

ОГЛЯД МЕТОДИЧНИХ ПІДХОДІВ І ДІАГНОСТИЧНИХ ОЗНАК У ВИВЧЕННІ ВУЗЬКОЛИСТИХ КОСТРИЦЬ (*FESTUCA* L. SUBGEN. *FESTUCA*). І. ОПИСОВА МОРФОЛОГІЯ

ІРИНА ОЛЕКСАНДРІВНА БЕДНАРСЬКА

Беднарська І. О. Огляд методичних підходів і діагностичних ознак у вивченні вузьколистих костриць (*Festuca* L. subgen. *Festuca*). І. Описова морфологія // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Том 3(10), № 1 – С. 9-30. – ISSN 2220-3087.

Однією з найбільших проблем у вивченні систематики роду *Festuca* L. є труднощі щодо порівняння даних, отриманих різними авторами через використання ними різних методик. У роботі наведений порівняльний аналіз методичних підходів до вивчення морфології вузьколистих костриць у світовій практиці за останні 130 років. Обговорені переваги та недоліки способів вимірювання розмірів колоска (з урахуванням довжини чотирьох квіток і повної довжини), довжини вегетативних і генеративних пагонів, параметрів волоті, епідерми та низки інших важливих діагностичних ознак. Особлива увага приділена питанню походження та об'єму рослинного матеріалу. Викладені засади виконання промірів у власних дослідженнях, обґрунтований популярний підхід під час збору матеріалу.

Ключові слова: *Festuca* L. subgen. *Festuca*, морфологія, діагностичні ознаки, методичні підходи

За 130 років активних досліджень систематики роду *Festuca* L., від часу виходу знаменитої роботи Е. Гаккеля (Hackel, 1882) “*Monographia Festucarum Euroraeaeum*”, у бібліографічному списку з цієї тематики накопичилася не одна сотня праць. Особливо багато їх присвячено вивченню вузьколистих костриць – однієї з найскладніших груп роду, різноманіття яких зумовлює чималі дискусії як щодо інтерпретації самого різноманіття (питання видоутворення та концепції виду), так і способів їх дослідження (обрання діагностичних критеріїв і методичних підходів до їх аналізу).

Е. Гаккель першим зробив докладну ревізію роду в межах Європи й, разом з численними описами нових різновидів і форм, докладно описав загальну морфологію рослин і сукупність ознак, що можуть використовуватися для їх визначення. Особливу увагу серед діагностичних критеріїв він приділив анатомічній будові листових пластинок, яка, попри незручність у вивченні, виявилася однією з найпоказовіших і порівняно найстабільніших серед усіх інших ознак. Саме ця робота, з усталеною термінологією та підходами, упродовж століття була основою для всіх наступних досліджень у галузі систематики роду.

Однак, від 70-х років минулого століття, разом з активним розвитком нових методологічних підходів і залученням методів хемосистематики (наприклад, протеїновий аналіз), цитогенетики та молекулярних методів, класичні методи структурної ботаніки дещо втратили свою привабливість і незаслужено відійшли на другий план. Проте, навіть попри тривалу історію застосування,

методи порівняльної морфології для різних видів у різних регіонах Європи виявилися досить відмінними. Чимало авторів намагалися модифікувати наявні методи або обмежитися якоюсь, доцільною з їхньої точки зору, частиною з них, унаслідок чого універсальних підходів так і не вдалося виробити.

Ми вже наголошували (Беднарська, 2007) на тому, що серед найбільших проблем у вивченні систематики роду є нерівномірне (з географічної точки зору) вивчення видів у різних частинах світу, увага лише до окремих/вибраних таксонів і, особливо, неможливість порівняти дані, отримані різними авторами через використання ними різних підходів.

Доцільність обрання нами у власних дослідженнях тих чи інших методичних засад буде найбільш переконливою та обґрунтованою, якщо порівняти їхні переваги та недоліки з методами, які дотепер використовувалися у світовій практиці систематики роду. Ця публікація є першою у циклі робіт, де послідовно будуть проаналізовані спочатку методичні підходи в галузі описової морфології, а надалі – у розрізі використання ознак анатомічної будови листкових пластинок та, наостанок, цитологічних та молекулярно-генетичних досліджень.

У сучасних наукових публікаціях такий підрозділ як “матеріали та методи” є обов’язковим і потребує серйозного обґрунтування й детального викладення. Проте, упродовж тривалого описового періоду в історії вивчення таксономічного різноманіття роду, більшість праць майже не містила описової частини щодо практичних рекомендацій у виконанні тих чи інших промірів, виконанні анатомічних зрізів, аналізу якісних ознак чи збору матеріалу. Існували певні школи, які мали свої усталені традиції й елементарні, з їхньої точки зору, засадничі принципи, які, як щось само собою зрозуміле, не вважали за необхідне описувати.

Новітні методи цитології та молекулярної генетики, які все частіше стають невід’ємною складовою у сучасних роботах з систематики рослин, перебуваючи на етапі активного розвитку, потребують нових розробок, пошуку альтернативних маркерів, високотехнологічного устаткування та співпраці спеціалістів різних галузей. Однак, як буде показано нижче, навіть у класичних методах порівняльної анатомії та морфології, які мають багатосотлітню історію, є чимало проблемних питань, консенсус з яких так і не був досягнутий.

I. ВИКОНАННЯ ПРОМІРІВ

Здавалося б, що може бути простішим, ніж за допомоги певної шкали (чи це дерев’яна лінійка, чи шкала в об’єктиві біокуляра) виміряти той чи інший показник. Однак, як з’ясувалося, різні дослідники прикладають цю шкалу по різному.

КОЛОСОК

Найбільш показовим прикладом суттєвих відмінностей у підходах різних шкіл, які унеможливають рівноцінне порівняння даних, є визначення довжини колоска – однієї з провідних ознак у систематиці роду.

Ви не знайдете у східноєвропейських “визначниках”, “флорах”, або навіть таких масштабних виданнях як “Злаки України” (Тверетінова, 1977) чи “Злаки СРСР” (Цвелев, 1976) жодної примітки, що таке довжина колоска і які структури враховуються під час її вимірювання. Проте, загально усталеним був підхід робити проміри колоска від його основи до верхівки останньої квітки (без ості), що підтвердив в особистій розмові з автором і сам М. М. Цвельов.

Свого часу, підсумовуючи вивчення *F. macutrensis* Zapal., ми зауважили, що розміри колоска, які подавав Г. Запаловіч (Zapałowicz, 1906) у протолозі виду є меншими від тих, які ми отримали під час вивчення популяції цього виду як з *locus classicus*, так і вибірок з інших регіонів (Беднарська, 2000). Тоді ми припускали, що однією з причин була обмежена кількість рослинного матеріалу, з якою довелося працювати Г. Запаловічу. Також дещо незрозумілим/незвичним для нас було те, що Г. Штор (Stohr, 1955, 1960) у зведених таблицях морфометричних показників окремо подавав розміри три-, чотири- та багатоквіткових колосків, чого не робив жоден інший автор, адже зазвичай пишуть середні значення та межі варіювання показника. Як це не дивно, відповідь прийшла з опрацюванням сучасних робіт (див. нижче), після яких ми повторно звернулися до методологічного розділу монографії Е. Гаккеля (Hackel, 1882), звідки вважаємо за доцільне подати максимально близький до оригіналу витяг з перекладу ключового фрагменту роботи.

На сторінці 37 Е. Гаккель пише, що абсолютний розмір колоска видається, на перший погляд, для більшості видів, досить мінливим, оскільки кількість квіток у жодного виду не є константною. Отримати придатні для порівняння значення для споріднених видів, які будуть стабільними, хорошими для діагностів і кращі від середньої кількості квіток можна якщо “завжди вимірювати як довжину колоска відстань від основи нижньої колоскової луски впритул до верхівки **четвертої** нижньої квіткової луски плідної квітки”. Автор також відзначає, що 4-квіткові колоски він знаходив навіть у видів з малоквітковими колосками, якщо досліджувати найкраще розвинені волоті. При цьому зауважує, що “схема колоска, нажаль, навіть у межах найближчих видів, має настільки великі коливання, що, як діагностична ознака, використовується рідко”. Тим не менше, вона мусить фігурувати у загальних описах як одна з показових характеристик. Також він наголошує, що тільки після порівняння великої кількості зразків (особин), з певною надійністю можуть бути отримані показники.

Г. Запаловіч особисто спілкувався з Е. Гаккелем і був одним з перших, хто перейняв його підходи (Zapałowicz, 1904, 1906, 1910); відповідно, розміри колоска в його описах подані з урахуванням лише 4 квіток. Звідси стають зрозумілими розбіжності між показниками з протологу та тими, які були отримані нами згідно з традиціями вітчизняної та східноєвропейської шкіл.

