

АДАПТАЦІЙНИЙ ПОТЕНЦІАЛ ПОПУЛЯЦІЙ ВИДІВ РОДУ *FESTUCA* L. (POACEAE) У ФЛОРИ РОЗТОЧЧЯ

Ірина Олександрівна Беднарська

Беднарська І.О. Адаптаційний потенціал популяцій видів роду *Festuca* L. (Poaceae) у флорі Розточчя // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2016. – Том 7(14), № 1. – С. 125-138. – ISSN 2220-3087.

На прикладі низки видів роду *Festuca* розглянуто два основних напрямки адаптацій, які ми можемо спостерігати у фітосистемах, а саме – зміни (адаптації) окремих елементів систем на рівні організмів і популяцій та за рахунок змін угруповань за видовим складом. У першому випадку, на прикладі рідкісного виду флори України *Festuca psammophila* (Čelak.) Fritsch показані адаптивні зміни стратегії виду та диференційних параметрів його популяцій у природних та на антропогенно змінених територіях. Аналіз демографічних та морфометричних параметрів показав, що завдяки реалізації у вторинних біотопах рудеральної стратегії виду, *F. psammophila* здатна забезпечувати успішне своє відтворення. Водночас, спостереження показали, що *F. psammophila* належить до слабо конкурентно спроможних видів, і саме у вторинних біотопах, в окремих випадках, забезпечується зняття центичного пресу. Проте, здатність витримувати помірний антропогенний тиск має свої обмеження: істотна трансформація ландшафтів, зокрема їхня інсуляризація, зменшення площ та сільватизація, становлять для виду критичну небезпеку.

Інший приклад адаптивних змін на рівні рослинних угруповань показаний на прикладі змін таксономічної структури оселищ за участі *Festuca rupicola* Neuff. та *F. brevipila* Trasey. у результаті довготривалого опосередкованого антропогенного впливу та поступового проникнення аллохтонних елементів флори відбувається заміна аборигенних видів на популяції більш життєздатних чужорідних елементів. Показовим прикладом такої “підміни” стало витіснення *F. rupicola* з території Українського Розточчя з боку *F. brevipila*. Втрата позицій *F. rupicola* як виду природної флори зумовлена, насамперед, істотним зменшенням кількості оселищ лучно-степової рослинності на Розточчі, частою заміною їх на похідні соснові ліси і, як наслідок, масове проникнення у вторинні угруповання такого виду-неофіту як *F. brevipila*. Інша небезпека – це гібридизація з інвазійними видами (зокрема, *F. rupicola* × *F. brevipila*). Якщо в Західній Європі та Америці експансія *F. brevipila* багато в чому зумовлена її інтродукцією, то в Україні збільшенню ареалу виду сприяє масове формування вторинних біотопів з порушеною рослинністю.

Ключові слова: *Festuca psammophila*, *Festuca rupicola*, структура популяцій, стратегії виду, Україна

Біологічні адаптації відбуваються різноманітними шляхами, починаючи від індивідуального пристосування організмів до впливу зовнішніх факторів з можливістю зворотних змін у них, закінчуючи незворотними еволюційними змінами на рівні популяцій, видів та їх угруповань.

На прикладі видів роду *Festuca*, як складової біотичних систем, ми розглянемо два основних напрямки адаптацій, а саме – зміни (адаптації) самих елементів системи (на рівні організмів і популяцій) та за рахунок заміни окремих

“старих” компонентів системи на альтернативні “нові” (зміни в угрупованнях за видовим складом). У першому випадку, зокрема у видів з довготривалим життєвим циклом, діють два основних механізми – це морфо-фізіологічні адаптації (тобто за рахунок внутрішніх резервів самого організму) та структурно-функціональні зміни на рівні популяцій. Тоді як у випадку кардинальних змін у навколишньому середовищі, істотну роль відіграють саме зміни за видовим складом.

Моніторинг диференційних параметрів популяцій протягом 3-5 років, у більшості випадків, дозволяє в реальному часі оцінити як рівень змін популяцій, так і їхні перспективи з огляду на наявний адаптаційний потенціал. Результати вивчення змін структури ценопопуляцій у природних та на антропогенно змінених територіях на прикладі низки рідкісних видів роду *Festuca* є предметом обговорення першої частини нашої роботи.

Друга частина присвячена аналізу змін таксономічного складу угруповань, під час яких, у результаті проникнення чужорідних елементів флори, відбувається поступове витіснення її аборигенних видів. Заміна компонентів природної біоти на більш життєздатні популяції аллохтонних видів показана на прикладі витіснення *F. rupicola* Neuff. з території Українського Розточчя адвентивним видом *F. brevipila* Tracey.

Регіон досліджень

Особливості фізико-географічних, зокрема, геоморфологічних умов Розточчя, а також його географічне положення значною мірою вплинули на формування досить багатого видового складу роду *Festuca* у флорі регіону. Геоморфологічний зв'язок височини з підвищеннями Опілля та Північно-Західного Поділля зробив його важливим міграційним шляхом для багатьох видів, які поширювалися у постгляціальні часи з південного сходу. Для регіону характерне мозаїчне чергування вторинних відкладів, переважно флювіогляціального походження та відслонень корінних порід, зокрема карбонатних тортонських пісковиків, які стали осередками формування багатих за видовим складом рідкісних типів угруповань, у т. ч. з участю *F. psammophila*. Урочище Страдецька Гора (Львівська обл., Яворівський р-н, с. Страдч) є одним з небагатьох подібного типу урочищ, які збереглися на Розточчі. На сьогодні ця територія належить до буферної зони Міжнародного Біосферного резервату “Розточчя”, однак, за відсутності абсолютного заповідання, тут сполучаються фрагменти як з природною рослинністю, так і суттєво трансформовані ділянки. Відповідно, ця територія була обрана нами як модельна для вивчення адаптаційного потенціалу *F. psammophila* на ділянках з різним ступенем антропогенного навантаження.

