

Ю.Й. КОБІВ

Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна  
yukobiv@gmail.com

## ТИПИ І ПРИЧИНИ РАРИТЕТНОСТІ НА ПРИКЛАДІ ВИДІВ РОСЛИН УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

*Ключові слова: рідкісні види, популяція, раритетність, Українські Карпати*

### Вступ

Популяції видів, які входять до складу рослинних угруповань, істотно різняться за чисельністю особин. Деякі представлені великою кількістю особин і є домінантами, натомість більшість із них — малочисельні. Така закономірність просторового розподілу рясності видів спостерігається на будь-яких територіях, зокрема у великих регіонах, виділених на підставі як природних критеріїв, так і адміністративного поділу. При цьому рясність певного виду в різних частинах його ареалу може істотно різнитися, що стосується й щільності його особин у різних угрупованнях.

Таким чином, тривіальність чи раритетність здебільшого не є видоспецифічними ознаками, а значною мірою залежать від особливостей аналізованої території. Не існує й чітких меж поміж «звичайними» й рідкісними видами. Крім того, більшість видів є рідкісними, принаймні у певній частині їхніх ареалів [33]. Для виокремлення рідкісних видів застосовуються чисельні критерії, наприклад, за результатами картування визначається частка квадратів, де трапляється той чи інший вид [26], або ж порівнюються розміри їхніх ареалів чи показники рясності (або чисельності) [20]. Різні автори пропонують вважати рідкісними всі види, що трапляються у частці квадратів, яка не перевищує 2,9 % [38] чи 5 % [26, 32] від їх загальної кількості на розглянутій території. За відсутності матеріалів хорологічного картування К. Дж. Гестон [20] радить із загального видового складу території, про яку йдеться, вважати рідкісними 25 % видів із найменшими площею поширення і чисельністю.

Хоча «в основному навколишній світ сформований власне звичайними видами» [21, с. 14], приблизно від початку ХХ ст. значний інтерес для науковців становлять рідкісні види. Їх дослідження не обмежується суто природоохоронною метою, а скероване на розкриття причини обмеженого поширення.

Ця стаття є спробою узагальнення даних щодо вивчення рідкісних видів судинних рослин Українських Карпат вітчизняними дослідниками [3, 5—7, 9—12] з урахуванням теоретичних підходів до проблеми раритетності, розроблених протягом останніх десятиліть американськими [18, 37], західноєвропейськими [20, 35] та австралійськими [33] науковцями.

© Ю.Й. КОБІВ, 2010

## Характеристика раритетності видів рослин Українських Карпат

Міжнародний союз охорони природи (МСОП — IUCN) визнав Карпати одним із центрів рослинного різноманіття й ендемізму всеєвропейського масштабу [15]. На Українські Карпати припадає близько 11 % площі карпатської гірської системи. Флора Українських Карпат вирізняється багатством і своєрідністю, зокрема ендемізмом [10], а в межах України за кількістю ендемічних видів поступається лише флорі Криму. В Українських Карпатах трапляється 1997 аборигенних видів і підвидів судинних рослин: це майже половина (49,9 %) складу флори всіх Карпат [10] і 39,1 % — флори України загалом. Українські Карпати є найменш антропогенно зміненим регіоном нашої країни, чим пояснюється особливий інтерес до збереження біорізноманіття на цій території. Кількість рідкісних видів у флорі Українських Карпат, за оцінками різних авторів, коливається від 281 [9] до 423 [6]. Аналіз останнього, третього, видання «Червоної книги України» (ЧКУ) [11], яке є найповнішим сучасним джерелом щодо поширення і біологічних характеристик раритетної складової флори України, свідчить, що до цього зведення внесено 213 видів судинних рослин, які трапляються в Українських Карпатах (не враховуючи прилеглих рівнинних територій, тобто Прикарпаття і Закарпатської низовини). Це становить понад третину (34,9 %) усіх видів судинних рослин, внесених до ЧКУ, і 10,7 % загального складу флори Українських Карпат. Майже половина рослин із «Червоної книги України» [11], що трапляються в Українських Карпатах, а саме 103 види, у межах нашої країни приурочені лише до цього гірського масиву, а ще 22 — переважно до нього.

Існує низка спроб категоризації рідкісних видів, з яких найбільш визнаним є підхід, розроблений Д.С. Рабінович [35]. Він ґрунтується на застосуванні трьох основних критеріїв до визначення раритетності видів: 1) розмірів площі їх поширення, 2) спеціалізації щодо умов оселищ, 3) здатності утворювати високочисельні популяції, принаймні у деяких частинах ареалу. Різні поєднання антагоністичних проявів цих характеристик (велика/мала площа поширення, приуроченість до широкого/вузького спектра типів оселищ, висока/низька чисельність популяцій) зумовлюють вісім можливих комбінацій. Одне з поєднань, а саме значна площа поширення за великої екологічної амплітуди і високої чисельності популяцій, стосується розповсюджених тривіальних видів. Решта варіантів відповідає семи формам раритетності [35].

