

ГЕОГРАФІЧНА ТА ЧАСОВА ВАРІАБЕЛЬНІСТЬ АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНИХ ПОКАЗНИКІВ У ПОПУЛЯЦІЯХ *FESTUCA VALESIACA* AGG. (*POACEAE*) У ФЛОРИ РОГАТИНСЬКОГО ОПІЛЛЯ

ІРИНА ОЛЕКСАНДРІВНА БЕДНАРСЬКА

Беднарська І. О. Географічна та часова варіабельність анатомо-морфологічних показників у популяціях *Festuca valesiaca* agg. (*Poaceae*) у флорі Рогатинського Опілля // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2014. – Том 5(12), № 1. – С. 31-58. – ISSN 2220-3087.

У статті обговорені питання мінливості видів *Festuca valesiaca* agg. у флорі Рогатинського Опілля. З метою визначення факторів, які мають найбільший вплив на варіабельність видів та визначення амплітуди мінливості анатомо-морфологічних ознак місцевих популяцій був проведений аналіз 28 показників у 7 популяціях із 4-х локалітетів протягом 4-х років (загалом 27 вибірок, 635 рослин, для яких виконано 1916 анатомічних зрізів листків). Аналіз зміни показників модельних популяцій показав, що найбільше їхня варіабельність зумовлена особливостями погодних умов конкретного року, в який був зібраний матеріал. Відповідно, найбільш достовірними є результати порівняння вибірок, зібраних в один рік, тоді як порівняння вибірок різних років дають хибну картину подібності або відмінностей між популяціями. Встановлено, що відмінності між сизими та зеленими формами в більшості локалітетів є незначними, що не дає підстав розглядати їх як різні види. Найпоширенішим видом у флорі Рогатинського Опілля є *F. rupicola*. Регіональною особливістю виду є існування в його популяціях сизих і зелених форм, а також незначної частки особин зі злитими тяжами склеренхіми в листках. Також у регіоні досліджень виявлена нова ендемічна раса *F. valesiaca* agg., яку маємо підстави розглядати в ранзі самостійного виду (*F. galiciensis* Bednarska nom. prov.).

Ключові слова: *Festuca valesiaca* agg., морфологія, анатомія, мінливість

Не зважаючи на увагу до систематики вузьколистих костриць флори Європи впродовж останнього століття, дискусії довкола видової самостійності більшості таксонів продовжуються. Представники *Festuca valesiaca* agg., або “сулькатні” види, як їх називають за старою традицією, є певними рекордсменами як за кількістю описаних таксонів, так і за розбіжностями щодо їх трактування (Цвелев, 1976; Тверетінова, 1977; Markgraf-Dannenberg, 1980; Pils, 1984; Šmarda, 2006; Arndt, 2008; Šmarda et al., 2009; Беднарская, 2014). Однією з причин цього є високий рівень мінливості анатомо-морфологічних ознак, які традиційно використовують у систематиці роду та значне їх перекриття.

Виникає закономірне питання: чим спричинена ця мінливість і які фактори її чинники її зумовлюють.

У більшості випадків розрізнити, який саме чинник зумовлює мінливість тої чи іншої ознаки є дуже складно. Це можуть бути суто екологічні впливи, такі як, наприклад, умови едафотопу, погодно-кліматичні чинники, ефект взаємовпливу рослин у фітоценозах тощо, а можуть бути й процеси, що є наслідком гібридизації споріднених видів у мішаних популяціях, подальша

інтрогресія тощо. Аналізуючи відмінності між популяційними вибірками, зібраними впродовж багатьох років з різних локалітетів, як правило, ми констатуємо існування достовірних відмінностей між ними за певною сукупністю ознак. Найскладнішим в інтерпретації цих відмінностей є питання, чи це є мінливість у межах норми реакції (тобто модифікаційна мінливість), чи результат диференціації локальних популяцій, яка генетично закріплена (тобто є результатом мікроеволюції).

Принципово важливою є відповідь на це питання у випадку, коли ми вивчаємо види, які належать до критичних таксономічних груп, зокрема таких, що мають одночасно великий рівень подібності за фенотипом і мінливість діагностичних ознак. Саме від цього залежатиме, як ми класифікуємо виявлену різноманітність і якого таксономічного рангу заслуговують її носії. Дуже б хотілося аргументовано порозмірковувати про “біологічний вид” у злаків, зокрема про питання репродуктивної ізоляції, прямої та зворотної (інтрогресивної) гібридизації, апоміксису, самозапилення тощо, адже всі ці аспекти визначають рівень самостійності таксона та його дискретність. Однак, прикладів молекулярно-генетичних досліджень видів вузьколистих костриць є вкрай мало, вони є дуже фрагментарними й часто досі знаходяться на рівні методологічного становлення.

Якщо вивчення мінливості генотипу пов'язане з певними труднощами, то в обговоренні змін фенотипу, не зважаючи на більш ніж столітній досвід робіт, більшість систематиків роду *Festuca* не йде далі констатації факту існування відмінностей між певною сукупністю особин (навіть не популяцій) та застосування типологічного підходу до їх класифікації. Результати при цьому напрями залежать від того, що автори поклали в основу досліджень (йдеться про походження та об'єм рослинного матеріалу) та які підходи використовували (вибір ознак, використання методів варіаційної статистики тощо) (Беднарська, 2012 а).

Festuca valesiaca agg. є однією з найбагатших за різноманітністю форм серед вузьколистих костриць у ксеротермних угрупованнях флори Рогатинського Опілля. Спостереження за представниками цієї групи на Західному Поділлі загалом упродовж останніх двох десятиліть показало наявність великої морфологічної різноманітності в межах *F. valesiaca* agg. та існування певного континууму, який утворюють таксони групи (Беднарська, 2004, 2007, 2009).

Принциповою відмінністю цієї роботи від усіх попередніх є те, що окрім вивчення різноманітності *F. valesiaca* agg. на засадах популяційного підходу, ми аналізуємо динаміку змін анатомо-морфологічних показників модельних популяцій протягом кількох років. Такий підхід дозволяє якщо й не відповісти, то, принаймні, наблизитися до відповіді на питання, які зміни в природних популяціях є модифікаційними й зумовлені, наприклад, впливом погоднокліматичних факторів, а які є результатом спеціалізації (диференціації) популяцій і є генетично детерміновані.

Відповідно були поставлені такі завдання:

- виявити морфологічну різноманітність представників *F. valesiaca* agg.;

- встановити, чи є різниця між сизими (овощеними) та зеленими (неовощеними) рослинами у мішаних популяціях;
- визначити, якою є норма реакції місцевих популяцій (внутрішньо-популяційна мінливість);
- дослідити, наскільки фактор відстані впливає на диференціацію популяцій (міжпопуляційна або внутрішньовидова мінливість);
- з'ясувати, наскільки подібними будуть результати, отримані в різні роки, зокрема: чи буде аналогічним рівень мінливості ознак у межах популяцій та чи буде зберігатися дистанція між популяціями в різних локалітетах.

Багато в чому ця робота має й методичний аспект. За наявності великої мінливості, необхідність працювати з вибірками, які б одночасно достатньо повно репрезентували місцеву популяцію та забезпечували статистично достовірний результат, є особливо важливо (Беднарська, 2012 а). Проте, дуже мало хто з дослідників враховує (або хоча б обговорює) суб'єктивний фактор. Можна мати дуже великі обсяги матеріалу й користуватися найсучаснішими методами статистичного аналізу, та, якщо первинний матеріал був зібраний різними дослідниками з одного локалітету, є висока вірогідність того, що результати будуть дещо відмінними. Так само будуть різнитися проміри, зроблені різними людьми. Зазвичай, щоб уникнути розбіжностей, дослідники намагаються максимально детально описати методи досліджень. Однак, як свідчить власний досвід, особисті повторні збори різних років з окремих локалітетів зроблені, відповідно, на єдиних засадах, все одно були дещо відмінними. Відокремити в кінцевому результаті похибку, яка виникає через суб'єктивний фактор (фактор дослідника), від сукупності об'єктивних чинників, які визначають фенотип популяції, є досить складно. Власний багаторічний досвід дозволяє мінімізувати суб'єктивність у цій роботі, проте, ми пам'ятаємо про її можливість і недоречність абсолютизувати будь-які результати. Повторність досліджень власне й дозволяє визначити певний рівень сукупної похибки, яку необхідно враховувати під час інтерпретації результатів. Адже визначення зразка за класичними ключами у визначниках дуже часто є компромісом між ознаками одразу кількох видів або взагалі унеможливлена, оскільки комбінація ознак зразка не властива жодному з них.

Регіон досліджень

Розчленована скульптурна височина Опілля, що є частиною Західного Поділля із пасмово-пагорбовим укладом, дуже відрізняється від пластових форм Східного Поділля. Гіпси та вапнякові пісковики в цьому регіоні дуже часто відслонюються на поверхню, створюючи специфічний строкатий мезорельєф із чергуванням кам'янистих відслонень, ділянок із грубоскелетними малопотужними ґрунтами на вапняках (рендзини) та дернових ґрунтів з лучними угрупованнями. Інші геоморфологічні місцевості Опілля, такі, як хвилясті балочні рівнини та міждолинні місцевості лесових рівнин, є цінним земельним фондом, що практично повністю використаний у сільському господарстві (Заверуха, 1985). Відповідно, степові угруповання на цих плакорах практично повністю відійшли під землеробство, унаслідок чого вже віддавна

зберігається штучна ізоляція остепнених типів оселищ один від одного з формуванням унікальних островів біотичного різноманіття. З-поміж них усіх, як модельні, було обрано 4 локалітети:

1) Львівська обл., Жидачівський р-н, с. П'ятничани (49°33'54.56"N, 24°18'31.51"E);

2) Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, с. Фрага (49°28'2.47"N, 24°26'49.50"E);

3) Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, околиці с. Куропатники (49°17'01.98"N, 24°40'08.87"E) та

4) Івано-Франківська обл., Галицький р-н, околиці с. Поділля (49°16'33.46"N, 24°44'28.45"E).

Більшість зазначених локалітетів знаходиться на околицях сіл або неподалік від них, відповідно, для зручності обговорення, у тексті популяції називаємо за населеним пунктом, поблизу якого вона знаходиться.

Відстань між локалітетами становить від 7-15 км між найближчими до 45 км між найвіддаленішими точками (рис. 1). Цього достатньо, щоб говорити про цілком ізольовані локалітети з точки зору потоку генів (Беднарська, 2012). Водночас усі вони знаходяться в межах одного природно-географічного регіону, що дозволяє проводити паралелі в аналізі диференціації популяцій у подібних умовах, зокрема погодно-кліматичних, за подібних орографічно-ландшафтних умов та спільного флорогенезу території.