За схемою, яку запропонував Е. Гаккель, також працювали дослідники французької школи, наприклад, П. Оквіє (Aucquier, 1974), чиї розробки пізніше перейняли й британські автори (Wilkinson, Stace, 1991). Останні зазначають,

що “у колосках з меншою ніж 4 кількістю фертильних квіток, довжину екстраполюють з використанням відстані між 2-ю та 3-ю або між 1-ю та 2-ю квітками. У колосках з більшою ніж 4 квітками, решта ігнорується”. Такий підхід є дуже незручним під час виконання промірів малокутківих колосків, особливо коли необхідно зробити велику кількість таких промірів. Тим не менше, подібного алгоритму дотримується й П. Шмарда зі співавторами (Šmarda et al., 2007). На його думку, квіткі на осі колоска розміщені на рівних відстанях одна від одної, що дозволяє робити певні перерахунки. А саме, у випадку, якщо довжина четвертої нижньої квіткової луски або лемми (lemma) [= довжині квіткі *авт.*] була вочевидь меншою від третьої, або якщо колосок складався лише з трьох добре розвинених квіток, то довжину колоска розраховували як довжину від основи нижньої [першої *авт.*] лемми до кінчика третьої квіткі плюс половина відстані між кінчиками першої та третьої квіток. При цьому брали до уваги лише колоски з щонайменше трьома добре розвиненими квітками. Виникає питання, а що робити з деякими видами роду, наприклад, високогірною *F. alpina* Suter, в якій регулярно трапляються двоквіткові колоски? Щоби отримати співставні розміри Б. Фоджі зі співавторами (Foggi et al., 2012) обраховував відстань від основи колоска до кінчика другої квіткі й додавав подвійну відстань від кінчика першої квіткі до кінчика другої (без остей, звичайно).

Окрім екстраполяцій у розмірах колосків, не менш вирішальним чинником є те, з яких волотей вони були взяті та у скількох повторностях були виміряні. Наприклад, М. Бідо (Bidault, 1968) для промірів відбирав 3 колоски з верхньої частини (останньої чверті) волоті; М. Томан (Toman, 1990) з кожного стебла міряв по 2 колоски, беручи їх з верхньої та нижньої частин волоті. П. Шмарда зі співавторами (Šmarda et al., 2007) брав три найвищі та найкраще розвинені стебла, наводячи для більшості показників їх максимальні значення. Автор вимірював щонайменше 2 колоски з кожної волоті, обираючи їх з середньої частини суцвіття (наприклад, з другого та третього вузла волоті для видів ряду *Psammophilae*), де вони зазвичай є найдовшими. Добре розвинені колоски “багаті” на квіткі були пріоритетними й лише за їх відсутності брали до уваги колоски зі щонайменше 3 квітками. Провідний італійський систематик Б. Фоджі зі співавторами (Foggi et al., 2012) проміри у флоральній частині виконував у 5 повторностях. В описах видів він наводить розміри найдовших волотей, тоді як решта показників – це середні їх значення.

З одного боку, чітко прописаний алгоритм відбору колосків і виконання промірів (у того ж П. Шмарда зі співавторами (Šmarda et al., 2007)) мінімізує суб’єктивізм, однак, з іншого боку, засади, які покладені в основу такого алгоритму, *a priori* дають результати, що не відповідають середнім показникам виду й не свідчать про його справжню норму реакції.

З нашої точки зору, довжина колоска за 4 квітками – це штучна величина, яка не відповідає реальним структурам рослини. До того ж вона в дійсності нівелює різницю між видами й вирівнює показник, який в повному обсязі є набагато інформативнішим. Так, у *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud. стабільно є

(3-) 4 квітки в колоску, тоді як у *F. rupicola* Neuff. їх зазвичай 5 і більше. Якщо порівняти популяції, де розміри квіток цих видів подібні (а таке трапляється), то, у разі врахування лише 4-х квіток, розміри їхніх колосків будуть майже однаковими, тоді як за вимірювання всієї довжини різниця між видами буде істотною.

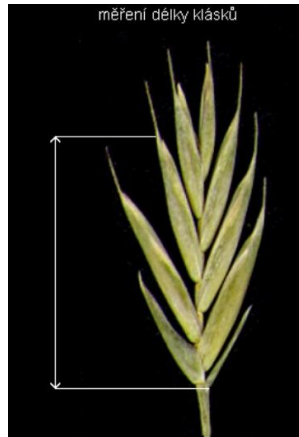


Рис. 1. Схема вимірювання довжини колоска за П. Шмарда (<http://www.sci.muni.cz/botany/systemgr/download/Festuca/FestCSSR.pdf>).

З позицій статистики, за підходу вираховування довжини колоска за розмірами 4-х квіток, його довжина напряду корелює, а по суті залежить, від довжини нижньої квіткової луски. Проте, як показує наш досвід і аналіз понад 200 вибірок, хоч між цими показниками позитивна кореляція дійсно існує у більшості випадків, вона, часом, може бути дуже малою, а з точки зору статистики – взагалі недостовірною, що суперечить підходу з 4-ма квітками. Досить часто можна спостерігати, що зі збільшенням кількості квіток у колоску розміри квіткових лусок зменшуються (тобто ми маємо взагалі негативну кореляцію). У рослин існують різноманітні компенсаторні механізми щодо збереження своєї життєвості на певному рівні, чи то за рахунок змін розмірів окремих частин, чи змін кількості певних структур. Це дуже складний механізм, і колосок, як його складова й окрема цілісна морфофізіологічна структура, з нашої точки зору, має бути врахований в повному обсязі – від основи до верхівки лемми останньої квітки. Усі інші маніпуляції схожі на спробу оцінити ріст людини за розміром стопи.

Інший, надзвичайно важливий аспект, який необхідно враховувати під час аналізу мінливості показників – це походження рослинного матеріалу. Якщо працювати з матеріалами, які зберігаються у гербарних фондах, то дійсно, розкид даних видається дуже великим, а мінливість ознак – хаотичною. Проте, робота з популяційними вибірками, зібраними за певними вимогами (Bidault, 1968; Беднарська, 2003), доводить, що ступінь мінливості (коефіцієнт варіації) довжини колоска разом з довжиною нижньої квіткової луски є одним з найменших серед усіх морфометричних параметрів. Натомість з

природними популяціями працює дуже обмежене коло авторів (див. нижче).

Попри надзвичайно високу оцінку внеску, який зробив Е. Гаккель у систематику роду, з огляду на великий поступ у тих же нумеричних методах таксономії й, відповідно, методів оцінки мінливості показників, ми вважаємо, що деякі з його підходів варто переглянути. Оскільки від часу виходу “*Monographia Festucarum Europaearum*” подібних масштабних опрацювань роду в межах Європи більше не було (за виключенням “*Flora Europaea*” (1980), де інформація подана в дуже стислому форматі без будь-яких обговорень), то більшість західноєвропейських авторів, для співрозмірного порівняння регіональних даних з такими у Європі, і досі використовують традиційний для них метод “4-х квіток”. У той же час, Східноєвропейська школа, яка багато в чому розвивалася незалежно, використовує, з нашої точки зору, простіший і набагато адекватніший метод виконання промірів. Серед сучасних опрацювань роду, в яких також дотримано вимірювання повної довжини колоска, є, наприклад, монографічне опрацювання роду у флорі Південної Америки (Stančik, 2004; Stančik, Peterson, 2007). За відсутності напрацювань у галузі систематики роду Е. Гаккелем у Південній Америці, доречність вимірювати колоски від основи до кінчика останньої квітки не викликала в авторів жодних сумнівів.

Дотепер у європейській літературі існує плутанина щодо розмірів колоска через те, що далеко не всі автори описують, у який спосіб вони виконували проміри. У зв'язку з цим, вважаємо за доцільне навести перелік праць, в яких чітко вказано, що розміри колосків виміряні за принципом 4-х квіток (Hackel, 1882; Auquier, 1974; Markgraf-Dannenberg, 1980; Wilkinson, Stace, 1991; Foggi et al., 2000, 2012; Penksza, 2005; Arndt, 2008; Ortúñez, Fuente, 2010; Šmarda et al., 2007).

Одними з небагатьох складових колоска, стосовно промірів яких є певна однастайність – це розміри нижньої квіткової луски та ості. Оскільки перша та остання квітки в колоску можуть бути недорозвинені або мати вкорочену ость, більшість авторів (Bidault, 1968; Šmarda et al., 2007; Arndt, 2008), вимірюють другу від основи квітку в колоску та її ость, що повністю збігається і з нашими міркуваннями й підходами.