Іншим типом угруповань, який став об'єктом наших досліджень, є мезоксерофітні луки. Незважаючи на той факт, що більшість території природної рослинності займають букові, соснові та дубово-соснові ліси, тут збереглися

нечисельні відкриті ділянки з пануванням мезо-ксерофітної рослинності, у тому числі за участі представників групи *F. valesiaca* agg. Нажаль, протягом останнього століття, відбулося істотне зменшення кількості оселищ лучно-степової рослинності на Розточчі та поступова їх заміна на похідні соснові ліси. Як наслідок – формування вторинних угруповань та масове проникнення у них чужорідних видів, зокрема *F. brevipila*, яка за 100 років стала абсолютним домінантом псамофітних угруповань Розточчя.

I. Оцінка стану популяції *Festuca psammophila* (Čelak.) Fritsch (*Poaceae*) на природних та антропогенно змінених територіях. Адаптивні зміни стратегії виду та диференційних параметрів популяцій

Festuca psammophila – центрально-європейський вид, ареал якого охоплює порівняно невелику територію від східної Німеччини та північної Чехії через центральну Польщу до заходу України. В Україні цей рідкісний вид знаходиться на східній межі свого поширення й відомий лише з п'яти локалітетів (Беднарська, 2003). Одна з основних метапопуляцій виду знаходиться на Північно-Західному Поділлі, а саме на Розточчі.

Серія пробних площ для вивчення локальної популяції *F. psammophila* була закладена в околицях с. Страдч (Львівська обл., Яворівський р-н) в урочищі Страдецька Гора. Для порівняння було досліджено дві ценопопуляції виду в умовах з різним антропогенним навантаженням: I – у природному біотопі – світлому сосновому лісі на схилі гори та II – на порушених ділянках уздовж автодороги біля підніжжя гори.

Вивчали такі основні параметри ценопопуляції як віковий спектр, просторову структуру, насінневу продуктивність і морфометричні показники.

Festuca psammophila спорадично трапляється майже по всьому західному схилу гори, переважно в середній його частині. На інших схилах вид не росте, оскільки на них розміщені кар'єр, власне село, а решта площ зайнято загущеними лісопосадками та чагарниками. Росте окремими невеличкими локусами по 2-5 м² на відкритих або достатньо інсольованих ділянках схилу, менше на скельних відслоненнях та уступах. Трапляється виключно на відкритих пісках або слабо задернованих ділянках; на мезофітні луки, що фрагментарно трапляються поруч, вид ніколи не заходить.

Дослідна ділянка у світлому сосновому лісі складається з 4 площадок по 1,33 м² кожна (№ 1, 2, 3, 7) та 3 площадок по 1 м², загальна площа дослідженої території становить 8 м². Окрім *F. psammophila* в угрупованні домінують: *Carex* sp., *Euphorbia cyparissias*, *Potentilla argentea*, *Teucrium chamaedrys*, багато сходів дуба. Разом з ними ростуть: *Achillea millefolium*, *Alyssum gmelinii*, *Rosa* sp., *Securigera varia*, *Medicago falcata*, *Galium verum*, *Thymus* sp., *Orobanche* sp., *Koeleria cristata*, *Calamagrostis epigejos*. Територія має помірне рекреаційне навантаження, оскільки саме через усю західну сторону гори, фактично по діагоналі, пролягає Хресна дорога, по якій щодня проходить чимало паломників

і туристів. Популяція розміщена прямо над шляхом, але безпосереднього ви-топтування практично не зазнає.

Друга дослідна ділянка знаходиться у підніжжя гори на узліссі соснового лісу попід самою дорогою на крутому урвистому схилі. Зазнає інтенсивного антропогенного навантаження через активний рух машин; ґрунт слабо задернований, наявні зсуви й осипи піщаного ґрунту. У складі угруповання ростуть: *Achillea millefolium*, *Alyssum gmelinii*, *Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigejos*, *Euphorbia cyparissias*, *Fragaria vesca*, *Galium verum*, *Helianthemum nummularium*, *Medicago falcata*, *Melica nutans*, *Poa angustifolia*, *P. compressa*, *Scabiosa ochroleuca*, *Potentilla argentea*, *Thymus* sp.

Ділянки 1, 2, 3, 5 – по 1,5 м², ділянка 4 – 1,8 м² (1,2 × 1,5 м).

Результати. Загальне співвідношення кількості особин різних вікових груп на дослідних ділянках у природному й порушеному екотопах наведені в таблицях 1 і 2.

Таблиця 1.