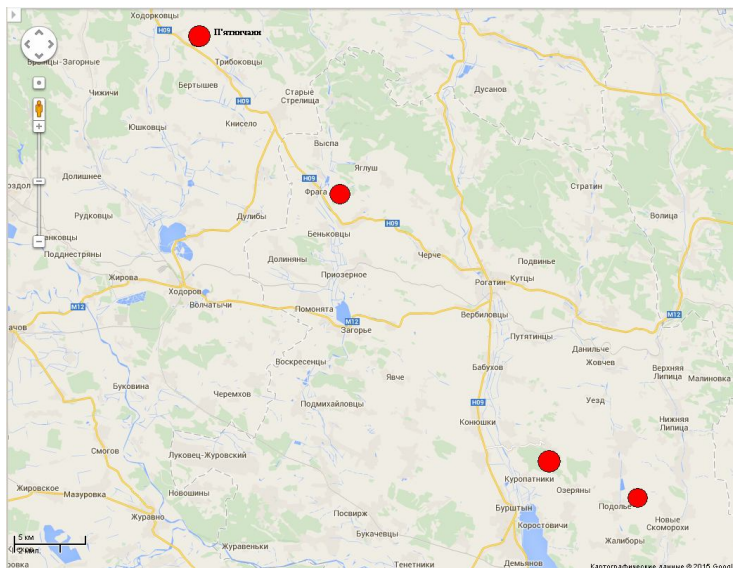


Рис. 1. Карта локалізацій модельних ділянок.

Матеріали та методика досліджень

Матеріалом для вивчення диференціації видів у різних локалітетах служили власні гербарні збори, що зберігаються в спеціалізованій гербарній колекції роду *Festuca* L. у гербарії Інституту екології Карпат НАН України

(LWKS). Для аналізу анатомо-морфологічних ознак *F. valesiaca* agg. було зібрано популяційні вибірки по 20-30 зразків у кожній. Оскільки для остепнених лук регіону досліджень характерне виростання в межах одного локалітету рослин з сизими (овощеними) та зеленими (неовощеними) листками, зразки з різним забарвленням листків збирали як окремі популяційні вибірки. Детальніше засади збору рослинного матеріалу висвітлені у відповідних публікаціях (Беднарська, 2003, 2012 а).

З метою вивчення варіабельності морфометричних параметрів популяцій у різні роки, збір матеріалу на кожній з модельних ділянок проводили у чотирьох повторностях від 2010 до 2013 року. Перелік досліджених вибірок наведений у табл. 1. Для зручності порівняльного аналізу вибірок у статистичних таблицях та на графіках дискримінантного аналізу кожній з них окрім номера збору, за яким вибірка зафіксована в гербарії LWKS, наданий умовний код, в якому перша буква – це назва села (pt – П'ятничани, f – Фрага, k – Куропатники, p – Поділля), друга – колір листків (s – сизі, z – зелені) і цифрами зазначений рік збору.

Таблиця 1.

Перелік та кодування вибірок *F. valesiaca* agg., використаних у роботі

Населений пункт	Колір листків	Код вибірки	Рік			
			2010	2011	2012	2013
			Номер збору			
с. Фрага	сизі	fs	1486	1518	1575	1611
с. Фрага	зелені	fz	1487	1519	1576	1612
с. Куропатники	сизі	ks	1483	1520	1566	1613
с. Куропатники	зелені	kz	1484	1521	1568	1614
с. Поділля	сизі	ps	1488	1522	1569	1616
с. Поділля	зелені	pz	1489	1523	1571	1617
с. П'ятничани	зелені	pt	–	1516	1565	1610

Загалом зібрано 27 вибірок. Загальна кількість зразків становить 635 рослин. Для кожного зразка зарисовано по 3 анатомічних перерізи листкових пластинок, загалом виконано 1916 зрізів.

Варіювання якісних ознак вивчали згідно з розробленою автором методикою (Беднарська, Орлов, 2011; Беднарська 2012 б). Якісні ознаки анатомічної будови листків та опушення різних частин рослин було розділено на класифікації, які оцінювали в балах для подальшого статистичного опрацювання. Найбільш інформативним є аналіз кількісного співвідношення (у відсотках) прояву тої чи іншої ознаки, тобто співвідношення різних типів будови (певних морфотипів) у межах вибірки. Типи будови (класи) виділяли за такими критеріями:

- Товщина центрального та кутового (лівого/правого) тяжу склеренхіми: 1) тонкий; 2) середній; 3) товстий.
- Додатковий лівий/правий тяж склеренхіми: 0) відсутній; 1) у вигляді краплень; 2) помірний; 3) довгий добре виражений; 4) у складі кільця.
- Розміщення склеренхіми: 1) у вигляді окремих тяжів; 2) кутові та

додаткові тяжі злиті; 3) розірване кільце (можливі численні розриви); 4) суцільне кільце (можливий 1 незначний розрив).

- Опушення стебла під волоттю: 0) голе; 1) слабо шорстке; 2) шорстке; 3) щільно шорстко-опушене.

- Опушення нижньої квіткової луски: 1) гола; 2) слабо шорстка; 3) шорстка; 4) в'їчасто опушена по краю; 5) опушена зверху; 6) опушена по всій поверхні; 7) щільно-довго опушена.

Засади виконання морфометричних промірів детально проаналізовані в одній з попередніх робіт (Беднарська, 2012 а). Наразі наголосимо на промірах таких ключових показників:

- Довжина листків (вегетативні пагони), [см] - відстань від основи до верхівки листка (довжина піхов та листових пластинок разом).

- Висота пагону (генеративні пагони), [см] – відстань від основи стебла до верхівки волоті.

- Довжина волоті, [мм] – відстань від основи (найнижчий вузол) до верхівки.

- Довжина колоска, [0,1 мм] - відстань від основи нижньої колоскової луски до верхівки останньої верхівкової квітки (без ості) (тобто повна його довжина). Перевагу вимірюванню колосків з певної частини волоті не надавали.

- Кількість квіток у колоску [шт.] – включно з недорозвиненими квітками.

- Довжина нижньої квіткової луски, [0,1 мм] - відстань від основи до верхівки (без ості) другої квітки в колоску.

Повний перелік ознак, використаних у роботі, та їх умовні скорочення наведені у табл. 2.

Таблиця 2.

Перелік анатомічних та морфологічних ознак *F. valesiaca* agg., використаних у роботі

Кількісні ознаки	Якісні ознаки
1. Довжина листків, см	14. Форма перерізу листової пластинки
2. Висота пагону, см	15. Товщина центрального тяжу склеренхіми
3. Довжина волоті, мм	16, 17. Товщина кутового лівого (правого) тяжу склеренхіми
4. Довжина колоска, мм	18, 19. Тип кутового лівого (правого) тяжу склеренхіми
5. Кількість квіток у колоску, шт.	20, 21. Виразність додаткового лівого (правого) тяжу склеренхіми
6. Довжина нижньої квіткової луски, мм (н. кв. лус.)	22. Виразність кільця склеренхіми
7. Довжина ості, мм	23, 24. Виразність лівого (правого) ребра навпроти жилки II величини
8. Довжина верхньої колоскової луски, мм (в. кол. лус.)	25. Довжина опушення на внутрішній поверхні листка
9. Довжина нижньої колоскової луски, мм (н. кол. л.)	26. Опушення ззовні листової пластинки
10. Діаметр листових пластинок, мм	27. Опушення стебла під волоттю
11. Кількість ребер	28. Опушення нижньої квіткової луски
12. Кількість провідних пучків	
13. Кількість тяжів склеренхіми (разом із вкрапленнями)	

Статистичне опрацювання даних виконано за допомогою програми STATISTICA 7.0 з використанням дисперсійного, кластерного та дискримінантного аналізів.

Результати досліджень та їх обговорення

Середні арифметичні значення морфологічних параметрів модельних популяцій *F. valesiaca* agg. Рогатинського Опілля підсумовані в табл. 3. Похибка середнього арифметичного не перевищувала 5%.

Порівняння особливостей анатомічної будови листкових пластинок досліджених популяцій *F. valesiaca* agg. наведено в табл. 4.

Таблиця 3.

Порівняння середніх арифметичних значень морфологічних параметрів модельних популяцій *F. valesiaca* agg. Рогатинського Опілля

Вибір-ка	Лист-ки, см	Пагін, см	Во-лоть, мм	Коло-сок, мм	К-сть кв.	Н.кв. лус., мм	Ость, мм	В.кол. лус., мм	Н.кол. лус., мм	Діаметр листка, мм ×100
П'ятничани										
1516 pt_11	22,94	44,76	57,29	5,98	4,89	4,37	2,19	3,69	2,64	55,01
1565 pt_12	22,69	53,14	66,41	5,98	4,23	4,18	1,90	3,82	2,79	57,14
1610 pt_13	21,36	49,35	61,48	5,18	3,84	4,00	1,59	3,53	2,60	54,22
Фрага										
1486 fs_10	22,78	48,63	66,12	6,57	5,53	4,36	2,07	3,77	2,83	59,77
1487 fz_10	23,89	49,60	68,72	6,27	5,32	4,26	2,02	3,65	2,69	58,02
1518 fs_11	23,19	40,73	63,60	5,77	5,15	4,35	2,05	3,74	2,72	58,03
1519 fz_11	20,75	38,89	62,16	5,58	5,18	4,23	2,17	3,82	2,70	56,50
1575 fs_12	20,81	51,74	68,91	6,52	5,06	4,36	1,96	3,92	2,84	63,21
1576 fz_12	18,60	52,49	66,53	6,35	4,61	4,37	1,93	3,81	2,76	61,37
1611 fs_13	16,03	39,08	55,29	5,37	4,33	4,15	1,84	3,70	2,54	58,25
1612 fz_13	20,15	44,76	58,53	5,59	4,28	4,13	1,81	3,60	2,52	56,06
Поділля										
1488 ps_10	25,40	45,89	67,79	6,91	5,57	4,43	2,07	3,89	2,84	58,81
1489 pz_10	24,62	44,01	62,01	6,70	5,35	4,20	2,00	3,71	2,72	55,90

1522 ps 11	18,94	40,07	56,65	6,01	4,60	4,33	1,98	3,69	2,65	56,72
1523 pz 11	19,11	44,11	59,83	6,08	4,66	4,45	2,03	3,88	2,80	53,51
1569 ps 12	17,62	46,76	65,30	6,97	4,83	4,40	1,93	3,97	2,91	63,26
1571 pz 12	15,97	43,88	63,75	6,79	4,82	4,46	1,96	4,02	2,96	60,71
1616 ps 13	17,58	39,77	61,95	6,11	4,26	4,21	1,89	3,67	2,60	58,07
1617 pz 13	17,05	45,21	57,05	5,45	3,75	3,94	1,83	3,46	2,49	54,32
Куропатники										
1483 ks 10	17,39	39,02	60,47	7,09	6,13	4,34	2,05	3,57	2,50	62,00
1484 kz 10	24,35	51,36	70,97	7,07	5,72	4,50	2,10	3,95	2,83	56,54
1520 ks 11	15,42	33,40	55,82	6,72	5,51	4,34	2,15	3,76	2,64	62,69
1521 kz 11	19,23	39,32	65,78	7,06	5,34	4,51	2,11	3,86	2,86	59,61
1566 ks 12	17,39	39,03	59,90	6,62	5,55	4,33	1,88	3,72	2,67	66,62
1568 kz 12	22,48	53,55	66,71	6,57	5,33	4,36	2,16	3,94	2,83	61,25
1613 ks 13	16,10	32,49	57,63	6,36	5,27	4,26	1,87	3,51	2,50	61,39
1614 kz 13	21,86	47,90	65,60	5,79	4,40	4,19	2,01	3,57	2,62	54,57

І. с. П'ятничани (Львівська обл., Жидачівський р-н)

Місцевиростання виду представлено залишковим фрагментом ксеромезофітної луки на схилі північно-західної експозиції. Підґрунтя сформоване мозаїчними відкладами пісковиків, перекритих невеликим шаром рендзин. Більша частина схилу заліснена штучними посадками сосни, серед яких трапляються залишкові фрагменти колишньої остепненої луки. Плакорна ділянка над схилом є перелогом.

