

Ю.Й. КОБІВ

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

ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ОСЕЛИЩ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

*Ключові слова: рідкісні види, оселище, острівні оселища, стено-
топний вид, Українські Карпати*

Вступ

За сучасним підходом ефективно охороняти види рослин, які перебувають під загрозою, можна, лише зберігаючи їхні оселища (англ. — habitats). Природоохоронні пріоритети останніми роками щоразу більше переорієнтовуються з видової охорони [31] на користь оселищної концепції збереження біорізноманітності. Порушення оселищ є головною причиною зниження чисельності вразливих популяцій та їх вимирання. Задля протидії таким явищам ухвалено низку міжнародних документів, з яких основоположним є Бернська (1979 р.) «Конвенція про збереження європейської дикої природи і природних оселищ» [38]. Згодом, у 1992 р., у Ріо-де-Жанейро прийнято «Конвенцію з біологічної різноманітності», що приділяє увагу збереженню оселищ, які є особливо цінними осередками біорізноманітності, і визначає оселище як «місце або тип ділянки, де природно трапляється організм чи популяція» [37, с. 29]. Того ж року задіяно «Директиву Ради Європейської економічної спільноти від 21 травня 1992 р. про збереження природних оселищ дикої фауни і флори» [39], яку скорочено називають «Директивою щодо оселищ» («Habitats Directive»). Згідно з цим документом «природні оселища — це суходільні чи водні ділянки, як природні, так і напівприродні, виділені на підставі географічних, абіотичних і біотичних рис» [39, с. 4]. У додатках до Директиви перелічено різні типи оселищ, що становлять природоохоронний інтерес, певні з них відзначені як пріоритетні. Наведено також список видів, збереження оселищ яких потребує виділення особливих охоронних територій. За цими напрацюваннями вироблено оприлюднену 2002 р. «Європейську стратегію збереження рослин» [45], обґрунтовано організацію природоохоронної мережі і визначено важливі рослинні території (important plant areas) [20, 56] у рамках загальноєвропейської екомережі Natura 2000. Єврокомісія розробила класифікацію типів оселищ з урахуванням рослинності, геологічної будови та елементів рельєфу [57]. Близьким до поняття оселища є також сучасне розуміння біотопу, однак воно зосереджене на рослинному угрупованні, а не популяції певного виду [40].

За визначенням М.Л. Моррісона зі співавторами [69, с. 11], оселище (habitat) — «це ділянка, де поєднано ресурси (як-от поживу, покрив, воду) й умови

довкілля (температуру, опади, наявність чи відсутність хижаків або конкурентів), що сприяє заселенню її особинами даного виду (чи популяції) і дає змогу цим особинам виживати і розмножуватися». Отже, власне умови оселища визначають наявність у ньому популяції певного виду, а також її чисельність і життєздатність.

Саме специфічність умов оселищ (окрім розмірів ареалів і чисельності локальних популяцій) вважається одним із трьох основних критеріїв раритетності видів [47, 78]. Таку раритетність називають також екологічною [46]. Вона зумовлюється стенотопністю видів, тобто їх вузькою приуроченістю до особливих умов середовища, наявних лише у вельми обмеженій кількості оселищ. Ці ділянки з дуже специфічними умовами, різко відмінними від їхнього оточення, можна трактувати як «континентальні острівні оселища» (continental habitat islands) — за аналогією з островами суходолу посеред водного простору [51, 65, 66]. Деякі автори [52, 59] вважають за доцільне виділення архіпелагів подібних за умовами островів. Особливості острівних оселищ можуть визначатися, наприклад, їх орографічним положенням, геологічною будовою материнської породи, формами рельєфу (скелі, улоговини), дією нетипових екологічних чинників (тривалого залягання снігу, заболочення тощо). Популяції рідкісних видів, що заселяють взаємно віддалені острівні оселища, є ізольованими, а за теорією острівної біогеографії Р. МакАртура і Е. Вілсона [68], чисельність таких популяцій та видове багатство згаданих ділянок залежать від їхньої площі.

Чимало видів рослин, занесених до «Червоної книги України» [30], трапляється власне в рідкісних типах оселищ, що вповні стосується й представників флори Українських Карпат. Слід зазначити, що гірський рельєф сприяє відслоненню геологічних порід, а також інтенсивнішій зміні просторових градієнтів основних екологічних факторів (температури, інсоляції, зволоження).

Ця стаття присвячена аналізу приуроченості видів до певних типів оселищ та характеристиці особливостей забезпечення життєздатності популяцій

Показники фізико-хімічних властивостей ґрунтів в оселищах рідкісних видів Українських Карпат

№	Тип оселища	pH(H ₂ O)	вміст Са, мг-екв./100 г
I	Скельні на пісковиковому субстраті	3,8—5,0	1—12
II	Скельні на збагаченому кальцієм пісковиковому субстраті	5,2—6,8	12—35
III	Скельні на вапняковому субстраті	6,8—7,3	32—51
IV	Лучні післялісові на вапняковому субстраті	6, 7—7,2	24—35
V	Болотні карбонатні	6,0—6,6	13—26
VI	Болотні кислотні	3,5—5,3	<1—10
VII	Приджерельні карбонатні	6,6—8,0	22—125
VIII	Приджерельні кислотні	5,1—5,6	3—9
IX	Ксеротермні на вулканічному субстраті	5,5—6,7	13—26

представників раритетної флори. Едафічні потреби видів (таблиця) визначені на основі отриманих нами результатів, у тому числі раніше опублікованих [10, 11, 15—17, 60—64], а також за літературними даними [42, 89].

Рідкісні типи оселищ рослин Українських Карпат


Високогірні території. Особливості еколого-ценотичних умов високогір'я пов'язані з впливом низьких температур, вищою вологістю (зумовленою ряснішими опадами) і відсутністю деревного ярусу, що забезпечує кращу інсоляцію на рівні трав'яної рослинності. В Українських Карпатах високогір'я займає дуже незначну площу. Зокрема, площа території, розташованої вище 1500 м над р. м. (що приблизно відповідає нижній межі субальпійського поясу), становить 220 км², тобто близько 1 % усієї території Українських Карпат. Натомість найбільш високогірні ділянки, розміщені вище 1800 м над р. м., займають лише 14,2 км², тобто 0,07 % площі Українських Карпат. Більш-менш розлогі осередки корінної альпійської рослинності наявні лише на найвищих ділянках Чорногори, Свидовця, Мармароських і Чивчинських гір, тобто зосереджені у південно-східній частині гірського пасма [13]. Це головні рефугіуми, де з часів плейстоцену збереглися найхолодолюбніші рідкісні представники високогірної флори [19], які пережили теплий період так званого кліматичного оптимуму в середині голоцену [41]. Деякі з цих видів, наприклад *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Primula minima* L., *Salix retusa* L, навіть домінують чи субдомінують на тих невеликих ділянках, де трапляються. Інші, як-от *Callianthemum coriandrifolium* Rchb., *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Saxifraga bryoides* L., *Veronica bellidioides* L., представлені поодинокими малочисельними популяціями. Тракування ізольованих вершинних ділянок як острівних оселищ [59, 81, 86] допомагає зрозуміти закономірності обмеженого поширення і характер приуроченості високогірних видів до займаних ними оселищ.


