

Н.С. ПАНЬКІВ

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026

**ДЕЯКІ АСПЕКТИ РЕПРОДУКТИВНОЇ БІОЛОГІЇ ТА СТРАТЕГІЇ
ПОПУЛЯЦІЙ *CORONILLA CORONATA* L. (*FABACEAE*) НА ПІВНІЧНО-
СХІДНІЙ МЕЖІ АРЕАЛУ**

ключові слова: *Coronilla coronata* L., *Fabaceae*, локальна популяція, насіннева продуктивність, репродуктивне зусилля, коефіцієнт репродуктивної здатності, стратегія популяцій

key words: *Coronilla coronata* L., *Fabaceae*, local population, seed efficiency, reproductive effort, factor of reproductive ability, strategy of populations

N. PANKIV

**SOME ASPECT OF REPRODUCTION BIOLOGY AND POPULATION
STRATEGY OF *CORONILLA CORONATA* L. (*FABACEAE*) ON THE
NORTH-EAST BOUND OF THE SPECIES AREA**

Institute of Ecology of the Carpathians N.A.S. of Ukraine
4 Kozelnitska str., Lviv, 79026 Ukraine.

The results of investigations of the seed efficiency and reproductive ability and population strategy and phytocoenotical peculiarities of the relic species of *Coronilla coronata* L. in the isolated localities at the North-Eastern boundary of the species area (Gologoro-Kremenetzky array) are presented for 2001-2003. Local populations, which were investigated, are normal, full membership. Indicative value of features of the strategies, which characterize the condition of ecosystems, is shown.

Стабільність популяцій, як відомо, тісно пов'язана зі здатністю їх до самопідтримання, що забезпечується розмноженням особин. Найінформативнішими показниками, що характеризують здатність популяцій забезпечувати своє виживання, є показники підтримання онтогенезу та репродуктивних функцій у мінливих еколого-фітоценотичних умовах [8, 10].

Важливе значення для оцінки самопідтримання популяцій має також вираження репродуктивного зусилля, як частини загальних ресурсів організму, які він використовує для реалізації процесу репродукції, детальний аналіз якого провів М.В.Марков [7], індекса відновлення, як показника реалізації репродукції в популяції і коефіцієнта репродуктивної здатності, як показника потенційної спроможності до насінневої репродукції виду [2, 4, 9].

Досліджували показники репродуктивної біології на прикладі локальних популяцій реліктового виду *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*), ареал якого охоплює Кавказ, Гірський Крим, Середню Європу й Середземномор'я. На Західному Поділлі й Західному Опіллі існують ізольовані реліктові локалітети цього виду, в яких він росте у складі похідних ценозів, що є дериватами угруповань асоціації *Carici humilis-Pinetum*, Klika. 1946. Популяції виду прирочені, здебільшого, до південно-західних схилів.

Дослідження проводили протягом 2001-2003 років у локальних популяціях (в межах котрих виділяли ценопопуляції, що відповідають різному стану фітосистем) у заказнику загальнодержавного значення “Лиса гора і гора Сипуха” (околиці с. Червоне), заказниках місцевого значення “Свята гора” (околиці с. Білий Камінь) і “Висока гора” (околиці с. Жуличі) Золочівського р-ну Львівської обл. – Гологоро-Кременецький масив (Північно-Західне Поділля) та на Західному Опіллі в заказнику загальнодержавного значення “Гора Голиця” (Бережанський р-н, Тернопільська обл.) за методикою, запропонованою М.В.Марковим [8], рівночасно досліджено насінневу продуктивність виду за методикою І.В.Вайнагія [1] [5].

На г. Голиця вид представлений однією ценопопуляцією у складі лучно-степового угруповання *Festuca valesiaca* + *Carex humilis*.

У межах локальної популяції на г. Свята було виділено п'ять ценопопуляцій: переліг з насадженнями *Pinus sylvestris* + *Teucrium chamaedrys* – I; лучно-степові галявини (*Brachypodium pinnatum* + *C. humilis*) – II; синузії *P. sylvestris* + *Corylus avellana* – III; розріджені синузії *P. sylvestris* + *Cerasus fruticosa* – IV; екотон між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами *B. pinnatum* + *C. humilis*.