Досліджена популяція є однією з найменших за площею та кількістю особин серед усіх вивчених у регіоні. Становить інтерес як одна з небагатьох, де трапляються рослини лише одного виду виключно з зеленими листками й, відповідно, може слугувати певним еталоном *F. rupicola* в регіоні в "чистому вигляді".

Порівняльний аналіз вибірок із с. П'ятничани, зібраних протягом 2011-2013 років, показав, що попри наявність достовірної різниці між вибірками за більшістю показників від року до року (табл. 5), за морфологічними ознаками вони зберігають істотну подібність між собою (рис. 2). Проте, за анатомічною будовою листків популяція в різні роки продемонструвала певні відмінності. Так, вибірка за 2011 рік була єдиною, в якій 100% тяжів склеренхіми були

Таблиця 4.

Співвідношення типів анатомічної будови листків модельних популяцій *F. valesiaca* agg. Рогатинського Опілля (градації у відсотках; кутові та додаткові тяжі обраховані як ліве+праве/2; для зручності різні ознаки виділені різними шрифтами)

Вибірка		Діа-метр, мм	Ребра		Жилки		Центральний тяж			Кутові тяжі			Додаткові тяжі				Кільце					
			4	5	6	7	1	2	3	1	2	3	0	1	2	3	4	1	2	3	4	
1516	П'ятничани	зел 2011	0,55	1	-	3	3	95	5	-	83	17	-	37	28	35	-	-	100	-	-	-
1565	П'ятничани	зел 2012	0,57	1	-	5	5	68	32	-	55	45	-	24	16	53	4	3	97	-	3	-
1610	П'ятничани	зел 2013	0,54	-	-	3	1	42	54	4	29	64	7	21	19	47	3	10	88	11	1	
1486	Фрага	сизі 2010	0,60	2	4	5	6	84	16	-	57	43	-	23	34	41	1	1	95	5	-	-
1518	Фрага	сизі 2011	0,58	-	-	3	-	77	23	-	41	59	-	20	19	58	2	1	100	-	-	-
1575	Фрага	сизі 2012	0,63	-	-	6	9	57	43	-	23	77	-	31	14	47	5	3	93	6	1	-
1611	Фрага	сизі 2013	0,58	-	-	3	5	56	44	-	40	59	1	45	12	31	9	3	94	2	3	1
1487	Фрага	зел 2010	0,58	2	-	7	7	81	19	-	55	42	3	30	21	43	3	3	96	4	-	-
1519	Фрага	зел 2011	0,56	-	-	2	2	84	16	-	48	52	-	47	14	38	1	-	100	-	-	-
1576	Фрага	зел 2012	0,61	4	-	4	2	49	49	2	28	72	-	31	23	45	1	-	100	-	-	-
1612	Фрага	зел 2013	0,56	-	-	6	1	68	32	-	43	57	-	35	22	39	4	-	100	-	-	-
1483	Куропатники	сизі 2010	0,62	7	2	5	40	13	54	33	13	54	33	1	1	29	29	40	50	6	17	27
1520	Куропатники	сизі 2011	0,63	3	5	6	31	23	47	30	17	57	26	16	9	47	12	16	74	4	13	9
1566	Куропатники	сизі 2012	0,66	6	3	25	34	10	38	52	9	43	48	2	3	33	25	37	52	4	22	22
1613	Куропатники	сизі 2013	0,61	4	4	12	31	14	43	43	14	52	34	1	2	19	29	49	41	8	17	34
1484	Куропатники	зел 2010	0,56	-	-	6	3	37	57	6	15	68	17	29	14	44	6	7	90	5	4	1
1521	Куропатники	зел 2011	0,59	3	-	7	1	81	19	-	55	40	5	33	21	43	3	-	97	3	-	-
1568	Куропатники	зел 2012	0,61	-	1	3	6	33	50	17	10	56	34	24	18	43	9	6	87	9	3	1
1614	Куропатники	зел 2013	0,54	-	-	3	2	22	72	6	12	67	21	25	19	37	8	11	86	11	3	-
1488	Поділля	сизі 2010	0,59	-	-	1	1	68	32	-	39	60	1	29	19	45	4	3	96	3	1	-
1522	Поділля	сизі 2011	0,57	-	-	-	-	58	40	2	30	66	4	46	17	33	4	-	100	-	-	-
1569	Поділля	сизі 2012	0,63	3	2	10	7	44	56	-	27	73	-	34	17	36	7	6	93	4	2	1
1616	Поділля	сизі 2013	0,58	-	-	4	2	33	65	2	10	80	10	24	28	41	3	4	96	2	-	2
1489	Поділля	зел 2010	0,56	-	-	3	-	36	63	1	14	85	1	24	21	50	2	3	100	-	-	-
1523	Поділля	зел 2011	0,53	-	-	-	-	57	43	-	32	65	3	39	24	35	1	1	99	-	1	-
1571	Поділля	зел 2012	0,61	1	-	5	5	46	51	3	28	69	3	39	13	40	6	2	96	4	-	-
1617	Поділля	зел 2013	0,54	2	-	4	2	33	60	7	17	70	13	34	23	42	-	1	98	2	-	-

ізолюваними, як це властиво саме *F. rupicola*, і найтоншими за всі роки спостережень, тоді як у 2012 3% зрізів мали розірване кільце, а в 2013 р. вже 12% мали кутові тяжі склеренхіми злиті з додатковими, а самі тяжі найтовстішими за 3 роки. Останнє виходить за рамки класичного розуміння *F. rupicola* як виду з виключно ізолюваними тяжами. Таксономічна оцінка цього явища доцільна у разі порівняння з даними з інших локалітетів, про що йтиметься у підсумковому обговоренні. З позицій же оцінки мінливості локальної популяції, очевидно, що зразки зі злитими тяжами не з'являються і не зникають просто так. Це можна пояснити двома причинами. Перша – враховувати факт похибки, яка може виникати під час збору матеріалу колектором, адже унікальні морфотипи мають різну вірогідність потрапити до вибірки через свою рідкісність. Друга – цілком можливо, що відмінності за ступенем розвитку склеренхіми зумовлені різною ксеротермією угруповання в різні роки й, відповідно, за більш посушливих умов механічна тканина може бути краще розвиненою.

Таблиця 5.

Попарне порівняння (за роками) достовірності різниці між середніми арифметичними вибірок *F. valesiaca* agg. із с. П'ятничани за критерієм Ст'юдента (значення, що показують достовірну різницю, виділені жирним шрифтом)

Ознака*/роки	2011/ 2012	2011/ 2013	2012/ 2013	Ознака	2011/ 2012	2011/ 2013	2012/ 2013
Листки	0,41	2,72	2,02	Центр тяж	-4,65	-8,29	-3,52
Стебло	-7,25	-4,45	3,09	Кут. л. тяж	-4,43	-6,63	-2,49
Волоть	-5,14	-2,70	2,96	Кут. пр. тяж	-3,58	-9,62	-5,40
Колосок	-0,19	6,29	5,89	Тип л. тяжу	-4,01	-3,71	-0,22
Кв	5,43	9,15	3,08	Тип пр. тяжу	-3,23	-3,24	-0,60
Н. кв. лус.	3,52	6,18	2,71	Дод. л. тяж	-2,47	-4,33	-1,85
Ость	5,41	12,20	6,42	Дод. пр. тяж	-4,15	-3,58	0,003
В. кол. лус.	-1,71	2,15	4,16	Кільце скл.	-1,44	-3,07	-1,37
Н. кол. лус.	-1,56	0,59	2,12	Ребро ліве	0,987	0,928	
Діаметр	-2,22	0,78	2,86	Ребро праве	-1,01		0,94
Ребра	-0,01	0,92	0,94	Довж. опуш.			
Жилки	-1,17	0,32	1,42	Опуш. ззовні	-1,40	-2,23	-0,87
К-сть тяжів	0,84	1,21	0,47	Оп. стебла	-4,97	-2,60	2,65
Форма	2,71	2,55	2,00	Оп. Н. кв. л.	-1,63	-1,32	0,13

*Повну розшифровку скорочених назв ознак див. у табл. 2.

II. с. Фрага (Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н)

Локалітет у с. Фрага представлений невеликим пагорбом, який знаходиться на межі села й оточений пасовищем, дорогою та сільськогосподарськими угіддями. Колись на цій горі був храм (нині повністю зруйнований), також, частково, на одному зі схилів видобували камінь, унаслідок чого утворився дуже строкатий едафотоп у вигляді кам'янистих відслонень, зокрема гіпсів, продуктів їх вивітрювання та перекритих невеликим шаром ґрунту фрагментів. Найкраще ксеротермні луки збереглися довкола вершини па-

горба та з північно-східної сторони, де їх господарське використання утруднене. Решта ж пологіших схилів зазнають регулярного випалу та випасу. У цьому локалітеті особливо чітко спостерігається диференціація *F. valesiaca* agg. на дві форми: з сизими та зеленими листками, які ростуть у мішаній популяції, утворюючи строкату суміш разом зі зразками проміжного типу без будь-якої чіткої приуроченості різних форм до відмінних екониш.

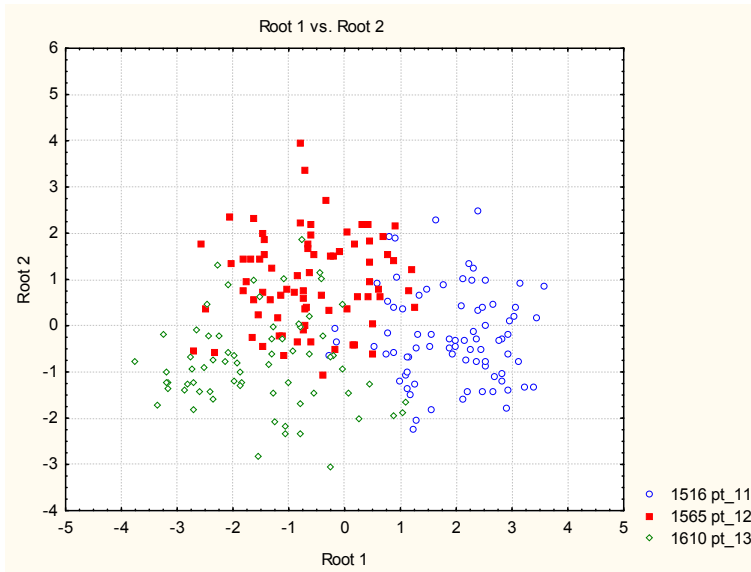


Рис. 2. Графік дискримінантного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. із с. П'ятничани (pt), зібраних у 2011 (1516 pt_11), 2012 (1565 pt_12) та 2013 (1610 pt_13) роках.

Оскільки одним із завдань дослідження було з'ясувати, чи існує різниця за кількісними та якісними ознаками між сизими та зеленими рослинами, що ростуть в одному локалітеті, й, відповідно, чи належать вони одного виду, кожен з форм збирали окремо.

Результати, отримані в ході вивчення анатомічних та морфологічних показників проаналізованих вибірок наведені у таблицях 3 та 4.

