

І.О. БЕДНАРСЬКА

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

ЛОКАЛЬНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ВИДІВ ГРУПИ *FESTUCA VALESIIACA* AGG. (*POACEAE*) НА ПРИКЛАДІ КАМ'ЯНЕЦЬ-ПОДІЛЬСЬКОГО РАЙОНУ ХМЕЛЬНИЦЬКОЇ ОБЛАСТІ

Ключові слова: *Festuca*, популяції, мінливість, диференціація, гібриди, Поділля
Key words: *Festuca*, populations, variation, differentiation, hybrids, Podolia

I. BEDNARSKA

THE LOCAL DIFFERENTIATION OF THE SPECIES *FESTUCA VALESIIACA* AGG. (*POACEAE*) IN KAM'JANETS-PODOLSKYJ DISTRICT OF KHMELNITSKY REGION

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

The information about 14 populations of *F. valesiaca* agg. in Kam'janets-Podolskyj district is presented. It was noted that *F. valesiaca*, *F. rupicola* and numerous plants of intermediate types which are interpreted as the hybrids grow often together on the places with various mesorelief. Morphological and anatomical characters of the species and their variations are analyzed in different localities.

Дискусії щодо диференціації видів групи *F. valesiaca* agg. тривають стільки ж часу, скільки й саме їх дослідження. Велика фенетична подібність видів помножена на їх поліморфізм стали причиною дуже відмінних трактувань обсягів видів і виділення критеріїв для їх розмежування. Ще й досі немає визначеності стосовно видового складу *F. valesiaca* agg. у різних частинах Європи, поширення видів, визначення факторів, що впливають на їх диференціацію, питання мінливості, а також значення в загальному поліморфізмі гібридизації, як, зрештою, й існування її самої. Викладення аргументів “за” чи “проти” монотипічного чи політипічного розуміння обсягів видів є темою для спеціального обговорення і тут ми торкаємося цього лише щоб наголосити на існуванні дуже запутаної ситуації в межах комплексу. Тим не менше існує одна суттєва причина, через яку дослідження різних авторів, що тривають упродовж останніх 100 років, не тільки не знаходять свого узгодження, але й ускладнюють загальну картину. Причина дуже проста – різні методологічні підходи й методи досліджень. Проста, але, як виявилось, надзвичайно складна для подолання, незважаючи на те, що оптимальний “алгоритм” досліджень досить давно відомий.

Незважаючи на наявність великих обсягів літератури, де обговорюється *F. valesiaca* agg., робіт, спеціально присвячених їх вивченню, дуже мало. Інформація про види у “Флорах” і “Визначниках” є дуже обмеженою, оскільки основною метою таких видань є ревізія наявної таксономічної різноманітності в дуже стислому й формалізованому вигляді, тоді як механізми її виникнення не є основним предметом обговорення. Так само малоінформативними

є роботи “описового” періоду, який тривав аж до 70-х років минулого століття й базувався на дуже малому в широтно-географічному аспекті матеріалі.

Абсолютною аксіомою є те, що популяція – це елементарна одиниця еволюції, а отже єдиний можливий об’єкт досліджень диференціації видів, фактично їх мікроеволюції. Тим не менше відомі лише лічені роботи, в яких види *F. valesiaca* agg. вивчали на рівні саме популяцій [6, 10, 12, 13].

Види групи *F. valesiaca* agg. або як їх називають “сулькатні” види, належать до найскладнішої систематичної групи серед вузьколистих костриць. Єдиним способом вивчення таких складних груп є дослідження їх на рівні популяційних вибірок, що репрезентують локальні популяції. Тільки в такий спосіб можна визначити реальну норму реакції виду або його амплітуду мінливості, дискретність виду, розрізнити модифікаційну мінливість й екологічну або географічну диференціацію, з’ясувати, наскільки популяції різних видів відмежовані одна від одної у спільних місцях виростання та багато, багато інших питань.

Іноді можна почути думку, що порівняльно-морфологічний метод, що покладений в основу нашої роботи, морально застарів і вивчати такі складні групи необхідно на генетично-молекулярному рівні. Однак, для уникнення отримання артефактів під час планування цитологічних і молекулярно-генетичних досліджень, необхідно попередньо добре знати, де вид росте, як він поводить себе у різних частинах ареалу, наскільки він варіабельний, які філогенетично споріднені види ростуть разом на одній території, чи є потенційно можливою гібридизація та багато іншого. Відповіді на ці питання можуть дати лише дослідження анатомії та морфології видів із використанням новітніх методів нумеричної таксономії в комплексі з еколого-географічним аналізом. Молекулярні методи досліджень є тою чудовою “крапкою над і”, які підтверджують або заперечують гіпотезу, яку можна створити спираючись виключно на дані про морфологічну диференціацію видів. Морфологічний метод має ще одну дуже велику перевагу – це опрацювання великої кількості матеріалу, який репрезентує всю виявлену різноманітність з великої території. Для отримання достовірних даних у молекулярних дослідженнях треба дуже добре знати, що ми шукаємо, де нам це шукати, як фахово зібрати матеріал з урахуванням особливостей “поведінки” видів, щоб уникнути артефактів і як це опрацювати. Нижченаведені результати досліджень дуже добре це демонструють.

Результати, наведені в цій публікації, є лише невеликим фрагментом проведених на Волино-Поділлі досліджень. Детальне вивчення особливостей диференціації локальних популяцій може істотно допомогти зрозуміти механізми диференціації видів й адекватно інтерпретувати мінливість, що спостерігається як на регіональному рівні, так і загалом у межах агрегату. Особливо важливі такі дослідження у випадках спільного виростання двох споріднених видів у межах одного екотопу з утворенням так званих мішаних популяцій.