ДОВЖИНА/ВИСОТА ПАГОНІВ

Щодо промірів інших частин рослин, зокрема, висоти стебел та довжини листків, то розбіжності, хоч й існують, але не є настільки критичними, оскільки амплітуда варіювання цих показників, незалежно від способу їх вимірювання, є досить великою. Зазначені параметри добре відображають загальний габітус рослин і є невід'ємною складовою в описах видів, проте, як діагностичні, самостійно практично ніколи не використовуються.

Листок, як морфологічна структура, складається з піхви, язичка та листової пластинки, відповідно, з нашої точки зору, його довжина має вимірюватися в повному обсязі від його основи у вузлі (або зони куціння) до верхівки листової пластинки. Проте, деякі автори подають лише довжину листової

пластинки (Hroudová-Pučelíková, 1972) або окремо довжину піхви та листової пластинки (Toman, 1990). Якщо в зазначених роботах чітко вказано, що автори розуміють під довжиною листка, то в абсолютній більшості праць спосіб вимірювання та інтерпретація цього показника залишаються невідомими.

Окрім довжини листових пластинок та їхніх піхов, окремо варто згадати ознаку ступеня замкненості піхов, яку час від часу використовують для систематики вузьколистих костриць. Найкраще це питання висвітлено у відповідній статті Є. Б. Алексєєва (Алексєєв, 1972). У підсумку лише зазначимо, що поділ усіх костриць за цією ознакою на три групи навряд чи дозволяє використовувати ступінь замкненості піхов як діагностичну ознаку (за деякими виключеннями), натомість ця характеристика вигідно доповнює перелік ознак, які дозволяють судити про примітивність чи просунутість окремих груп роду.

Подібною до вимірювання листків є й проблема з вимірюванням висоти стебел. Як показало опитування, проведене автором, більшість респондентів асоціюють висоту стебла із загальною висотою рослини (оскільки це найвища структура) або з розмірами генеративного пагона, який вимірюють від основи (знову ж таки, зони кушіння) до верхівки волоті. У той же час, з точки зору морфології, стебло складається лише з вузлів і міжвузлів (соломини) й, відповідно, його належить вимірювати від основи лише до волоті. Саме так цей показник наводять, зокрема, М. Бідо (Bidault, 1968) та П. Шмарда зі співавторами (Šmarda et al., 2007).

Звісно, якби всі автори у своїх описах чітко писали, наприклад, “вегетативний пагін” чи “генеративний пагін”, то розбіжностей у розумінні їх розмірів не було б, однак, традиційно найбільш уживані терміни “листок” та “стебло” можуть бути проінтерпретовані дещо по-різному.

МОРФОЛОГІЯ СУЦВІТТЯ

Окрім загальної довжини волоті, чимало авторів намагалися використати як діагностичні низку інших параметрів суцвіття, зокрема, довжину першого та другого міжвузлів, кількість і довжину гілочок у різних вузлах, кількість колосків на гілочках різних порядків і загальну їх кількість. Висновки щодо таксономічної значущості зазначених ознак у роботах різних авторів виявилися досить відмінними, що, на нашу думку, залежало, насамперед, від вибору досліджуваних об'єктів. Так, після виконання внутрішньопопуляційних промірів (на прикладі *F. glauca* Lam. і *F. duriuscula* L.) та обрахунку співвідношення між зазначеними параметрами, М. Бідо (Bidault, 1968) дійшов висновку, що ці характеристики є занадто мінливими й, відповідно, не заслуговують на використання у біометричних дослідженнях. На противагу йому, Ч. Чані-Ковач і А. Горанскі (Csányi-Kovács, Horánszky, 1972), використовуючи подібну систему параметрів волоті вважають, що останні зручні для розділення видів. Проте, порівняння в роботі лише двох популяцій видів, які належать до цілком різних груп (*F. cinerea* Vill. і *F. pseudodalmatica* Krajina) хоч і демонструє відмінності, проте, робить непереконливим доведення того, що пропоновані авторами параметри волоті заслуговують на розгляд як діагностичні.

М. Вілкінсон і С. Стейс (Wilkinson, Stace, 1991) у морфологічних описах вузьколистих костриць Британських островів, разом з традиційним переліком ознак, пропонують використовувати показники відстані між I і II вузлом волоті та довжину ніжки колоска (pedicel). Остання, за їхніми спостереженнями, часто змінюється у різних частинах волоті з тенденцією до вкорочення в апікальній її частині. Водночас на гілочках волоті з єдиним колоском, довжина його ніжки здається дуже довгою, оскільки складно розрізнити де закінчується ніжка колоска й починається гілочка волоті. Щоб мінімізувати ефект такої мінливості, довжину ніжки колоска вимірювали тільки на найнижчій гілочці, тоді як апікальний колосок ігнорували. Попри всі обґрунтування, у ключі для визначення видів обидва показника майже не використовують, а там, де вказані – вони або корелюють з довжиною волоті, або поступаються за показовістю іншим ознакам, у зв'язку з чим ми відмовилися від їх використання.

Серед інших, у списку проаналізованих параметрів М. Томан (Tomán, 1990) наводить також кількість колосків на нижній гілочці, загальну кількість колосків, кількість апікальних одноколоскових гілочок і загальну кількість бічних осей. Однак, висока мінливість параметрів, яку доводить сам автор, знову ж таки змушує нас відмовитися від їх використання у власних дослідженнях.

Ми не відкидаємо, що в деяких групах видів параметри волоті можуть бути диференційними. Так, П. Шмарда зі співавторами (Šmarda et al., 2007), серед найважливіших діагностичних ознак видів ряду *Psammophilae* наводить довжину нижньої гілочки волоті та довжину міжвузлів. Нажаль, внесок цих параметрів у дискримінантні функції та їхня роль у розмежуванні таксонів ніде більше в тексті не обговорюються, що, знову ж таки, схилиє нас розглянути всі вище перелічені параметри волоті лише як потенційні для використання у систематиці вузьколистих костриць.

ЕПІДЕРМА

Від 50-х років минулого століття у пошуку альтернативних методів і нових діагностичних ознак у систематиці роду починають активно використовувати дослідження мікроморфології епідерми листка. З огляду на отримані результати (з позицій їхнього внеску у вивчення філогенії та таксономії роду), можна виокремити два основних напрями досліджень: вивчення загальної морфології епідерми та морфометрії продихів.

Загально визнаними ознаками мікроморфології листових поверхонь, які мають таксономічне значення є: кількість, форма та розміщення довгих і коротких клітин епідерми, продихів, кремнієвих включень (silica bodies) (або скрем'янілих клітин), коркових клітин, сосочковидних клітин (crown cells), шпиків (prickles) та трихом (trichomes).

Уже від перших робіт, де як диференційну ознаку використовували будову епідерми, стало зрозуміло, що відмінності в розміщенні та співвідношенні різних клітин можна знайти лише у видів, які досить віддалені філогенетично, тоді як у споріднених таксонів (наприклад, *F. sulcata* Neck.

(= *F. rupicola*), *F. valesiaca* та *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb. у А. Горанські (Hogranszky, 1954)) епідерма є дуже подібною і може різнитися лише за розмірами клітин. На думку А. Горанські (Hogranszky, 1954), на показники епідерми може впливати водний режим, а з наведених автором прикладів видно, що розміри клітин пропорційно зменшуються із загальними розмірами рослин. М. Бідо (Bidault, 1964) дещо інакше пояснює таке варіювання. На прикладі трьох видів групи *F. glauca* agg., він доводить, що в більшості випадків тенденція до збільшення розмірів клітин пов'язана зі збільшенням плоїдності особин, щоправда, висока варіабельність показників, знову ж таки, не дозволяє робити однозначні висновки.

Дещо краще структуру епідерми застосовувати для визначення широколистих костриць, які еволюційно є більш давньою групою роду. Так, А. Юон (Huon, 1965) доводить доцільність розглядати *F. pratensis* Huds. і *F. arundinacea* Schreb. у ранзі самостійних видів на підставі будови саме епідерми стеблових листків і нижніх квіткових лусок. Однак, для вузьколистих костриць таких переконливих результатів так і не було отримано.

Після певного “затишшя”, із розвитком новітніх технологій дослідники знову повернулися до спроб використати морфологічні ознаки епідерми як діагностичні. Проте, отримані результати черговий раз довели, що у випадку близько споріднених видів, структура епідерми не дає достатніх підстав для їх розділення (Pils, 1984; Foggi et al., 2006).