На г. Висока було виділено чотири ценопопуляції: переліг з *Teucrium chamaedrys* + *Inula ensifolia* – I; лучно-степові ділянки (*C. humilis* + *B. pinnatum*; *C. humilis* + *Stipa pennata* + *B. pinnatum*) – II; розріджені соснові насадження (*Carici humilis* - *Pinetum*) – III; розріджені соснові насадження (0,3-0,4) + *Stipa pennata* – IV; соснові насадження (0,4-0,5) з розвиненим ярусом неморальних чагарників (*Frangula alnus*, *Swida sanguinea*): досліджуваного виду немає – V; екотон між *Pineto-Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами – VI.

На Лисій горі було виділено сім ценопопуляцій, розміщених послідовно одна за одною, зверху вниз, по схилу, лише VI-а ценопопуляція знаходиться по краю лісу: *B. pinnatum* + *C. humilis* + *Anthericum ramosum* – I; *C. coronata* + *B. pinnatum* + *C. humilis* + *A. ramosum* – IIa; *Calamagrostis canescens* + *Geranium sanguineum* + *C. coronata* + *B. pinnatum* – IIb; *Lembotropis nigricans* + *C. coronata* + *C. humilis* + *Inula ensifolia* – III; *B. pinnatum* + *C. humilis* + *C. coronata* + *G. sanguineum* – IV; *B. pinnatum* + *C. humilis* + *A. ramosum* + *Pulsatilla patens* – V; *B. pinnatum* + *Melampyrum polonicum* + *Geranium sanguineum* – VI.

Оскільки репродукцію визначають, зазвичай, як процес формування структур, що забезпечують розмноження (генеративних особин, плодів на пагоні та насіння в одному плоді), то для визначення репродуктивного зусилля використали дані про весь комплекс таких структур. Тобто рахували репродуктивне зусилля, як співвідношення кількості квітів до загальної фітомаси пагона та фітомаси квітів до загальної фітомаси. У цьому випадку репродуктивне зусилля відображає потенційну спроможність рослин до репродукції, коли вона лімітується ресурсами організму, тоді як розрахунок репродуктивного зусилля під час фази плодоношення, залежить ще й від успіху запилення квітів, збереження плодів і насіння в процесі їх дозрівання, тобто від зовнішніх чинників. Кількість насіння характеризує “репродуктивний тиск” певної популяції на середовище, тому розраховували репродуктивне зусилля ще

як співвідношення кількості плодів до загальної фітомаси пагона та фітомаси плодів до загальної фітомаси. У всіх випадках репродуктивне зусилля визначали для генеративного пагона середньовікових генеративних особин (G_2), для яких характерне максимальне значення загальної фітомаси.

Загалом, репродуктивне зусилля є видовою ознакою, стабільність якої генетично змовлена. Разом з тим можливі закономірні зміни цього показника, що залежать від еколого-ценотичних умов існування популяції [4].

Для дослідження репродуктивного зусилля виду в усіх чотирьох локалітетах у межах кожної виділеної ценопопуляції відбирали по 30 пагонів зі середньовікових генеративних рослин (під час фенофази цвітіння, та після утворення плодів) і після зважування на електронній вазі, розраховували відношення фітомаси та кількості генеративних органів до загальної фітомаси пагона. Отримані дані (статистичне опрацювання проводили за методикою запропонованою І.В.Вайнагієм [1]) наведені у табл. 1.

Виявлено, що в міру зростання потужності рослин, репродуктивне зусилля зменшується. Отже, простежується певна залежність репродуктивного зусилля від стану фітосистеми. На Лисій горі локальна популяція здебільшого займає частково еродовані внаслідок минулої антропогенної діяльності схили, тут відбуваються демутаційні процеси, схил частково випасали в минулому, але не скошували. В особин *S. coronata*, у межах цього локалітету, виявлено найбільшу кількість (31,03) і фітомасу квітів (0,24) та кількість плодів (23,33), а також найвище репродуктивне зусилля.

Фітосистеми на г. Свята і Висока відзначаються значною гетерогенністю. Вони представлені угрупованнями як корінних типів лучно-степової рослинності, так і похідними угрупованнями, що сформувалися на старих перепогах (травостій також не спасують, а лише частково скошують на відкритих ділянках). Крім того, на цих територіях були створені культури сосни, які зараз перебувають у стані, що за ценотичною структурою нагадує середньоєвропейські розріджені сосняки, наприклад, у горах Великої Фатри (Словаччина), де досліджуваний вид перебуває у фітоценотичному оптимумі. У популяції *S. coronata* на г. Висока виявлено найбільшу загальну фітомасу та фітомасу плодів, а репродуктивне зусилля тут є найменшим. Особини виду, що ростуть на г. Свята займають проміжне положення за всіма показниками.