Матеріали й методи досліджень

Матеріалом дослідження були 14 популяційних вибірок (табл. 1), зібраних протягом 1995-2001 років у Кам’янець-Подільському р-ні Хмельницької області. Із них по 4 вибірки зібрано з околиць с. Демшин та с. Теремці, 5 ви-

бірок зібрано в околицях с. Нігин в урочищі “Чотири Кавалери”, і одна безпосередньо в м. Кам’янець-Подільський.

Таблиця 1.

Перелік популяційних вибірок

LWKS	К-сть зразків, колір, рік	Екологічні умови місцевиростань та опис популяцій
7106	27 шт. 1995 р.	“Чотири Кавалери”. Лучний степ. Мезофітні умови.
7158	25 шт. 1995 р.	“Чотири Кавалери”. Наскельний степ. Ксеротермний варіант.
ІВ-137	31 шт., зелені 2001 р.	“Чотири Кавалери”. Ксеротермні лучно-степові угруповання на кам’янистому підґрунті. Рендзини зі значним вмістом Са. Великі зелені дернини, як поодинокі, так і у вигляді монодомінантних невеличких ділянок, утворює мішану популяцію з ІВ-138.
ІВ-138	30 шт., сизі 2001 р.	“Чотири Кавалери”. Невеличкі, часто дрібні дернини. Сизих зразків дещо більше від зелених на голих кам’янистих схилах, але чіткої залежності нема.
ІВ-139	24 шт., сизо-зелені 2001 р.	“Чотири Кавалери”. Фонова вибірка зразків проміжного типу між ІВ-137 та ІВ-138.
ІВ-143	20 шт., сизі 2001 р.	м. Кам’янець-Подільський. Каньйон р. Смотрич. Кам’янисті ксеротермні тераси.
8084	37 шт., сизі	Околиці с. Демшин. Заказник “Чаплі”. Лучний степ з розрідженими посадками сосни чорної на схилах в затінених місцях. 1996
18084	17 шт., зелені	
28084	8 шт., сизо-зелені	
8816	14 шт., 1998	Поблизу с. Демшин, заказник “Чаплі”. Стінка Дністра на “язику” над впадінням Тернави в Дністер. Кам’янистий степ на осипищах.
8007	7 сизо-зелені	Околиці с. Теремці, лучний степ на схилах південних румбів Дністровської стінки. 1996
8008	13 шт., сизі	
8009	21 шт., зелені	
8042	28 шт., за кольором не розділені.	Околиці с. Теремці. Товтра Теремець. Лучний степ з <i>Poa angustifolia</i> та <i>Festuca valesiaca</i> s.l. 1996

Збір матеріалу здійснювали за двома різними принципами. Оскільки в літературі досить поширені відомості про відмінну екологічну приуроченість різних видів агрегату [3, 8], частину матеріалу було зібрано рендомним методом в однорідних, але відмінних екотопах, а частину зібрано за ознакою забарвлення (овощення) листків, яка є однією з провідних діагностичних ознак у межах *F. valesiaca* agg.

Перелік ознак, використаних у роботі, наведено в таблиці 2. Усього було виконано й замальовано 799 анатомічних зрізів листових пластинок (у середньому по 3 зрізи на один зразок). Якісні ознаки було закодовано й опрацьо-

вано статистично. Статистичне опрацювання даних здійснювали за допомогою програми STATISTICA.

Таблиця 2.

Перелік ознак, використаних у роботі

Кількісні ознаки	Якісні ознаки
1. Довжина листків, см	1. Форма перерізу листкової пластинки
2. Висота пагону, см	2. Товщина центрального тяжу склеренхіми
3. Довжина волоті, см	3, 4. Товщина кутового лівого/правого тяжу склеренхіми
4. Довжина колоска, мм	5, 6. Тип кутового лівого/правого тяжу склеренхіми
5. Кількість квіток у колоску, шт.	7, 8. Товщина додаткового лівого/правого тяжу склеренхіми
6. Довжина нижньої квіткової луски, мм	9. Наявність/відсутність злиття тяжів
7. Довжина ості, мм	10, 11. Виразність лівого/правого додаткового ребра
8. Довжина верхньої колоскової луски, мм	12. Довжина опушення на внутрішній поверхні листка
9. Довжина нижньої колоскової луски, мм	13. Опушення ззовні листкової пластинки
10. Діаметр листових пластинок, мм	14. Опушення стебла під волоттю
11. Кількість ребер	15. Опушення нижньої квіткової луски
12. Кількість провідних пучків	
13. Кількість тяжів склеренхіми	

Результати

Отримані результати найкраще обговорювати порівнюючи їх із модельною популяцією, за яку ми обрали популяцію з “Чотирьох кавалерів”.

Матеріал, зібраний 1995 року з різних екоотопів (вибірки 7106 – мезофітний варіант і 7158 – ксеротермний), показав дуже велику амплітуду мінливості показників. Довгий час ці збори “лежали в шухляді”, оскільки достовірно визначити їх видову приналежність через значну неоднорідність матеріалу було дуже складно. Ясність у цю ситуацію внесли збори 2001 року, коли, маючи чималий досвід у збиранні матеріалу, ми дотримувалися іншої методики й збирали окремо зелені рослини, окремо сизі й окремо фонову вибірку, що містила зразки проміжного типу.