За показниками коефіцієнту варіації (табл. 6) наймінливішими виявилися ознаки загального габітусу рослин, а саме: довжина листків, висота пагонів і довжина волотей. Також істотні коливання виявлені за ступенем опушення квіткових лусок і стебла під волоттю. У той же час, найбільш стабільними є показники генеративної сфери, зокрема довжина нижньої квіткової луски та колоска. Подібну картину спостерігали також в інших локалітетах Рогатинського Опілля та в інших представників *F. valesiaca* agg. (зокрема, у *F. macutrensis* Zapal. (Беднарська, 2012 б)). Тому спеціально на ній більше ми не будемо зупинятися, проте пам'ятатимемо, що, під час аналізу діагностичних морфологічних ознак, саме параметри генеративної сфери є тими, на які варто спиратися.

Порівняння коефіцієнта варіації морфологічних ознак вибірок *F. valesiaca* agg. із с. Фрага (f) з сизими (s) та зеленими (z) листками від 2010 до 2013 років

Ознака/вибірка	1486 fs_10	1487 fz_10	1518 fs_11	1519 fz_11	1575 fs_12	1576 fz_12	1611 fs_13	1612 fz_13
Листки	20,97	19,42	20,43	20,03	23,85	24,29	23,09	21,36
Пагін	15,96	13,65	14,82	14,02	12,21	15,96	14,33	9,02
Волоть	20,33	11,48	16,48	25,22	15,4	16,12	19,31	15,82
Колосок	12,05	13,74	13,99	6,85	13,65	13,77	14,47	13,57
К-сть кв.	16,19	13,84	20,27	15,67	13,79	9,61	14,70	13,63
Н. кв. л.	7,11	9,03	8,36	5,17	7,37	7,70	6,96	7,78
Ость	19,46	24,57	15,00	14,84	23,64	22,21	19,20	17,61
В. кол. л.	9,74	8,58	10,39	9,41	12,23	11,65	9,87	10,51
Н. кол. л.	13,02	9,37	13,23	12,71	16,08	13,55	11,57	13,71
Опуш. стебла	68,85	61,59	56,13	89,28	41,87	60,82	38,21	41,71
Опуш. н. кв. л.	43,94	21,23	49,90	29,10	26,72	31,89	32,31	24,26

На дендрограмі кластерного аналізу, в якій вибірки *F. valesiaca* agg. із с. Фрага об'єднані за найбільшим рівнем подібності (рис. 3) добре видно, що вибірки рослин з сизими та зеленими листками, зібрані протягом одного року, завжди потрапляють в один кластер. Це свідчить, з одного боку, про подібність вибірок, а з іншого, про певну синхронність змін їхніх параметрів, що відбуваються в різні роки.

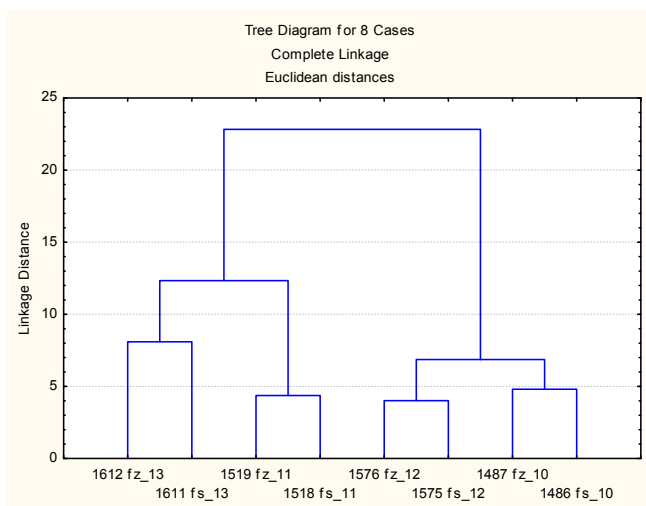


Рис. 3. Дендрограма кластерного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. із с. Фрага (f) (індекс z – зелені рослини; s – сизі рослини, цифра – рік збору).

Достовірність різниці між середніми арифметичними показників була оцінена нами за допомогою критерія Ст'юдента. Відповідні показники за різні роки наведені в табл. 7. Аналіз отриманих даних показав, що в різні роки су-

купність ознак, за якими різняться сизі та зелені рослини, є дуже відмінною як за кількістю, так і за їх комбінаціями. Наприклад, якщо у 2010 році відмінності спостерігали за 4-ма показниками, а саме за довжиною колоска, його верхньої й нижньої колоскових лусок та опушенням нижньої квіткової луски, то у 2012 році достовірна різниця була виявлена лише за 2-ма показниками – за довжиною листків та кількістю квіток у колоску. Це означає, що однозначної анатомо-морфологічної відмінності між сизими та зеленими рослинами немає, а різниця між показниками зумовлена випадковими чинниками.

Таблиця 7.

Відмінності між сизими та зеленими рослинами *F. valesiaca* agg. із с. Фрага в різні роки за критерієм Ст'юдента

(значення, що показують достовірну різницю, виділені жирним шрифтом)

Ознака	Рік, номер збору (вибірки)			
	2010 1486/1487	2011 1518/1519	2012 1575/1576	2013 1611/1612
Листок	-1,37	2,92	2,60	-7,13
Стебло	-0,76	1,63	-0,62	-7,26
Волоть	-1,31	0,44	1,40	-2,11
Колосок	2,87	0,61	1,12	-2,05
К-ть квіток	1,49	-0,39	3,41	0,71
Ниж. кв. л.	1,15	-1,02	-0,20	0,28
Ость	0,74	-2,08	0,27	0,66
Верх. кол. л.	2,03	-1,22	1,22	1,66
Ниж. кол. л.	2,45	0,30	0,86	0,39
Опуш. стебла	-1,95	1,16	0,71	-0,34
Опуш. н. кв. л.	-4,53	-3,16	-0,51	-3,33

У той же час слід зауважити, що існує низка ознак, які найчастіше різняться між собою, зокрема довжина листків та опушення нижньої квіткової луски. Оскільки вище було показано, що розміри листків є однією з наймінливіших ознак (за показником коефіцієнта варіації), то зважати на неї, як на діагностичну, є недоречно. Що ж до опушення квіткової луски, то мінливість цієї ознаки серед представників *F. valesiaca* agg. до останнього часу була дуже мало досліджена. Наразі, отримані дані дозволяють говорити про існування лише двох форм одного виду в селі Фрага, які різняться не тільки за кольором, але й за ступенем опушення. Так, сизі зразки, порівняно із зеленими, мають частіше голі та слабо шорсткі нижні квіткові луски, тоді як серед зелених рослин більшим є відсоток особин з опушеними різною мірою лусками.

Щодо анатомічної будови листків, то істотних відмінностей за діаметром листків та розміщенням склеренхіми між сизими та зеленими рослинами не виявлено, за виключення того, що в сизих форм 5-7% зрізів мають часом де-що краще розвинені додаткові тяжі склеренхіми, що зливаються з кутовими (табл. 4). Ми згадаємо про цей факт у загальному обговоренні, наразі ж, за наявності такого малого відсотка різниці, говорити про достовірні відмінності між сизою та зеленою формами немає підстав.

III. с. Поділля (Івано-Франківська обл., Галицький р-н)

Скелі у с. Поділля знаходяться в межах Галицького НПП і є одними з найбільших і найвищих у регіоні – заввишки 28 метрів, вони займають площу близько 5 га. Ця природоохоронна територія відома також завдяки печерному комплексу стародавнього монастиря, в якому збереглися галереї із вирубаними нішами у стінах. Локалітету характерна унікальна лучно-степова рослинність, де збереглося чимало рідкісних реліктових видів. Серед них і *Festuca pallens* Host – надзвичайно рідкісний, включений до Червоної Книги України (2009) вид, який має на Північно-Західному Поділлі один з небагатьох осередків виростання. Його існування тут становить інтерес з двох причин: по-перше, він є одним зі свідчень давності формування місцевого флорокомплексу, а, по-друге, деякі з особливостей морфологічної будови *F. pallens* певною мірою властиві окремим особинам “сулькатної” популяції з с. Куропатники, яка, можливо, має гібридогенне походження за участі власне *F. pallens*.

Диференціація на сизі й зелені форми представників *F. valesiaca* agg. у цьому локалітеті є цікавою з огляду на великі розміри та давність самого скельного комплексу. Як і в інших локалітетах, упродовж 4-х років (від 2010 до 2014 рр.) тут окремо збирали вибірки сизих та зелених рослин. Порівняння їх між собою за комплексом морфологічних ознак показане на графіках дискримінантного аналізу (рис. 4, 5). Достовірність різниці між сизими та зеленими рослинами оцінена за критерієм Ст'юдента й показана в табл. 8. Формально різниця між різними вибірками с. Поділля в різних комбінаціях ознак часто є достовірною. Однак, різниця між сизими й зеленими в один рік (як між потенційно різними видами) є не більшою, ніж між зеленими в різні роки, чи між сизими в різні роки (тобто мінливість у межах одного “виду” в різні роки).

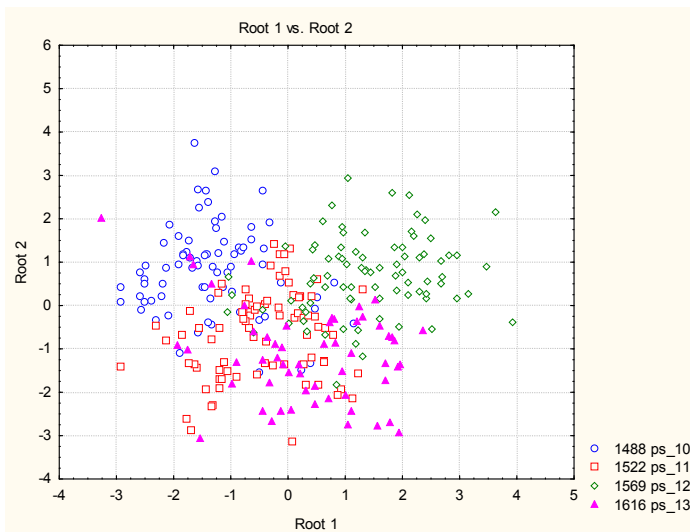


Рис. 4. Графік дискримінантного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. із с. Поділля (р) з сизими (s) листками в різні роки (від 2010 до 2013 рр.).

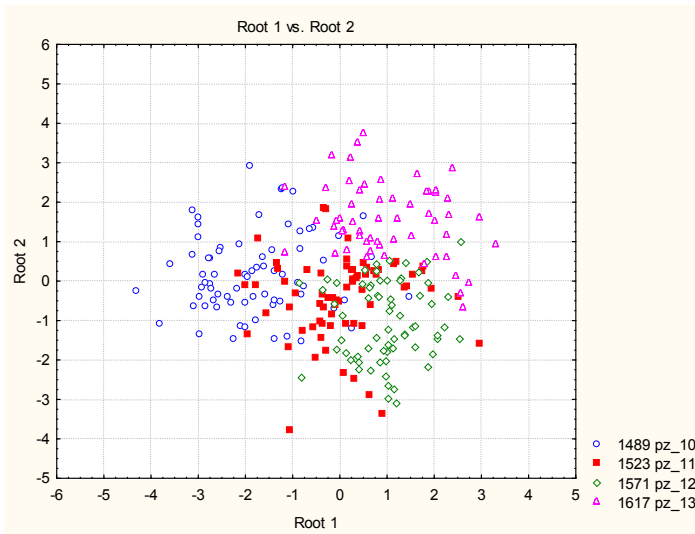


Рис. 5. Графік дискримінантного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. із с. Поділля (р) з зеленими (z) листками в різні роки (від 2010 до 2013 рр.).