Особливо спеціалізованими є хіонофіли, тобто холодолюбні рослини, що трапляються у місцях тривалого залягання снігу, здебільшого на північних схилах Чорногори, Свидовця і Мармароських гір. Ці стенотопні види пристосовані до низьких температур, нетривалого періоду вегетації і майже несформованих ґрунтів. Деякі з них є сланкими чагарничками чи низькорослими трав'яними рослинами, приуроченими до улоговин у післяльодовикових карах або ж крутих еродованих жолобах, як-от *Cerastium cerastoides* (L.) Britton (= *Dichodon cerastoides* (L.) Rchb.), *Omalotheca supina* (L.) DC., *Salix herbacea* L., *Veronica alpina* L. Інші є піонерними рослинами з нетривалим онтогенезом і виразною життєвою r-стратегією — *Cardaminopsis neglecta* (Schultes) Hayek, *Oxyria digyna* (L.) Hill, *Saxifraga carpatica* Sternb. [13]. Чисельність їхніх популяцій дуже лабільна. Остання група видів здебільшого приурочена до вузькоареального угруповання *Oxyria digynae-Saxifragetum carpaticae* (союз *Androsacion alpinae*), що трапляється лише у високогір'ї Карпат і на півночі гір Балканського півострова, а *Cardaminopsis neglecta* є карпатським ендеміком. Інший вузьколокальний вид — східно-південнокарпатський ендемік *Poa deyllii* Chrték & Jirásek (*P. granitica*

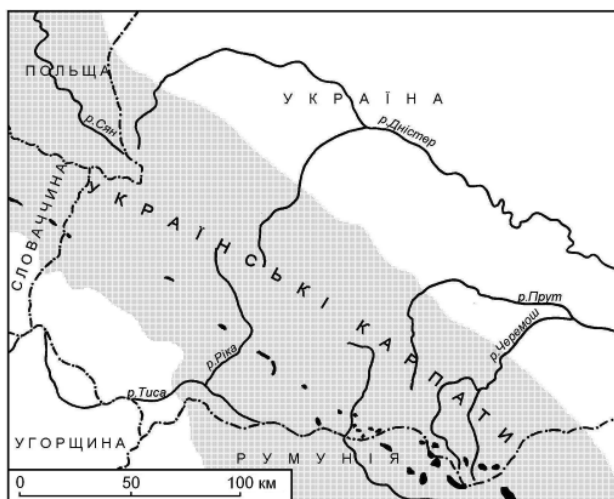
Br.-Bl. subsp. *disparilis* (E.I. Nyárády) E.I. Nyárády) нерідко домінує у високогірних злакових угрупованнях із союзу *Festucion pictae*, що формуються на місці снігових надувів у верхній частині карів північної експозиції. Визначальними факторами, які зумовлюють трапляння хіонофільних видів і чисельність їх популяцій, є вплив низьких температур і нетривалий період вегетації, а міжвидові внутрішньоценотичні взаємини відіграють лише незначну роль [74].

Приуроченість видів до певних форм рельєфу і геологічних порід. Значна частина рідкісних видів рослин зосереджена на скелях або кам'янистих відслоненнях [29, 87]. Такі форми рельєфу трапляються в Українських Карпатах нечасто, однак тією чи іншою мірою вони присутні в усіх їх флористичних районах. Українська частина карпатської гірської системи майже цілковито утворена геологічними породами пісковикового флішу [4], на якому формуються кислі ґрунти [25], що зумовлює відносну одноманітність флори, представлені здебільшого ацидофільними видами. Серед петрофітів переважають силіцифіли, з яких раритетними є *Agrostis alpina* Scop., *A. rupestris* All., *Carex fuliginosa* Schkuhr, *Poa nemoralis* L. subsp. *carpathica* Jirásek, *Sempervivum montanum* L. subsp. *carpathicum* (Wettst. ex Prodan) A. Berger, *Veronica baumgartenii* Roemer & Schultes. Три останні таксони — це загально- або ж східно-карпатські ендеміки. Всі згадані види приурочені до сильноокислих, збіднених карбонатами ґрунтів (таблиця, I тип оселищ).

Петрофітну флору істотно урізноманітнює кальцит (карбонат кальцію), подекуди присутній у материнській породі [18]. Здебільшого йдеться не про вапняки, які дуже рідко трапляються в Українських Карпатах, а лише про кальцитові домішки, що зменшують кислотність субстрату. Це уможливорює наявність низки базофільних видів, цікавих з природоохоронної точки зору. Із наскельних високогірних таксонів до них належать *Antennaria carpathica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerh., *Aster alpinus* L., *Biscutella laevigata* L., *Bupleurum ranunculoides* L., *Cotoneaster integerrimus* Medicus, *Draba aizoides* L., *Dryas octopetala* L., *Erigeron alpinus* L., *E. atticus* Vill., *Euphrasia salisburgensis* Funck, *Gallium anisophyllum* Vill., *Gentiana nivalis* L., *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz & Thell., *Leontopodium alpinum* Cass., *Linum extraaxillare* Kit., *Primula halleri* J.F. Gmelin, *Ranunculus thora* L., *Rumex scutatus* L., *Salix alpina* Scop., *Saussurea alpina* L., *Saxifraga androsacea* L., *Trifolium badium* Schreber, *Veronica aphylla* L., *V. fruticans* Jacq., *Achillea oxyloba* (DC.) Schultz Bip. subsp. *schurii* (Schultz Bip.) Heimerl. (= *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur), *Aconitum moldavicum* Hacq. ex Rechb. subsp. *hosteanum* (Schur) Ascherson & Graebner, *Astragalus australis* (L.) Lam. subsp. *krajinae* Dom., *Cortusa matthioli* L. subsp. *pubens* (Schott, Nyman & Kotschy) Jáv., *Festuca saxatilis* Schur, *Leontodon montanus* Lam. subsp. *pseudotaraxaci* (Schur) Finch & P.D. Sell. Шість останніх таксонів є східно-, східно-південно- чи загальнокарпатськими ендеміками. Наведені таксони трапляються на помірно кислих або нейтральних, збагачених карбонатами ґрунтах, сформованих здебільшого на пісковиковому субстраті (таблиця, II тип оселищ). Головними осередками поширення цих кальцефілів є скельні відслонення в околицях гір Петрос, Говерла, Данцир, Туркул, Шпиці, Гутин-Томнатик, Бребенескул, Піп Іван на Чорногорі; Близ-

Розташування вапняків в Українських Карпатах. Умовні позначення:  — територія Карпат, ● — вапнякова материнська порода

Location of limestones in the Ukrainian Carpathians. Symbols indicate:  — territory of the Carpathians, ● — limestone bedrock



ниця, Драгобрат, Герешаска, Трояска, Котел на Свидовці; Чивчин і Гнетеса у Чивчинських горах; Петрос, Берлебашка, Ненеска у Мармароських горах і Негровець — у Горганах.