Зелені “великі” зразки були визначені як *F. rupicola* Neuff. (вибірка ІВ-137). Для *F. rupicola*, порівняно з іншими видами агрегату, характерні найбільші розміри всіх частин рослини, у тому числі й великий діаметр листових пластинок. Незважаючи на це, склеренхіма у листках, порівняно з іншими видами, розвинена найслабше: тонкі та помірні центральний і кутові тяжі, а додаткові в більшості відсутні або у вигляді вкраплень, менше коротких, і практично ніколи вони не бувають грубими чи довгими. Популяція ІВ-137 виявилася типовою для виду як за морфометричними показниками (табл. 4), так і за анатомією листових пластинок. Центральний тяж склеренхіми в листках тонший - 56% (від загальної кількості зрізів на вибірку), середній траплявся в 43%, грубий тільки в 1%; кутові тяжі склеренхіми переважно середні – 57%, тонких і грубих приблизно порівну (23% і 20% відповідно), стандартного типу (суцільні), часом з розривами (12%); додаткові тяжі в половині ви-

падків відсутні (52%), ще 17% мають лише вкраплення, 28% середнього розміру й 3% довгих. Опушення нижньої квіткової луски також притаманне *F. rupicola* – від голих до опушених по всій поверхні: третина лусок - голі+слабо шорсткі (19+13%), ще третина шорсткі+опушені по краю (6,5+21,5%) і третина опушені+інтенсивно опушені (9+27%).

Дрібні сизі зразки виявилися *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud. Порівняно з попереднім, вид має грубіший центральний тяж: якщо тяж середнього розміру однаково представлений в обох вибірках (43 і 45%), то частка грубого збільшується до 17% проти 1%; кутові тяжі переважно середні – 53%, тонких 33% і 13% грубих, стандартного типу, розриви тяжів трапляються удвічі рідше (5%); додаткові тяжі розвинені краще за попередню - у 23% відсутні, 30% мають вкраплення, 42% нормального типу, 5% – грубих; опушення істотно слабше від *F. rupicola*, хоч і є всі категорії: більше половини зразків голі й слабо шорсткі (28+29%); третина шорстких й опушених по краю (9 + 27%) і 6% опушених. Зауважимо, що як на типову *F. valesiaca*, то склеренхіма в особин цієї популяції розвинена дещо заслабо – далеко не завжди наявні додаткові тяжі, а центральний тяж лише у 18% грубий, однак, загалом, анатомія та морфометрія цілком вписуються в межі ознак виду.

Найцікавіші результати виявилися у результаті порівняння *F. rupicola* та *F. valesiaca* з фоновою вибіркою проміжного типу (номер ІВ-139). На графіку дискримінантного аналізу (рис. 1) чітко видно, що “хмаринки” *F. rupicola* та *F. valesiaca* між собою не перекриваються.

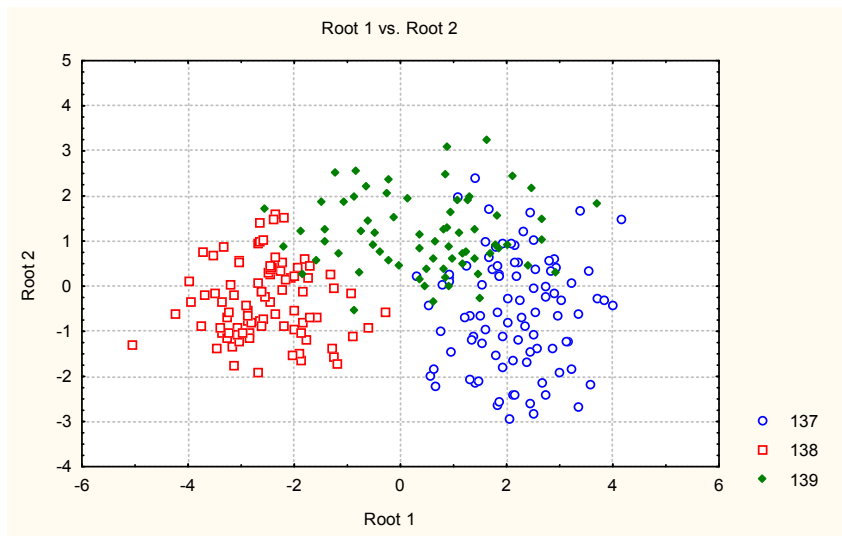


Рис. 1. Розподіл вибірок урочища “Чотири Кавалери” за результатами дискримінантного аналізу: ІВ-137 - *F. rupicola*, ІВ-138 - *F. valesiaca*, ІВ-139 - фонова вибірка проміжного типу.

Дані дисперсійного аналізу також підтвердили наявність достовірної різниці між цими видами за всіма діагностичними ознаками. Перед тим, як пе-

рейти до обговорення вибірки ІВ-139, звернімося до даних, отриманих з цього ж урочища за вибірками, зібраними 1995 року.