Спектр форм раритетності продемонстровано у таблиці на прикладі таксонів рідкісних рослин Українських Карпат. Найрідкіснішими є малопоширені стенотопні види, які формують лише малі популяції (форма 1). Мала площа поширення сукупно з високочисельними популяціями (форми 2, 4) властива здебільшого видам, географічний ареал яких охоплює лише незначну територію в межах Українських Карпат, вузьколокальним ендемікам або ж таксонам, приуроченим до оселищ із особливими екологічними умовами. Натомість велика площа поширення за малої чисельності (форми 6, 7) назагал притаманна стрес-толерантним видам, біологічні особливості яких обмежують їхню ряс-

ність. Вузьке поширення і малочисельність популяцій у поєднанні з відносно широкою екологічною амплітудою (форма 3) властиві реліктовим видам на межі їхніх ареалів. Стенотопність значної частини рідкісних видів Українських Карпат (форми 1, 2, 5, 7) пов'язана з їх вибагливістю до умов довкілля, а також траплянням у нетипових для цього регіону типах оселищ [5].

Критерії щодо площі поширення і чисельності використовуються також МСОП (IUCN) для виявлення загрожених видів, однак при цьому враховується ще й часова динаміка згаданих показників, а саме їх тенденція до зменшення [28]. Для оцінки площі поширення розглядають два показники: 1) займана територія (area of occupancy) й 2) обсяг трапляння (extent of occurrence). Перший із них становить суму площ, яку займають популяції виду. Другий переважно є більшим за обсягом й охоплює всю територію в обрисах ареалу виду або його аналізованої частини.

Порівняння площ поширення чи обсягів трапляння різних видів із середніми показниками чисельності їхніх популяцій виявило, що ці характеристики, як правило, відзначаються позитивною кореляцією [20]. Таким чином, вид, що утворює на певній території високочисельні популяції, здебільшого має там ще й значне просторове поширення.

Слід враховувати, що раритетність виду далеко не завжди свідчить про його вимирання. Не кожному рідкісному виду загрожує вимирання, адже раритетність може зумовлюватися біологічними особливостями виду, які забезпечують тривале самовідновлення популяцій за їх низької чисельності. Крім того, мала площа поширення виду далеко не завжди вказує на тенденцію до її скорочення. За нашими спостереженнями, деякі рідкісні для Українських

Таблиця. **Форми раритетності (за D.S. Rabinowitz, 1981) таксонів рослин Українських Карпат**

| № форми | Площа поширення | Екологічна амплітуда | Чисельність популяцій | Приклади таксонів  |
|---------|-----------------|----------------------|-----------------------|--|
| 1       | мала            | вузька               | низька                | <i>Leontopodium alpinum</i> Cass., <i>Minuartia verna</i> (L.) Hiern. subsp. <i>oxypetala</i> (Wol.) Halliday                                |
| 2       | мала            | вузька               | висока                | <i>Campanula carpatica</i> Jacq., <i>Saussurea porcii</i> Degen, <i>Swertia perennis</i> L. subsp. <i>alpestris</i> (Baumg. ex Fuss) Simonk. |
| 3       | мала            | широка               | низька                | <i>Erigeron atticus</i> Vill., <i>Veronica bellidioides</i> L.   |
| 4       | мала            | широка               | висока                | <i>Anthemis carpatica</i> Waldst. & Kit. ex Willd., <i>Gentiana lutea</i> L.   |
| 5       | велика          | вузька               | висока                | <i>Botrychium lunaria</i> (L.) Swartz, <i>Centaurea kotschyana</i> Heuffel ex Koch, <i>Pinguicula vulgaris</i> L.                            |
| 6       | велика          | широка               | низька                | <i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray, <i>Pseudorchis albida</i> (L.) A. Löve & D. Löve   |
| 7       | велика          | вузька               | низька                | <i>Tozzia alpina</i> L. subsp. <i>carpatica</i> (Wol.) Dostál  |

Карпат види, як-от *Achillea lingulata* Waldst. & Kit., *Callianthemum coriandrifolium* Rchb., *Rumex scutatus* L., *Saxifraga stellaris* L., *Swertia punctata* Baumg., нині поступово збільшують чисельність своїх популяцій чи розширюють ареали [5]. Вказані відмінності між раритетністю і загроженістю спричинили зміну парадигми укладання червоних книг і червоних списків, куди, за сучасним підходом, не внесена категорія рідкісних видів, яким не загрожує вимирання [28].

Міжнародні природоохоронні організації (як-от МСОП, Генеральна дирекція Єврокомісії з довкілля, Planta Europa) застосовують глобальний чи загальноконтинентальний підходи до виділення рідкісних видів та збереження їхніх оселищ, що втілено у документах і зведеннях міжнародної ваги [16, 17, 29]. Натомість укладання національних чи регіональних червоних книг або червоних списків передбачає використання згаданих критеріїв на значно меншій території, обмеженій міждержавними чи іншими адміністративними кордонами. Прикметно, що види, які виявляють високу рясність у певній частині свого ареалу або в певній країні, можуть бути рідкісними на іншій території [33]. Зокрема, низка рідкісних для Українських Карпат аркто-альпійських видів (як-от *Dryas octopetala* L., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Saxifraga aizoides* L.) є досить звичайними компонентами флори Альп чи Північної Європи.