Найбільш стенотопними є хазмофітні види, приурочені до скельних щілин і розколин. Це, зокрема, *Draba carinthiaca* Норре, *Leontopodium alpinum*, *Saussurea alpina*, *Carex rupestris* All., *Lloydia serotina* (L.) Rchb.

Особливий флористичний інтерес становлять відслонення вапняків (рисунк), які в Українських Карпатах трапляються лише в окремих флористичних районах і майже не представлені у високогір'ї [22—24, 35]. Найбільше ділянок вапнякової материнської породи у Чивчинських горах, однак і тут вони відзначені лише на невеликих територіях біля кордону з Румунією або в 10-ти км від нього. Наймасивнішими є вапнякові скелі Великий Камінь і Мокринів Камінь, що досягають висоти понад 1400 м над р. м. Менші відслонення вапняків розташовані у верхів'ї річок Білий і Чорний Черемош на хребтах Чорний Діл, Яровиця і Прелучний, горах Фатя Банулуй, Чивчин, а також на сідловині між горами Сулігул і Чивчинаш [17, 75, 85]. Вони є оселищами рідкісних кальцефільних петрофітів, зокрема вузькоареальних таксонів — *Aconitum anthora* L. subsp. *jacquinii* (Rchb. ex Beck) Domin, *Aquilegia vulgaris* subsp. *nigricans*, *Carduus defloratus* L. subsp. *glaucus* (Baumg.) Nyman, *Delphinium elatum* L. subsp. *nacladense* (Zapał.) J. Holub, *Erysimum witmannii* Zawadski subsp. *transsilvanicum* (Shur) P.W. Ball, *Saussurea discolor* (Willd.) DC., *Silene zawadskii* Herbich (= *Elizante herzbichii* (Herbich) Klokov), межі ареалів яких лише незначно захоплюють територію Українських Карпат. До інших кальцефільних таксонів, представлених на межі своїх ареалів, належать *Crepis jacquinii* Tausch, *Dianthus superbus* L. subsp. *speciosus* (Rchb.) Pawł., *Erigeron alpinus*, *Saxifraga corymbosa* Boiss. (= *S. luteo-viridis* Schott & Kotschy).

Більшість із перелічених таксонів в Україні трапляються лише в Чивчинських горах, а для деяких з них (наприклад, *Crepis jacquinii*, *Saxifraga corymbosa*, *Dianthus superbus* subsp. *speciosus*, *Erysimum witmannii* subsp. *transsilvanicum*, *Saus-*

surea discolor, *Silene zawadskii*) відомі тільки поодинокі локалітети. Оселища *Silene zawadskii* (на горах Великий Камінь і Мокринів Камінь) мають міжнародне природоохоронне значення, оскільки цей вид внесений до європейського і всесвітнього Червоних списків [44, 58]. Прилегла до українсько-румунського кордону ділянка Чивчинських гір становить значний біогеографічний інтерес, оскільки тут пролягають межі ареалів низки видів. Поширення вузькоареальних видів *Gagea fistulosa* (Ram. ex DC.) Ker-Gawl. та *Erysimum hungaricum* Zapał. не охоплює території України і закінчується недалеко від її кордону на вапняковій скелі, розташованій на південному схилі г. Малий Лостун у Румунії [17]. В Українських Карпатах поодинокі оселища цих кальцефілів розміщені на переривчастому ланцюзі тріасово-юрських вапняків, що тягнеться з півночі Балканського півострова до Східних Карпат [84] уздовж так званого дакійського шляху міграції балканських видів у Карпати [53, 54].

Продовженням цього ланцюгового архіпелагу вапнякових і мармурових відслонень у північно-західному напрямку є низка так званих Мармароських стрімчаків і брил-олістолітів [35, 49], розташованих у Закарпатській обл. по лінії від Мармароського масиву (скельні виступи по берегах річок Тиси і Білого потоку) через урочище Кузій, г. Кобила, долини приток річок Шопурки й Апшиці (на південних відрогам Свидовця) до долин річок Лужанки, а також Великої і Малої Угольки (належать до Краснянського флористичного району). Вони приурочені до відносно невеликої висоти (менше 1000 м над р. м.) та утворюють низку розпорошених острівних оселищ, придатних для існування кальцефільних рослин. Подібні скельні відслонення, так звані Пенінські стрімчаки, простягаються далі у тому ж північно-західному напрямку вздовж межі Внутрішніх і Зовнішніх Карпат до кордону зі Словаччиною [35, 50]. Вони найкраще представлені у долинах річок Тересви, Боржави й Ужа [22]. Ґрунти, сформовані на вапняковому субстраті, мають нейтральну реакцію і значний вміст карбонатів (таблиця, III тип оселищ). На закарпатських вапнякових стрімчаках трапляються рідкісні кальцефільні таксони — *Cortusa matthioli* subsp. *matthioli*, *Jovibarba globifera* (L.) J. Parnell subsp. *hirta* (L.) J. Parnell (= *Jovibarba preissiana* (Domin) Omelcz. & Czopik), *Sagina saginoides* (L.) Karsten, *Sedum hispanicum* L., а також загально- і східнокарпатські ендеміки — *Campanula carpatica* Jacq. і *Galium transcarpaticum* Stojko & Tassenkevitch. У прискельних ценозах поширені лісові кальцефільні види — *Taxus baccata* L., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, *Scopolia carniolica* Jacq., *Erythronium dens-canis* L., *Cephalanthera rubra* (L.) L.C.M. Richard, *Epipogium aphyllum* Swartz, *Iris pseudocyperus* Schur. До вапнякових відслонень на Закарпатті приурочена й низка термофільних видів, зокрема *Sesleria heuflerana* Schur, *Coronilla elegans* Panč., *Ophioglossum vulgatum* L., *Carex humilis* Leyss., *Juniperus sabina* L. [26, 27]. Ймовірно, добре прогрівання вапнякових скель, розташованих на схилах південної і південно-східної експозицій, уможливило виживання їх популяцій у плейстоцені.