Що ж стосується популяції на горі Голиця, то на цій території здійснюються заходи щодо штучного підтримання структури лучно-степових угруповань шляхом періодичного викошування частини території щороку наприкінці літа (після обнасіння *S. coronata*), зі зміною розташування викошуваних і невикосуваних ділянок за роками. В особин виду в межах цієї популяції виявлено найменші значення показників кількості та фітомаси квітів а також кількості плодів (відповідно: 12,53; 0,06; та 14,37).

Простежується певна залежність репродуктивного зусилля від стану фітосистем, за результатами досліджень встановлена тенденція до зменшення репродуктивного зусилля у градієнті умов від відкритих ділянок до зімкнених деревних насаджень. Загалом, репродуктивне зусилля відображає життєвий стан особин і є важливим компонентом репродуктивної здатності.

Таблиця 1.

Показники репродуктивного процесу у популяціях *Coronilla coronata* L. на Північно-західному Поділлі й Західному Опіллі

Локалітет	Ценопопуляція	Рік	Кількість квіток	Загал. фіто-маса	Fln / W	Фіто-маса квіток	Загал. фіто-маса	W1 / W	Кількість плодів	Загал. фіто-маса	Fr n / W	Фіто-маса плодів	Загал. фіто-маса	W2 / W
Лиса гора	I	2002	23,60	0,75	32,62	0,21	0,75	0,29	13,93	0,77	18,64	0,18	0,77	0,25
		2003	23,83	0,46	50,41	0,12	0,46	0,24	13,07	0,88	15,26	0,20	0,88	0,23
	IIa	2002	20,73	0,70	30,32	0,17	0,71	0,25	18,57	0,81	23,76	0,24	0,75	0,38
		2003	23,17	0,55	42,77	0,10	0,55	0,18	15,43	0,78	19,90	0,20	0,78	0,25
	IIb	2002	22,50	0,73	31,30	0,20	0,73	0,27	16,33	0,80	20,92	0,22	0,80	0,28
		2003	19,13	0,44	41,29	0,10	0,44	0,21	11,70	0,62	19,63	0,16	0,62	0,26
	III	2002	28,37	0,94	30,61	0,24	0,91	0,33	18,57	1,01	18,40	0,29	1,01	0,30
		2003	31,03	0,88	37,00	0,19	0,88	0,22	21,23	1,12	18,58	0,32	1,12	0,27
	IV	2002	22,80	0,74	31,61	0,21	0,74	0,28	16,07	0,85	19,13	0,24	0,85	0,28
		2003	25,77	0,60	42,97	0,12	0,60	0,19	17,43	0,80	21,66	0,20	0,80	0,24
V	2002	27,67	0,74	38,96	0,24	0,74	0,33	20,43	0,92	22,85	0,28	0,92	0,30	
	2003	27,33	0,57	46,55	0,11	0,57	0,19	23,33	0,92	25,63	0,27	0,92	0,29	
Свята гора	I	2002	9,87	0,40	25,86	0,08	0,40	0,19	16,47	0,65	25,32	0,21	0,65	0,31
		2003	12,30	0,36	34,51	0,06	0,36	0,18	14,73	0,67	22,17	0,18	0,67	0,27
	II	2002	13,40	0,58	22,91	0,13	0,58	0,25	20,67	0,86	23,82	0,36	0,86	0,41
		2003	18	0,52	35,88	0,08	0,52	0,15	16,60	0,71	23,59	0,18	0,71	0,27
	III	2002	9,53	0,50	19,52	0,08	0,50	0,15	7,90	0,46	17,87	0,15	0,46	0,33
		2003	14,47	0,44	33,72	0,06	0,44	0,13	8,63	0,49	18,41	0,13	0,49	0,26
	IV	2002	9,27	0,49	18,95	0,07	0,49	0,15	18,80	0,79	24,69	0,26	0,79	0,35
		2003	12,93	0,41	30,88	0,06	0,41	0,14	11,07	0,60	20,10	0,16	0,60	0,26
	V	2002	11,50	0,56	20,51	0,09	0,56	0,15	11,17	0,68	16,14	0,18	0,68	0,26
		2003	14,20	0,45	30,90	0,06	0,45	0,13	8,30	0,66	12,99	0,13	0,66	0,21
Висока гора	I	2002	17,90	0,81	22,74	0,16	0,81	0,21	22,80	1,32	17,53	0,47	1,32	0,36
		2003	19,00	0,60	31,91	0,10	0,60	0,16	22,00	1,05	21,88	0,31	1,05	0,30
	II	2002	15,27	0,66	23,23	0,13	0,66	0,19	14,57	1,06	13,14	0,29	1,06	0,27
		2003	19,17	0,60	32,91	0,11	0,60	0,18	14,73	1,09	14,27	0,25	1,09	0,23
	III	2002	20,43	0,89	23,84	0,18	0,89	0,20	17,00	0,96	18,27	0,34	0,96	0,36
		2003	20,70	0,68	30,51	0,14	0,68	0,20	17,17	0,97	17,77	0,28	0,97	0,30
	IV	2002	18,57	0,94	20,23	0,18	0,94	0,19	8,70	0,61	14,52	0,19	0,61	0,30
		2003	20,03	0,80	24,79	0,13	0,80	0,17	11,50	0,81	14,36	0,18	0,81	0,22
	VI	2002	16,40	0,80	20,80	0,20	0,80	0,24	12,83	0,86	16,05	0,23	0,86	0,28
		2003	18,10	0,70	26,00	0,12	0,70	0,17	12,33	0,85	14,71	0,18	0,85	0,22
Голиця	I	2002	12,53	0,46	27,93	0,09	0,46	0,20	19,97	0,97	21,30	0,35	0,97	0,37
		2003	13,07	0,40	33,22	0,06	0,40	0,15	14,37	0,90	17,31	0,24	0,90	0,28