Умовну дистанцію між вибірками (розрив за сукупністю ознак) зручно оцінювати за допомогою такого показника, як відстань Махаланобіса, що обраховується в дискримінантному аналізі як відстань між центроїдами вибірок. Значення цього показника наведені в таблиці 9. Підсумкове графічне порівняння вибірок між собою показане на рис. 6. У зв'язку тим, що кількість вибірок на графіку обмежена до семи (через особливості самої програми), вибірка 1523 була вилучена, оскільки відстань Махаланобіса між нею та 1522 була найменшою (тобто вибірки майже повністю накладаються одна на одну). Вибірки за один рік окреслені еліпсами.

Якщо брати до уваги вибірки за різні роки, то можна побачити відмінності між вибірками сизих і зелених особин, наприклад, між 1488 (ps_10) та 1617 (pz_13) або між 1616 (ps_13) та 1489 (pz_10), що могло б підштовхнути нас до розгляду їх як різних таксонів. Однак, порівняння сизих і зелених за один рік цієї різниці не показує.

Отримані дані є свідченням того, що у випадку, коли ми працюємо з філогенетично дуже близькими або подібними за фенотипом таксонами, дуже важливим є врахування того, коли і як був зібраний матеріал. Якби ми збирали, наприклад, в один рік сизі зразки, а в інший – зелені, то ми б однозначно отримали неправильний результат, а саме – дистанцію між сизими та зеленими рослинами за комплексом морфологічних ознак, якої насправді немає. Беручи до уваги результати з табл. 8 та рис. 6, можна дійти висновку, що, по-перше, розділити чітко вибірки на 2 види неможливо, а, по-друге, існує явна тенденція до групування вибірок, зібраних в один рік.

**Достовірність різниці між середніми арифметичними вибірок *F. valesiaca* agg.
із с. Поділля (попарне порівняння) за критерієм Ст'юдента
(значення, що показують достовірну різницю, виділені жирним шрифтом)**

Ознака/ рік	Сизі в різні роки			Зелені в різні роки			Сизі/зелені в один рік		
	1488/ 1522	1522/ 1569	1569/ 1616	1489/ 1523	1523/ 1571	1571/ 1617	1488/ 1489	1569/ 1571	1616/ 1617
	2010/ 2011	2011/ 2012	2012/ 2013	2010/ 2011	2011/ 2012	2012/ 2013	Сизі/ зел. 2010	Сизі/ зел. 2012	Сизі/ зел. 2013
Листки	8,87	1,87	0,04	6,91	4,48	-1,38	0,93	2,28	0,49
Стебло	5,60	-6,33	6,00	-0,09	0,20	-1,09	1,87	2,551	-4,43
Волоть	6,14	-4,48	1,67	1,21	-2,01	3,40	3,18	0,74	2,89
Колосок	7,85	-6,82	4,71	5,60	-4,93	8,54	2,06	1,18	3,50
Квітка	9,54	-2,79	4,53	5,98	-1,55	9,68	1,81	0,10	3,49
Н. кв. лус.	2,01	-1,15	2,36	-3,84	-0,12	7,95	3,66	-0,99	3,23
Ость	1,75	0,85	0,67	-0,43	1,12	2,08	1,30	-0,46	0,92
В. кол. лус.	2,63	-3,65	3,71	-2,63	-1,85	7,24	2,78	-0,72	2,78
Н. кол. лус.	3,04	-3,98	4,59	-1,19	-2,16	7,19	2,09	-0,72	1,92
Діаметр	1,94	-6,22	4,50	2,55	-6,51	5,55	2,66	2,11	3,80
Ребра		-1,89	1,58		-1,01	-0,12		1,31	-1,00
Жилки	1,40	-3,47	1,98	1,40	-2,58	1,24	0,34	0,82	0,00
Тяжі	2,77	-2,17	-0,48	2,04	-0,53	-1,26	-0,35	0,55	-0,31
Форма	3,08	1,65	-1,38	-	-	-	2,91	-1,51	-
Центр	-1,51	-1,41	-1,44	2,65	-1,61	-1,60	-4,12	-0,16	-0,51
Кут. лів.	-1,57	-0,29	-3,05	2,16	-0,53	-1,71	-4,01	-0,23	0,76
Кут. пр.	-1,68	0,72	-3,91	2,04	-0,26	-2,64	-3,15	-0,23	0,17
Тип лів.	-1,48	0,94	-1,37	0,37	1,08	0,97	-1,38	-0,01	2,59
Тип пр.	-0,80	1,81	-1,90	-0,63	1,01	1,01	-0,17	-0,91	2,22
Дод. лів.	2,85	-2,55	0,22	3,00	-1,41	0,32	-0,28	0,84	1,02
Дод. пр.	1,90	-1,80	-0,40	1,64	-0,51	0,76	-0,60	0,33	1,48
Кільце	1,78	-2,25	0,62	-1,01	-0,40	0,83	1,68	1,20	0,90
Ребро лів.	-	-1,88	1,57	-	-	-	-	1,72	-
Ребро пр.	-	-1,39	1,17	-	-1,01	-0,12	-	0,39	-1,00
Довж. оп.	-	-	-	-2,33	2,27	-	-	-	-
Опуш. л.	1,03	-1,03	0,46	-1,59	-0,51	0,67	2,58	0,24	0,45
Оп. ст.	-2,87	-0,14	5,81	-4,61	-0,30	4,07	4,03	1,81	0,12
Оп. н. кв. л.	-1,59	0,61	2,60	-0,02	0,95	-0,30	-2,41	-0,71	-3,13

Відстань Махаланобіса між вибірками *F. valesiaca* agg. із с. Поділля

Вибірки	1488	1489	1522	1523	1569	1571	1616	1617
1488	0,00	1,98	4,65	5,33	7,45	6,95	7,19	11,69
1489	1,98	0,00	5,97	6,04	9,25	8,46	6,71	9,43
1522	4,65	5,97	0,00	1,30	5,75	3,70	3,47	6,81
1523	5,33	6,04	1,30	0,00	6,70	4,09	4,78	6,20
1569	7,45	9,25	5,75	6,70	0,00	0,96	5,28	6,61
1571	6,95	8,46	3,70	4,09	0,96	0,00	3,88	6,51
1616	7,19	6,71	3,47	4,78	5,28	3,88	0,00	3,91
1617	11,69	9,43	6,81	6,20	6,61	6,51	3,91	0,00

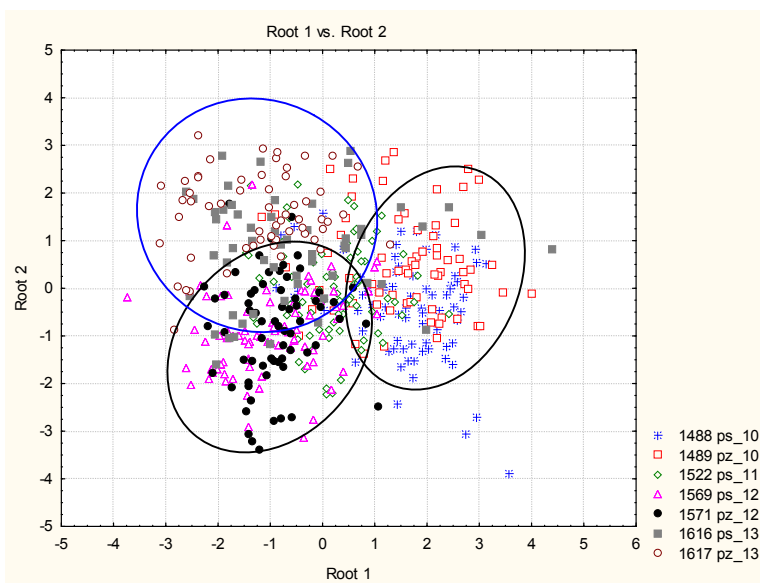


Рис. 6. Графік дискримінантного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. із с. Поділля (р) з сизими та зеленими листками в різні роки (вибірки за один рік окреслені еліпсом) (індекс z – зелені рослини; s – сизі рослини; цифра – рік збору).

III. с. Куропатники (Івано-Франківська обл., Галицький р-н)

Локалітет у с. Куропатники, скоріш за все, сформувався на місці давнього кар'єру. Загалом він подібний до такого у с. Фрага, проте, віддаленість від населених пунктів сприяла значно кращому збереженню місцевих остепнених лук, що на південно-західних схилах та довкола вершини формують флористично багаті наскельні угруповання з участю таких видів, як *Carex humilis* Leys., *Stipa pennata* L., *Adonis vernalis* L., *Anemone sylvestris* L., *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link, *Lembotropis nigricans* (L.) Griseb., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Sedum hispanicum* L. та ін.

Куропатники є одним з не багатьох локалітетів регіону, де відмінності між сизими та зеленими рослинами показали високий рівень достовірності впродовж усіх років спостережень. Якщо вибірки з подібних біотопів у с. Фрага чи с. Поділля більше групувалися в кластери за роками збору, ніж за сукупністю морфологічних показників, то вибірки з с. Куропатники чітко розділилися на дві групи саме за анатомо-морфологічними ознаками (рис. 7, 8). Основні відмінності між сизими та зеленими рослинами полягають у тому, що сизі особини, які ростуть майже виключно на гіпсових відслоненнях, є приземкуватіші й мають, відповідно, коротші листки, нижчі пагони та менші волоті. При цьому морфометричні показники колоска залишаються порівняно великими (співрозмірні з зеленими). Однак, основною відмінною є анатомічна будова листків сизих рослин – вони мають більший діаметр та найкраще розвинену склеренхіму від усіх популяцій в регіоні – найтовстіший центральний тяж та практично завжди наявні додаткові тяжі (табл. 4). Більше того, тяжі склеренхіми, розростаючись, можуть різною мірою зливатися між собою (60-80% зрізів), аж до утворення суцільного кільця (третина зрізів). Також привертає увагу істотно слабше опушення різних частин сизих рослин: нижня квіткова луска в них шорстка, проти опушеної зверху або по всій поверхні у зелених, також істотно менше опушені зовні листки (або взагалі майже гладкі) у сизих, проти шорстких листків у зелених рослин.