На окрему згадку заслуговують **некорінні** оселища рідкісних кальцефільних видів, а саме приурочені до вапнякового підґрунтя **післялісові луки**, які трапля-

ються на полонинах Чивчинських гір у верхів'ях Чорного і Білого Черемошу. Вони сформувалися на збагачених карбонатами нейтральних ґрунтах (таблиця, IV тип оселищ). Особливий інтерес становлять луки середньогірської смуги (на місці смерекового лісу) на хребтах Прелучний, Яровиця, Чорний Діл, Брусний, перевалі Джугул, південно-східній віднозі г. Чивчин і сідловині між горами Сулігул і Чивчинаш на кордоні з Румунією. Вони є осередками значного видового багатства й оселищами рідкісного диз'юнктивно-ареального виду *Botrychium multifidum* (S.G. Gmelin) Ångström, а також низки вузькоареальних східно-, східно-південнокарпатських чи східно-південнокарпатсько-балканських таксонів, а саме *Acinos alpinus* (L.) Moench subsp. *baumgartenii* (Simk.) Pawł., *Carduus kernerii* Simonk., *Centaurea kotschyana* Heuffel ex Koch, *Dianthus carthusianorum* L. var. *carpaticus* (Wol.) Zapał. (= *D. carpaticus* Wol.), *Linum extraaxillare*, *Melampyrum saxosum* Baumg., *Nigritella carpatica* (Zapał.) Teppner, E. Klein & M. Zagulski, *Poa rehmannii* (Asch. & Graebn.) Wol., *Scabiosa lucida* Vill. subsp. *barbata* E.I. Nyárády (= *S. opaca* Klok.), *Silene nutans* L. subsp. *dubia* (Herbich) Zapał. [6, 17, 34]. З інших кальцефільних таксонів, що загалом зрідка трапляються в Українських Карпатах, тут рясно представлені *Aconitum anthora* subsp. *jacquinii*, *Anemone narcissifolia* L., *Anthyllis vulneraria* L. subsp. *alpestris* Asch. & Graebn., *Botrychium lunaria* (L.) Swartz, *Carex ornithopoda* Willd., *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop., *Coeloglossum viride* (L.) Hartman, *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Phyteuma orbiculare* L., *Pinguicula alpina* L., *Polygala amara* L. subsp. *brachyptera* (Chodat) Hayek (= *P. subamara* Fritsch), *Selaginella selaginoides* (L.) Beauv. ex Schrank & C.F.P. Mart., *Senecio papposus* (Rchb.) Less., *Thesium alpinum* L. Деякі з перелічених таксонів тут настільки рясні, що утворюють аспект, а щільність їхніх генеративних пагонів часто перевищує 10 шт./м² [14, 17]. Оскільки антропогенну діяльність у цьому регіоні практично припинено, такі лучні оселища надалі зазнаватимуть демутації, що супроводжуватиметься їх поступовим залісненням. Згодом це неминуче призведе до зниження життєздатності популяцій згаданих кальцефільних лучних видів і подальшого їх витіснення з післялісових оселищ. Очевидно, ці види колись потрапили на луки з корінних високогірних оселищ, здебільшого приурочених до вапнякових чи збагачених карбонатами пісковикових скель або кам'янистих відслонень. У Чивчинських горах такі осередки майже відсутні на українській території, натомість частіше трапляються в румунській частині гірського пасма, про що свідчать літературні дані [75, 76, 88]. Тому самовідновлення лісу на сформованих на вапняковому субстраті вторинних луках, а також задернування петрофітних ділянок у ході демутації загрожує істотним збідненням біорізноманітності в Українських Карпатах, а в деяких випадках — навіть повним витісненням деяких трав'яних кальцефілів з української території.

Можна з певністю стверджувати, що у другій половині ХХ ст. в Україні зник східно-південнокарпатсько-балканський вид *Thlaspi kovatsii* Heuffel (= *Th. pawlowskii* M. Dvořáková). У 1930-х роках його оселище виявлене на самому кордоні з Румунією на г. Сулігул, що підтверджують літературні [75] і гербарні

дані. Тоді популяція виду частково поширювалася на сучасну українську територію, натомість тепер вона розташована винятково в Румунії, а її теперішня межа проходить на відстані близько 10 м від кордону з Україною. Витіснення виду зумовлене заростанням цієї ділянки дернинними травами *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. і *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott, що сталося внаслідок припинення випасання. З тих самих причин тут зник й інший рідкісний східно-південнокарпатський вид — *Festuca saxatilis*. Вимирання загрожує й нечисленним популяціям східнокарпатського ендеміка *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Wol.) Halliday (= *M. oxypetala* (Wol.) Kulcz.). Згадані низькорослі загрожені таксони зазнають витіснення більш конкурентоспроможними видами, а для самовідновлення їхніх популяцій необхідні незадерновані мікролокуси, що виникають внаслідок випасання [14, 17].

Не менш своєрідним типом оселищ кальцефільних видів є **карбонатні болота**, приурочені до відповідної материнської породи в субальпійському та лісовому поясах на Свидовці, Чорногорі і в Чивчинських горах [16, 33], які відзначаються нейтральною реакцією ґрунту (таблиця, V тип оселищ). Їх рослинність здебільшого представлена асоціацією *Caricetum paniculatae* (союз *Magno-caricion elatae*), рідше — *Caricetum davallianae* (союз *Caricion davallianae*). Із рідкісних таксонів тут трапляються гідрофіти — *Carex davalliana* Smith, *Carex hartmannii* Kajander, *Festuca pratensis* Hudson subsp. *apennina* De Not, *Pinguicula vulgaris* L., *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Simonk. (= *S. alpestris* Baumg. ex Fuss) і східно-південнокарпатський ендемік *Festuca porcii* Hackel. Наприкінці ХХ століття з єдиного в Українських Карпатах оселища в урочищі Гереджівка (с. Ясиня Рахівського р-ну Закарпатської обл.) в асоціації *Caricetum davallianae* зник гляціальний релікт *Primula farinosa* L. [5, 7]. Значний природоохоронний інтерес становлять нечисленні оселища вузькоендемічного східнокарпатського виду *Saussurea porcii* Degen, який зберігся лише в Українських Карпатах [63]. Цей вид, що трапляється в асоціації *Caricetum paniculatae*, входить до «Європейського червоного списку» [44].

Іншим типом оселищ рідкісних гідрофітних видів є збіднені карбонатами мезо- та оліготрофні **ацидні болота** із сильнокислою реакцією ґрунту (таблиця, VI тип оселищ), де трапляються *Andromeda polifolia* L., *Carex bigelowii* Torrey ex Schweinitz subsp. *dacica* (Heuffel) Egorova (= *C. dacica* Heuffel), *C. limosa* L., *C. pauciflora* Lightf., *Lycopodiella inundata* (L.) J. Holub, *Drosera rotundifolia* L., *Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr., *O. palustris* Pers., *Scheuchzeria palustris* L., здебільшого приурочені до угруповань класу *Oxycocco-Sphagnetea*. Деякі з цих ацидофільних рослин не є рідкісними в інших регіонах України, зокрема на Поліссі, проте в Карпатах їхні оселища трапляються вельми нечасто. Більшість з перелічених видів останньої групи належать до бореального елемента флори і є гляціальними реліктами. Ацидні болота різної площі знаходимо майже в усіх флористичних районах Українських Карпат, але взагалі в горах вони займають дуже незначну територію.