Як підсумок, наведемо результати, викладені іспанськими авторами Е. Ортуньєс і В. Фуенте (Ortúñez, Fuente, 2010) в одній з найкращих робіт, де ознаки епідерми використані як систематичні. Методами сканувальної електронної мікроскопії була досліджена мікроморфологія листових поверхонь і нижніх квіткових лусок 64 видів роду у флорі Піренейського півострова. Була підтверджена таксономічна значущість мікроморфологічних ознак у систематиці роду *Festuca* на підродовому рівні та, іноді, на рівні окремих секцій. Тоді як у межах підроду *Festuca* (секцій *Festuca*, *Aulaxyper* та *Eskia*) більшість ознак є уніфіковані, що підтверджує монофілію вузьколистих костриць.

Таким чином, ознаки наявності, співвідношення та розміщення певних клітин епідерми є більш важливі під час оцінки філогенетичних зв'язків роду, ніж для таксономії окремих груп, зокрема вузьколистих костриць.

На противагу вищезазначеним показникам, розміри проростків усе частіше використовують в описах видів.

У пошуках зв'язку між плоїдністю та розмірами різних частин рослин (на прикладі видів *F. glauca* agg. і var. *duriuscula*), М. Бідо (Bidault, 1968) одним з перших виявив чітку позитивну кореляцію між збільшенням плоїдності, низкою морфометричних показників і розмірами проростків, що згодом підтвердив і Г. Пілс (Pils, 1984). Аналізуючи мінливість будови епідерми листка він зазначає, що проростки є найзручнішими й найпоказовішими в роботі. Особливо велика різниця у розмірах замикальних клітин була ним виявлена між диплоїдними та гекса- й октоплоїдними рослинами, тоді як між самими поліплоїдами відмінності були дещо менш виразними.

Якщо висновки щодо прямого зв'язку між розмірами різних частин рослин і рівнем плоідності багато в чому є дискусійними (Bidault, 1968; Pils, 1984; Arndt, 2008), то майже повна однастайність щодо такої кореляції між плоідністю та розмірами продихів схиляє нас найближчим часом звернутися до вивчення цього питання на прикладі видів роду *Festuca* у флорі України.

Так чи інакше, у сучасних опрацюваннях роду параметри епідермісу все частіше стають окремим пунктом в описах видів. Чимало авторів досить переконливо використовують довжину замикальних клітин продихів у своїх ключах (Pils, 1984; Wilkinson, Stace, 1991; Arndt, 2008), а фотографії сканованих поверхонь листових пластинок доповнюють рисунки морфологічної та анатомічної будови видів (Stančík, Peterson, 2007; Ortúñez, Fuente, 2010).

II. КІЛЬКІСТЬ ОЗНАК. ФОРМАТ ДАНИХ

Навряд чи можна перерахувати всі ознаки, що використовують у світовій практиці систематики роду, оскільки їх перелік буде істотно залежати як від видового складу роду на досліджуваній території, так і географічних масштабів опрацювань.

Попри те, що необхідність одночасного використання для визначення видів цілої сукупності ознак є давно доведеною, спроби виокремити з них мінімальну кількість, тим не менше, час від часу мають місце. Як крайній варіант такої мінімізації можна згадати роботу А. Горанські (Horanszky, 1960), який для визначення угорських таксонів з групи *F. valesiaca* agg. запропонував використовувати лише одну ознаку – довжину ості. Незважаючи на математичні викладки, використання для обрахунків для трьох видів лише 20 зразків рослин, змушують досить скептично ставитися до авторських доведень. Більше того, як показує наш досвід, чимало ознак, які добре працюють на регіональному матеріалі, у разі розширення регіону досліджень можуть істотно втрачати свою таксономічну значущість, що зокрема спостерігалось нами й стосовно довжини ості.

Багато в чому вибір оптимальної кількості ознак і методів/способів їх аналізу залежить від поставленої мети. Вдалим прикладом щодо співвідношення кількості ознак і кінцевого результату є робота канадських авторів з вивчення різноманітності костриць Північної Америки (46 видів) (Aiken et al., 1997). Загалом у роботі використано 80 показників, серед яких як кількісні, так і якісні ознаки. При цьому значна частина з них призначена для описів широколистих костриць, різноманітність яких у Північній Америці є істотно більшою, ніж у Східній Європі (тут ми маємо на увазі всі види, що не належать до типового підроду *Festuca*, який уміщує власне вузьколисті види). У той же час для вузьколистих видів роду передбачено лише близько 25 параметрів, з яких приблизно половина може бути використана для вивчення мінливості, тоді як решта є константними в межах виду або цілого видового агрегату (наприклад, колір листків, ступінь замкненості піхов, наявність кореневищ тощо). Велика кількість ознак, використаних у роботі, зумовлена передусім її кінцевою метою – створення цифрового ключа для визначення

видів і формування уніфікованих описів цих видів, які складаються спеціальною програмою. Збір та аналіз даних у цій роботі розраховані на використання пакета програм DELTA (Description Language for taxonomy) (формат внесення описових даних) та INTKEY (інтерактивна ідентифікація зразків і порівняння таксонів (комп'ютерний ключ для визначення)). Завдяки такому підходу створена велика електронна база даних, в якій заданою програмою складені описи всіх видів роду за єдиною схемою, куди, разом з назвою, синонімією та описовими характеристиками видів, включені також дані щодо хромосомних чисел, екологічної приуроченості, поширення виду та ілюстрації (<http://delta-intkey.com/festuca/>). Це одне з наймасштабніших опрацювань роду у світі, проте, варто зазначити, що такі питання як мінливість ознак, перекриття діагностичних показників різних видів чи явища гібридизації в окремих групах тут не розглядаються – це, фактично, якісний конспект роду, без обговорення “критичних” питань.

Загальний перелік ознак і система кодування якісних ознак, які були розроблені нами для видів роду *Festuca* флори України, а також безпосереднє опрацювання даних у нашому випадку є істотно відмінними від канадських. І справа тут не у відсутності пакету програм, а в іншій меті, яку ми ставимо перед собою. Так, у канадських дослідників поділ на класи/градації якісних ознак зроблений для використання їх у ключі та для загальної характеристики виду, тоді як у нашій роботі такий поділ спрямований передусім на вивчення мінливості показників у популяціях та особливостей диференціації видів.

Також варто зазначити, що окрім переліку ознак, обов'язкових для вивчення у всіх видів роду, для кожної групи споріднених видів (агрегатів або рядів) нами був складений спеціальний список характеристик, який дозволяє врахувати максимальну кількість діагностичних ознак, властивих лише тій чи іншій групі видів. У перспективі наші бази даних мають всі підстави бути використаними для електронних ключів, однак це справа майбутнього, оскільки в Україні ревізія роду ще триває.

Для порівняння згадаємо також низку інших робіт. Так, М. Томан (Tomán, 1990) використовує 22 морфометричні ознаки для 6 таксонів з різних видових агрегатів; П. Шмарда зі співавторами (Šmarda et al., 2007) – 14 ознак для 6 споріднених таксонів; Д. Станчік і П. Петерсон (Stančík, Peterson, 2007) – 26 морфологічних і 5 анатомічних ознак для 56 видів роду Південної Америки; Б. Фодджі зі співавторами (Foggi et al., 2006) враховує 20 ознак для порівняння 2-х споріднених видів Середземномор'я. Як бачимо, кількість використаних ознак істотно залежить від того, наскільки близькоспорідненими є таксони, які аналізують у цих роботах. Як правило, чим віддаленішими філогенетично є аналізовані види та чим більшою є їх кількість, тим більшою буде кількість критеріїв, за якими їх порівнюють.

III. РОСЛИННИЙ МАТЕРІАЛ – ПОХОДЖЕННЯ ТА ОБ'ЄМ

Попри величезний поступ у новітніх технологіях з електронної мікроскопії, нумеричних чи молекулярно-генетичних методів, чимало сучасних