Розподіл особин *Festuca psammophila* (Čelak.) Fritsch (у %) за віковими станами на дослідних ділянках на схилі Страдецької гори в с. Страдч (Львівська обл., Яворівський р-н)

Ділянка	p	j	im	v	g ₁	g ₁₋₂	g ₂	g ₂₋₃	g ₃	g _{3-ss}	v-ss	ss
1	-	-	14,28	7,14	14,28	7,14	50	7,14	-	-	-	-
2	-	-	-	6,25	18,75	-	43,75	-	6,25	12,5	-	12,5
3	-	-	6	29	-	-	47	-	-	6	6	6
4	23	-	-	7,75	-	7,75	61,5	-	-	-	-	-
5	-	-	-	16,6	-	-	33,33	16,6	-	16,6	-	16,6
6	-	-	-	-	-	25	-	25	50	-	-	-
7	-	-	-	16	-	4	28	-	-	16	-	36
Середнє	3,15	-	3,15	13,68	5,26	4,21	41,05	3,15	3,15	8,42	1,05	13,68

Таблиця 2.

Розподіл особин *Festuca psammophila* (Čelak.) Fritsch (у %) за віковими станами на дослідних ділянках уздовж дороги біля підніжжя Страдецької гори в с. Страдч (Львівська обл., Яворівський р-н)

Ділянка	p	j	im	v	g ₁	g ₁₋₂	g ₂	g ₃	g _{3-ss}	ss
1	60,93	8,33	-	8,33	-	-	19,44	-	2,77	-
2	34,8	13,2	21,75	4,35	-	-	13,2	8,7	4,35	-
3	80	2,85	-	2,85	-	-	14,3	-	-	-
4	-	30,77	23,07	15,38	-	-	30,77	-	-	-
5	41,6	20,8	10,4	10,4	-	2,08	5	2,08	2,08	-
Середнє	52	14	8,66	8	-	0,66	16	2	2	-

Незважаючи на виростання у вторинних угрупованнях, придорожна це-нопопуляція *F. psammophila* абсолютно не справляє враження пригніченої. Як видно з таблиці 3, діаметр дернин рослин з природного схилу та з підніжжя

гори (брали до уваги середньовікові генеративні особини) практично не різняться, так само нема істотної різниці за довжиною листків і висотою пагонів, які, зазвичай, за несприятливих для виду умов, зменшуються в розмірах. Більше того, практично всі параметри генеративної сфери придорожньої ценопопуляції є дещо більшими від таких у лісової. З таблиці 4 видно, що попри певні коливання параметрів у різні роки, упродовж усього періоду спостережень розміри волотей, кількість колосків та кількість квіток у волотях є більшими в “придорожніх” вибірках. Кількість пагонів і, відповідно, кількість квіток на дернину, також дещо більші, однак, зважаючи на дуже велику мінливість цих показників (CV понад 70%), різниця між середніми арифметичними є недостовірною, хоча тенденція простежується.

Таблиця 3.

Порівняння ценопопуляцій *Festuca psammophila* (Čelak.) Fritsch за низкою морфометричних показників з природної (схил) та порушеної (над дорогою) ділянок на Страдецькій горі в с. Страдч (Львівська обл., Яворівський р-н)

Ділянка	Діаметр дернин, см	Довжина листків, см	Висота пагонів, см
Схил гори			
1	2-5	22-35	40-55
2	1-4,5	22-30	45-55
3	2,5-5	20-27	40-53
4	2,5-4,5	28-38	45-60
5	2-4	24-30	34-50
6	4-9	23-31	35-50
7	2-6	22-30	38-55
Над дорогою			
1	2-5,5	23-28	45-60
2	2,5-5	24-30	40-52
3	3-5,5	25-30	48-60
4	2-3,5	28-32	50-60
5	1-3	20-28	40-55

Порівняння вікових спектрів ценопопуляцій з природної та порушеної ділянок (табл. 1, 2) показує цілком різне співвідношення кількості пре- та генеративних особин в їх межах. Так, на порушеній ділянці у *F. psammophila* спостерігається активний підріст з наявними численними проростками та ювенільними особинами, тоді як у природному екоотопі вони трапляються поодинокі. У той же час, середня кількість генеративних особин у ценопопуляції на схилі більша, ніж у такої при дорозі. Така картина добре демонструє реалізацію рудеральної стратегії виду в межах ценопопуляції, що перебуває під посиленням антропогенним впливом, коли продукується велика кількість насіння, що активно проростає на вільних, не задернованих, пісках уздовж дороги. Проте, через несприятливі умови, до віргінільного, а тим більше до генеративного стану, доживає лише невелика кількість особин, тобто відбувається масова елімінація підросту. У той же час, у непорушеному угрупованні, де загальне проективне вкриття трав'яного ярусу становить близько 80%, насінневе відтворення віді-

грає меншу роль і відбувається не регулярно (за відсутності проростків наявні нечисленні віргінільні особини, які, швидше за все, є минулорічними), а основна частка припадає на середньовікові генеративні рослини, завдяки тривалому життєвому циклу яких (30-60 років) й відбувається підтримання існування місцевої популяції.

Таблиця 4.

Порівняння параметрів генеративної сфери та насіннєвої продуктивності *Festuca psammophila* (Čelak.) Fritsch у локальній популяції в с. Страдч (Львівська обл., Яворівський р-н)

Рік	К-сть пагонів				К-сть колосків				Довжина волоті, мм			
	Ліс		Дорога		Ліс		Дорога		Ліс		Дорога	
	M±m	CV %	M±m	CV %	M±m	CV %	M±m	CV %	M±m	CV %	M±m	CV %
I	5,7±0,7	71	8,2±0,9	73	27,3±1,1	23	34,1±1,6		80±1,85	14	86,7±2,2	18
II	13±1,3	69	13,1±1,5	75	32,1±1,6	33	36,8±1,9	33	94,7±,5	25	105,3±3,2	20
III	18,3±2,4	64	18±2,8	72	28,1±1,6	28	34,2±1,8	25	81,2±2	13	94,5±3,3	16

Продовження таблиці 4.