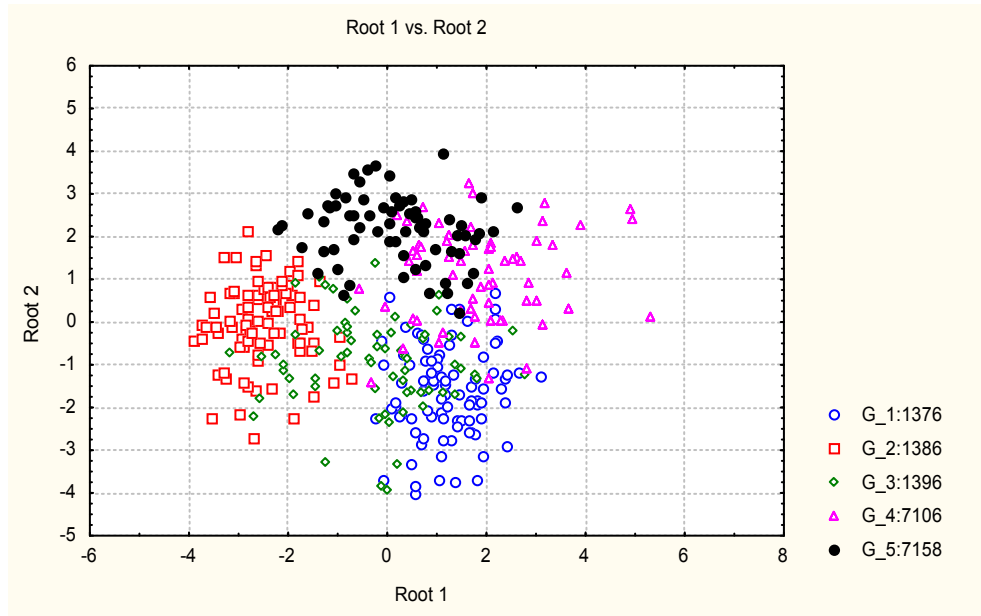


Рис. 2. Розподіл вибірок з урочища “Чотири кавалери” за результатами дискримінантного аналізу: 137 - *F. rupicola* (2001 р.), 138 - *F. valesiaca* (2001 р.), 139 - фонові вибірки проміжного типу (2001 р.), 7106 - “мезофітна” вибірка (1995 р.) та 7158 – “ксеротермна” вибірка (1995 р.).

З графіку дискримінантного аналізу порівняння всіх п’яти вибірок видно, що вибірки, зібрані 1995 року, істотно перекриваються між собою. Попередньо, урахувавши морфометричні показники вибірок ІВ-137 і ІВ-138, які досить однорідні, із вибірок 7106 і 7158 було відкинуто крайні варіанти, котрі як домішка, явно відповідали іншому виду. Обриси “хмаринок” стали чіткішими, тим не менше, зразків перехідного типу, яких однозначно відкинути не було підстав, залишилося досить багато. Тобто, певний “невизначний фон” був і в 1995 р., але за відсутності досвіду в збиранні матеріалу ми не змогли його тоді врахувати й отримали досить нечітку картину.

Фактично збирання матеріалу за екологічним принципом підтвердив тяжіння сизої *F. valesiaca* до ксеротермних умов, а *F. rupicola* до мезофітніших місцевиростань, як це описано в літературі [3, 8]. Проте, у вибірках 7106 і 7158 усе ж таки наявна значна домішка. Це пов’язано з тим, що види на відносно невеликій території ростуть мішаними популяціями й розділити суміш на 2 види за принципом “хто де ріс” неможливо. У цьому випадку видно тільки тенденцію, але не сталу закономірність. У той же час збирання матеріалу в 2001 р. за кольором і габітусом рослин дало набагато чіткіші результати.

Надзвичайно цікавим виявився відсоток коректно класифікованих зразків (Percent Correct) (табл. 3). Сизи рослини (ІВ-138) мають цей показник 100% - дуже рідкісний випадок. Це означає, що цій популяції *F. valesiaca*

притаманні оригінальні ознаки з невеликим діапазоном мінливості й усі рослини, що були виразно сизими, виявилися на 100% *F. valesiaca*. У зелених великих зразків цей відсоток менший – 87% (аналогічно в 7106 і 7158) й істотно менший він у зразків перехідного типу. Виникає закономірне запитання – що таке фонові вибірки IB-139?

Таблиця 3.

**Відсоток коректно класифікованих зразків вибірок з урочища
“Чотири Кавалери”**

Номер вибірки	Percent Correct	IB-137	IB-138	IB-139	7106	7158
		p=0,24	p=0,23	p=0,18	p=0,1	p=0,18
IB-137	87,097	81	0	9	2	1
IB-138	100,00	0	90	0	0	0
IB-139	59,42	15	9	41	1	3
7106	76,56	4	0	5	49	6
7158	86,76	0	2	0	7	59

Можна припустити, що ми маємо дуже поліморфну *F. rupicola*, ознаки якої перекриваються з *F. valesiaca* й до якої треба було б зарахувати всі проміжні зразки. Проте, таке припущення є сумнівним, оскільки *F. rupicola* за літературними даними має найбільші метричні показники серед усіх сулькатних видів й істотно різниться від *F. valesiaca*, що також видно з показників типових популяцій IB-137 та IB-138. Набагато реальнішим є припущення, що основну частку зразків вибірки IB-139 становлять гібриди, які посідають проміжне місце між батьківськими видами. Причому вони явно тяжіють більше до зелених, а ніж до сизих зразків (табл. 3). Як ми не намагалися розділити зразки вибірок 7106 і 7158 – нам цього не вдалося і їхнє перекриття, навіть з припущенням наявності в них домішки іншого виду, також наводить на думку про гібриди. Велика ймовірність того, що 100% коректно класифікованої *F. valesiaca* вийшло через те, що в полі сизи зразки найлегше виокремити візуально, тоді як перехід від зеленої до сизо-зеленої представлений цілим спектром, що унеможливило однозначне їх розмежування. Підсумовуючи, можна дійти висновку: сизи зразки на 100% є *F. valesiaca*, і серед сизих нема гібридів. Але це не значить, що *F. valesiaca* не гібридизує. Швидше за все гібриди є сизо-зелені або зелені, і правильна ідентифікація гібридів чи *F. rupicola* є менш імовірною (менший відсоток у таблиці 3) й є шанс, хоч і невеликий, що серед зелених рослин виявляться гібриди, а серед сизо-зелених – *F. rupicola*. Цілком можливо, *F. rupicola*, як і більшість поліплоїдних видів, мінливіша за диплоїдну *F. valesiaca*, а ще ймовірніше, що в цьому випадку материнською є *F. rupicola*, ознаки якої більше притаманні гібридам, тоді як пиліок є *F. valesiaca*.

І ще одне цікаве спостереження – вибірки зібрані в один рік, частково перекриваються між собою і майже зовсім не перекриваються з вибірками з іншого року (це видно і з рис. 2 і з табл. 3). Можливо, це свідчить про те, що відмінності в мікрокліматі в різні роки, впливають на обидва види, спричиняючи паралельні зміни. Подібну картину ми спостерігали й на інших популяціях, які, щоправда, за обмеженням обсягів, ми наразі не обговорюємо.