Слід зазначити, що оселища кальцефільних видів не завжди приурочені до вапнякової чи збагаченої кальцитом материнської породи. В окремих випад-

ках серед суцільного ацидного пісковикового флішу, що залягає на поверхні, можливе вимивання CaCO_3 з глибинних карбонатних порід і подальше його осадження на **приджерельних ділянках** у вигляді вторинного кальцитового мінералу травертину. Крихким білим крупкуватим шаром він укриває пісковиковий гравій поблизу витоків кальценосних потоків. Разом з підкладовим глинистим мергелем товщина травертинового шару може бути досить значною, а подекуди він може утворювати брили різної величини. Травертин найінтенсивніше формується на відносно невеликій висоті (до 1200 м над р. м.). Це зумовлено нижчим вмістом гумусу, а також вищою температурою повітря і ґрунту, що сприяє осаджуванню CaCO_3 . Низку таких збагачених карбонатами приджерельних ділянок нещодавно виявлено у Чорногорі [10, 11, 60–62] і Чивчинських горах [32]. Шар ґрунту тут дуже тонкий унаслідок інтенсивного промивання водою. Завдяки наявності кальциту значення $\text{pH}(\text{H}_2\text{O})$ ґрунту нейтральні чи основні (таблиця, VII тип оселищ). Такі гігрофітні безлісі ділянки, де переважно домінують мохи (союз *Cratoneurion commutati*), є оселищами рідкісних кальцефільних таксонів, зокрема *Cortusa matthioli* L. subsp. *sibirica* (Andrz.) E.I. Nyárády, *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, *Pinguicula vulgaris*, та загальнокарпатського ендеміка *Festuca carpatica* F.G. Dietr.

Цей тип травертинових приджерельних оселищ, приурочених до лісового поясу Українських Карпат, становить природоохоронний інтерес у всеєвропейському масштабі і потребує надання їм статусу охоронних територій, що передбачено в додатку I «Директиви щодо оселищ» [39] і посібнику, виданому Єврокомісією [57]. На особливу увагу заслуговують оселища *Ligularia sibirica*, яким надано охоронний статус додатком II «Директиви щодо оселищ» [39]. Крім того, цей вид підлягає суворій охороні в Європі згідно з додатком до Бернської конвенції [38]. В Українських Карпатах його поодинокі оселища розташовані в Чивчинських горах (ур. Білий Потік) [32, 33] і Чорногорі (ур. Тисоватий) [12, 61].

Крім лісового поясу, приджерельні карбонатні оселища представлені також у високогір'ї Свидовця, Чорногори і Чивчинських гір, однак тут не формується травертин. Рослинність таких ділянок здебільшого теж належить до союзу *Cratoneurion commutati*, а крім деяких згаданих вище рідкісних таксонів (*Pinguicula vulgaris*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*), трапляються також *Carex hartmannii*, *Juncus triglumis* L., *Saxifraga aizoides* L. і *Triglochin palustris* L. [11, 16, 62].

Значно відрізняється видовий склад високогірних **ацидних приджерельних ділянок**, збіднених карбонатами. Вони розташовані на пісковикових, аргілітових чи конгломератових породах, де формуються кислі ґрунти (таблиця, VIII тип оселищ), і є оселищами деяких рідкісних силіцифільних чи індіферентних видів, зокрема *Carex bicolor* All., *Juncus castaneus* Sm., *Pedicularis oederi* Vahl, *Saxifraga stellaris* L., *Swertia punctata* Baumg. Межі їхніх ареалів лише незначно заходять із Румунії на територію Українських Карпат, де в північно-західному напрямку їх поширення обмежується високогір'ям Чорногори чи Свидовця. На некарбонатних приджерельних ділянках у високогір'ї трапляються також

східнокарпатський ендемік *Chrysosplenium alpinum* Schur, східно-південнокарпатсько-балканські види — *Dactylorhiza cordigera* (Fries) Soó і *Doronicum carpaticum* (Griseb. & Schenk) Nymán, а в значно ширшому висотному діапазоні — *Cardamine amara* L. subsp. *opizii* (J. & C. Presl) Čelak. (= *Cardamine opizii* J. & C. Presl). Рослинність оселищ цього типу здебільшого представлена ендемічними карпатськими асоціаціями — *Brachythecio rivularis-Cardaminetum opizii*, *Chrysosplenio alpini-Saxifragetum stellaris*, *Doronicum-Cratoneuretum commutati* і *Swertia punctatae-Saxifragetum stellaris* із класу *Montio-Cardaminetea*.

Окремим типом оселищ рідкісних видів є **водойми** різної площі, які загалом нечасто трапляються в Українських Карпатах і здебільшого представлені післяльодовиковими озерцями у високогір'ї Свидовця і Чорногори. У водоймах виявлено рідкісні гідрофіти — *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch і *Potamogeton alpinus* Balb. [16]. Упродовж XX століття останній вид зазнав вимирання у значній частині своїх карпатських оселищ [3].

У Вулканічних Карпатах найбагатшими осередками рідкісних видів є добре інсольовані південні схили, розташовані на незначній висоті (до 600 м над р. м.). Тут наявні ксеротермні лісові або лучно-степові угруповання із союзів *Quercion pubescenti-petraeae* чи *Festucion valesiaceae*, визнані Єврокомісією пріоритетними у природоохоронному сенсі [57]. Вони є оселищами таких рідкісних термофільних видів: *Asplenium adiantum-nigrum* L., *Chamaecytisus podolicus* (Blocki) A. Klášková, *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *Crocus banaticus* Gay, *Cruciata pedemontana* (Bellardi) Ehrend., *Doronicum hungaricum* Rchb., *Festuca pseudodalmatica* Krajina, *Fraxinus ornus* L., *Iris pseudocyperus*, *Lathyrus transsilvanicus* (Sprengel) Fritsch., *Potentilla thuringiaca* Bernh. ex Link, *Quercus cerris* L., *Q. polycarpa* L., *Staphylea pinnata* L., *Stipa transcarpatica* Klokov (= *S. crassiculmis* P. Smirn. subsp. *euroanatolica* Martinovský), *Waldsteinia geoides* Willd. [2, 8]. Здебільшого мають центральноевропейський, середземноморський або паннонський тип ареалу, і в українській частині Вулканічних Карпат трапляються на межі своїх ареалів. Більшість оселищ наведених видів приурочена до вулканічних порід (андезитів чи базальтів) на південному пасмі Вигорлат—Гутийської гряди, зокрема на горах Чорній, Юлівській та Вар-Гедь, де формуються слабокислі ґрунти (таблиця, IX тип оселищ).