Рік	К-сть квіток на пагін				К-сть квіток на дернину			
	Ліс		Дорога		Ліс		Дорога	
	M±m	CV %	M±m	CV %	M±m	CV %	M±m	CV %
I	106,4±4,6	26	168,3±8,3	34	625±95	90	1339±162	83
II	134,3±6,6	33	167,7±8,4	32	1740±199	76	2181±305	91
III	121±6,6	27	147,6±8,4	27	2298±291	63	2562±406	74

Обговорення. Аналіз екологічних особливостей *F. psammophila* доводить, що рудеральна складова стратегії у цього виду є достатньо добре виражена. В Європі вид заселяє відкриті ксеротермні місцевиростання, які мають багато в чому екстремальні локально-кліматичні умови – круті схили з частими зсувами, тераси річок, піщані кар’єри тощо. Як зазначила М. Павлюс (Pawlus, 1983), у Польщі вид досить добре витримує антропогенний тиск, часто виростаючи на узбіччях доріг, у сухих ровах чи піщаних узбіччях. Це підтверджують і наші спостереження у с. Страдч, де пісковий схил тягнеться вздовж дороги з досить великим транспортним навантаженням, що абсолютно не заважає рости там *F. psammophila*.

Однак, незважаючи на здатність витримувати сильний антропогенний тиск, *F. psammophila* далеко не завжди легко відновлює свої позиції. Недавно нами було підтверджено виростання цього виду у локалітеті в околицях с. Хмелева (Львівська обл., Золочівський р-н) на території колишнього локального військового полігону (Беднарська, 2007). Після військових маневрів і прокладання нової дороги від популяції *F. psammophila* залишився лише невеличкий фрагмент площею до 10 м². Візуально загальний стан рослин є цілком задовільним: вони формують великі дернини, морфометричні показники особин є одними з найбільших з-поміж усіх досліджених вибірок виду. Однак, підріст у популяції практично відсутній і, лише завдяки щільнодернинній життєвій

формі, популяція збереглася в такому стані. Спостереження у майбутньому покаже, чи зможе вид “відвоювати” свою екологічну нішу в цьому локалітеті, а на сьогодні цей залишковий фрагмент від колишньої популяції є під загрозою зникнення.

Так само несприятливим є прогноз для популяцій в урочищі “Біля Скеля” (Львівська обл., Яворівський р-н, околиці с. Лелехівка), яке знаходиться у 9 км від с. Страдч. Унаслідок військових навчань (територія до 1998 року була підпорядкована Яворівському військовому полігону), цілісність урочища була істотно порушена, а площа самої скелі зменшена майже вдвічі. Подальша сільватизація витіснила *F. psammophila* на порівняно невеликий фрагмент стрімкого піщового урвища, де деревна та чагарникова рослинність фізично неспроможні закріпитися. Інша небезпека – це гібридизація *F. psammophila* з *F. ovina* L. Остання часто є співдомінантом у трав’яному покриві світлих соснових лісів, і, разом із лісом, успішно просувається по узліссях на нові території. І хоча *F. ovina* не належить до ценотично агресивних видів, значна кількість зразків проміжного типу (які ми трактуємо як гібриди) між *F. psammophila* та *F. ovina* в екотонних угрупованнях свідчить про певну втрату позицій з боку *F. psammophila* та потенційно повну її заміну спочатку на більш конкурентно спроможні гібриди, а потім можливу повну елімінацію та заміну на *F. ovina*. На сьогодні, територія урочища належить до складу Яворівського національного природного парку, що забезпечило певну його збереженість. Проте, без активних заходів, перспектива його збереження, унаслідок активного заростання лісом, є проблематичною.

Страдецька печера є геологічною пам’яткою природи місцевого значення. Геологічною основою гори є вапнякові тортонські пісковики, у яких сформувалася печера загальною протяжністю понад 270 м. Вона була пристосована до потреб монастиря ще в XI ст., а зараз тут діє унікальна печерна церква “Матері Божої Нерушимої Стіни”. Реконструкція Хресної дороги, яка веде до печери, та активне паломництво вірян останнім часом, хоч й опосередковано, але негативно впливають на місцеву популяцію *F. psammophila*.

Висновки. Таким чином, завдяки наявності значного адаптаційного потенціалу та цілої низки пристосувань для переживання несприятливих умов, *F. psammophila* здатна витримувати помірний конкурентний та антропогенний тиск. За сполучення стрес-толерантної та рудеральної стратегій, виростаючи у вторинних угрупованнях та в умовах помірно трансформованого ландшафту, *F. psammophila* здатна формувати повночленні популяції нормального типу, а життєвий стан її особин є нормальним і наближеним до такого в рослин з природних популяцій. Порівняння демографічних параметрів популяцій *F. psammophila* з філогенетично спорідненою *F. pallens* (Беднарська, 2011) доводить, що остання має набагато виразнішу рудеральну стратегію. Проте, у випадку значної фрагментації популяцій та скорочення площ оселищ, це допомагає лише відтермінувати загибель популяцій, тоді як для успішного їх

відновлення першочерговим є збереження біотопу із достатньою площею та відповідною інсоляцією. Заростання чагарниками та сільватизація становлять набагато більшу загрозу для виживання популяції згаданих видів, а ніж помірний антропогенний тиск (як то прокладання доріг, помірковане рекреаційне навантаження, розробка кар'єрів та деякі інші).