Показовим є також значення індекса відновлення (відношення кількості прегенеративних рослин до кількості генеративних) [2]. Розрахунок цього показника показав, що він досить сильно змінюється, залежно від умов локалітету й характеру режиму заповідання, але, загалом, у всіх чотирьох популя-

ціях є досить високим. На Лисій горі він становить 660%; на Святій горі – 323%; на Високій горі – 318%; на горі Голиця – 472%. Це зумовлено: відносною стабілізацією фітоценотичної ситуації та оптимальним режимом охорони на Святій горі, інтенсивними демутаційними процесами на Лисій горі і стрес-стабілізацією ценотичної структури й видового складу угруповання шляхом інтенсивного регуляторного втручання (викошування щороку) – на г. Голиця.

Визначено коефіцієнт репродуктивної здатності (КРЗ) як відношення коефіцієнта варіації насінневої продуктивності (база варіації) до її середнього арифметичного [9] в розрізі ценопопуляцій, що є складовими кожної з досліджених локальних популяцій, які знаходяться в різних еколого-ценотичних умовах. Значення цього показника (за 2001-2003 рр.) наведені у табл. 2. На основі цих даних побудовано гістограми, на яких відображено зміну КРЗ особин популяцій досліджуваного виду протягом трьох років (рис. 1).

Таблиця 2.

Коефіцієнт репродуктивної здатності особин *Coronilla coronata* L. у досліджених популяціях

Ценопопуляція	Рік	К-ть насіння на елементарну одиницю, шт	База варіації	КРЗ
на Лисій горі				
I	2001	18,11	53,27	2,94
	2002	20,25	51,04	2,52
	2003	19,49	49,06	2,51
IIa	2001	22,82	59,23	2,6
	2002	28,98	53,48	1,85
	2003	25,00	44,49	1,78
IIb	2001	21,99	57,70	2,62
	2002	25,32	60,30	2,38
	2003	17,17	36,69	2,14
III	2001	38,92	49,4	1,27
	2002	42,94	43,81	1,02
	2003	38,11	48,23	1,27
IV	2001	37,04	50,45	1,36
	2002	40,00	50,97	1,27
	2003	30,03	46,96	1,30
V	2001	28,29	58,52	2,07
	2002	37,04	56,58	1,53
	2003	43,66	49,05	1,31
на Святій горі				
I	2001	30,12	51,05	1,70
	2002	34,23	46,03	1,34
	2003	24,80	43,53	1,76