При характеристиці раритетної складової флори будь-якого регіону чи визначенні природоохоронної цінності певної території особливий інтерес становлять види, що є рідкісними в усьому своєму ареалі, або ж цікаві у біогеографічному сенсі вузьколокальні ендеміки, збереження яких визнано пріоритетним у міжнародних документах і червоних списках [1]. В Українських Карпатах до найвразливіших таксонів, котрі підлягають охороні у міжнародному масштабі, належать: *Achillea oxyloba* (DC.) Sch. Bip. subsp. *schurii* (Sch. Bip.) Heimerl., *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gayer, *Saussurea porcii*, *Silene zawadzkyi* Herbach (= *Elizantele zawadzkyi* (Herbach) Klokov), *Syringa josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Narcissus angustifolius* Curtis, *Botrychium matricariifolium* (A. Braun ex Doll) W.D.J. Koch, *B. multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr., *Cypripedium calceolus* L., *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. П'ять перших таксонів є східно- чи східно-південнокарпатськими ендеміками. Натомість п'ятьом останнім переліченим видам властивий широкий ареал, однак їхні популяції ізольовані та малочисельні всюди, де вони трапляються. Такий тип раритетності називається наповненим (англ. suffusive), що вказує на давнє і більш-менш повне заселення придатних територій [36]. До цієї ж категорії видів можна віднести також *Corallorhiza trifida* Châtel., *Epipogium aphyllum* Sw., *Listera cordata* (L.) R. Br., *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.

Аналіз списків рідкісних видів різних територіальних одиниць засвідчує, що в їхньому складі особливо значною є частка видів, локалітети яких приурочені до межі свого географічного ареалу, хоча вони й можуть представляти різні елементи флори [32]. Наприклад, з-поміж рідкісних видів Українських Карпат на північній межі свого ареалу розташовані оселища карпатсько-балканських (*Achillea lingulata*, *Centaurea kotschyana*, *Saxifraga carpatica* Sternb., *Sempervivum*

*marmoreum* Griseb.); на східній — європейських високогірних (*Callianthemum coriandrifolium*, *Draba aizoides* L., *Doronicum clusii* (All.) Tausch), центральноєвропейських (*Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich., *Stipa transcarpatica* Klokov, *Waldsteinia geoides* Willd.), паннонських (*Carduus collinus* Waldst. & Kit., *Iris graminea* L. subsp. *pseudocyperus* (Schur) Soó, *Lathyrus transsilvanicus* (Spreng.) Rchb.); на північно-східній — середземноморських (*Allium carinatum* L., *Fraxinus ornus* L., *Quercus cerris* L.); на південній — аркто-альпійських (*Oxyria digyna* (L.) Hill, *Pedicularis oederi* Vahl, *Saxifraga aizoides* L.) і циркумбореальних (*Linnaea borealis* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *Scheuchzeria palustris* L.); на південно-західній — євросибірських таксонів (*Angelica archangelica* L. subsp. *archangelica*, *Coinoselinum tataricum* Hoffm., *Ligularia sibirica*). Їхні популяції здебільшого є ізольованими, просторово розпорощеними і малочисельними, що може зумовлюватися нестачею придатних оселищ. Малочисельність і відсутність генного обміну нерідко зумовлюють збіднення внутрішньопопуляційної генетичної різноманітності, що може підірвати життєздатність популяцій [23].

За причинами виникнення раритетності у найзагальніших рисах можна поділити на дві основні категорії — природну та антропогенну [7, 34]. Згадана вище наповнена раритетність низки видів належить до природної. Це саме стосується й реліктових представників аркто-альпійського (*Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz. & Thell., *Oxyria digyna*, *Pedicularis oederi*, *Carex rupestris* All.) чи циркумбореального (*Drosera rotundifolia* L., *Lycopodiella inundata* (L.) Holub, *Scheuchzeria palustris*) елементів флори, оселища яких приурочені до найхолодніших високогірних чи заболочених ділянок, що є рефугіумами, де ці види збереглися з часів плейстоцену. Сучасні еколого-ценотичні умови виявилися несприятливими для них, що спричинило тенденцію до їх поступового вимирання [4]. Прикметно, що майже половина (103 види) карпатських рослин, внесених до «Червоної книги України» [11], трапляється в альпійському й субальпійському поясах, причому 62 із цих видів приурочені винятково до високогір'я.

Найбільшим фактором загрози існуванню раритетних видів є антропогенний вплив. Багатовікове освоєння карпатського регіону призвело до істотного зменшення чисельності цінних деревних порід — *Pinus cembra* L. і *Taxus baccata* L. Тривале випасання і скошування на великих площах лук спричинили значне скорочення популяцій низки вразливих таксонів, насамперед представників високотрав'я (наприклад, *Achillea lingulata*, *Aconitum moldavicum* Hacq. ex Rchb. subsp. *hosteanum* (Schur) Asch. & Graebn., *Delphinium elatum* L. subsp. *nac-ladense* (Zapał.) Holub).

Традиційні форми антропогенного впливу — вирубування, випасання і скошування — були настільки інтенсивними і тривалими, що зумовили істотне розширення площ лук за рахунок лісів і криволісся, а також призвели до глибоких перебудов видового складу і чисельності компонентів корінних трав'яних, зокрема високогірних, ценозів. Протягом довготривалого існування вторинних лук на них сформувалися популяції багатьох видів, які виявляють найвищі індивідуальні та групові показники власне у некорінних оселищах.