II. Зміни таксономічної структури оселищ в умовах антропопресії на прикладі *Festuca rupicola* Heuff. та *F. brevipila* Tracey

У випадку довготривалого опосередкованого антропогенного впливу, на рівні біотичних систем відбуваються дуже поступові, часто непомітні при короткотермінових спостереженнях перетворення, що супроводжуються заміною місцевих видів на популяції більш життєздатних чужорідних елементів. Ідеться, зокрема, про зміни таксономічного складу угруповань у ході яких, у результаті проникнення аллохтонних елементів флори відбувається поступове витіснення та повна заміна аборигенних видів. Показовим прикладом такого процесу стало фактичне витіснення *F. rupicola* з території Українського Розточчя адвентивним видом *F. brevipila*.

Значний інтерес до регіону польських дослідників на початку минулого століття дає можливість, завдяки їхнім роботам, оцінити певні зміни флористичного складу та рослинності в регіоні за останні 100 років.

Найчастіше, за літературними даними, для території Розточчя наводилися такі види групи *F. valesiaca* agg. як *F. rupicola* та *F. pseudodalmatica* (Pawlus, 1984). Однак, наші пошуки в регіоні довгий час були безрезультатними й жодного представника *F. valesiaca* agg. не було виявлено. Одним з найбільш згадуваних осередків виростання *F. rupicola* на Розточчі є г. Королева (сmt. Івано-Франкове, Яворівського р-ну, Львівської обл.), яку ми обстежували впродовж кількох років. Проте, ідентифікувати рослини, які ми там знайшли, нам вдалося далеко не одразу, оскільки їм була притаманна ціла низка анатомо-морфологічних ознак, не властивих а ні *F. rupicola*, а ні *F. pseudodalmatica*.

Типові зразки *F. rupicola* мають на зрізах листкових пластинок три тонкі тяжі склеренхіми, які часом доповнені додатковими дрібними тяжами по боках, провідних пучків 5-7 (рис. 1), самі листки зелені (неовощені). У той же час у рослин з г. Королева (популяційна вибірка 9018) ми часто спостерігали дуже розширені тяжі склеренхіми, що мали тенденцію до злиття між собою (близько 24% зрізів), часто більшу кількість провідних пучків, які відділялися додатковими ребрами; самі листки були невиразно сизо-зеленого кольору з усіма переходами від зелених до виразно сизих овощених зразків.

Розв'язання цього питання стало можливим після повторного перегляду гербарних фондів Львівського Національного університету (LW). Аналіз унікальної вибірки, яку зібрав Б. Блоцький у 1906 році (Błocki 1906 LW) з цієї ж гори століття тому (вибірка 1906) показав, що місцева популяція на початку минулого століття була типовим представником *F. rupicola*. Звідки ж така кіль-

кість атипичних зразків?

На сьогодні, одним з домінуючих видів пустищних лук та світлих соснових лісів Розточчя є *F. brevipila* – вид, що має сулькатний тип анатомічної будови листків, але, внаслідок скоріш за все гібридогенного походження посідає проміжне місце між видовими агрегатами *F. valesiaca* agg. та *F. glauca* agg. *Festuca brevipila* – оліготроф, псамофіт; Загалом у Європі вид є синантропом і широко розповсюджений на антропогенно порушених місцях: залізничних насипах, узбіччях доріг, часом росте безпосередньо в населених пунктах. Часто є домінантом або співдомінантом угруповань на піщаних ґрунтах, переважно в сосняках і на їхніх узліссях, рідше на узліссях мішаних лісів або на пустищних луках.

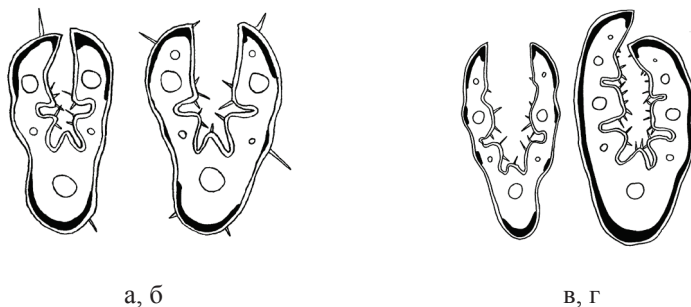


Рис. 1. Схеми анатомічних зрізів листкових пластинок *Festuca rupicola* Neuff. (а, б) та *Festuca brevipila* Tracey (в, г).

Обстеження урочища на г. Королева виявило виростання поруч саме *F. brevipila*, проте, старих гербарних зборів цього виду від початку минулого століття з цього регіону немає. Є всі підстави вважати, що *F. brevipila* раніше тут і не росла, проте, як буде показано далі, останнім часом вид активно розширює свій ареал, що й призвело до утворення мішаної популяції та гібридизації між видами. Оскільки сама популяція *F. rupicola* на г. Королева росте на дуже малій площі (з одного боку обмежена Янівським ставом, а з іншого – посадками лісу та базою відпочинку), скоріш за все, найближчим часом на неї очікує занепад.