Висновки, отримані з матеріалу з урочища “Чотири Кавалери”, могли б зумовити певні сумніви, як і будь-які висновки, що базуються на поодинокому випадку. Проте, подібну картину ми спостерігаємо й на ряді інших локалітетів з Кам’нець-Подільського р-ну.

Наприклад, заказник “Чаплі”. Тут було зібрано три вибірки, що різняться за кольором, в один рік (1996 р.): 8084 – сиза, 18084 – зелена та 28084 – сизо-зелена, а також через рік вибірка 8816 (колір не занотований).

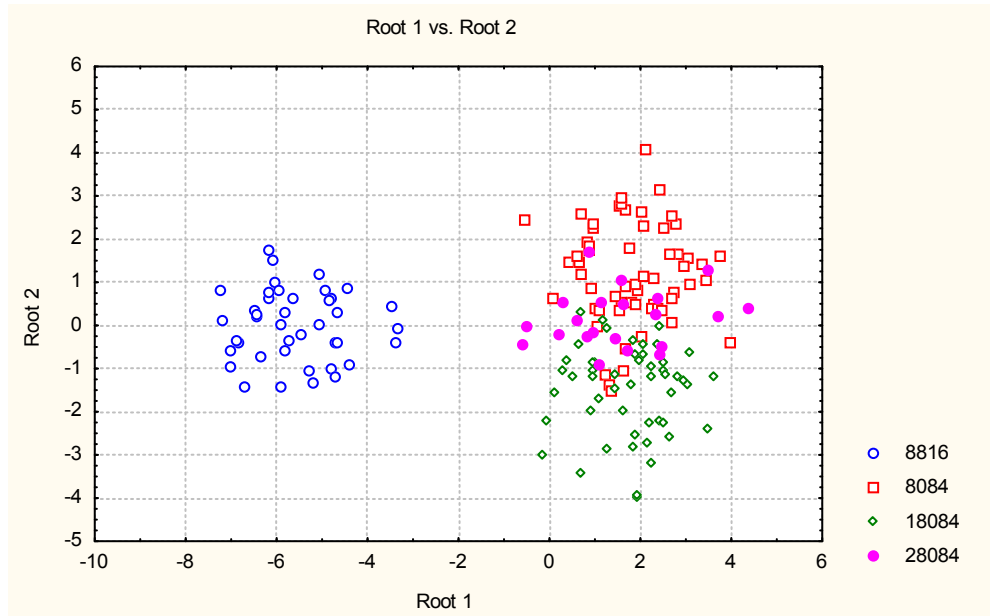


Рис. 3. Розподіл вибірок із заказника “Чаплі” за результатами дискримінантного аналізу: 8816 - *F. pseudodalmatica*, 8084 - сиза *F. valesiaca*, 18084 – зелена *F. rupicola*, 28084 – сизо-зелені зразки проміжного типу.

Рисунок 3 добре демонструє подібну до “Чотирьох кавалерів” картину: вибірки з сизих і зелених рослин групуються окремо, тоді як рослини, зібрані фенотипічно як проміжні сизо-зелені (вибірка 28084), виявилися рослинами проміжного типу й за всіма морфометричними показниками.

Показники вибірки 8084 відповідають *F. valesiaca*, хоча як на цей вид, то, подібно, знову ж таки, до “Чотирьох Кавалерів”, склеренхіма дещо затонка: половина зрізів мають помірний центральний тяж, 33% тонкий і 17% грубий, чверть зрізів без додаткових тяжів, половина тяжів - середні, чверть - тонкі; опущення нижньої квіткової луски дуже неоднорідне: 57% мають голі й слабо опущені луски (45+12%), а 43% опущені (38% зверху і 5% по всій поверхні).

Зелені зразки вибірки 18084 відповідають *F. rupicola* – вони мають істотно більші колоски, більшу нижню квіткову луску, більші колоскові луски, дещо більший діаметр листків. При цьому склеренхіма розвинена дуже слабо: 80% зразків мають центральний тяж тонкий, 20% середній; 75% зразків не містять додаткових тяжів, 8% мають вкраплення, 10% помірні.

Вибірку 8816 ми визначили як *F. pseudodalmatica* – це дуже мало відомий і практично недосліджений в Україні вид. Типові його популяції відомі з Закарпаття, а саме з Вулканічних Карпат та Паннонської низовини. Від *F. rupicola* остання відрізняється сизим кольором, довшими листками (2/3 від стебла проти 1/2 у *F. rupicola*), довшою волоттю, має як і *F. rupicola* великі, проте слабо опушені колоски, а разом з тим, дещо тонші листки, в яких краще розвинена склеренхіма. Половина зрізів у дослідженій вибірці мають центральний тяж середній, половина грубий, тонких узагалі нема, кутові тяжі - 40% середні й 60% грубі, додаткові в 15% відсутні, 19% мають їх у вигляді крапель, 46% помірні й 20% грубі; 10% зрізів мають розірване і 2% суцільне кільце склеренхіми; опушення – приблизно 30% голі й слабо шорсткі, 54% шорсткі, 15% – опушені по краю.

F. pseudodalmatica заслуговує на окреме обговорення, у цій статті ми згадали її для того, щоб ще раз продемонструвати, наскільки багатими на різні види роду можуть бути зовсім невеличкі виділи території, особливо з таким строкатим мезорельєфом, як у Дністровському каньйоні, і далеко не завжди за один польовий виїзд можна виявити всю таксономічну різноманітність роду навіть в одному урочищі.

Наступний приклад – це товтра та Дністровська стінка в околицях с. Теремці. Знову ж таки – сиза вибірка 8008 відповідає ознакам *F. valesiaca*, зелена вибірка 8009 відповідає *F. rupicola*, тоді як зразки проміжного сизо-зеленого кольору, анатомо-морфологічно посідають проміжну позицію між ними (рис. 4).