авторів недооцінюють того факту, що отриманий ними результат першочергово залежатиме від походження та кількості опрацьованого матеріалу. На цьому ще понад півстоліття тому наголошував М. Бідо (Bidault, 1968), якого без перебільшення можна зарахувати до класиків з вивчення систематики роду *Festuca*. У загальному огляді таксономії роду у Європі автор зазначає, що “цілком очевидно, що ми маємо розглядати проблему таксономії з допомогою достатньої кількості відібраних зразків, щодо яких має бути достеменно відомим їх географічне походження та місце в певному рослинному угрупованні. Усупереч практики, яка має місце серед подібних робіт, ми вирішили особисто зібрати матеріал для досліджень...” (с. 222-223). Під час роботи в Приморських і Північних Альпах він зазначив, що наявність доробку з боку інших авторів у цьому регіоні істотно полегшує роботу та, незважаючи на це, “ботанік, який має певний досвід у роді *Festuca* і який знає про труднощі та робочі ризики, одразу може зрозуміти повільність подібних досліджень...” (с. 223). Відповідно, щоб не втратити якості роботи, він обирає порівняно невелику територію, де одночасно представлена велика кількість екологічних ніш і різноманітних таксонів. Серед ключових засад роботи з вузьколистими кострицями М. Бідо зазначає, що 1) збір матеріалу має відбуватися в межах окремих/індивідуальних рослинних асоціацій і 2) кількість зразків має становити щонайменше 10-20 рослин (у примітці автор зазначає, що достовірнішим було б вивчення 50-100 зразків, але це б дуже сповільнило роботу й зменшило кількість досліджених таксонів). “Таким чином [ці 20 рослин] це зразок [вибірка] у статистичному розумінні й **популяція за біологічним змістом**... Ми наполягаємо на цій точці зору, оскільки вона дійсно є фундаментальною для продовження наших досліджень. Дотепер систематики головним чином використовували для таксономічних досліджень матеріали, що зберігаються у гербарних фондах і походять з різних регіонів” (с. 225). Червоною ниткою крізь усю роботу проходить обговорення (аналіз) саме популяцій, як з позицій потоку генів (генетична популяція, її межі, явище гібридизації), так й аналізу мінливості (внутрішньо- та міжпопуляційної), впливу на диференціацію популяцій екологічних факторів і таксономічної значущості того, що покладено в основу розуміння/опису виду (індивід, розрізнена сукупність рослин чи популяція).

Що ж змінилося відтоді? Порівняння низки робіт провідних систематиків роду за походженням та обсягами опрацьованого в них рослинного матеріалу представлено в таблиці. У ній наведені роботи, які можуть претендувати на статус монографічних опрацювань роду або окремих таксономічних груп (“Флори” та “Визначники”, які не містять розділу “матеріали й методи” до уваги не брали). З таблиці добре видно, що в абсолютній більшості праць базовим матеріалом для вивчення систематики роду є ніщо інше як матеріали гербарних фондів (у сенсі розрізненні поодинокі збори, зроблені різними авторами з різних територій і в різні часи). Безумовно, вони мають бути опрацьовані – це одна з базових вимог до такого типу робіт, однак, у випадку вивчення критичних таксономічних груп, виключно популяційний підхід

Порівняння робіт за походженням та обсягами опрацьованого рослинного матеріалу

Автор	Регіон та об'єкти досліджень	К-сть таксонів	К-сть зразків	Походження матеріалу
Bidault, 1968 за матеріалами дисертаційної роботи	Вузьколисті костриці південного сходу Франції	20	близько 900	63 популяції
Б. Ахтаров, 1953	Рід <i>Festuca</i> у Болгарії	23	не вказана	матеріали фондів
М. Toman, 1976	<i>F. rupicola</i> та <i>F. valesiaca</i> у Богемії (Чехія)	2	683 + 491	38 популяцій <i>F. rupicola</i> та 28 популяцій <i>F. valesiaca</i>
М. Toman, 1990	Вузьколисті костриці Богемії (Чехія)	6	500	популяції по 15-20 зразків
М. Pawlus, 1983	Вузьколисті костриці Польщі	15	2.000	матеріали фондів
G. Pils, 1984; за матеріалами дисертаційної роботи	<i>Festuca valesiaca</i> agg. в Австрії та Південному Тиролі		не вказана	вибірки по 3-10 особин
S. Aiken, S. Darbyshire, L. Lefkovitch, 1985	Вузьколисті костриці Канади	18	на кожен вид по 5 рослин	матеріали фондів
S. Aiken et al., 1997	Рід <i>Festuca</i> Північної Америки	46		матеріали фондів
М. Wilkinson, C. Stace, 1991	Вузьколисті костриці Британії	11	не вказана	18 гербаріїв і приватні збори; згадок про вибірки нема
B. Foggi et al., 2006	<i>F. inops</i> та <i>F. gracilior</i> Середземноморське узбережжя Іспанії, Франції та Італії	2	178 власних зборів + 1000 фондових	матеріали фондів + 20 вибірок по 6-12 зразків
B. Foggi et al., 2012	<i>F. alpina</i> agg. у гірських системах Європи	2	298	37 вибірок по 4-14 зразків (30 власних зборів і 7 з фондів)
S. Arndt, 2008 – дисертаційна робота	<i>Festuca valesiaca</i> agg. у Центральних Альпах	9	800	гербарні фонди + власні збори (не популяції)
D. Stančík, P. Peterson, 2007	Рід <i>Festuca</i> ; високогірні луки Південної Америки	62	2500	гербарні фонди + власні збори (популяції не згадуються)
P. Šmarda, 2007	<i>Festuca</i> ser. <i>Psammophilae</i> у Центральній Європі	6	451	Власні збори по 1-4 зразки (максимум 14) з локалітету
І. Беднарська, 2007; дисертаційна робота	Рід <i>Festuca</i> у флорі західних регіонів України	28	5000 власних зборів + фондові	156 популяцій (по 15-30 зразків) + матеріали фондів

і тільки достатньо численні вибірки можуть слугувати об'єктом досліджень. Проте, зміст, який вкладають деякі автори у розуміння популяцій, є занадто спрощеним. Так, у деяких роботах терміном “популяція” називають будь яку сукупність рослин одного виду незалежно ні від кількості зразків (3-5, максимум до 15) (Pils, 1984; Foggi et al., 2006, 2012; Bagheri Shabestari et al., 2010), ні від їх походження (гербарні фонди чи збір у природі).

Методологічно з цього списку дуже вирізняється робота М. Томана (Toman, 1976, 1990), який є одним з небагатьох авторів, які працювали дійсно з популяціями. Окрім зборів вибірок по 15-20 зразків, він також культивував рослини на дослідних ділянках з різним типом ґрунту з метою вивчення впливу на них як екологічних умов, так і змін параметрів у різні роки. І хоча з багатьма положеннями його праць ми не згодні, сама по собі дискусія можлива, оскільки концептуально це одна з найближчих до нашої роботи праць за постановкою питань щодо вивчення мінливості популяцій/видів і факторів, які на них впливають. Серед “мінусів”, з нашої точки зору, є відсутність первинних даних у таблицях автора щодо окремих популяцій (подані лише середні значення для виду). Також набагато інформативнішим було б порівняння між собою видів однієї групи, тоді як М. Томан (Toman, 1990) аналізує по 2 види з кожного агрегату (*F. glauca* agg., *F. valesiaca* agg., *F. ovina* agg.). З позицій сучасної систематики відмінність між ними вже давно доведена, однак, повторимося, з позицій методики, ця робота заслуговує на особливу увагу.

М. Томан (Toman, 1976, 1990) був не єдиним, хто практикував культивування рослин. Проте, переважна більшість авторів створювали живі колекції не для вивчення впливу на рослини певних факторів, як це робив, зокрема й М. Бідо (Bidault, 1968), а з метою використання їх для подальших молекулярно-цитогенетичних досліджень (Pils, 1984; Šmarda et al., 2007; Arndt, 2008).

IV. ЧАС ВІДБОРУ ЗРАЗКІВ

Згідно зі спостереженнями, які провів М. Томан (Toman, 1990) протягом 40 днів від 10.05 до 20.06 (5 повторних зборів) і виклав у відповідній таблиці, добре видно, що вже 22 травня практично всі органи рослин є повністю сформовані (до кінця сезону зміни їхніх розмірів не перевищують 5%). Виключення становить висота стебел і довжина листків. За нашими спостереженнями, ріст генеративних пагонів різко сповільнюється перед фазою цвітіння, саме цвітіння та плодоношення тривають порівняно недовго – близько 10-15 днів, після чого стебла всихають. Слід мати на увазі, що деякі з показників, наприклад, кількість колосків на волоті або довжина волоті, за даними автора в другій половині вегетаційного сезону зменшуються, але в цьому випадку йдеться не про зміни параметрів одного пагона, а про зменшення середніх параметрів генеративних пагонів, які цвіли істотно пізніше (під кінець червня) і сформувалися, відповідно, за менш сприятливих умов. Щодо довжини листків, то це дійсно досить динамічна ознака – за даними канадських авторів (Ramesar-Fortner, Aiken, Dengler, 1995) та М. Янісової, (Janišová, 2006) їх ріст триває протягом усього вегетаційного сезону (150-200 днів).

Підсумовуючи всі вищевикладені дані можна дійти висновку, що морфометричні показники рослин, які були зібрані протягом 15-20 днів від початку цвітіння до плодоношення, залишаються майже незмінними. Різниця в параметрах може бути виявлена лише за висотою стебел (якщо зразки зарано зібрані й рослини знаходяться у фазі виходу в трубку) і довжиною листків (які встигають подовжитися від травня до кінця червня-липня). Через велику мінливість, обидва показники як діагностичні використовують дуже рідко – вони швидше є описовими характеристиками, які допомагають описати габітус рослин.