Наприклад, найбільша чисельність популяцій таксонів, котрі більшою чи меншою мірою можна вважати раритетними, а саме силіцифілів — *Arnica montana* L., *Pseudorchis albida*, *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb. і кальцефілів — *Acinos alpinus* (L.) Moench subsp. *baumgartenii* (Simonk.) Pawl., *Anthyllis vulneraria* L. subsp. *alpestris* (Kit. ex Schult.) Asch. & Graebn., *Botrychium lunaria*, *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Selaginella selaginoides* (L.) Beauv. ex Schrank & Mart., — спостерігається власне на післялісових полонинах у середньогірській смузі в діапазоні висот 900—1300 м н. р. моря. Ценотичні умови на вторинних луках сприяють як генеративному, так і вегетативному розмноженню згаданих видів. Нещільне задернування, властиве похідним лукам, посилює вегетативну рухливість і галуження кореневищ, що стимулює вегетативне розмноження клональних таксонів (зокрема, *Arnica montana*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *alpestris*, *Helianthemum nummularium* subsp. *grandiflorum*). Такі умови є сприятливими й для приживлення проростків і ранніх етапів онтогенезу у видів, популяції яких самовідновлюються винятково або здебільшого за рахунок генеративного розмноження (наприклад, *Botrychium lunaria*, *Pseudorchis albida*, *Traunsteinera globosa*). Очевидно, розселення згаданих видів на значних територіях у Східних Карпатах і формування ними великих життєздатних популяцій у похідних оселищах відбулося внаслідок масштабної антропогенної трансформації у минулому, що призвела до появи великих площ вторинних полонин і сінокосів.

Протягом останніх десятиліть в Українських Карпатах, як і на території майже всіх гірських систем Європи [22], тривають масштабні демутаційні процеси, що супроводжуються заростанням вторинних лук лісовою або чагарниковою рослинністю. Це пов'язане не лише із заповіданням деяких територій, а й із занепадом тваринництва у горах, що в умовах ринкової економіки стало цілковито нерентабельним. Тому останнім часом в Українських Карпатах помітно зменшилося поголів'я худоби. Низька продуктивність і неконкурентоспроможність полонинського господарства спричинені менш сприятливими природними умовами і більшою віддаленістю пасовищ від людських осель, аніж на рівнинних територіях.

Таким чином, зменшення інтенсивності традиційних форм господарювання в горах є незворотнім, об'єктивно зумовленим явищем, яке за своїм впливом на флору і рослинність співмірне з глобальним потеплінням [22]. Це потрібно враховувати при складанні прогнозів щодо подальшого економічного розвитку і планування природоохоронних заходів у гірських регіонах. Демутація лук в Українських Карпатах назагал відіграє позитивну роль у природоохоронному сенсі, оскільки сприяє як відновленню корінних угруповань, так і посиленню життєздатності популяцій низки рідкісних, насамперед високогірних таксонів трав'яних і чагарничкових рослин, наприклад, *Achillea lingulata*, *Delphinium elatum* subsp. *nacladense*, *Gentiana acaulis* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott & Kotschy.

Однак заростання післялісових лук часто супроводжується збідненням видового біорізноманіття [40], зокрема вимиранням низки рідкісних видів. Тому

цей процес не можна вважати однозначно позитивним з природоохоронного погляду. Збереження вторинних ділянок лучної рослинності, сформованих у результаті довготривалого традиційного господарювання, де представлене значне видове багатство, тобто так званих напівприродних лук (semi-natural grasslands), є одним із пріоритетних напрямків природоохоронної діяльності у країнах Євросоюзу [27]. У низці європейських країн, зокрема в Польських і Румунських Карпатах, здійснюються заходи з активної охорони вторинних лук, що є цінними осередками видового біорізноманіття [13, 40]. Це передбачає регламентоване випасання або скошування з метою збереження лук і популяцій лучних видів, у тому числі на території резерватів.

Вживання нечисленних популяцій деяких критично загрожених вузькоареальних лучних таксонів, що зникають зі своїх поодиноких оселищ, приурочених до вторинних лук у Чивчинських горах і на Свидовці (наприклад, *Minuartia verna* subsp. *oxypetala*, *Nigritella carpatica* (Zapał.) Teppner, Klein & Zagulski, *Thlaspi dacicum* Heuff., *Th. kovatsii* Heuff.), обумовлене збереженням або відновленням традиційного антропогенного навантаження в їхніх локалітетах.

На зміну усталеним формам антропогенного впливу приходять інші види діяльності, що набувають дедалі більшої популярності. Це насамперед гірський туризм, який в Українських Карпатах майже неконтрольований та супроводжується витолочуванням і засміченням найпривабливіших природних об'єктів, а саме вершин гір і берегів високогірних озер. Нерідко найбільш відвідувані туристами ділянки є осередками трапляння раритетних видів рослин. Істотна їх частина, зокрема декоративні представники родин *Amaryllidaceae*, *Gentianaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*, *Primulaceae*, зазнають масового вилучення особин зі своїх оселищ.

Особливо загрозливою формою антропогенного впливу є цільове «полювання» за рідкісними видами обізнаними особами, які спеціалізуються на цьому занятті. Прикметно, що найжаданіші рідкісні види не завжди є ужитковими, а можуть становити лише суб'єктивну цінність. Найкращим прикладом швидкого цільового знищення рідкісного виду в Українських Карпатах є ов'яний романтичним ореолом *Leontopodium alpinum*.