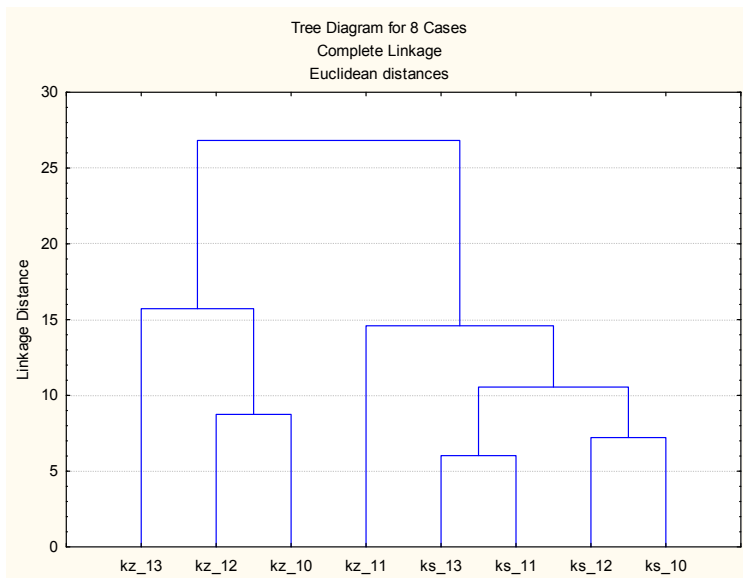


Рис. 7. Дендрограма кластерного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. із с. Куропатники (k) (z – зелені рослини; s – сизі рослини; цифра – рік збору).

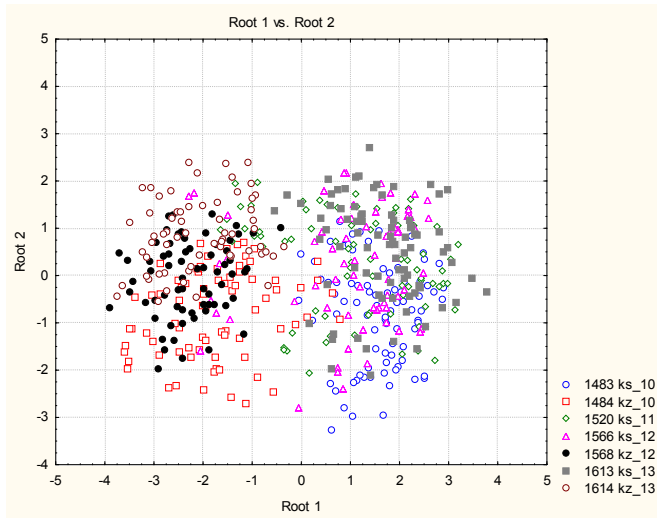


Рис. 8. Графік дискримінантного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. з сизими та зеленими листками у різні роки зі с. Куропатники (k) (індекс z – зелені рослини; s – сизі рослини; цифра – рік збору).

Підсумок

На рис. 9 представлена підсумкова дендрограма кластерного аналізу порівняння вибірок за комплексом морфологічних ознак з модельних територій Рогатинського Опілля. На ній можна виділити кілька груп, що виокремлюються за певним критерієм.

Насамперед, привертає увагу популяція сизих рослин з с. Куропатники (ks), яка відрізняється не тільки від сусідніх зелених, але й від усіх інших вибірок регіону. На дендрограмі всі її 4 вибірки чітко виділяються в окрему групу (на рис. 9 окреслені довгим штрихом). Унікальність місцевої популяції дає підстави говорити про те, що це є новий для науки вид, який попередньо називаємо *Festuca galiciensis* Bednarska nom. prov.

Наступним можна виділити кластер вибірок, які були зібрані у 2013 році (рис. 9, штрих-пунктир). Майже всі вибірки цього року (за винятком однієї), незалежно від кольору листків, з великим відривом виокремилися від усіх інших. Якщо проаналізувати сукупно морфометричні показники цих популяцій (табл. 3), то видно, що вони є найменшими за всі роки спостережень. Той факт, що популяції різних видів (у тому числі й *F. galiciensis*) у різних локалітетах мали аналогічні зміни в один рік, свідчить про те, що саме погодні умови були ключовим фактором, який на них вплинув. На сьогодні ми не можемо чітко визначити, який саме чинник або їх сукупність виявилися несприятливими для рослин й зумовили зменшення їхніх розмірів. Для з'ясування цього необхідно враховувати як період закладання в бруньках пагонів (тобто 2012 рік), так і весь період їх росту та розвитку (2013 рік), що має бути пред-

метом спеціального дослідження. Наразі ж, принципово важливим є виявлення самого факту існування синхронних змін у різних популяціях за роками.

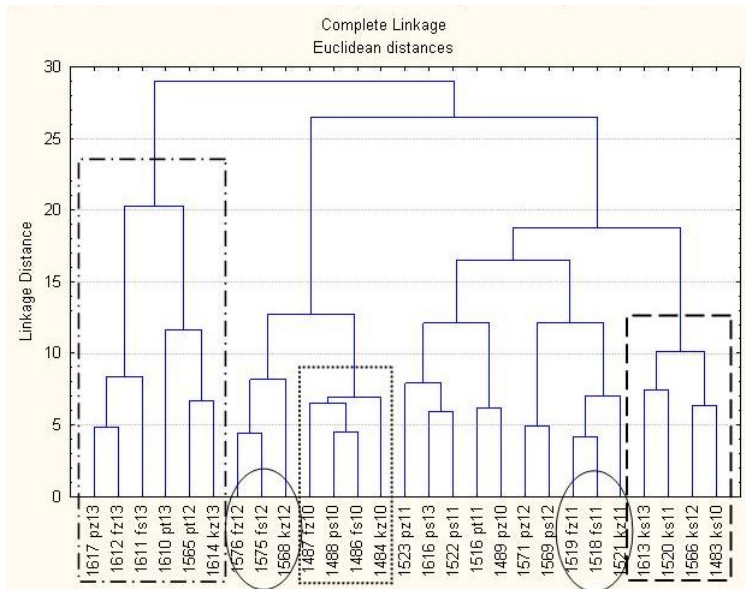


Рис. 9. Дендрограма кластерного аналізу порівняння вибірок *F. valesiaca* agg. з Рогатинського Опілля за анатомо-морфологічними показниками (індекс z – зелені рослини; s – сизі рослини; цифра – рік збору; pt – с. П'ятничани, f – с. Фрага, р – с. Поділля, к – с. Куропатники). Довгим штрихом окреслені вибірки *Festuca galiciensis*; штрих-пунктиром окреслені вибірки, зібрані в 2013 році; точковим пунктиром окреслені вибірки, зібрані в 2010 році; еліпсами обведені вибірки, зібрані в 2011 та 2012 роках.

Частково це підтверджують і вибірки 2010 року, в яких, на противагу таким 2013 року, більшість параметрів були одними з найбільших (рис. 9, точковий пунктир). Вибірki ж за 2011 та 2012 роки мають подібні, близькі до середніх, показники й формують досить гетерогенну групу. Тим не менше, важливим є той факт, що практично завжди сизі та зелені рослини з с. Фрага, та зелені рослини з с. Куропатники формують спільний кластер у різні роки (на рис. 9 окрім кластерів, обведених прямокутниками, додатково еліпсами обведені 2011 і 2012 роки).

Підсумовуючи все вищенаведене, можна дійти висновку, що одним з провідних чинників, який має визначальне значення для зумовлення загальної мінливості популяцій, є вплив погодних умов конкретного року, коли був зібраний матеріал.

Аналіз динаміки окремих параметрів протягом чотирьох років, можливо не є настільки наочним, проте й за окремими ознаками можна бачити певну синхронність у їх збільшенні чи зменшенні. Так, на рис. 10 та 11, для прикладу, наведені зміни розмірів загального габітусу рослин та складових колоска протягом 2010-2013 рр.

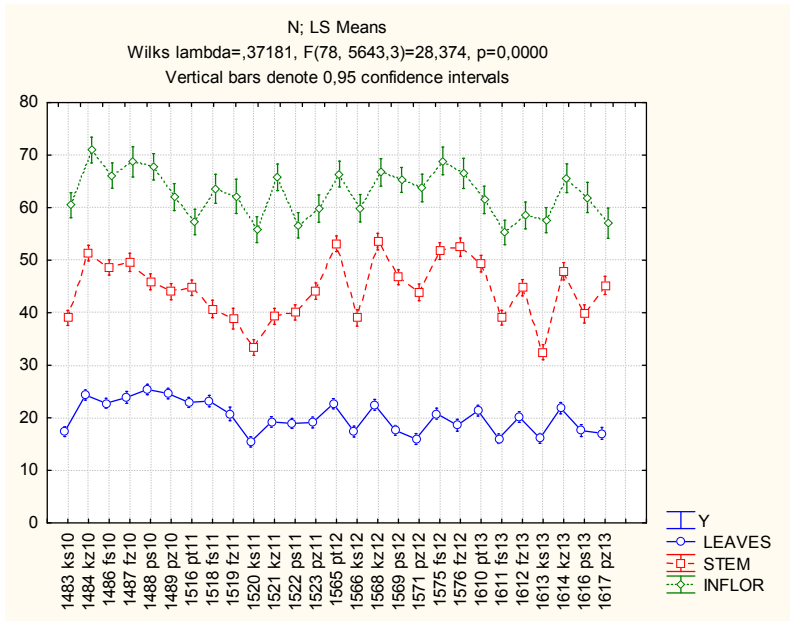


Рис. 10. Зміни показників *F. valesiaca* agg. з Рогатинського Опілля: Leaves – довжина листків (см), Stem – висота стебла (см); Inflo – довжина волоті (мм); Y – діапазон мінливості у межах похибки; умовні позначення вибірок як до рис. 9.

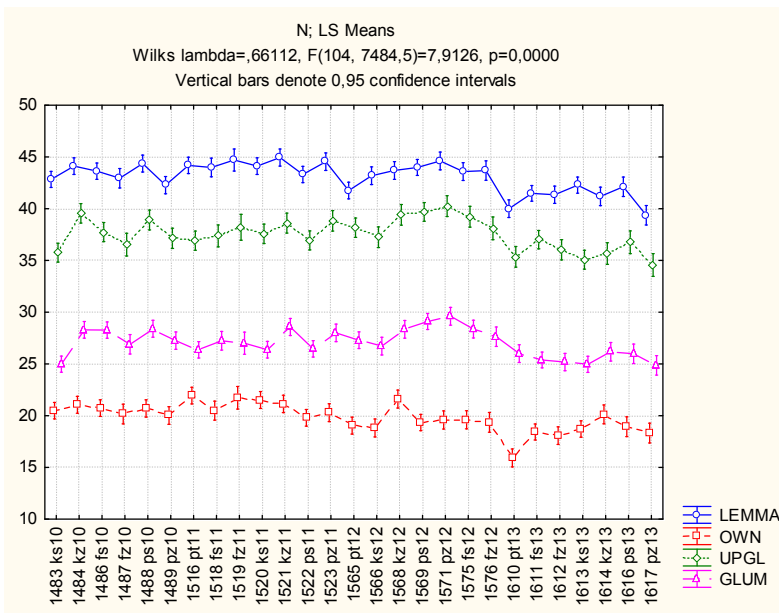


Рис. 11. Зміни показників *F. valesiaca* agg. з Рогатинського Опілля: Lemma – довжина нижньої квіткової луски; Own – довжина ості; UPGL – довжина верхньої колоскової та Glum – довжина нижньої колоскової лусок; умовні позначення вибірок як до рис. 9.

Особливий інтерес становить порівняння параметрів таких ключових діагностичних ознак, як довжина колоска та нижньої квіткової луски (рис. 12, рис. 13). Якщо співставити попарно сизі та зелені зразки у с. Фрага та с. Поділля, то видно, що в одні роки більші розміри колосків мають сизі особини, в інші – зелені. І хоча є певні ознаки тенденції до притаманності більших колосків саме сизим рослинам, менший показник у с. Фрага за 2013 рік, а в с. Поділля за 2011 рік не дають підстав однозначно стверджувати її наявність. Така ж невизначеність і за розмірами нижньої квіткової луски – якщо у с. Фрага регулярно сизі зразки мають рівні або більші від зелених квіткові луски, то в с. Поділля два роки більшими були сизі, а два роки – зелені.