Наприкінці літературного огляду вважаємо за доцільне подати перелік робіт, в яких, на наш погляд, найкраще описані матеріали й методи роботи з вузьколистими видами роду *Festuca*: Hackel, 1882; Bidault, 1968; Toman, 1990; Wilkinson, Stace, 1991; Foggi et al., 2000, 2006, 2012; Šmarda et al., 2007; Arndt, 2008.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

ПРОПОЗИЦІЯ АВТОРА ЩОДО ЗБИРАННЯ МАТЕРІАЛУ Й ВИМІРЮВАННЯ МОРФОМЕТРИЧНИХ ОЗНАК

I. ЗБИРАННЯ МАТЕРІАЛУ НА ЗАСАДАХ ПОПУЛЯЦІЙНОГО ПІДХОДУ

Принциповою позицією автора роботи та її відмінністю від більшості інших робіт у галузі систематики роду *Festuca* є розгляд природних популяцій як основного об'єкта досліджень. Підкреслимо, що популяції як системи є продуктом не тільки мінливості, але й добору, що визначає суттєву різницю між вивченням хаотичної сукупності зразків одного виду, наприклад, у гербарних фондах, і дослідженням популяційних вибірок.

Для розуміння процесів, які відбуваються в природних популяціях, найінформативнішими на сьогодні є молекулярно-генетичні методи досліджень. Однак усім цим дослідженням передують ґрунтовний збір інформації: ідентифікація рослин, порівняння їх з іншими, аналіз мінливості ознак, дискретності таксонів, висунення гіпотез щодо їх походження та спорідненості, що неможливе без вивчення їх морфологічної диференціації.

Межі популяції безпосередньо пов'язані з радіусом ефективного потоку діаспор і зони можливої панміксії. Літератури, присвяченої вивченню цього питання щодо видів роду *Festuca*, майже немає, тому ми керуємося загально-ботанічними даними стосовно злаків і подібних до них за біологією трав'яних багаторічників. Як показали результати досліджень європейських науковців (Пейл, 1982; Махнева, 1982; Zarzycki, 1983 (цит. за К. А. Малиновский и др., 1988), підтвержені вітчизняними дослідниками в Карпатах (Жиляєв, 1988; Дмитрах, 1989), закономірності анемофілії трав'яних багаторічників (у тому числі *F. rubra* s. l.) далеко не узгоджуються з уявленнями про надзвичайно великі відстані переносу пилку та насіння від материнських особин. Під час анемофілії майже весь пилок осідає поблизу (рідко на віддалі понад 2 м) батьківських особин. Необхідно також урахувати низьку життєздатність

пилку, що ще більше обмежує шанси перезаплення рослин, які істотно віддалені одна від одної. Тобто, обмежена інтенсивність ефективного потоку генів стримує панміксію, яка в чистому вигляді майже не існує й можлива лише в межах просторово невеликих груп, площа яких фактично не виходить за межі фітоценозів, що є вагомою підставою обирати як об'єкт дослідження саме ценопопуляцію.

Оскільки потік генів залежить не тільки від біологічних особливостей видів, але й від умов середовища, межі популяцій визначаються низкою просторових і часових факторів. У лучних фітоценозах на вертикальному профілі пологих схилів спостерігається високий (60-80%) ступінь трансгресії (накладання) спектрів пилкування. У цих угрупованнях потік генів має характер "естафети", яка об'єднує особини в єдину континуальну популяційну систему. У лісових і чагарникових фітоценозах, а також в умовах почленованої місцевості трансгресія сягає 10-15% або відсутня взагалі (Малиновский и др., 1988). В умовах макросхилів зі значним перепадом висот наявна також хронологічна ізоляція, коли в одного виду з підйомом угору відбуваються зміни феноритмів і запізнення фаз онтогенезу. Таким чином, популяції, розміщені на різних вершинах, по різні боки хребта або на істотно різних висотах і розділені, наприклад, великими лісовими масивами, є достовірно ізольованими, що, звичайно, не є абсолютним явищем, оскільки популяції є відкритими системами, але поповнення новою генетичною інформацією в цьому випадку має дуже обмежене значення. Відповідно, перешкоди вільному й рівномірному обміну генами між усіма особинами зумовлюють їх диференціацію у кожній окремій ценопопуляції.

Під час збору матеріалу, який репрезентує локальні популяції одного виду, ми керувалися двома ключовими засадами: перша – це наявність просторової ізоляції між ними, і друга – збір матеріалу в межах контуру однорідного фітоценозу. Гербарні збори здійснювали з урахуванням таких вимог:

1. Зразки рослин збирали у фазі цвітіння та початку плодоношення з повністю сформованою і добре розвиненою генеративною та вегетативною частинами. Виняток становлять зразки, зібрані в нетипових для виду умовах, коли рослини були в пригніченому стані або мали виражені відхилення від характерного для виду вигляду, що зазначено окремо.

2. Для виконання статистичних обрахунків середня кількість зразків у вибірці становила близько 25. Меншу кількість зразків збирали лише у випадку малочисельної популяції, або такої, що обмежена дуже невеликою територією (на острівних вапнякових відслоненнях, лісових галявинах тощо). Збори представлені фрагментами дернин, які зібрані на відстанях, достатніх для уникнення відбирання зразків з одного клону. Для щільнодернинних костріць така мінімальна відстань становила близько 2-х метрів, для кореневищних – 5-7 м (Смирнова, 1976). Якщо пробні площі були достатньо великі, то збори виконували на більших відстанях рендомним методом.

3. Для визначення екотопологічної диференціації видів в умовах мозаїчного мезорельєфу, збір матеріалу проводили в екологічно однорідних умовах.

4. Якщо візуально в межах одного фітоценозу можна було розрізнити кілька форм (наприклад, сизі й зелені), то кожен з них збирали як окрему вибірку, щоб уникнути потрапляння в одну вибірку споріднених видів.

II. АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК

Активний розвиток нумеричних методів таксономії сприяє, у свою чергу, розвитку такого напрямку досліджень як фенетика популяцій, що базується на комплексному аналізі десятків найдрібніших ознак, багато з яких раніше могли не привертати уваги. Вивчення динаміки частот фенів у просторі й часі дозволяє вивчати певні аспекти структури популяцій, виділяти еколого-географічні раси, відновлювати історію походження і розвитку окремих популяцій і видів загалом. Методи варіаційної статистики, які при цьому використовують, дають можливість об'єктивізувати спостереження, достовірно оцінити та інтерпретувати дані.

Морфометричні проміри виконували стандартизованою металевою лінійкою з точністю до 1 см або 1 мм, залежно від вимірюваного показника, та стандартною лінійкою бінокулярної лупи з точністю до 0,1 мм.

Брали до уваги найкраще та повністю розвинені пагони. Недорозвинені, пожатілі та пагони з дефектами для виконання промірів не використовували.

Для кожної рослини було виконано та замальовано 3 (рідше 2) перерізи листових пластинок. Відповідно, на кожен зразок було відведено в статистичних таблицях по три рядки. Для кожного показника введено три значення, які охоплюють близько 70% діапазону його мінливості, тобто крайні значення були відкинуті, а з тих, що найчастіше трапляються, внесені менші, більші та середні показники.

Схема промірів основних морфометричних показників показана на рис. 2.

Виміри показників для всіх видів роду виконували за єдиною схемою та включали у статистичні таблиці в такому порядку (за колонками):

1. Номер зразка. Нумерація рядків за принципом: I зразок – 1.1, 1.2, 1.3, II зразок – 2.1, 2.2, 2.3 25.1, 25.2, 25.3 (відповідно, загалом 75 рядків на вибірку з 25 рослин).

2. Довжина листків (вегетативні пагони), см – відстань від основи (зони кушіння) до верхівки листка (довжина піхов і листових пластинок разом).

3. Висота пагону (генеративні пагони), см – відстань від основи стебла до верхівки волоті. Брали до уваги всі добре та найкраще розвинені пагони, за винятком найнижчих, які, часом, можуть утворювати окремий ярус.

4. Довжина волоті, мм – відстань від основи (найнижчий вузол) до верхівки. Брали до уваги всі наявні добре розвинені суцвіття.

5. Довжина колоска, 0,1 мм – відстань від основи нижньої колоскової луски до верхівки останньої верхівкової квітки (без ості) (тобто повна його довжина). Переваги вимірюванню колосків з певної частини волоті не надавали. Кількість промірів визначали відповідно до діапазону мінливості показника (у середньому 5-10 промірів).

6. Кількість квіток у колоску – включно з недорозвиненими квітками.