Закономірності поширення стенотопних видів в Українських Карпатах

Екологічні умови оселищ визначають можливість трапляння у них особин певних рослин. Кожна група перелічених вище рідкісних видів приурочена до певного типу оселищ, які, своєю чергою, теж є нетривіальними для Українських Карпат. Раритетність видів може зумовлюватися їх особливими екологічними потребами, наприклад, гідро- чи гідрофільністю, хіонофільністю або ж приуроченістю до петрофітних чи збагачених карбонатами ділянок. Найбільш стенотопними є види, оселища яких мають поєднувати кілька згаданих чинників. Такі, наприклад, карбонатні болота (оселища кальцефілів-гідрофітів *Carex davalliana*, *Saussurea porcii*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*) чи місця тривалого

залягання снігу між скелями (де трапляються хіонофіли-петрофіти *Cardaminopsis neglecta* і *Oxyria digyna*).

Прикметно, що деякі види займають майже всі або принаймні більшість придатних для них ділянок, натомість інші — лише незначну їх частину. При цьому придатність біотопу для певного виду можна визначити за наявністю у ньому низки інших видів, що часто трапляються сукупно з ним [70, 87]. Наприклад, *Phyteuma orbiculare* чи *Saxifraga paniculata* Mill. є більш-менш звичайними компонентами наскельних кальцефільних угруповань, тимчасом як *Achillea oxyloba* subsp. *schurii*, *Hedysarum hedysaroides*, *Veronica fruticans* відзначені лише в поодиноких оселищах окремих районів Українських Карпат, хоча супутні їм види більше поширені. Це може зумовлюватися як різною експансивністю видів, так і історією їх поширення, зокрема динамікою скорочення ареалів у голоцені. Поступове зменшення кількості оселищ властиве насамперед аркто-альпійським чи європейським високогірним видам, для яких зміни клімату і рослинності у голоцені виявилися загалом несприятливими. Вони збереглися лише в окремих рефугіумах, натомість раніше значно частіше траплялися в Українських Карпатах. Порівняння задокументованих літературних і гербарних даних із сучасним поширенням деяких видів, зокрема *Hedysarum hedysaroides*, *Oxyria digyna*, *Pedicularis oederi*, *Veronica bellidioides*, дає змогу стверджувати, що навіть упродовж XX ст. вони поступово зникали із частини власних оселищ [13]. В Українських Карпатах ці види здебільшого трапляються на межі своїх ареалів, тобто їхні оселища є периферійними.

Приуроченість деяких видів лише до окремих придатних для них біотопів, навпаки, може зумовлюватися й тим, що нині вони перебувають на етапі поступової експансії. При цьому відбувається почергове проникнення виду у найближчі відповідні біотопи, хоча він ще не встиг заселити всі придатні ділянки у регіоні. Вважається, що такий тип розселення властивий насамперед вузькоареальним неендемичним таксонам [48]. У Карпатах до ендемічних чи субендемичних таксонів із дуже неоднорідним поширенням належать східнокарпатський підвид *Silene nutans* subsp. *dubia* і східно-південнокарпатсько-балканський вид *Centaurea kotschyana*. В Українських Карпатах їх рясність зменшується у північно-західному напрямку. Прикметно, що ареал деяких видів (зокрема, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Saxifraga stellaris*, *Swertia punctata*) простягається від Румунських Карпат у цьому ж напрямку на дуже незначну відстань, охоплюючи лише частину Чорногори, хоча не існує якихось особливих еколого-ценотичних обмежень чи географічних бар'єрів, які би протидіяли подальшій колонізації цього гірського хребта згаданими видами. Ймовірно, така поступова колонізація відбувається й тепер, про що, наприклад, свідчать наші спостереження за сучасною динамікою спрямованого пересування у східному напрямку межі поширення *Swertia punctata* у Чорногорі. Згідно з зьогочасними уявленнями про межі ареалів видів їх динамічний характер є радше правилом, аніж винятком [48].

Відсутність низки видів на придатних для них ділянках зумовлюється їх ізольованістю і взаємною просторовою віддаленістю. Набір видів у більшості

однотипних острівних оселищ є досить своєрідним і залежить від низки факторів, у тому числі історії формування флори у регіоні, а також від суто ймовірнісних чинників. У минулих епохах для деяких видів, наприклад холодолюбних чи петрофітних, придатними були більші площі, ніж у сучасний період (зокрема, внаслідок холоднішого клімату і меншої сформованості ґрунтового покриву у плейстоцені). Натомість інші типи оселищ, як-от травертинові приджерельні ділянки, були не менш рідкісними, ніж тепер, принаймні впродовж значної частини четвертинного періоду. За сучасними уявленнями ізольовані острівні оселища можуть заселятися не лише з найближчих подібних осередків (stepping-stone dispersal), а й шляхом стрибкоподібного поширення відразу на далеку відстань (long-distance dispersal) [55, 83]. Хоча протягом осяжного для спостережень часу несинантропне занесення виду здалека на певну придатну ділянку здається вкрай малоімовірним, але впродовж тисячолітніх періодів така ймовірність значно зростає [71].

Можливість природного розселення неадвентивних видів існує й тепер. Ймовірним прикладом може бути нещодавне виявлення у Чорногорі єдиної в Українських Карпатах невеликої популяції *Callianthemum coriandrifolium* [15], чисельність якої багаторазово зросла за останнє десятиліття [21]. Така динаміка наводить на думку про відносно недавнє виникнення цієї популяції, яка могла розвинутися із насіння *C. coriandrifolium*, занесеного із Румунських Карпат, де цей вид трапляється у Роднянських горах на відстані близько 60 км від чорногорського оселища [15].

Оселища багатьох рідкісних видів рослин приурочені до особливих едафічних умов і трапляються на певних геологічних породах [67]. Едафічні умови є важливим фактором адаптації і стимулюють процеси видоутворення, внаслідок яких виникають спеціалізовані едафічні екотипи [80, 82] або навіть чітко розмежовані види рослин [79].

В Українських Карпатах прикладом такої оселищної спеціалізації є внутрішньовидові таксони *Cortusa matthioli*, яким найкраще відповідає підвидовий ранг. Це насамперед центрально-південноєвропейський монтанний таксон *Cortusa matthioli* subsp. *matthioli*, що трапляється на затінених вапнякових скелях у Мармароських горах, а також на стрімчаках південних відног Свидовця і Краснянського масиву у висотному діапазоні 500—900 м над р. м.