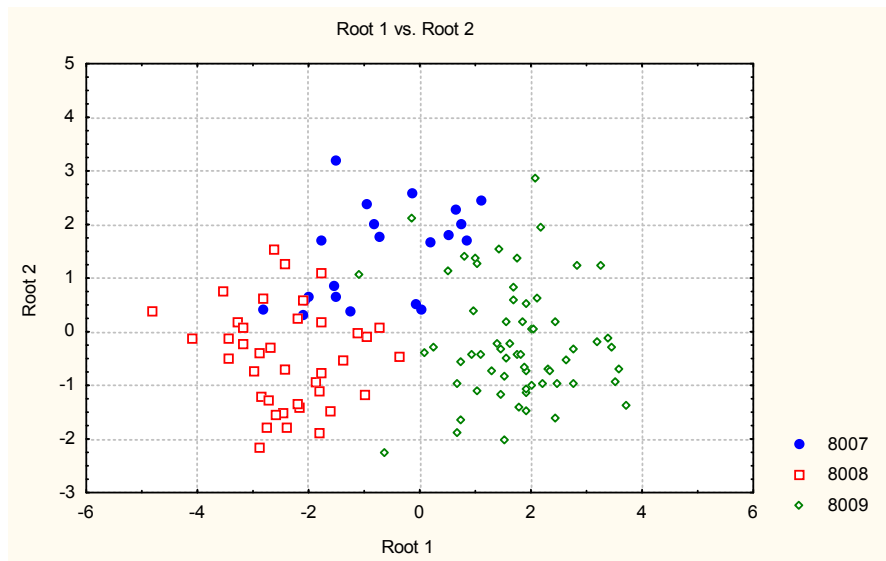


Рис. 4. Розподіл вибірок з Дністровської стінки в околицях с. Теремці за результатами дискримінантного аналізу: 8008 - сиза *F. valesiaca*, 8009 – зелена *F. rupicola*, 8007 – сизо-зелені зразки проміжного типу.

Вибірка 8042, зібрана в однорідному екоотопі на товтрі Теремець, зразки якої не були розділені за кольором, нажаль, утворює лише “шум”, який практично неможливо проінтерпретувати (рис. 5).

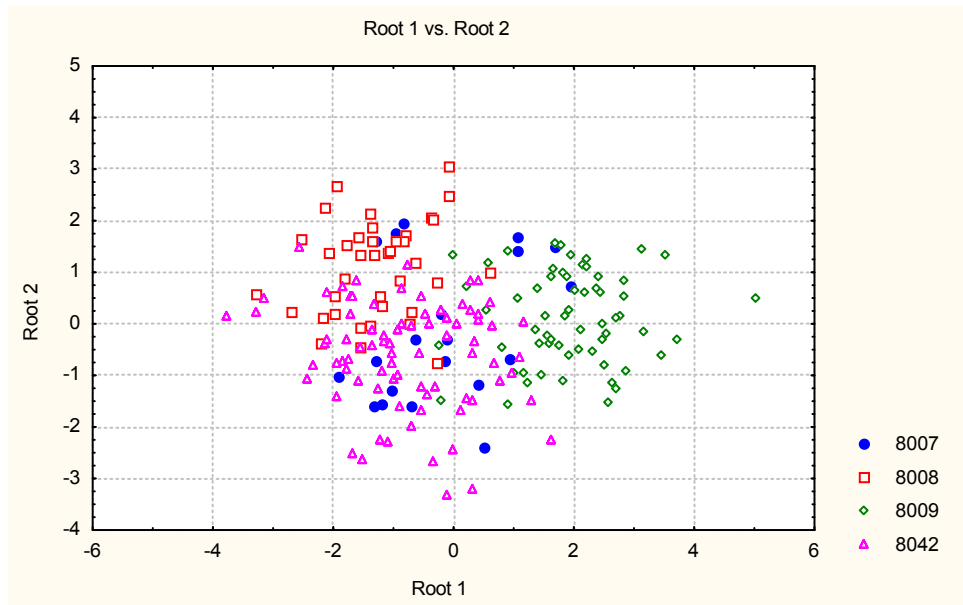


Рис. 5. Розподіл вибірок з околиць с. Теремці: 8007, 8008, 8009 - Дністровська стінка, 8042 – товтра Теремець.

У тих випадках, коли є правильно зібрані вибірки різних видів з одного локалітету, можна достовірно констатувати факт існування численних зразків проміжного типу й висувати певні припущення щодо їх походження, наприклад, у результаті гібридизації. У той же час, набагато складнішою є ситуація, коли маємо одну вибірку одного виду, оскільки інших не було, зібрану в однорідному екоотопі, але яка, тим не менше, посідає проміжну позицію між *F. valesiaca* і *F. rupicola* й подібна до зразків проміжного типу, які ми інтерпретували вище як гібриди. Йдеться про вибірку з каньйону р. Смотрич, зібрану безпосередньо в м. Кам’янець-Подільський (рис. 6).

Особливої інтриги надає той факт, що ця популяція є виразно сизого кольору, тобто овощена. Морфометрично вибірка тяжіє до *F. rupicola* – її зразки мають досить великі показники колоска та його складових і дуже слабо розвинену склеренхіму в листках: половина зрізів мають тонкі центральний і кутові тяжі, половина помірні, у 56% зрізів додаткові тяжі відсутні, 20% мають вкраплення і 24% помірно розвинені. У той же час габітус рослин (довжина листків, висота стебла) і опушення нижньої квіткової луски відповідають таким у *F. valesiaca*, тобто набагато менші від *F. rupicola* – 40% лусок голі, 36 % слабо шорсткі, 20% шорсткі і 5% опушені по краю. До того ж, в усіх публікаціях, де аналізують *F. rupicola*, зазначено, що цей вид має виключно зелені неовощені листки. Така “сиза *F. rupicola*” – не поодинокий випадок, подібну популяцію ми спостерігали на стінці Дністра в околицях

с. Синьків (Тернопільська обл., Борщівський р-н). Зважаючи на те, що ознаки цих вибірок не відповідають ані *F. valesiaca*, ані *F. rupicola*, можна було б припустити, що це є *F. pseudodalmatica*, оскільки тільки вона може мати водночас і великі розміри колоска й сизе забарвлення. Однак, розмір волоті, як на останній вид, закороткий, так само закороткі листки.