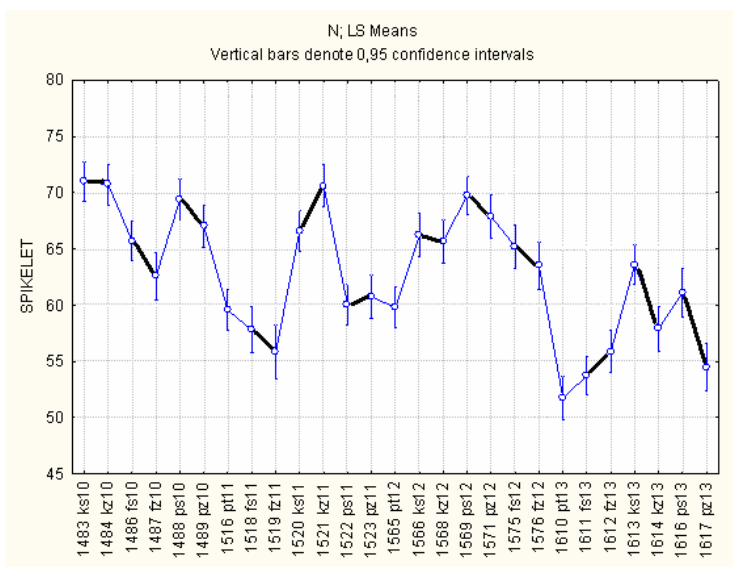


Рис. 12. Зміни розміру колоска *F. valesiaca* agg. з Рогатинського Опілля (жирною лінією виділені попарні порівняння сизих та зелених рослин з одного локалітету); умовні позначення вибірок як до рис. 9.

Якщо припустити, що різниця між сизими й зеленими рослинами за зазначеними показниками таки існує, то вона є дуже мізерною. Урахування цієї різниці може бути корисним в аспекті інтерпретації походження (генезису) сизих зразків, та аж ніяк з позицій відмінностей між сизими та зеленими зразками на таксономічному рівні.

Щодо решти ознак, то вони виявляють таку саму неоднозначну варіабельність. Так, наприклад, довжина ості у вибірці з с. П'ятничани в 2011 році була однією з найбільших, тоді як у 2013 році – істотно меншою від усіх.

Регулярно меншими від інших є лише показники загального габітусу у сизих рослин з околиць с. Куропатники (*F. galiciensis*) через їх приуроченість до кам'янистих відслонень та менші серед зелених вибірок показники у популяції з с. П'ятничани, що можна пояснити малою площею популяції, умови виростання в якій не є оптимальними для виду (зокрема, через заростання чагарниками, випас та випалювання).

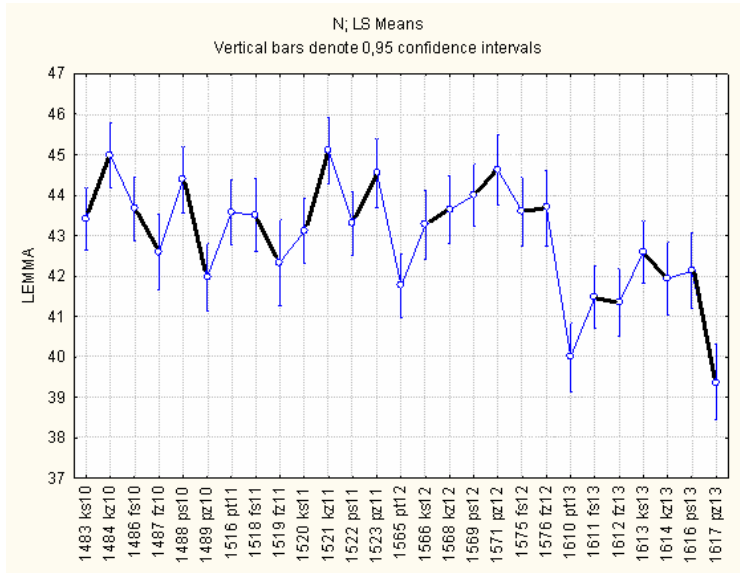


Рис. 13. Зміни розміру нижньої квіткової луски *F. valesiaca* agg. з Рогатинського Опілля (жирною лінією виділені попарні порівняння сизих та зелених рослин з одного локалітету); умовні позначення вибірок як до рис. 9.

Аналіз мінливості анатомічної будови листків також виявився не менш інформативним. Попередні дослідження *F. valesiaca* agg. на Північно-Західному Поділлі показали, що час від часу у вибірках “великих” зелених рослин трапляються зразки зі злитими тяжами склеренхіми, які ми трактували як певну “домішку”, закономірності існування якої лишалися незрозумілими.

Дослідження модельних популяцій з Рогатинського Опілля показало наявність подібних зразків і в місцевих популяціях (табл. 4). При цьому частка листків зі злитими тяжами в різні роки істотно змінювалася:

- від 0-3 до 12% у с. П'ятничани;
- від 0-1 до 4% у с. Фрага;
- від 0-1 до 2-4% у с. Поділля та
- від 10 до 14% у с. Куропатники.

Подібна динаміка свідчить про те, що, з одного боку, морфотипи зі злитими тяжами трапляються досить рідко, оскільки часом можуть навіть і не попасти до вибірки, а, з іншого, – вони є характерною рисою місцевих популяцій, яку належить сприймати як їхню властивість, а не похибку чи помилку дослідження.

Ми також не виключаємо, що в особливо сухі роки ступінь розвитку склеренхіми може збільшуватися, що збільшує ймовірність розростання та злиття тяжів між собою. Однак, для доведення правильності цієї гіпотези необхідно вести спостереження за окремими особинами в умовах культури, що поки ще ніким не було зроблене. Наразі, ми маємо підстави говорити, що показник злиття тяжів склеренхіми може коливатися в межах похибки від 0

до 5-10%. Відповідно, зважати на нього, як на діагностичний, доцільно тільки тоді, коли частка подібних зрізів є істотно більшою, наприклад, від 20%.

На Західному Поділлі до останнього часу єдиним видом, у листках якого було відомим трапляння кільця склеренхіми, була *F. macutrensis* Zaráf. Попередні дослідження показали, що в популяціях цього виду частка листків зі злитими тяжами становить у середньому від 30 до 60% (Беднарська, Орлов, 2011). Це дозволяє дійти висновку, що популяції з Рогатинського Опілля не належать до *F. macutrensis*, як це припускалося раніше (Беднарська, 2000).

Найбільш вірогідною, на наш погляд, є приналежність великих зелених рослин з Рогатинського Опілля до *F. rupicola*. По-перше, у немішаних популяціях (там, де були тільки зелені рослини) абсолютна більшість зразків відповідала критеріям цього виду. По-друге, на користь *F. rupicola* свідчить також хромосомне число $2n = 42$, яке було підраховане для зразків з Касової Гори (Івано-Франківська обл., Галицький р-н) та с. Куропатники (інформація люб'язно надана литовськими колегами за результатами виконання спільних досліджень).

Подібна тенденція трапляння морфотипів зі злитими тяжами є й серед вибірок з сизими листками у с. Фрага та с. Поділля. Відсутність чітких відмінностей за ознаками анатомічної будови між сизими та зеленими рослинами в цих локалітетах підтверджує наш попередній висновок на підставі морфологічних даних про те, що в цих локалітетах ми не маємо підстав говорити про два різних види, а саме про *F. pseudodalmatica* Krajina (сизі) та *F. macutrensis* (зелені), як це було раніше (Беднарська, 2007). У той же час повністю ототожнювати сизі та зелені рослини також було б неправильним, оскільки цілком можливо, що вони мають різне походження.

Festuca rupicola, порівняно з усіма іншими видами групи *F. valesiaca* agg., має один з найбільших ареалів у межах Євразії. Коливання клімату, особливо в постгляціальний період, зумовили зміни меж ареалів багатьох видів роду, у тому числі й сулькатних. Можна припустити, що *F. rupicola* є своєрідним тлом, на фоні якого відбувалися водночас і процеси мікроеволюції (диференціації) представників *F. valesiaca* agg. і їх часткове "поглинання" внаслідок гібридизації. Оскільки цей процес міг відбуватися політопно (тобто незалежно в різних місцях і в різний час), на сьогодні маємо дуже гетерогенну суміш з *F. rupicola* та її похідних від гібридизації, що й дає подібні морфологічні розщеплення. Складний мезорельєф регіону зумовив досить нерівномірний процес диференціації локальних популяцій *F. valesiaca* agg. у різних частинах Опілля, унаслідок чого утворилася дуже гетерогенна мозаїка популяцій, кожна з яких має неповторний набір ознак.

Наразі, з метою уникнення плутанини сизих форм, подібних до *F. rupicola*, з *F. pseudodalmatica* або *F. galiciensis*, сизі рослини, які морфологічно є дуже подібними до *F. rupicola* і, на нашу думку, можуть бути похідними від останньої, ми приймаємо як *F. rupicola* f. *glaucescens*.

Однією з небагатьох сизолистих популяцій, відмінності якої від інших не викликають жодних сумнівів, є популяція з гіпсових відслонень в околицях

цях с. Куропатники. Особливості анатомічної будови листків місцевих сизих рослин, які їх вирізняють з поміж інших, є такі: близько 30-50% зрізів мають товстий центральний та кутовий тяжі склеренхіми, тоді як в усіх інших вибірках товсті тяжі трапляються вкрай рідко; 20-30% зрізів мають розрозрослий додатковий тяж, який ще в 30-45% зразків зливається з іншими аж до утворення суцільного кільця склеренхіми (табл. 4). Місцева популяція є унікальною природно-географічною расою, яка заслуговує на ранг самостійного виду (*F. galiciensis* Bednarska nom. prov.). Діакритичними ознаками цього таксона є: сизо-голубі слабо шорсткі або практично гладкі ззовні листки, на перерізі тяжі склеренхіми товсті, близько половини з них зливаються між собою формуючи суцільне або з розривами кільце. Є велика ймовірність гібридизації *F. galiciensis* з зеленими рослинами (*F. rupicola*), які ростуть поруч і утворюють мішану популяцію з усім спектром перехідних форм між ними. Гібридизація пояснює також той факт, що в зелених рослин з с. Куропатники найкраще розвинена склеренхіма з-поміж усіх популяцій *F. rupicola* регіону, а також найбільший відсоток зразків зі злитими тяжами.

Висновки

Аналіз змін показників *F. valesiaca* agg. на модельних територіях показав, що найбільший внесок у спричинення загальної мінливості популяцій мають погодні умови року. Тому, найбільш достовірними будуть дані порівняння вибірок, зібраних в один рік, тоді як порівняння вибірок різних років можуть дати хибну картину подібності або відмінностей між популяціями. Це особливо важливо враховувати під час аналізу критичних таксономічних груп, де діагностичні критерії видів перекриваються між собою.

Показано, що відмінності між сизими та зеленими формами у с. Фрага та с. Поділля є незначними, що не дає підстав розглядати сизі та зелені рослини з цих локалітетів як різні види.