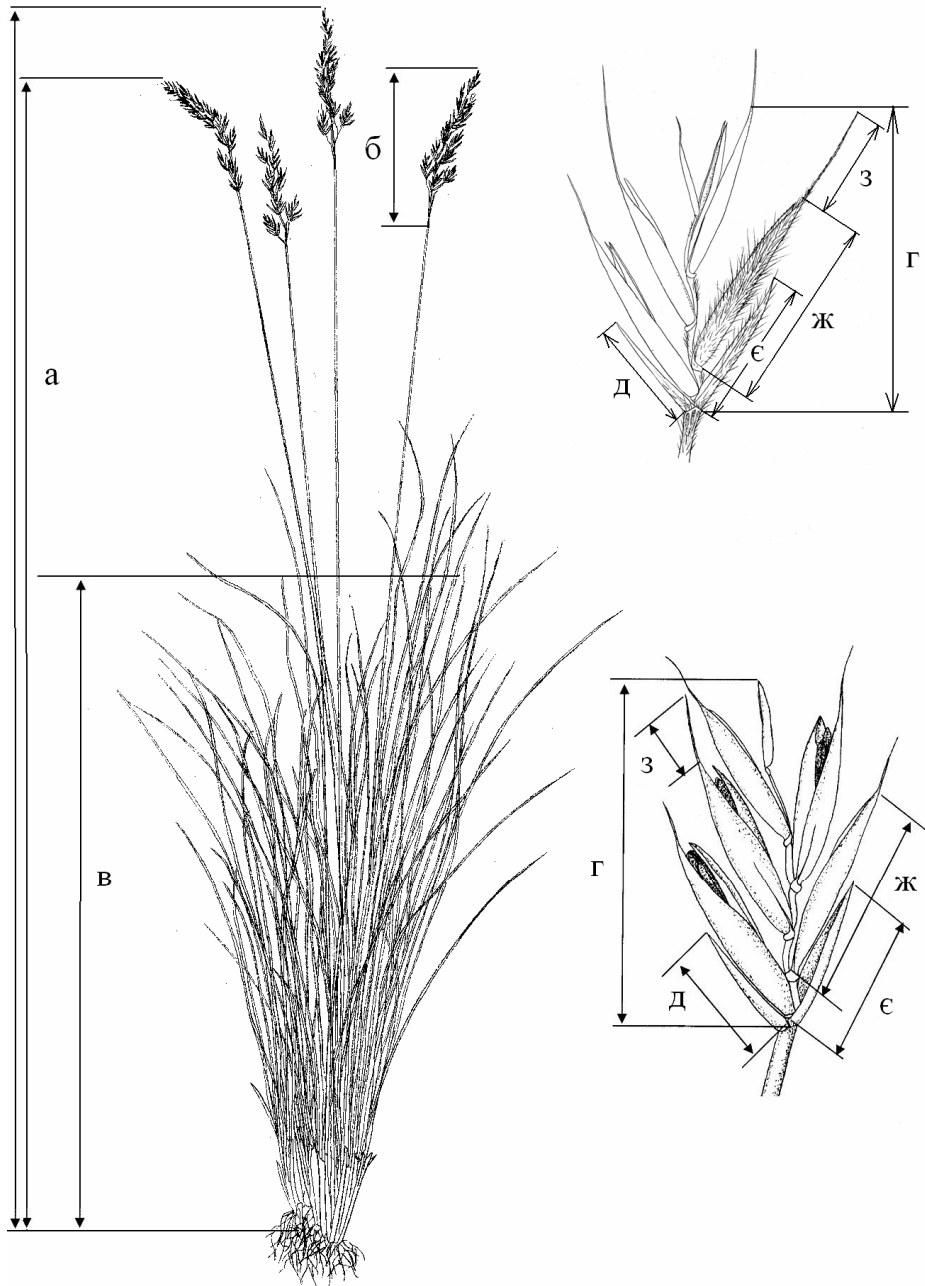


Рис. 2. Схема промірів основних морфометричних показників: а – висота пагона (на прикладі двох пагонів); б – довжина волоті; в – середня довжина листків; г – довжина колоска; д – довжина нижньої колоскової луски; е – довжина верхньої колоскової луски; ж – довжина нижньої квіткової луски; з – довжина ості (верхній колосок – *F. macutrensis* Zapał., нижній – *F. pallens* Host).

7. Довжина нижньої квіткової луски, 0,1 мм – відстань від основи до верхівки (без ості) другої квітки в колоску. Кількість промірів аналогічна до п. 5.
8. Довжина ості, 0,1 мм. Кількість промірів аналогічна до п. 7.
9. Довжина верхньої колоскової луски, 0,1 мм – відстань від основи до верхівки. Кількість промірів аналогічна до п. 5.
10. Довжина нижньої колоскової луски, 0,1 мм. Кількість промірів аналогічна до п. 9.
11. Опушення стебла під волоттю:
 - 0) голе;
 - 1) слабо шорстке;
 - 2) шорстке;
 - 3) шорстко опушене.
12. 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) густо довго опушена.

Таким чином, з огляду на всі вищевикладені переваги та недоліки у методичних підходах з вивчення вузьколистих костриць з боку різних дослідників, ми пропонуємо в майбутньому дотримуватися уніфікованих методичних засад у вивченні систематики роду *Festuca*, викладених нами зокрема у цій роботі.

-
- АЛЕКСЕЕВ Е. Б. Значение степени замкнутости листьев вегетативных побегов для систематики овсяниц группы *Festuca ovina* L. s. l. // Вестн. Моск. ун-та. Биол., почвовед. – 1972. – 5. – С. 48-51.
- АХТАРОВ Б. Родъ *Festuca* L. (Власатка) в България // Изв. на Бот. ин-т. – 1953. – С. 3-89.
- БЕДНАРСЬКА І. О. *Festuca macutrensis* Zapał.: 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. Рід *Festuca* L. (*Poaceae*) у флорі західних регіонів України. Автореф. дис. ... кандидата біол. наук / Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України. – К., 2007. – 21 с.
- ДМИТРАХ Р. І. Добовий режим пилювання анемофільних видів рослин угруповання *Festuca rubra* L. у Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1989. – 46, № 3. – С. 14-18.
- ЖИЛЯЕВ Г. Г. Границы растительных популяций в связи с характером опыления // “Экология популяций”: тез. докл. Всесоюз. совещ. – М., 1988. – С. 217-220.
- МАЛИНОВСКИЙ К. А., ЦАРИК Й. В., ЖИЛЯЕВ Г. Г., КОРЖИНСКИЙ Я. В., ДМИТРАХ Р. И. О выделении границ природных популяций растений // “Экология популяций”: тез. докл. Всесоюз. совещ. – М., 1988. – С. 45-47.

- СМИРНОВА О. В., ЗАУГОЛЬНОВА Л. Б., ТОПОРОВА Н. А. и др. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – С. 172-181.
- ТВЕРЕТИНОВА В. В. Род *Festuca* L. // Злаки Украины. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 265-320.
- ЦВЕЛЕВ Н. Н. Род овсяница (*Festuca* L.) в СССР // Новости системат. высших раст. – 1972. – Т. 9. – С. 15-46.
- ЦВЕЛЕВ Н. Н. Род *Festuca* L. // Флора европейской части СССР. – Т. 1. – Л.: Наука, 1974. – С. 253-269.
- ЦВЕЛЕВ Н. Н. Род *Festuca* L. // Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – С. 382-417.
- AIKEN S., LEFKOVITCH L. The taxonomic value of using epidermal characteristics in the Canadian rough fescue complex (*Festuca altaica*, *F. campestris*, *F. hallii*, “*F. scabrella*”) // Can. J. Bot. – 1984. – 62, № 9. – P. 1864-1870.
- AIKEN S., DARBYSHIRE S., LEFKOVITCH L. Restricted taxonomic value of leaf sections in Canadian narrow-leaved *Festuca* (*Poaceae*) // Canad. J. Bot. – 1985. – 63. – P. 995-1007.
- AIKEN S., DALLWITZ M., MCJANET C., CONSAUL 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.
- AIKEN S., DALLWITZ M., MCJANET C., CONSAUL L. *Festuca* of North America Descriptions, Illustrations, Identification, and Information Retrieval // <http://delta-intkey.com/festuca/> (22.05.2013).
- ARNDT S. Novelties in the *Festuca valesiaca* group (*Poaceae*) from the central Alps // Plant Systematics and Evolution. – 2008. – Vol. 271, Issue 3-4. – P. 129-142.
- AUQUIER P. Biosystématique, taxonomie et nomenclature du groupe de *F. ovina* L. s. l. (*Poaceae*) en Belgique et dans quelques régions voisines: D. Sc. thesis of the University of Liege, 1974. – 441 pp.
- BAGHERI SHABESTARI E., SHEIDAI M., ASSADI M., AMINI T. Species relationships in *Festuca* (*Poaceae*) of Iran // Gene Conserve. – 2010. – Vol. 9, Issue 38. – P. 1-9.
- BIDAULT M. Relations entre la polyploïdie, les longueurs des cellules épidermiques et le diamètre des grains de pollen chez quelques types de *Festuca ovina* L. s. l. // Bull. Soc. Bot. Fr. – 1964. – 111. – P. 111-119.
- BIDAULT M. Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France // Rev. Cytol. et Biol. Vég. – 1968. – 31. – P. 217-356.
- CSÁNYI-KOVÁCS CS., HORÁNSZKY A. Charakterisierung der *Festuca*-Populationen Aufgrund der Merkmale der Rispe // Ann. Univ. Sei. Budapest., Sect. Biol. – 1973. – 315. – P. 67-74.
- DUBÉ M., MORISSET P. La variation des caractères épidermiques foliaires chez le *Festuca rubra* sensu lato (*Poaceae*) dans l’est du Canada // Canad. J. Bot. – 1995. – 74. – P. 1425-1438.
- DUBÉ M., MORISSET P. La plasticité phénotypique des caractères anatomiques foliaires chez le *Festuca rubra* L. (*Poaceae*) // Canad. J. Bot. – 1996. – 74. – P. 1708-1718.
- FOGGI B., SIGNORINI M., ROSSI G. The genus *Festuca* in Italy // Bocconea. – 2003. – 16 (1). – P. 55-64.
- FOGGI B., GHERARDI M., SIGNORINI M., ROSSI G., BRUSCHI P. *Festuca inops* and *Festuca gracilior* (*Poaceae*): are they two different species? // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2006. – 151. – P. 239-258.
- FOGGI B., PAROLO G., ŠMARDAP., COPPI A., LASTRUCCI L., LAKUŠIĆ A., EASTWOOD R.,