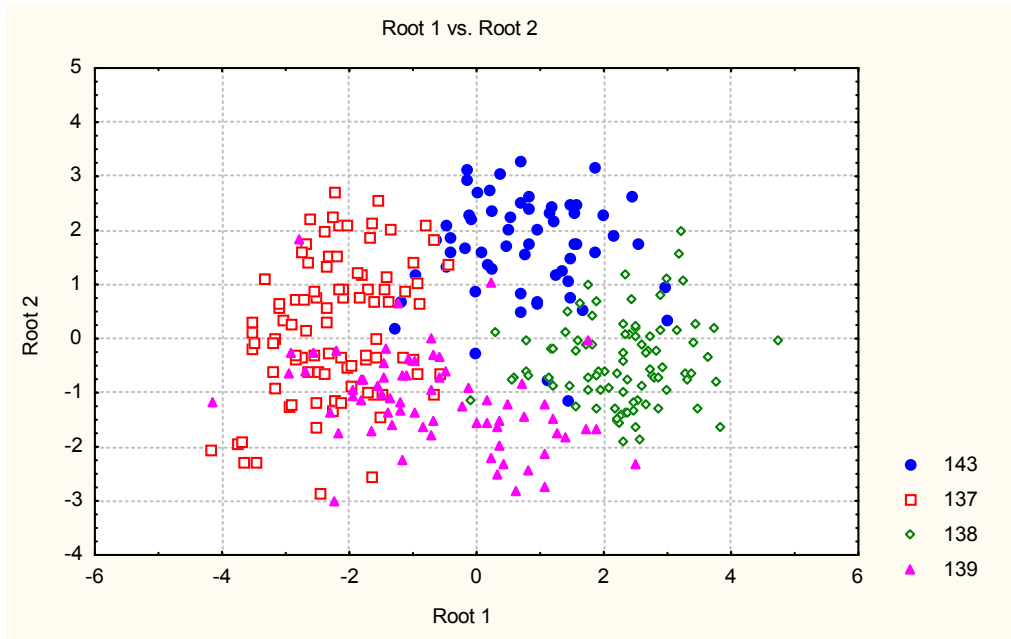


Рис. 6. Розподіл вибірок з урочища “Чотири Кавалери” (137 - *F. rupicola*, 138 - *F. valesiaca*, 139 - фонові вибірки проміжного типу) та каньйону р. Смотрич - 143.

Незважаючи на труднощі ідентифікації, вибірка з каньйону р. Смотрич є в дійсності чудовим прикладом локальної диференціації популяції. Досить велика за розмірами популяція є однорідна, має малий коефіцієнт варіації більшості показників і має притаманні виключно їй ознаки. Це свідчить про те, що популяція існує тут упродовж тривалого часу, а її стабілізація, незалежно від походження, практично завершилася. Це хороший приклад локальної диференціації, яку вкласти в рамки штучної класифікації просто неможливо.

Щоб ідентифікувати вибірку 143 необхідно або визнати більший діапазон мінливості одного з видів, і тоді його дискретність стане дуже невиразною, тобто буде велике перекриття діагностичних критеріїв з іншими видами або визнати існування особливої еколого-географічної раси. Що в першому, що в другому випадках ми приходимо до висновку про існування дуже складного агрегату, в якому неможливо штучно, навіть з використанням усього комплексу ознак, розподілити локальні популяції на чіткі групи – таксони.

Таким чином, у регіонах зі строкатим мезорельєфом, як Товтровий кряж, каньйони річок (Дністер, Смотрич), у мозаїчному поєднанні, на відносно не-

величких територіях, формуються різноманітні екологічні умови, в яких одночасно можуть рости декілька філогенетично споріднених видів *F. valesiaca* agg. Таке співіснування призводить до утворення мішаних популяцій, в яких стирається чітка межа між видами. На нашу думку, найімовірніше, що зразки перехідного типу між видами є гібридами. У будь-якій роботі, де аналізувалися подібні явища, не відкидається гіпотеза існування гібридизації між видами *F. valesiaca* agg. [1 – 3, 7, 8, 10]. Проте, абсолютно ствердно говорити про неї ніхто не наважується, хоч у дійсності, заперечити наявність гібридизації в еволюційно молодій групі набагато складніше. Безумовно, остаточна відповідь буде за молекулярно-генетичними та цитологічними дослідженнями. Однак, факт існування численних зразків проміжного типу в мішаних популяціях є незаперечним і схиляє нас до політипичної концепції виду в цій групі й трактуванні таксонів *F. valesiaca* agg. як підвидів, аналогічно до низки інших авторів [1, 4, 6, 9 – 11].