Істотної шкоди завдає також несанкціонована заготівля лікарських рослин, значна частина яких є рідкісними і внесеними до «Червоної книги України» [11]. Це стосується насамперед *Rhodiola rosea* L., заготівля кореневищ якої настільки масштабна, що охоплює переважну більшість популяцій виду в Українських Карпатах. Деякі рідкісні види, зокрема *Angelica archangelica* і *Gentiana punctata* L., здавна використовуються у народній медицині гуцулів і бойків, що істотно обмежило чисельність їхніх популяцій, а подекуди навіть призвело до їх зникнення. Прикметно, що збирачам добре відомі оселища деяких, навіть дуже рідкісних і непоказних видів, приурочених до важкодоступних скель, як-от *Ranunculus thora* L.

Природна раритетність видів, на відміну від антропогенної, значною мірою обумовлена їх біологічними особливостями, а саме належністю до певної

життєвої форми чи стратегії, розмірами рослини, перебігом онтогенезу, характером розмноження, способом і відстанню розповсюдження пилку і насіння, вегетативною рухливістю, насінневою продуктивністю, схожістю і тривалістю періоду життєздатності насіння тощо. Крім того, до біологічних характеристик належать екологічні та фітоценотичні потреби видів, а саме їхні кальце-, петро-, ксеро- чи гідрофільність, приуроченість до певного режиму освітлення, задержування чи сусідство з іншими видами рослин [5].

Порівняння рідкісних і широко розповсюджених видів дає змогу стверджувати, що раритетність часто пов'язана з певними репродуктивними особливостями. Наприклад, встановлено, що серед рідкісних видів непропорційно мало вітрозапильних рослин, натомість широко представлене самозапилення [25]. Пригнічена здатність до поширення виявляється у менш ефективних пристосуваннях до анемо- чи зоохорії [39]. Здебільшого рідкісним видам також властиві відносно низька енергія проростання насіння [26], мала насіннева продуктивність [14], слабша вегетативна рухливість [14] і пізніші терміни цвітіння [24]. Ці дані отримано на основі порівняння частоти проявів згаданих характеристик серед різних за обсягом вибірок рідкісних і нерідкісних таксонів у складі регіональних флор, а також зіставлення раритетних і більш поширених близькоспоріднених видів.

Деякі з наведених висновків підтверджуються нашими даними щодо карпатських видів. Наприклад, раритетність *Cortusa matthioli* L. і *Pedicularis oederi* істотною мірою зумовлена їх низькою насінневою продуктивністю [30, 31]. Багатьом рідкісним таксонам Українських Карпат (зокрема *Saussurea alpina*, *S. porcii*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, *S. punctata*) властиві пізні терміни цвітіння.

Велику частку рідкісних видів відзначено серед деяких таксономічних груп. У Європі до них належить насамперед родина *Orchidaceae* [24], що пояснюється біологічними особливостями видів, які до неї входять, передусім специфікою запилення і симбіотичними зв'язками з грибами [2]. В Українських Карпатах серед рідкісних видів також відзначено найбільше представників *Orchidaceae* [11], причому особливо раритетними можна вважати *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Gymnadenia odoratissima*, *Epipogium aphyllum*, *Nigritella carpatica*, *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. Іншою групою зі значним вмістом рідкісних видів є родина *Orobanchaceae* [14], до якої належать здебільшого напівпаразитні види з нетривалим онтогенезом. Із рідкісних карпатських таксонів до неї входять *Bartsia alpina* L., *Euphrasia picta* Wimm., *E. salisburgensis* Funck. *E. tatrae* Wettst., *Pedicularis hacquetii* Graf, *P. oederi*, *Tozzia alpina* subsp. *carpatica*.

Непропорційно велика частка рідкісних видів належить до трав'яних рослин, що помітно перевищує участь цієї життєвої форми у загальному складі регіональних флор [25]. Серед біоморф, за К. Раункієром, рідкісні види найповніше представлені гемікриптофітами і геофітами [24]. Із 213 видів карпатських рослин, внесених до «Червоної книги України» [11], 191 (89,7 %) є трав'яними. За ценотичною приуроченістю з-поміж них найширше представлені лучні і наскельні рослини, до яких належить по 59 (тобто по 27,9 %) із вказаної кількості



видів. Натомість на лісові рослини припадає лише 25,8 % видів із «Червоної книги України» [11], хоча ліси займають майже 59 % площі Українських Карпат [8].

Прикметно, що багато рідкісних видів є низькорослими [39]. Крім того, серед них дуже широко представлені рослини з нетривалим онтогенезом [14], у тому числі піонерні види [39]. Це вповні підтверджують раритетні представники флори Українських Карпат, значна частина яких є низькорослими. Сюди належать петрофіти (*Draba aizoides*, *D. carinthiaca* Hoppe, *Leontopodium alpinum*, *Saxifraga bryoides* L., *S. corymbosa* Boiss. (= *S. luteo-viridis* Schott & Kotschy), лучні види (*Minuartia verna* subsp. *oxypetala*, *Pseudorchis albida*, *Thlaspi dacicum*, *Th. Kovatsii*) чи піонерні види, що оселяються на ділянках з оголеним ґрунтом (*Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hayek, *Oxyria digyna*, *Saxifraga carpatica*). Причини раритетності згаданих таксонів можуть бути різними (природними чи антропогенними), однак їх спільною рисою є приуроченість до оселищ, що містять прогалини у зімкненій рослинності.