- ROSSI G. Revision of the *Festuca alpina* group (*Festuca* section *Festuca*, Poaceae) in Europe // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2012. – 170. – P. 618-639.
- HACKEL E. Monographia Festucarum Europaeorum. – Kassel-Berlin, 1882. – 216 S.
- HORÁNSZKY A. Die Kenntnis der *Festuca*-Arten auf Grund der Blattepidermis // Acta. Bot. Acad. Sci. Hung. – 1954. – 1. – S. 61-87.
- HORÁNSZKY A. Statistical studies on *Festuca* species (Preliminary publication) // Ann. Univerz. Sci. Budapest. Sect. Biol. – 1960. – 3. – P. 225-227.
- HROUDOVÁ-PUČELÍCOVÁ ZD. A comparative study of the ecology of *Festuca valesiaca* Gaudin and *Festuca rupicola* Heuff. // Folia geobot. et phytotaxon. – 1972. – 7, № 1. – P. 53-79.
- HUON A. Caractères épidermiques distinctifs des ssp. *arundinacea* (Schreb.) Hack. et *pratensis* (L.) Hack. du *Festuca elatior* (L.) Hack. // Bull. Soc. Bot. – 1965. – 112, № 1-2. – P. 37-42.
- JANIŠOVÁ M. Tiller demography of *Festuca pallens* Host (*Gramineae*) in two dry grassland communities // Polish Journal of Ecology. – 2006. – 53(2). – P. 1-11.
- MARKGRAF-DANNENBERG I. *Festuca* L. // Flora Europaea. Cambridge, Univ. Press. – 1980. – 5. – P. 125-153.
- ORTÚÑEZ E., FUENTE V. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (*Poaceae*) in the Iberian Peninsula // Plant Syst. Evol. – 2010. – 284. – P. 201-218.
- PAWLUS M. Systematyka i rozmieszczenie gatunków grupy *Festuca ovina* L. w Polsce // Fragm. flor. et geobot. – 1983 (1985). – 29, № 2. – S. 219-295.
- PENKSZA K. *Festuca vojtkoi*, a new *Festuca* species from Hungary // Acta Botanica Hungarica. – 2005. – 47 (1-2). – P. 137-143.
- PILS G. Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol // Phytol. – 1984. – 24, № 1. – S. 35-77.
- RAMESMAR-FORTNER N., AIKEN S., DENGLER N. Phenotypic plasticity in leaves of four species of arctic *Festuca* (*Poaceae*) // Can. J. Bot. – 1995. – 73. – P. 1810-1823.
- ŠMARDÁ P., ŠMERDA J., KNOLL A., BUREŠ P., DANIHELKA J. Revision of Central European taxa of *Festuca* ser. *Psammophilae* Pawlus: morphometrical, karyological and AFLP analysis // Plant Systematics and Evolution. – 2007. – 266. – P. 197-232.
- ŠMARDÁ P. *Festuca* ve střední Evropě // <http://www.sci.muni.cz/botany/systemgr/download/Festuca/FestCSSR.pdf> (22.05.2013).
- STANČÍK D., PETERSON P. A revision of *Festuca* (*Poaceae*: Loliinae) in South American paramos. – Smithsonian Contributions from the United States National Herbarium, Vol. 56 (including 97 figures). Washington, DC: Smithsonian Institution Scholarly Press, 2007. – 184 p.
- STOHR G. Der formenkreis der *Festuca ovina* L. in Mitteldeutschen Trockengebiet // Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenb. – 1955. – 4. – S. 729-746.
- STOHR G. Gliederung der *Festuca-ovina*-Gruppe in Mitteldeutschland unter Einschluss einiger benachbarter Formen // Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenb. – 1960. – 9. – S. 393-414.
- TOMAN M. Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Populationsstruktur und zur Taxonomie von *Festuca* Sect. *Festuca* in Böhemen (ČSSR) // Feddes repert. – 1990. – 101, № 1. – 2. – S. 1-40.
- WILKINSON M., STACE C. A new taxonomic treatment of the *Festuca ovina* L. aggregate (*Poaceae*) in the British Isles // Bot. J. Linn. Soc. – 1991. – 106. – P. 347-397.
- ZAPAŁOWICZ H. *Festuca polonica* // Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie (Sci. Nat.). – 1904. – 2. – S. 303.

ZAPAŁOWICZ H. Krytyczny przegląd roślinności Galicyi // Rozpr. Wydz. Mat.-Pryr. Akad. Umiejętności. – 1906. – 1. – S. 58-72.

ZAPAŁOWICZ H. Nonnullae species et varietates plantarum novae // Kosmos. – 1910. – 35 (7-9). – P. 782-786.

ОБЗОР МЕТОДИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ И ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ИЗУЧЕНИИ УЗКОЛИСТНЫХ ОВСЯНИЦ (*FESTUCA* L. SUBGEN. *FESTUCA*). I. ОПИСАТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

И. А. БЕДНАРСКАЯ

Одной из наибольших проблем в изучении систематики рода *Festuca* L. являются трудности при сравнении данных, полученных разными авторами с использованием ими различных методик. В работе представлен сравнительный анализ методических подходов к изучению морфологии узколистных овсяниц в мировой практике за последние 130 лет. Обсуждаются преимущества и недостатки способов измерения размеров колоска (с учетом длины четырех цветков и полной длины), длины вегетативных и генеративных побегов, параметров метелки, эпидермы и ряда других важных диагностических признаков. Особое внимание уделено вопросу происхождения и объема растительного материала. Изложены принципы выполнения измерений в собственных исследованиях, а также популяционный подход во время сбора материала.

Ключевые слова: *Festuca* L. subgen. *Festuca*, морфология, диагностические признаки, методические подходы

REVIEW OF THE METHODOLOGICAL APPROACHES AND DIAGNOSTIC FEATURES IN THE STUDY OF THE FINE LEAVED FESCUES (*FESTUCA* L. SUBGEN. *FESTUCA*). I. DESCRIPTIVE MORPHOLOGY

I. A. BEDNARSKA

One of the biggest problems in studying of the taxonomy of the genus *Festuca* L. is a difficulty in compare data obtained by different authors through their use of different methods. This paper presented a comparative analysis of methodological approaches to study the morphology of the narrow-leaved fescues in the world over the past 130 years. The advantages and disadvantages of methods of measuring the size of spikelets (including the length of four flowers and full length), length of vegetative and generative shoots, parameters of panicle, epidermis and a number of other important diagnostic features are discussed. Particular attention is paid to the origin and volume of plant material. The stated principles of implementation measurements in own studies and proved a population approach during the collection of the material.

Key words: *Festuca* L. subgen. *Festuca*, morphology, diagnostic features, methodological approaches

Надійшла 17.08.2012

Прийнята до друку 12.12.2012

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