ЛІТЕРАТУРА

1. **Алексеев Е.Б.** Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР // Новости систематики высш. растений. – 1975. – 12. – С. 11-43.
2. **Тверетінова В.В.** До вивчення костриць з ряду *Sulcatae* V.Krecz. et Bobr. флори України // Вісник Харків. Ун-ту. – 1973. – 89, № 5. – С. 19-25.
3. **Тверетінова В.В.** Род *Festuca* L. // Злаки України. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 265-320.
4. **Цвелев Н.Н.** Род *Festuca* L. // Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – С. 382-417.
5. **Bidault M.** Étude biosystematique de quelques formes critiques de *Festuca ovina* L. subsp. *sulcata* Hack. // Bull. Soc. Bot. France. – 1967. – 114, № 1-2. – С. 47-58.
6. **Bidault M.** Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France // Rev. Cytol. et vég. – 1968. – 31. – P. 217-356.
7. **Hroudová–Pučelíková Zd.** Několik poznámek k určování druhů *Festuca rupicola* a *Festuca valesiaca* // Zpr. Čs. Bot. Společ. – 1969. – 4, № 2. – S. 75-81.
8. **Hroudová–Pučelíková Zd.** A comparative study of the ecology of *Festuca valesiaca* Gaudin and *Festuca rupicola* Heuff. // Folia geobot. et phytotaxon. – 1972. – 7, № 1. – P. 53-79.
9. **Kerguélen M., Plonka F., Chas Ě.** Nouvelle contribution aux *Festuca* (Poaceae) de France. – Liège, 1993. – 42 p. Májowský J. Adnotationes ad species gen. *Festuca* florum Slowakiae additamentum // Acta Fac. Rerum natur. Univ. Comenianae. Bot. – 1962 (1963). – 7, № 7. – С. 317-335.
10. **Pils G.** Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol // Phytion. – 1984. – 24, № 1. – P. 35-77.
11. **Stohr G.** Gliederung der *Festuca-ovina*-Gruppe in Mitteldeutschland unter Einschluss einiger benachbarter Formen // Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenb. – 1960. – 9. – S. 393-414.
12. **Toman M.** Populationsanalyse der Sammelart *Festuca valesiaca* agg. in Böhmen // Feddes repert. – 1976. – 87, № 7. – S. 503-519.
13. **Toman M.** Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Populationsstruktur und zur Taxonomie von *Festuca* Sect. *Festuca* in Böhmen (ČSSR) // Feddes repert. – 1990. – 101, № 1 – 2. – S. 1-40.

Таблиця 4.

**Основні морфометричні статистики популяційних вибірок *Festuca valesiaca* agg.
з Кам'янець-Подільського р-ну Хмельницької обл.**

	Довж. листіків	Висота стебла	Стебло/ листки	Волоть	Коло- сок	К-сть квіток	Нижня квіткова луска	Ость	Верхня кол. луска	Нижня кол. луска
ІВ-137	20,99	41,48	2,05	75,32	82,87	6,00	49,51	23,38	43,54	32,27
ІВ-138	16,48	27,94	1,76	57,20	61,90	5,62	39,90	18,51	32,60	24,23
ІВ-139	22,18	38,14	1,72	69,22	71,12	5,65	45,22	20,91	40,58	30,39
ІВ-143	14,57	32,65	2,33	62,07	73,55	6,07	46,45	24,03	37,92	27,67
7106	18,86	43,24	2,43	54,25	66,94	4,71	44,91	20,76	35,35	25,32
7158	13,89	33,58	2,54	51,70	63,18	4,66	43,20	16,84	33,32	23,99
8007	23,86	47,43	2,10	60,29	61,38	4,71	42,05	17,19	32,05	23,48
8008	19,54	38,56	2,05	48,15	57,05	4,90	38,15	14,95	29,85	22,36
8009	19,76	43,89	2,35	56,35	65,94	4,68	42,62	18,21	36,30	26,30
8042	22,96	38,80	1,73	53,81	57,11	4,64	38,60	15,81	31,14	23,42
8084	18,20	33,80	1,94	47,68	53,77	4,20	37,35	16,82	29,65	22,30
18084	17,88	36,88	2,23	48,96	61,31	3,98	42,59	18,57	34,75	25,73
28084	24,29	44,38	2,06	49,05	55,24	4,14	38,95	17,52	28,05	20,10

Продовження таблиці 4.

	Діаметр листіків	К-сть ребер	К-сть жилок	Центр. тяж скл.	Лівий кутовий тяж скл.	Правий кутовий тяж скл.	Дод. лівий тяж скл.	Дод. правий тяж скл.	Опуш. стебла	Опуш. ниж. кв. луски
ІВ-137	60,87	3,06	5,09	1,45	1,91	1,99	0,81	0,76	2,02	4,17
ІВ-138	45,30	3,02	5,03	1,81	1,74	1,87	1,27	1,29	1,62	2,60
ІВ-139	54,20	3,00	5,03	1,74	1,99	2,22	1,06	1,01	1,68	2,58
ІВ-143	56,47	3,10	5,17	1,57	1,68	1,73	0,63	0,75	2,00	1,90
7106	55,16	3,00	5,00	2,23	2,06	1,92	0,87	0,76	1,54	3,42
7158	54,92	3,00	5,00	2,57	2,55	2,50	1,31	1,32	1,68	2,26
8007	53,00	3,10	5,19	2,38	2,38	2,48	1,38	1,43	2,00	2,48
8008	47,95	3,03	5,03	2,59	2,31	2,31	1,49	1,51	1,64	2,82
8009	55,24	3,00	5,00	2,02	2,25	2,22	0,67	0,52	1,90	2,27
8042	48,19	3,01	5,02	2,04	2,06	2,10	1,60	1,57	1,43	2,40
8084	45,90	3,07	5,08	1,85	1,87	2,02	1,33	1,42	1,45	2,47
18084	49,37	3,04	5,04	1,25	1,73	1,82	0,37	0,45	1,71	2,47
28084	45,00	3,00	5,00	1,38	1,67	1,57	1,14	1,14	1,86	2,38

Розміри листків, стебла, волоті подані в см, колосок та його складові в мм x 10, діаметр листків – мм x 100; центральний та кутові тяжі закодовані за шкалою від 1 до 3, додатковий від 0 до 4, опушення стебла від 1 до 3, опушення нижньої квіткової луски від 1 до 7.