Знахідка *F. rupicola* на Львівсько-Давидівському горбогір'ї (с. Підтемне, Пустомитівського р-ну, Львівської обл.) хоч і опосередковано, але свідчить на користь виростання цього ж виду на прилеглому Розточчі. Було зібрано дві вибірки *F. rupicola*: одна з мезофітної луки (ІВ-94), а друга – на невеличкому кар'єрі, де вид перебував у пригніченому стані (ІВ-93). Це дало можливість проаналізувати амплітуду мінливості виду та адекватно визначити численні сумнівні зразки, у тому числі й розточчянські. Підсумковий графік порівняння справжньої *F. rupicola* з Львівського горбогір'я, *F. rupicola* з г. Королева збору 1906 року та похідної сучасної популяції з цього ж місця у порівнянні з *F. brevipila* показаний на рис. 2.

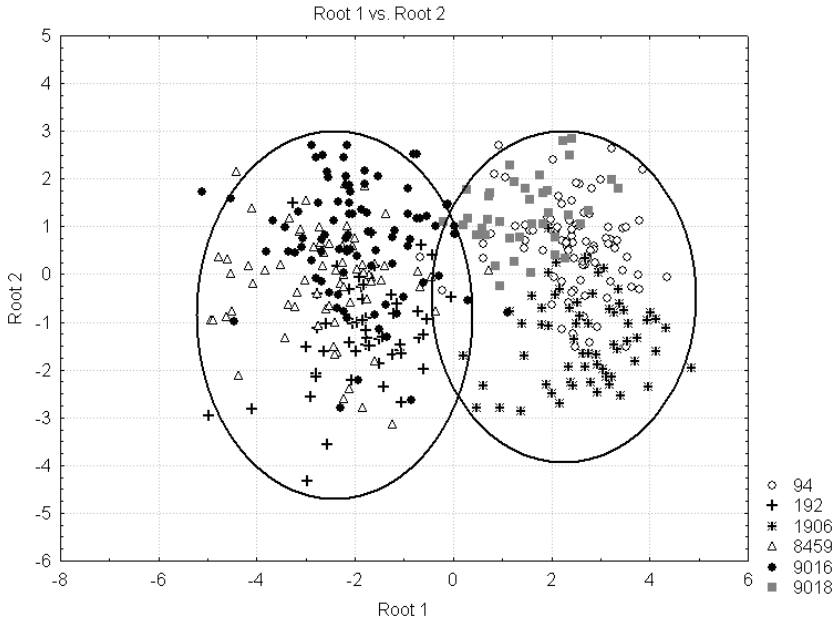


Рис. 2. Графік дискримінантного аналізу порівняння вибірок *Festuca brevipila* Tracey та *Festuca rupicola* Neuff. (еліпсами обведені вибірки одного виду):

94 – *Festuca rupicola*, Львівська обл., Пустомитівський р-н, 2 км на південний схід від с. Підтемне. Ксеро-мезофітна лука на пологому схилі південно-західної експозиції. У щільному травостої; зелена. 04.06.2005 leg. І. Беднарська, Ю. Вербицький;

1906 – *F. rupicola*, Львівська обл., Яворівський р-н, смт Івано-Франкове (окол. Янів), г. Королева. 1906 leg. Włocki (LW);

9018 – ?*F. rupicola* × *F. brevipila*, Львівська обл., Яворівський р-н, смт Івано-Франкове, г. Королева. Відкрита площадка з обривом до ставу, вапняковий пісковик. Рослини переважно зелені. 19.06.1999 leg. І. Беднарська;

192 – *F. brevipila*, Львівська обл., смт Брюховичі, недалеко від озера, на піску в розрідженому сосняку. Вид росте в околицях усього селища. Сиза. 19.06.2000 leg. І. Беднарська;

8459 – *F. brevipila*, Волинська обл., Турійський р-н, окол. с. Овлочин. На узбіччі дороги. 20.06.1997 leg. І. Беднарська;

9016 – *F. brevipila*, Львівська обл., Яворівський р-н, смт Івано-Франкове, г. Королева: між каналом, що відділяє горб та асфальтованою дорогою на базу. Розріджена посадка сосни та тополі. 19.06.1999 leg. І. Беднарська, Ю. Вербицький.

9018 – ?*F. rupicola* × *F. brevipila*, Львівська обл., Яворівський р-н, смт Івано-Франкове, г. Королева. Відкрита площадка з обривом до ставу, вапняковий пісковик. Рослини переважно зелені.

Таким чином, втрата позицій з боку *F. valesiaca* agg. як видів природної флори регіону, зумовлена, насамперед, істотним зменшенням кількості оселищ лучно-степової рослинності на Розточчі (Беднарська, 2001), частою заміною їх на похідні соснові ліси і, як наслідок, масове проникнення у вторинні угруповання такого виду-неофіту як *F. brevipila*.

Масове проникнення та активне поширення *F. brevipila* на Розточчі не є

випадковим явищем – воно, передусім, зумовлене трансформацією природних лісів регіону. Огляд літератури та гербарних матеріалів засвідчує, що внаслідок господарського втручання та сільватизації чимало цінних мезоксерофітних лучних ділянок взагалі зникло з регіону. Наприклад, у роботі М. Павлюс (Pawlus, 1983) є посилання на збори *F. pseudodalmatica* з урочища Ярина: “Jaryna k. Janowa (26.06.1935, leg. J. Mađalski JM 6877, 9.06.1935 leg. J. Mađalski JM 6836)”. Однак, ми вже ніколи не з’ясуємо, який вид там насправді ріс, оскільки урочище на сьогодні повністю заліснене.