Продовження табл. 2				
II	2001	40,88	43,25	1,06
	2002	41,3	47,21	1,14
	2003	30,51	43,07	1,41
III	2001	19,63	59,64	3,04
	2002	14,23	49,77	3,50
	2003	13,57	48,38	3,56
IV	2001	19,43	51,27	2,63
	2002	23,13	50,29	2,17
	2003	16,43	45,50	2,70
V	2001	21,46	54,4	2,53
	2002	16,53	58,24	3,52
	2003	14,60	50,87	3,48
на горі Голиця				
I	2001	26,53	51,78	1,95
	2002	36,04	44,13	1,22
	2003	30,17	47,23	1,57
на Високій горі				
I	2001	39,13	45	1,15
	2002	39,23	48,95	1,24
	2003	40,03	42,95	1,17
II	2001	36,45	47,36	1,30
	2002	37,59	54,39	1,45
	2003	27,86	48,31	1,73
III	2001	39,26	50,14	1,28
	2002	36,7	44,8	1,22
	2003	29,48	48,24	1,64
IV	2001	29,03	59,03	2,03
	2002	22,27	44,98	2,02
	2003	19,86	51,14	2,57
VI	2001	38,11	46,79	1,23
	2002	29,13	58,22	1,11
	2003	20,94	42,28	2,01

Репродуктивне зусилля добре відображає репродуктивну стратегію рослин, тобто зміну кількості діаспор, що утворюються, та їх розмір. Наприклад, маса насіння *S. coronata* змінюється в досить широкому діапазоні від 0,13 до 0,47 г. Залежить цей показник здебільшого від розміру та маси материнської особини. Мінімальна вага насіння 0,13 г відзначена в межах III-ї ценопопуляції на Святій горі, де загальна фітомаса пагона становить – 0,49 г. Отже, за результатами досліджень встановлена тенденція до зменшення репродуктивного зусилля в разі переходу рослин з відкритих ділянок у зімкнені деревні ценози. Наприклад, у результаті обчислення репродуктивного зусилля як співвідношення фітомаси плодів до загальної фітомаси пагона на відкритих

лучно-степових ділянках на Святій горі (ценопопуляція II) виявлено, що воно у 2002 році становило – 0,41, а у 2003 році – 0,27. У межах аналогічних ділянок на Високій горі (ценопопуляція V), відповідно: – 0,26, та – 0,21. У результаті порівняння елементів репродуктивного зусилля, також відзначено зміну цього показника протягом років досліджень. Майже у всіх випадках репродуктивне зусилля є меншим у 2002 році. Це значною мірою залежить від погодно-кліматичних умов конкретного сезону. Аналогічна тенденція була відзначена й за результатами оцінки насінневої продуктивності виду [6].