Інший підвид — *Cortusa matthioli* subsp. *sibirica* (Andrz.) E.I. Nyárády — приурочений до збагачених карбонатами приджерельних і припотокових оселищ у Чорногорі, Чивчинських і Гринявських горах [1, 10, 32, 60]. Йому властиві виразні гігро- і геліофільність. Трапляється здебільшого у поясі букового лісу, але окремі оселища досягають висоти 1300 м над р. м. [60]. Бореально-монтанний таксон з широким диз'юнктивним євразійським ареалом [77].

Третій підвид — *C. matthioli* subsp. *pubens* (Schott, Nyman & Kotschy) Jáv. — в Українських Карпатах відомий лише з одного оселища у високогір'ї Чорногори на висоті 1630 м над р. м. Його невелика популяція заселяє підніжжя затінених пісковикових скель, а отже, таксон не виявляє ознак кальце- чи базофільності

[10, 60]. Є вузькоареальним східнокарпатським неоендеміком, крім Чорногори, відомий лише з Роднянських гір у Румунії [72].

Варто згадати, що у Західних Карпатах трапляється ще один вузьколокальний підвид *Cortusa matthioli* subsp. *moravica* (Podp.) Soják, приурочений до єдиного оселища з дуже специфічними геологічними умовами у карстовій западині гірського масиву Моравський Крас [36]. Вид *C. matthioli* s. l. азійського походження, оскільки найбільша різноманітність роду *Cortusa* L. відзначена у горах Азії, зокрема Далекого Сходу [28, 77]. Очевидно, ареал виду в Європі істотно розширився в плейстоцені. Значна внутрішньовидова диференціація *C. matthioli* у Карпатах і наявність тут ендемічних підвидів, спеціалізованих щодо певних типів оселищ, може засвідчувати, що це гірське пасмо є вторинним центром формоутворення виду.

Висновки

Характер поширення стенотопних видів зумовлений наявністю придатних для них оселищ, що пояснює обмеженість їх трапляння в Українських Карпатах. Приуроченість низки рідкісних видів до оселищ з особливими еколого-ценотичними умовами свідчить про важливу роль цих ділянок як цінних осередків біорізноманітності. Деякі з них унікальні не лише для Українських Карпат, а й у загальноєвропейському масштабі, і потребують охорони. Це насамперед досі не охоплені охоронним режимом оселища видів, згаданих у міжнародних документах [38, 39, 44] — *Ligularia sibirica* (на Чорногорі) і *Saussurea porcii* (на Свидовці), а також травертинові приджерельні ділянки [12]. Впровадження заповідного режиму потребують і деякі високогірні осередки кальцефільної петрофітної флори, зокрема територія в околицях гір Герешаска, Трояска і Котел на Свидовці, яку варто приєднати до Карпатського біосферного заповідника [9, 12, 16]. Для збереження або відновлення у Чивчинських горах популяцій деяких вузькоендемічних таксонів, яким загрожує зникнення, потрібні вжити активних заходів охорони з метою формування сприятливого фітоценотичного режиму в їхніх оселищах. Для *Erysimum witmannii* subsp. *transsilvanicum*, *Saussurea discolor* і *Silene zawadskii* такими заходами є проріджування чагарникового і лісового ярусів задля протидії заростанню оселищ, натомість для *Minuartia verna* subsp. *oxypetala* і *Thlaspi kovatsii* — випасання помірної інтенсивності або скошування з метою зменшення задерніння. Регульоване дотримання традиційних способів використання лук для збереження цінних осередків біорізноманітності останнім часом привертає щоразу більшу увагу європейських природоохоронців [43, 73].

1. Анастасій С.Г., Величко М.В., Кленач І.А., Якимчук М.К. Поширення *Cortusa matthioli* L. на території Рядянської Буковини // Укр. ботан. журн. — 1978. — 35, № 5. — С. 528—529.
2. Борисенко В.І. Сучасний стан рослинного покриву масиву Чорна Гора Карпатського біосферного заповідника // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Міжнар. конф. молодих учених-ботаніків. — К., 2007. — С. 74—76.
3. Борсукевич Л.М. Проблема збереження *Potamogeton alpinus* Balb. (*Potamogetonaceae*) у Карпатському регіоні // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: Мат-ли наук. конф. — Львів, 2008. — С. 52—54.

4. Габинет М.П., Кульчицкий Я.О., Матковский О.И. Геология и полезные ископаемые Украинских Карпат. — Ч. I. — Львов: Вища шк., 1976. — 200 с.
5. Данилик І.М. Збереження популяцій рідкісних видів роду *Carex* L. і виду *Saussurea porcii* Degen у високогір'ї Українських Карпат // Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат: Наук. реком. — Львів: Меркатор, 2009. — С. 24—26.
6. Загульський М.М., Чорней І.І. Нове знаходження *Nigritella nigra* (L.) Reichenb. (*Orchidaceae*) в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. — 1993. — **50**, № 2. — С. 125—129.
7. Зиман С.М., Вайнагії І.В. Еколого-ценотичні та фітоценотичні особливості рідкісних видів *Primula farinosa* L. і *Gentiana verna* L. // Укр. ботан. журн. — 1991. — **48**, № 5. — С. 99—101.
8. Кіш Р., Андрик Є., Мірутенко В. Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині. — Ужгород: Мистецька лінія, 2006. — 64 с.
9. Кияк В. Збереження малих популяцій // Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат: Наук. реком. — Львів: Меркатор, 2009. — С. 14—18.
10. Кобів Ю.Й. Популяційно-онтогенетичні показники і перспективи охорони *Cortusa matthioli* L. (*Primulaceae*) у Чорногорі // Наук. вісн. УкрДЛТУ. — Львів, 1999. — **9.9**. — С. 230—239.
11. Кобів Ю.Й. Приджерельні оселища кальцефільних видів рослин у Чорногорі (Українські Карпати) як рідкісні осередки біорізноманіття // Наук. зап. Держ. природозн. музею. — 2007. — **23**. — С. 43—54.
12. Кобів Ю. Збереження оселищ рідкісних видів рослин // Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат: Наук. реком. — Львів: Меркатор, 2009. — С. 19—22.
13. Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. — 2009. — **66**, № 4. — С. 451—465.
14. Кобів Ю., Кобів В. Біологічні особливості видів і життєздатність їхніх популяцій // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат / За ред. Й. Царика. — Львів: Меркатор, 2009. — С. 23—51.
15. Кобів Ю.Й., Нестерук Ю.Й. Унікальна популяція *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb. (*Ranunculaceae*) у Чорногорі // Укр. ботан. журн. — 1996. — **53**, № 3. — С. 218—223.
16. Кобів Ю., Прокопів А., Борсукевич Л., Гелеш М. Поширення, стан популяцій та характеристика оселищ рідкісних і загрожених видів рослин у північній частині Свидовця (Українські Карпати) // Вісн. Львів. ун-ту. — Сер. біол. — 2009. — **49**. — С. 63—82.
17. Кобів Ю., Прокопів А., Гелеш М. та ін. Поширення і стан популяцій рідкісних, загрожених та ендемічних видів рослин у північній частині прикордонної ділянки Чивчинських гір (Українські Карпати) // Там само. — 2007. — **45**. — С. 71—84.
18. Малиновський А.К. Кальцефільна флора високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. — 1991. — **48**, № 4. — С. 23—28.
19. Малиновський К.А. Охорона рідкісних видів високогірної флори Українських Карпат // Там само. — 1981. — **38**, № 4. — С. 63—73.
20. Методичні аспекти впровадження міжнародної програми «Важливі ботанічні території» в Україні / За заг. ред. Т.Л. Андриєнко, В.А. Онищенко. — К.: Арістей, 2008. — 43 с.
21. Нестерук Ю. Популяція виду *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb. // Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. — Львів: Поллі, 2004. — С. 96—102.
22. Природа Закарпатської області / За ред. К.І. Геренчука. — Львів: Вища шк., 1981. — 156 с.
23. Природа Івано-Франківської області / За ред. К.І. Геренчука. — Львів: Вища шк., 1973. — 160 с.
24. Природа Чернівецької області / За ред. К.І. Геренчука. — Львів: Вища шк., 1978. — 160 с.
25. Руднева Е.Н. Почвенный покров Закарпатской области. — М.: Изд-во АН СССР, 1960. — 229 с.