З-поміж рідкісних таксонів рослин Українських Карпат нетривалий онтогенез властивий, наприклад, *Angelica archangelica*, *Cardaminopsis neglecta*, *Erysimum witmannii* Zawadzki, *Gentiana nivalis* L., *G. utriculosa* L., *Heracleum carpaticum* Porc., *H. palmatum* Baumg., *Melampyrum saxosum* Baumg., *Pedicularis oederi*, *Saxifraga ascendens* L., *S. carpatica*, *S. corymbosa* Boiss., *Thlaspi dacicum*, *Th. kovatsii*, *Tozzia alpina* subsp. *carpatica*. Вони здатні розмножуватися лише насіннєвим шляхом, а їхня чисельність є дуже лабільною. Тому навіть короткотермінова дія несприятливих чинників може призвести до зникнення малочисельних популяцій цих таксонів. Уразливість деяких з них частково компенсується їхньою здатністю утворювати метапопуляції, тобто сукупності просторово розмежованих локальних популяцій, які мають різну часову динаміку зміни чисельності і можуть обмінюватися генетичним матеріалом [19]. Наприклад, ми виявили, що час існування деяких невеликих субпопуляцій *Pedicularis oederi* і *Tozzia alpina* subsp. *carpatica* в Чорногорі становить лише декілька років, після чого вони зникають, натомість на придатних ділянках неподалік можуть формуватися нові подібні групи особин завдяки занесенню насіння із сусідніх субпопуляцій [31]. Тому, попри лабільність окремих субпопуляцій цих таксонів, їхні метапопуляції є життєздатними, хоча й уразливими. Метапопуляційну організацію у самопідтриманні деяких рідкісних видів підтвердила низка авторів у різних частинах світу [41].

Шведський дослідник Л. Густафссон [24] відзначає, що серед рідкісних видів непропорційно широко представлені базифіли, а також гідрофіти, зокрема рослини, котрі потребують проточного зволоження. Це вповні стосується й рідкісних рослин Українських Карпат, значна частина яких є кальцефілами, приуроченими до ґрунтів з близькою до нейтральної реакцією (наприклад, *Aster alpinus* L., *Delphinium elatum* subsp. *nacladense*, *Hedysarum hedysaroides*, *Primula halleri* J.F. Gmel.). З-поміж 213 карпатських видів, що входять до «Червоної книги України» [11], 88 (41,3 %) є кальцефілами. Їхня частка серед рідкісних видів дуже висока, враховуючи незначну участь карбонатних порід у геологічній будові Українських Карпат [5].

Інша велика група рідкісних таксонів — це гідрофіти, здебільшого болотні рослини, як-от *Carex dacica* Heuff., *C. hartmannii* Cajand., *Pedicularis oederi*, *Pinguicula vulgaris*, *Saussurea porcii*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*. Максимальна життєвість на гідрофітних приджерельних чи припотокових ділянках із проточним режимом зволоження спостерігається в *Angelica archangelica*, *Carex bicolor* All., *Cortusa matthioli* L. subsp. *sibirica* (Andrz.) E.I. Nyárády, *Ligularia sibirica*, *Pinguicula alpine* L., *Saxifraga stellaris*. До гідрофітів (включно з мезогідрофітами) належить 35 (16,4 %) карпатських видів, внесених до «Червоної книги України» [1].

Тривала теоретична дискусія щодо взаємозв'язку між раритетністю таксонів та їхнім еволюційним віком спонукала до висновку, що рідкісні таксони можуть мати різний вік, однак особливо помітними серед них є дві групи: 1) старі, реліктові таксони, які тепер вимирають через неконкурентоспроможність і непристосованість до сучасних еколого-ценотичних умов; 2) неоендеміки, що виникли порівняно недавно і ще не встигли реалізувати свій потенціал щодо поширення [18, 39]. 3-поміж рослин Українських Карпат до першої групи належать релікти третинного періоду — *Botrychium multifidum*, *Pinus cembra*, *Taxus baccata*, *Woodsia helvetica*, до другої — *Aconitum moldavicum* subsp. *hosteanum*, *Delphinium elatum* subsp. *nacladense*, *Silene nutans* L. subsp. *dubia* (Herbich) Zapal. Однак варто відзначити, що деякі карпатські неоендеміки теж виявилися неконкурентоспроможними і схильними до вимирання, наприклад *Armeria pocutica* Pawł., *Cortusa matthioli* L. subsp. *pubens* (Schott, Nyman & Kotschy) Jáv., *Galium transcarpaticum* Stojko & Tasenkevitsch, *Nigritella carpatica*.

## Висновки

Причини раритетності видів дуже різноманітні, іноді навіть видоспецифічні, що утруднює вироблення універсальної теорії, яка би пояснювала обмежений характер поширення чи низьку чисельність популяцій рідкісних видів або ж сприяла б їх збереженню [18]. Саме цим зумовлена розглянута вище багатогранність підходів до розкриття проблеми раритетності.