Нажаль, Розточчя не є єдиною регіоном експансії *F. brevipila*. До останнього часу відомості про поширення цього виду в Україні були дуже обмежені – порівняно з іншими *F. brevipila* є маловідома, часто її просто не розрізняють або плутають з подібними видами. Аналіз власних матеріалів, зібраних упродовж останніх 20 років, дозволяє стверджувати, що окрім Розточчя та Західного Полісся, де вид масово росте, *F. brevipila* проникла на територію Центрального Полісся (Житомирська обл., Коростишівський р-н, с. Городське, с. Білорочівці та ін.), Рогатинського Опілля (Івано-Франківська обл., Рогатинський р-н, с. Межигірці), а в карпатському регіоні *F. brevipila* все частіше трапляється як заносний вид уздовж залізничних шляхів (с. Кваси, Рахівського р-ну, Закарпатської обл.).

Оскільки *F. brevipila* активно відновлюється (має високу насінневу продуктивність), швидко розростається та добре переносить викошування, вона стала широко використовуватись в Європі та Америці у газонних травосумішах, які висівають для закріплення схилів уздовж доріг, на спортивних майданчиках та міських газонах. Протягом останнього століття вид був інтродукований у Великобританії, Франції, Скандинавії (Wilkinson, Stace, 1988) та в Канаді (Aiken et al., 1997). Проте у східній Австрії вид вважається заносним і трапляється як адвент (Pils, 1984). Peter Englmaier (2009) є одним з небагатьох дослідників, які забили на сполох через масове використання чужорідного (імпортного) насінневого матеріалу вузьколистих видів роду *Festuca* в озелененні міст, у задерновуванні трансформованих ландшафтів (у тому числі й лісосмугах), а в окремих випадках і на сільськогосподарських угіддях. *Festuca brevipila* посідає чільне місце у списку видів, які тікають з газонів і натуралізуються у місцевій флорі, витісняючи види-аборигени. Свого часу Г. Пілс (Pils, 1984) зазначав, що між *F. brevipila* та *F. rupicola* часто трапляються зразки проміжного типу, які він трактує як гібриди. Peter Englmaier (2009) цілком підтримує цю думку, більше того, він вважає, що гібридизація цих двох гексаплоїдних видів набула небезпечно розмаху і в багатьох випадках вже неможливо розібратися, де є котрий з видів, а популяції місцевої *F. rupicola* знаходяться під загрозою.

Якщо в Західній Європі та Америці експансія *F. brevipila* багато в чому зумовлена її інтродукцією, то в Україні збільшенню ареалу виду сприяють у першу чергу вторинні біотопи з порушеною рослинністю.

Підсумок. У деяких випадках реліктові види, зокрема *F. pallens*, мають

більше шансів на адаптацію і виживання в умовах антропогенного впливу, аніж еволюційно молоді (*F. rupicola*), які не мають механізмів абсолютної репродуктивної ізоляції і внаслідок гібридизації з інвазійними видами (*F. brevipila*) втрачають свою аутентичність або повністю замінюються на нові.

Окремі види можуть протистояти видам-агресорам, як це *F. psammophila* проти *F. brevipila*, оскільки мають подібну стратегію і ростуть у подібних угрупованнях. Якщо ж зміни занадто істотні й відбувається фактично заміна угруповань, то види просто зникають з місцевої флори. Як приклад – сільватизація і зникнення 1) разом з урочищем Ярина всіх сулькатних видів у регіоні; 2) ризик зникнення *F. psammophila* у зв'язку зі збільшенням рекреаційного навантаження у с. Страдч та заростанням гори в ур. Біла Скеля (с. Лелехівка).

-
- БЕДНАРСЬКА І.О. Види роду *Festuca* L. (*Poaceae*) у флорі Розточчя // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. – 2001. – 14, № 1. – С. 23-26.
- БЕДНАРСЬКА І.О. Види збірної групи *Festuca glauca* agg. у флорі України // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2003. – Вип. 33. – С. 27-41.
- БЕДНАРСЬКА І.О. Оцінка стану популяцій рідкісних видів роду *Festuca* L. (*Poaceae*) у флорі України. I. *Festuca pallens* Host // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2011. – Том 2(9), № 1. – С. 9-22.
- AIKEN S.G., DALLWITZ M.J., MCJANET C.L., CONSAUL L.L. Biodiversity among *Festuca* (*Poaceae*) in North America: diagnostic evidence from DELTA and clustering programs, and an ITKEY package for interactive, illustrated identification and information retrieval // Can. J. Bot. – 1997. – 75, № 1. – P. 1-10.
- ENGLMAIER P. Die Ansaat borstblättriger Schwingelarten. (*Festuca* spp.): Naturnahe Begrünung oder Florenverfälschung? // Gredleriana. – 2009. – 9. – S. 61-82.
- PAWLUS M. Systematyka i rozmieszczenie gatunków grupy *Festuca ovina* L. w Polsce // Fragm. flor. et geobot. – 1983 (1985). – 29, № 2. – S. 219-295.
- PILS G. Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol // Phytion. – 1984. – 24, № 1. – P. 35-77.
- WILKINSON M.J., STACE C.A. The taxonomic relationships and typification of *Festuca brevipila* Tracej and *F. lemanii* Bastard (*Poaceae*) // Watsonia. – 1988. – 17. – P. 289-299.

АДАПТАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ РОДА *FESTUCA* L. (*POACEAE*) ВО ФЛОРЕ РАСТОЧЬЯ

И.А. БЕДНАРСКАЯ

На примере ряда видов рода *Festuca* рассмотрены два основных направления адаптаций, которые мы можем наблюдать в фитосистемах, а именно: изменения отдельных элементов систем на уровне организмов и популяций и за счет изменений сообществ по видовому составу. В первом случае, на примере редкого вида флоры Украины *Festuca psammophila* показаны адаптивные изменения стратегии вида и дифференциальных параметров его популяций в природных и на антропогенно измененных территориях. Анализ демографических и морфометрических параметров показал, что, благодаря реализации во вторичных биотопах рудеральной стратегии вида,

F. psammophila способна обеспечивать свое успешное возобновление. В то же время, наблюдения показали, что *F. psammophila* относится к слабо конкурентно способным видам, а именно во вторичных биотопах, в отдельных случаях, обеспечивается снятие ценотического пресса. Однако, способность выдерживать умеренное антропогенное давление имеет свои ограничения: существенная трансформация ландшафтов, в частности их инсуляризация, уменьшение площадей и сylvatизация, представляют для вида критическую опасность.

Другой пример адаптивных изменений на уровне растительных сообществ показан на примере изменений таксономической структуры лугов с участием *Festuca rupicola* и *F. brevipila*. В результате длительного опосредованного антропогенного воздействия и постепенного проникновения аллохтонных элементов флоры происходит замена аборигенных видов на популяции более жизнеспособных чужеродных элементов. Показательным примером такой “замены” стало вытеснение *F. rupicola* с территории Украинского Расточья адвентивным видом *F. brevipila*. Потеря позиций *F. rupicola* как вида природной флоры обусловлена в первую очередь существенным уменьшением количества биотопов с лучно-степной растительностью на Расточье, частой заменой их на производные сосновые леса и, как следствие, массовое проникновение во вторичные группировки такого вида-неофита как *F. brevipila*. Другая опасность – это гибридизация с инвазионными видами (в частности, *F. rupicola* × *F. brevipila*). Если в Западной Европе и Америке экспансия *F. brevipila* во многом обусловлена ее интродукцией, то в Украине увеличению ареала вида способствуют в первую очередь вторичные биотопы с нарушенной растительностью.

Ключевые слова: *Festuca psammophila*, *Festuca rupicola*, структура популяций, стратегии вида, Украина

ADAPTIVE POTENTIAL OF *FESTUCA* L. (*POACEAE*) SPECIES AND ITS POPULATIONS IN THE FLORA OF ROZTOCHIA

I.A. BEDNARSKA

On the example of several species of the genus *Festuca* two main directions of adaptations are considered, which we can observe in phytosystems, namely the changes (adaptation) of certain system elements at the level of organisms and populations, and due to changes of species composition in communities.

In the first case, on the example of rare species of flora of Ukraine *Festuca psammophila* adaptive changes in the strategy type of the species and differential parameters of its populations in natural and anthropogenically modified territories are shown. The research results of demographic and morphometric parameters of *Festuca psammophila* populations in the flora of Roztochia are presented. This is one of the rarest species which is located on the east of its distribution. The species was studied on the sample of several cenopopulations which had different levels of anthropogenic press. Analysis and comparison of age, spatial structure of populations and their seed production in semi-natural and anthropogenically disturbed habitats showed that the species has a considerable potential for adaptation. In particular, due to realization of ruderal strategies in the secondary biotopes populations of the species *F. psammophila* are capable of forming full-membership populations of a normal type, while the life state of its individuals is normal and approximate to the plants from the natural populations. In climax communities *F. psammophila*'s population are of normal and aging types.

However, in case of major fragmentation of populations and the habitat area shortage it only helps to postpone the death of populations, while for a successful restoration preserving a biotope with an area big enough and an appropriate insulation is of utmost importance. Overgrowing with shrubs and sylvatization threaten the survival of populations much more than a moderate anthropogenic pressure (like building roads, recreational load, quarrying etc.).

Another example of adaptive changes at the level of plant communities is shown by the example of changes of the taxonomic structure of habitats with participation of *Festuca rupicola* Heuff. and *F. brevipila* Tracey. In the result of long-term indirect human impacts and the gradual penetration of allochtonic elements of the flora native species populations are replaced by more viable foreign elements. A representative example of such a “substitution” was the replacement of *F. rupicola* Heuff. from the territory of Ukrainian Roztochia by *F. brevipila* Tracey. The loss of positions by *F. rupicola*

species in the natural flora due primarily to a significant decrease in the number of habitats of meadow-steppe vegetation in Roztochia, frequent replacement of the derivative of a pine forest and, as a consequence, the mass penetration in the secondary communities of such a neophyte as *F. brevipila*. Another danger is hybridization with invasive species (in particular *F. rupicola* × *F. brevipila*) resulting in “pollution” of local flora. If in Western Europe and America, the expansion of *F. brevipila* is largely due to its introduction, in Ukraine primarily the secondary habitats with disturbed vegetation contribute to the increase of the species.

Key words: *Festuca psammophila*, *Festuca rupicola*, population structure, species strategy type, Ukraine

Надійшла 07.06.2016

Прийнята до друку 13.09.2016

БЕДНАРСЬКА І.О. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, 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