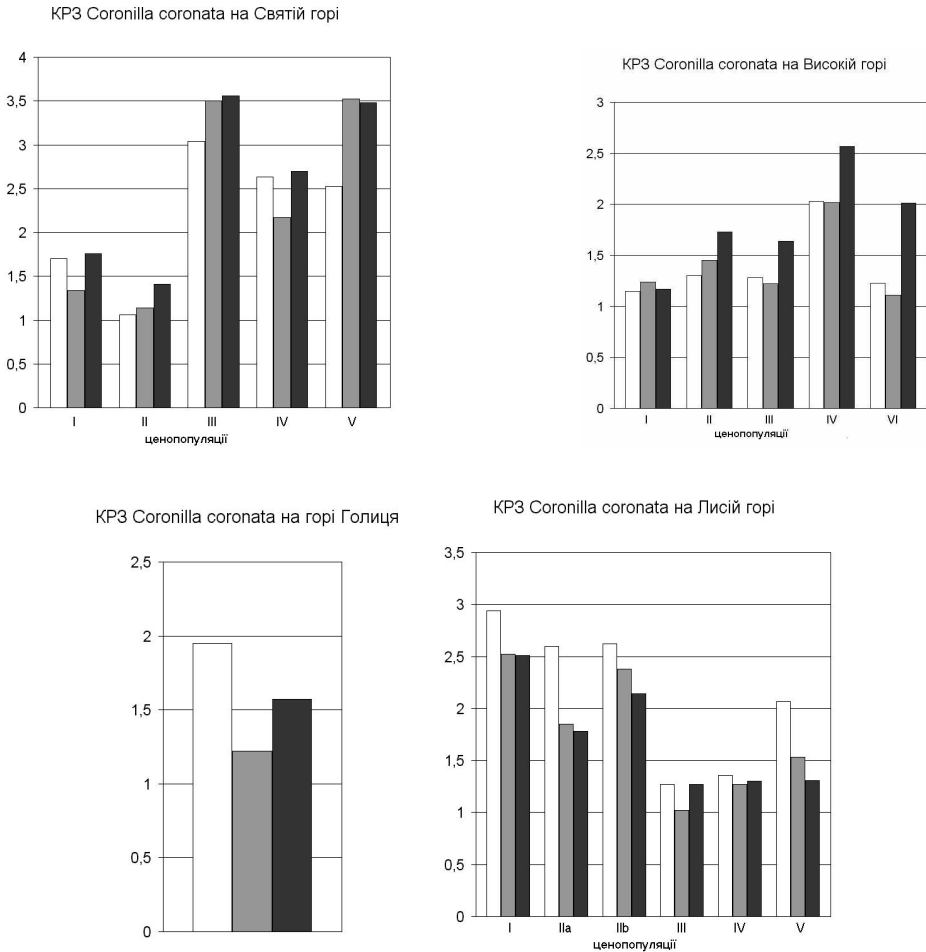


Рис. 1. Показники коефіцієнта репродуктивної здатності в ценопопуляціях у різних локалітетах

Таким чином, на підставі узагальнення усіх складових репродуктивної біології популяцій виду можна скласти загальну картину їх репродуктивних стратегій, що відображені комплексом різних показників і по-різному реалізуються на різних рівнях організації вікової та просторової структур, насінневого поновлення, а також у межах окремих ценопопуляцій.

За результатами досліджень виявлено чітку диференціацію загальної стратегії виду між ценопопуляціями залежно від стану фітосистем. Для досліджених ценопопуляцій властивий стрес-толерантний (КРЗ від 1,1 до 1,79) та рудеральний (КРЗ від 1,8 до 3,6) типи стратегій. Навіть в екстремальних для виду еколого-ценотичних умовах (екотон з буковим лісом) відсоток обнасення зберігається на високому рівні й відрізняється від оптимальних умов лише на 10-12% [6].

Результати досліджень дають змогу дійти висновку, що репродуктивне зусилля популяцій *C. coronata* може слугувати надійним критерієм оцінювання потенційних можливостей природного відновлення популяцій виду та є підставою для обґрунтування природоохоронних заходів і має бути предметом моніторингу. Знаючи тип стратегії популяції, можна прогнозувати її стійкість до дії того чи іншого чинника. Наприклад, популяція, для якої властивий рудеральний тип стратегії, буде стійкішою до відчуження маси, ніж популяція, для якої властивий стрес-толерантний тип.

На основі отриманих результатів щодо диференційних ознак типів стратегій популяцій встановлено, що на індивідуальному рівні найінформативнішими ознаками є онтогенез особин, та їх репродуктивна здатність, а на рівні популяцій – вікова структура та репродуктивна здатність популяцій. Ці ознаки стратегії популяцій досліджуваного виду можна використати, як для індикації стану самих популяцій, так і для індикації стану екосистем. Адже, популяція є не лише складовою частиною виду, але й компонентом екосистеми. Отже, дані про структуру популяцій виду можна використати як індикатори процесу зміни лучно-степової рослинності лісовими ценозами, а її моніторинг є одним з критеріїв прогнозу трансформації цих екосистем.

ЛІТЕРАТУРА

1. **Вайнагий И.В.** Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растит. ресурсы, 1973, – 9, № 2. – С. 287-296.
2. **Жукова Л.А.** Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах. // Динамика ценопопуляций..., / Под ред. Т.И.Серебряковой. – М.: Наука, 1987. – С. 9-19.
3. **Злобин Ю.А.** Потенциальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений терминология и концепции. Том 3. Системы репродукции. – С-Пб: Мир и Семья, 2000. – 440 с.
4. **Злобин Ю.А.** Реальная семенная продуктивность // Эмбриология цветковых растений терминология и концепции. Том 3. Системы репродукции. – С-Пб: Мир и Семья, 2000. – 440 с.
5. **Кагало О.О., Паньків Н.Є.** Індикаційне значення деяких біоекологічних властивостей *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*) на заповідних територіях Поділля. / Матеріали наукової конференції: присвяченої 80-р. Канівського природного заповідника. – Канів, 2003. – С. 106-108.
6. **Кагало О.О., Паньків Н.Є.** Насіннева продуктивність *Coronilla coronata* L. (*Fabaceae*) у популяціях на Північно-Західному Поділлі (Україна) / Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2005. – Вип 39. – С. 71-82.
7. **Марков М.В.** Популяционная биология растений (учебно-методическое пособие). – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986. – 110 с.

- 8. Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
- 9. Стратегія** популяцій рослин.../ За ред. М.Голубця, Й.Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
- 10. Grime J.P.** Vegetation classification by reference to strategies // Nature. – 1974. – Vol. 250. – P. 26-31.