Серед основних чинників раритетності видів варто насамперед відзначити їхні біологічні особливості, приуроченість до певних еколого-ценотичних умов, реакцію на антропогенний вплив, генетичну різноманітність популяцій, історію формування флори і рослинності, а також еволюційний вік виду. Таким чином, поширеність і чисельність видів залежать не лише від теперішніх аутоекологічних впливів, а й від минулих процесів, які формували генотипи популяцій та обриси видових ареалів. Жоден із перелічених факторів не є неодмінною причиною раритетності, а радше становить її передумову, яка реалізується в рамках конкретних оселищ у межах певних регіонів. Єдиним чинником, що негативно впливає на популяції всіх без винятку рідкісних видів, є руйнування їхніх оселищ.

При з'ясуванні причин раритетності кожного виду важливо визначити фактори, що обмежують його чисельність чи поширення. Іноді вони бувають очевидними, як-от антропогенний вплив на популяції декоративних (*Cypripedium calceolus*, *Leontopodium alpinum*) чи лікарських (*Angelica archangelica*, *Rho-*

*diola rosea*) рослин в Українських Карпатах або ж руйнування оселищ болотних видів (*Drosera rotundifolia*, *Scheuchzeria palustris*).

Натомість визначення лімітаційних факторів щодо низки інших видів потребує поглибленого вивчення їх популяційної біології. Це передбачає дослідження запилення, насінневої продуктивності, життєздатності і розселення насіння, наявності придатних мікрооселищ для приживлення проростків, переважання певного типу самопідтримання (генеративного чи клонального), вегетативної рухливості, смертності на різних етапах онтогенезу, здатності формувати метапопуляційні утворення тощо.

Низці видів властива природна раритетність, отож їх невисока чисельність не обов'язково є ознакою загроженого стану популяцій. Не всі рідкісні види позитивно реагують на запровадження режиму абсолютного заповідання [2, 5], тому їх збереження потребує активних заходів охорони, наприклад, регульованого випасання, скошування або ж прорідження чагарникової чи деревної рослинності в межах оселищ. Ці аспекти треба враховувати при створенні резерватів і плануванні природоохоронної діяльності у них.

1. Андрієнко Т.Л., Ткаченко В.С., Онищенко В.А. Судинні рослини Червоної книги України та Європейського Червоного списку в заповідниках України // Укр. ботан. журн. — 1998. — 55, № 3. — С. 311—315.
2. Дідух Я.П. Передмова // Червона книга України: Рослинний світ / За заг. ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 4—5.
3. Кияк В.Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат: структура, стратегія і життєздатність: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Дніпропетровськ, 2009. — 38 с.
4. Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. — 2009. — 66, № 4. — С. 451—465.
5. Кобів Ю.Й. Екологічні особливості оселищ рідкісних видів рослин Українських Карпат // Там само. — 2010. — 67, № 3. — С. 355—372.
6. Кричфалушій В.В., Будніков Г.Б. Рідкісні види судинних рослин Українських Карпат // Праці Наук. т-ва ім. Шевченка. Екол. збірн. — 2003. — 11. — С. 182—191.
7. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. — Львів: Ліга-Прес, 2002. — 76 с.
8. Парпан В.І., Олійник В.С. Паводкорегулювальна роль гірських лісів Карпат та шляхи їх оптимізації // Екологія та ноосферологія. — 2009. — 20, № 1—2. — С. 121—129.
9. Стойко С.М. Карпатам зеленіти вічно. — Ужгород: Карпати, 1977. — 192 с.
10. Тасенкевич Л. Розмаїття флори судинних рослин в Українських Карпатах // Праці Наук. т-ва ім. Шевченка. Екол. збірн. — 2003. — 11. — С. 147—157.
11. Червона книга України: Рослинний світ / За заг. ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 912 с.
12. Чорней І.І., Буджак В.В., Термена Б.К. та ін. Судинні рослини флори Чернівецької області, які підлягають охороні: Атлас-довідник. — Чернівці: Рута, 1999. — 140 с.
13. Baur V., Cremene C., Groza G. et al. Effects of abandonment of subalpine hay meadows on plant and invertebrate diversity in Transylvania, Romania // Biological Conservation. — 2006. — 132. — P. 261—273.
14. Bekker R.M., Kwak M.M. Life history traits as predictors of plant rarity, with particular reference to hemiparasitic *Orobanchaceae* // Folia Geobotanica. — 2005. — 40. — P. 231—242.