Також встановлено, що у всіх досліджених популяціях (незалежно від кольору листків) наявна невелика частка особин зі злитими тяжами склеренхіми (від 0 до 10% у вибірці).

Найпоширенішим видом у флорі Рогатинського Опілля є *F. rupicola*. Регіональною особливістю виду є наявність у популяціях сизих і зелених форм, а також незначного відсотку особин зі злитими тяжами склеренхіми в листках. Рослини із сизими листками, що ростуть у мішаних популяціях із типовою зеленою *F. rupicola* й не мають від неї чітких відмінностей, наразі, ми розглядаємо в рамках мінливості останньої як *F. rupicola* f. *glaucescens*. За наявних даних немає можливості однозначно встановити походження подібних форм на Рогатинському Опіллі, як і зразків зі злитими тяжами. Можна лише припустити, що всі вони є результатом віддаленої гібридизації *F. rupicola* з якимсь із видів *F. valesiaca* agg. та наступним розщепленням на різні форми у сучасних популяціях.

У регіоні досліджень виявлено унікальну природно-географічною расу *F. valesiaca* agg. з сизими листками, яка, за сукупністю анатомо-морфоло-

гічних ознак, упродовж усіх років спостережень, показала достовірні відмінності від усіх інших популяцій і є підстави розглядати її в ранзі самостійного виду (*F. galiciensis* Bednarska nom. prov.).

Усі проаналізовані популяції істотно розширюють уявлення про норму реакції видів та діапазон мінливості кожної з ознак. Проведені дослідження доводять, що під час обговорення критичних таксонів необхідно дуже обережно оперувати будь-якими показниками, особливо такими, що перекриваються у різних видів.

Очевидно, що для висновків щодо таксономічної різноманітності *F. valesiaca* agg. на Північно-Західному Поділлі необхідне залучення до аналізу матеріалу, набагато ширшого з географічних позицій. Наступним кроком у вивченні дискретності таксонів та аналізі філогенетичних зв'язків вузьколистих костриць має бути використання альтернативних методів досліджень, у тому числі цитологічних і молекулярно-генетичних, які вигідно доповнять дані з порівняльної анатомії та морфології й дозволять більш аргументовано інтерпретувати питання мікроеволюції у цій філогенетично молодій групі рослин.

-
- БЕДНАРСЬКА І. О. *Festuca macutrensis* Zapal. (*Poaceae*): нові знахідки та погляди // Укр. ботан. журн. – 2000. – 57, № 5. – С. 547-552.
- БЕДНАРСЬКА І. О. Рекомендації щодо збору видів роду *Festuca* (*Poaceae*) до гербарної колекції // Вісник Луганського держ. пед. університету ім. Т.Шевченка. – 2003, № 11 (67). – С. 62-64.
- БЕДНАРСЬКА І. О. Локальна диференціація видів групи *Festuca valesiaca* agg. (*Poaceae*) на прикладі Кам'янець-Подільського району // Наукові основи збереження біотичної різноманітності / Тематичний збірник Інституту екології Карпат НАН України. – 2004, Вип. 6. – Львів: “Ліга-Прес”, 2006. – С. 9-21.
- БЕДНАРСЬКА І. О. Рід *Festuca* L. (*Poaceae*) у флорі західних регіонів України. – Реферат дис. ... канд. біол. наук за спеціальністю 03.00.05 – ботаніка. – К., Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, 2007. – 21 с.
- БЕДНАРСЬКА І. О. Про проблеми ідентифікації *Festuca pseudodalmatica* Krajina ex Domin (*Poaceae*) // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2009. – Вип. 25. – С. 167-176.
- БЕДНАРСЬКА І. О., ОРЛОВ О. О. *Festuca macutrensis* Zapal. у флорі Центрального Полісся. І. Особливості анатомо-морфологічної диференціації // Укр. ботан. журн. – 2011. – 68, № 4. – С. 526-539.
- БЕДНАРСЬКА І. О. Огляд методичних підходів та діагностичних ознак у вивченні вузьколистих костриць (*Festuca* L. subgen. *Festuca*). І. Описова морфологія // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012 а. – Т. 3(10), № 1. – С. 9-30.
- БЕДНАРСЬКА І. О. Методика аналізу анатомічної будови листкових пластинок вузьколистих костриць на прикладі популяцій *Festuca valesiaca* agg. (*Poaceae*) // Modern Phytomorphology. – 2012 б. – 1. – С. 153-156.
- БЕДНАРСКАЯ И. А. *Festuca arietina* Klok. – новый вид для флоры Беларуси // Вестник БГУ. – 2014. – Сер. 2, № 1. – С. 52-57.
- ЗАВЕРУХА Б. В. Флора Вольно-Подолии и ее генезис. – К.: Наук. думка, 1985. – 192 с.
- ТВЕРЕТИНОВА В. В. Род *Festuca* L. // Злаки Украины. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 265-320.
- ЦВЕЛЕВ Н. Н. Род *Festuca* L. // Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – С. 382-417.

- ЧЕРВОНА КНИГА УКРАЇНИ. Рослинний світ / за ред. Я. П. Дідуха – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 624 с.
- ARNDT S. Novelities in the *Festuca valesica* group (*Poaceae*) from the Central Alps // Plant Systematics and Evolution. – 2008. – 271. – P. 129-142.
- MARKGRAF-DANNENBERG I. *Festuca* L. // Flora Europaea. – Cambridge, Univ. Press, 1980. – Vol. 5. – P. 125-153.
- PILS G. Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol // Phytol. – 1984. – 24, № 1. – S. 35-77.
- ŠMARDÁ P. DNA ploidy levels and intraspecific DNA content variability in Romanian fescues (*Festuca* L., *Poaceae*) measured in fresh and herbarium material // Folia Geobotanica. – 2006. – 41. – P. 417-432.
- ŠMARDÁ P., DANIHELKA J., FOGGI B. Taxonomic and Nomenclatural Notes on *Festuca pannonica*, *F. valesiaca* and *F. pseudodalmatica* (*Poaceae*) // Taxon. – 2009. – 58, № 1. – P. 271-276.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ВРЕМЕННАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ *FESTUCA VALESIIACA* AGG. (*POACEAE*) ВО ФЛОРЕ РОГАТИНСКОГО ОПОЛЬЯ

И. А. БЕДНАРСКАЯ

В статье обсуждены вопросы изменчивости видов *Festuca valesiaca* agg. во флоре Рогатинского Ополья. С целью определения факторов, которые оказывают наибольшее влияние на вариабельность видов и определения амплитуды изменчивости анатомо-морфологических признаков местных популяций, был проведен анализ 28 показателей в 7 популяциях из 4-х локалитетов течение 4-х лет (в среднем 27 выборок, 635 растений, для которых выполнено 1916 анатомических срезов листьев). Анализ изменения показателей модельных популяций показал, что больше всего их вариабельность обусловлена особенностями погодных условий конкретного года, в который был собран материал. Соответственно, наиболее достоверны результаты сравнения выборок, собранных в один год, тогда как сравнение выборок разных лет дает ложную картину сходства или различий между популяциями. Установлено, что различия между сизыми и зелеными формами в большинстве локалитетов незначительны, что не дает оснований рассматривать их как различные виды. Самым распространенным видом во флоре Рогатинского Ополья является *F. rupicola*. Региональной особенностью вида является наличие в его популяциях сизых и зеленых форм, а также незначительной доли особей со слитыми тяжами склеренхимы в листьях. Также в регионе исследований обнаружена новая эндемичная раса *F. valesiaca* agg., которую есть основания рассматривать в ранге самостоятельного вида (*F. galiciensis* Bednarska nom. prov.).

Ключевые слова: *Festuca valesiaca* agg., морфология, анатомия, изменчивость

GEOGRAPHICAL AND TEMPORAL VARIATION OF ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL PARAMETERS IN THE POPULATIONS OF *FESTUCA VALESIIACA* AGG. (*POACEAE*) IN THE FLORA OF ROHATYN OPILLIA REGION (UKRAINE)

I. A. BEDNARSKA

Complex *Festuca valesiaca* agg. is a leader both in the number of described taxa and by disagreements over their interpretation. One of the reason for this is the significant level of variability

of anatomical and morphological parameters and diagnostic features of species as well as significant overlapping of their diagnostic parameters. Also, studies of many authors differ significantly because their was realised by using different methodological approaches and analysis of different by provenance and quantity of plant material.

In steppe meadows of Rohatyn Opillia (Lviv region, Zhydachyv district and Ivano-Frankivsk region, Rohatyn and Halych districts) with typical gypseous denudations and rocks the species *F. valesiaca* agg. are widely represented. They often grow in the state of mixed populations of both glaucous and green plants, which taxonomic attribution was not found out completely. Throughout 4 years in 4 localities both glaucous and green plants sample groups were gathered separately. Total 27 sample groups were analyzed and treated (635 plants, for which 1916 anatomy cross sections of leaves were made and 28 anatomy-morphology characters were taken into consideration).

It was established that in certain years the difference between glaucous and green plants by number of characters was statistically reliable. However, comparison of the parameters for all years showed that set of characters to make distinctions differed very much both by quantity and combination. Alongside with that obvious tendency to clustering of sample groups gathered within one year (regardless of the color) was detected as well as presence of some simultaneous changes in different populations during the year.

Thus, the analysis of the dynamics of parameters changes showed that the factor of year brings in essential contribution into general variability, in particular weather climatic conditions. Hence it follows, that the data of comparison of sample groups gathered within one year will be the most reliable, whereas comparison of those from different years often provide false picture of similarity, or, on the contrary, distinctions between the populations.

It was established that distinctions between glaucous and green plants forms in most localities are insignificant, which does not give grounds for considering them as different species. It also was found out that in all populations studied (regardless of leaves colour) there is minor number of samples with confluent sclerenchyma strands.

We identified the green plants as *F. rupicola*. Close to it *F. macutrensis* Zapal. has 30-60% leaf cross sections with confluent sclerenchyma strands. Rate of such cross sections in the researched populations varied from 0 to 10% in different years, which does not give grounds to identify them as *F. macutrensis*. The plants with glaucous leaves, growing in mixed populations with typical green *F. rupicola* and having no sharp distinctions from it, for the present, are considered by us within variability of the latter as *F. rupicola* forma *glaucescens*. According to the data available, we are not able to establish for certain the origin of such glaucous forms from Rohatyn Opillia, nor of the samples with confluent strands. One can only assume that all of them are the result of remote (intraspecific) hybridization of *F. rupicola* with some of *F. valesiaca* agg. species and further segregation into diverse forms in present-day populations.

Thus, regional peculiarity of *F. rupicola* is presence of both glaucous and green forms in its populations, as well as minor rate of cross sections with confluent sclerenchyma strands in leaves. Also in the study region new endemic race *F. valesiaca* agg. with glaucous leaves was discovered, which by set of anatomy-morphology parameters showed reliable distinctions from other populations throughout all years of monitoring and has grounds to be considered as the independent species rank (*F. galiciensis* Bednarska nom. prov.).

Надійшла 10.04.2014

Прийнята до друку 05.08.2014

БЕДНАРСЬКА І. О. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна; e-mail: Ibednarska@ukr.net

BEDNARSKA I. A. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: Ibednarska@ukr.net