти пагонів, зменшення кількості листків, збільшення площі часток складного листка.

III група. Ценопопуляції, приурочені до ксеротермних стрімких схилів південних експозицій з лучно-степовою рослинністю та до перелогів. Для цієї групи особин характерне: зменшення площі часток складного листка, зменшення висоти пагонів, а їх кількість така ж, як в особин з I-ї групи [4].

Висновки

Виявлено, що внутрішньопопуляційна мінливість *C. coronata* виражена більше, ніж міжпопуляційна. Це зумовлено тим, що виділені у складі локальних популяцій виду ценопопуляції відповідають різному режиму функціонування фітосистем і різняться за еколого-ценотичною структурою. Диференційована мінливість особин виду між ценопопуляціями, залежно від стану фітосистем, свідчить про високу адаптованість виду до умов існування на північно-східній межі ареалу.

Досліджені ценопопуляції *C. coronata* поділено на три основні групи: 1 – ценопопуляції, приурочені до різних ценозів південно-західних схилів, 2 – ценопопуляції, які приурочені до екотону між буковим лісом і лучно-степовими ценозами та розміщені на ділянках із *Pinus sylvestris* та *Stipa pennata*, 3 – ценопопуляції, приурочені до ксеротермних стрімких схилів південних експозицій з лучно-степовою рослинністю та до перелогів.

За погіршення умов росту (створення лісових культур, зімкненість світлової повноти деревостану більше 0,5, заростання схилів чагарниками) для особин виду характерне: зменшення кількості пагонів і кількості листків; збільшення середньої висоти пагонів і площі часток складних листків. Отже, морфометричні параметри особин *C. coronata* можна використовувати для оцінки стану популяцій на північно-західному Поділлі та Опіллі.

1. Бондарева Н.А. Популяционно-морфологическая изменчивость и внутривидовая структура // *Caragana pugnata* (Fabaceae) в Сибири // Ботан. журн. – 1994. – Т. 79, № 6. – С. 74-87.
2. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
3. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск, 1975. – С. 3-14.
4. Паньків Н.С. Індивідуальна та еколого-географічна мінливість *Coronilla coronata* L. на Поділлі / Матеріали ювіл. наук. конф. студентів, аспірантів і молодих учених присвяченій 180-річчю з дня народження Л.С. Ценковського. – Одеса, 2003. – С. 121.
5. Паньків Н.Е. // Онтогенетический атлас растений: науч. изд. Том V. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С. 115-120.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: pankiv@polynet.lviv.ua