15. *Centres of plant diversity: a guide and strategy for their conservation. Europe, Africa, South West Asia and the Middle East* / Ed.: S.D. Davis, V.H. Heywood, A.C. Hamilton. — Vol. 1. — Cambridge: IUCN Publications Services Unit, 1994. — 368 p.
16. *Council Directive 92/43/EEC of May 1992 on the conservation of natural habitats and wildfauna and flora* // Official Journ. of the Europ. Union. — 1992. — **L 206**. — P. 1—50.
17. *European Red List of globally threatened animals and plants*. — New York: UN, 1991. — 154 p.
18. *Fiedler P.L.* Concepts of rarity in vascular plant species, with special reference to the genus *Calohortus* Pursh (*Liliaceae*) // *Taxon*. — 1986. — **35**, № 3. — P. 502—518.
19. *Freckleton R.P., Watkinson A.R.* Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations // *Journ. of Ecology*. — 2002. — **90**. — P. 419—434.
20. *Gaston K.J.* What is rarity? // *The Biology of Rarity* / Ed.: W.E. Kunin, K.J. Gaston. — London: Chapman & Hall, 1997. — P. 30—47.
21. *Gaston K.J., Fuller R.A.* Commonness, population depletion and conservation biology // *TRENDS in Ecology and Evolution*. — **23**, № 1. — P. 14—19.
22. *Gellrich M., Baur P., Koch B., Zimmermann N.E.* Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: A spatially explicit economic analysis // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. — 2007. — **118**. — P. 93—108.
23. *Goldstein P.Z., DeSalle R., Amato G., Vogler A.P.* Conservation genetics at the species boundary // *Conservation Biology*. — 2000. — **14**, № 1. — P. 120—131.
24. *Gustafsson L.* A comparison of biological characteristics and distribution between Swedish threatened and non-threatened forest vascular plants // *Ecography*. — 1994. — **17**. — P. 39—49.
25. *Harper K.T.* Some reproductive and life history characteristics of rare plants implications of management // *Great Basin Naturalist Memoirs*. — 1979. — **3**. — P. 129—137.
26. *Hodgson J.G.* Commonness and rarity in plants with special reference to the Sheffield flora. Part I: The identity, distribution and habitat characteristics of the common and rare species // *Biological Conservation*. — 1987. — **36**, № 3. — P. 199—252.
27. *Interpretation manual of European Union habitats*. — Strasbourg: European Commission, 2007. — 143 p.
28. *IUCN Red List categories and criteria: Version 3.1*. — Gland; Cambridge: IUCN, 2001. — 37 p.
29. *IUCN Red List of threatened plants* / Eds. K.S. Walter, H.J. Gillett. — Gland; Cambridge: World Conservation Monitoring Centre, 1997. — 862 p.
30. *Kobiv Y.* *Cortusa matthioli* L. (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, ecology, taxonomy and conservation // *Fragm. Flor. et Geobot.* — 1999. — **XLV**, № 2. — P. 355—574.
31. *Kobiv Y., Nesteruk Y.* *Pedicularis oederi* (*Scrophulariaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, biology, ecology and threat // *Polish Botan. Journ.* — 2001. — **46**, № 2. — P. 1—10.
32. *Kull T., Kukk T., Lehti M. et al.* Distribution trends of rare vascular plant species in Estonia // *Biodiversity and Conservation*. — 2002. — **11**. — P. 171—196.
33. *Murray B.R., Thrall P.H., Gill A.M., Nicotra A.B.* How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales // *Austral Ecology*. — 2002. — **27**. — P. 291—310.
34. *Pärtel M., Kalamees R., Reier Ü. et al.* Grouping and prioritization of vascular plant species for conservation: combining natural rarity and management need // *Biological Conservation*. — 2005. — **123**. — P. 271—278.
35. *Rabinovitz D.S.* Seven forms of rarity // *The biological aspects of rare plant conservation* / Ed. H. Synge. — New York: Wiley, 1981. — P. 205—218.
36. *Schoener T.W.* The geographical distribution of rarity // *Oecologia*. — 1987. — **122**. — P. 161—173.
37. *Soulé M.* The epistasis cycle: a theory of marginal populations // *Annual Rev. Ecol. Syst.* — 1973. — **4**. — P. 165—168.
38. *Stace C.* New flora of the British Isles. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1993. — 1012 p.
39. *Stebbins G.L.J.* Rarity of plant species: A synthetic viewpoint. — *Rhodora*. — 1942. — **82**. — P. 77—86.

40. *Szary A.* Monitoring ekologicznych efektów koszenia i wypasania łąk na terenie dolin Bieszczadzkiego Parku Narodowego // *Roczniki Bieszczadzkie*. — 2002. — **10**. — S. 85—91.
41. *Thomas C.D.* Extinction, colonization, and metapopulations: environmental tracking by rare species // *Conservation Biology*. — 1994. — **8**, № 2. — P. 373—378.

Рекомендує до друку  
Я.П. Дідух

Надійшла 19.03.2010

*Ю.И. Кобив*

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

#### ТИПЫ И ПРИЧИНЫ РАРИТЕТНОСТИ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ РАСТЕНИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Приведен обзор различных аспектов проблемы раритетности применительно к видам сосудистых растений Украинских Карпат. Рассмотрены формы (по D.S. Rabinowitz, 1981) и типы редкости видов, обусловленные площадью их распространения, экологической приуроченностью и численностью популяций, а также естественными и антропогенными причинами. Указано на угрозу вымирания некоторых редких видов в заброшенных послелесных луговых сообществах вследствие их массового зарастания кустарниковой и древесной растительностью. Проанализирована взаимосвязь между редкостью видов и их биологическими особенностями.

*К л ю ч е в ы е с л о в а: редкие виды, популяция, раритетность, Украинские Карпаты.*

*У.У. Кобив*

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv

#### TYPES AND CAUSES OF RARITY: A CASE STUDY OF PLANT SPECIES OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

A review of various aspects of the problem of rarity applied to rare species of vascular plants in the Ukrainian Carpathians is presented. Forms (according to D.S. Rabinowitz, 1981) and types of species rarity referring to the area of their distribution, ecological requirements and population numbers, as well as natural and anthropogenic causes, are discussed. The threat of extinction of some rare species in abandoned semi-natural post-forest grassland communities due to their vast overgrowth with shrubby and woody vegetation is pointed out. Relationship between the species rarity and their biological characteristics is analyzed.

*К e y w o r d s: rare species, population, rarity, Ukrainian Carpathians.*