26. *Стойко С.М., Тасенкевич Л.О., Мілкіна Л.І. та ін.* Флора і рослинність Карпатського заповідника. — К.: Наук. думка, 1982. — 220 с.
27. *Тасенкевич Л.А.* Угольский буковый заповедный массив // Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. — Киев: Наук. думка, 1980. — С. 76—83.
28. *Федоров А.А. Cortusa L.* // Флора СССР / Под ред. Б.К. Шишкина, Е.Г. Боброва. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. — С. 242—249.
29. *Фодор С.С.* Скальная высокогорная флора Советских Карпат // Растительность высокогорий и вопросы ее хозяйственного использования. — М.; Л.: Наука, 1966. — С. 12—17.
30. *Червона книга України.* Рослинний світ / За заг. ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонка. — К.: УЕ, 1996. — 608 с.
31. *Чопик В.І.* Наукові основи охорони рідкісних видів флори України // Укр. ботан. журн. — 1970. — 27, № 6. — С. 693—703.
32. *Чорней І.І. Ligularia bucovinensis Nakai (Asteraceae)* — новий вид для флори Українських Карпат // Укр. ботан. журн. — 1999. — 56, № 1. — С. 19—21.
33. *Чорней І.І., Буджак В.В., Андрієнко Т.Л.* Болота Буковинських Карпат // Укр. ботан. журн. — 2008. — 65, № 2. — С. 180—188.
34. *Чорней І.І., Скільський І.В., Коржук В.П., Буджак В.В.* Заповідні об'єкти Буковини загальнодержавного значення як основа регіональної екологічної мережі // Заповідна справа в Україні. — 2001. — 7, вип. 2. — С. 73—98.
35. *Шакин В.А., Буров В.С., Вялов О.С. и др.* Геологическая карта Украинских Карпат и прилегающих прогибов. — К.: Мин. геологии УССР, 1978. — 6 с.
36. *Čeřovský J.* Endangered plants. — Prague: Aventinum, 1995. — 176 p.
37. *Convention on biological diversity.* — Rio de Janeiro: Environmental Law and Institutions Programme Activity Centre, 1992. — 56 p.
38. *Convention on conservation of European wildlife and natural habitats.* — Bern, 1979. — 12 p.
39. *Council Directive 92/43/EEC of May 1992 on the conservation of natural habitats and wildfauna and flora* // Official Journ. of the European Union. — 1992. — L 206. — P. 1—50.
40. *Davies C.E., Moss D., Hill M.O.* EUNIS habitat classification revised. — Copenhagen: European Environment Agency, 2004. — 311 p.
41. *Davis B.A.S., Brewer S., Stevenson A.C., Guiot J.* The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data // Quaternary Science Reviews. — 2003. — 22. — P. 1701—1716.
42. *Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. et al.* Zeigwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. — Bd. 18. — Göttingen: E. Goltze KG, 1992. — S. 1—258.
43. *Eriksson O., Cousins S.A.O., Bruun H.H.* Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia // Journal of Vegetation Science. — 2002. — 13, № 5. — P. 743—748.
44. *European Red List of globally threatened animals and plants.* — New York: UN, 1991. — 154 p.
45. *European plant conservation strategy.* — London: Council of Europe & Planta Europa, 2002. — 43 p.
46. *Fontaine B., Bouchet P., Van Achterberg K. et al.* The European Union's 2010 target: putting rare species in focus // Biological Conservation. — 2007. — 139, № 1—2. — P. 167—185.
47. *Gaston K.J.* Rarity. — London: Chapman & Hall, 1994. — 205 p.
48. *Gaston K.J.* The structure and dynamics of geographic ranges. — Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. — 267 p.
49. *Geological map of the Outer Carpathians: borderland of Ukraine and Romania* / Ed. L. Jankowski, R. Kopciowski, W. Rylko. — Warszawa: Polish Geolog. Inst., 2007. — 2 p.
50. *Geological map of the Outer Carpathians: borderlands of Poland, Ukraine and Slovakia* / Ed. L. Jankowski, R. Kopciowski, W. Rylko. — Warszawa: Polish Geolog. Inst., 2004. — 2 p.
51. *Gorman M.L.* Island ecology. — London: Chapman & Hall, 1979. — 105 p.

52. *Harris L.D.* An island archipelago model for maintaining biotic diversity in old-growth forests // New forests for a changing world. — Proceedings of the Society of American Forestry National Convention. — 1983. — P. 378—382.
53. *Hendrych R.* Karpatische Migrationen und Florenbeziehungen in den Tschechischen Ländern der Tschechoslowakei // Acta Universitatis Carolinae. — Ser. Biologica. — 1987. — **3—4**. — P. 105—250.
54. *Hendrych R., Hendrychová H.* Preliminary report on the Dacian migroelement in the Slovakia // Preslia. — 1979. — **51**. — P. 313—332.
55. *Higgins S.I., Nathan R., Cain M.L.* Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? // Ecology. — 2003. — **84**, № 8. — P. 1945—1956.
56. *Identifying important plant areas: a site selection manual for Europe, and a basis for developing guidelines for other regions of the world.* — Hague: Plantlife International, 2002. — 52 p.
57. *Interpretation manual of European Union Habitats.* — Strasbourg: European Commission, 2007. — 143 p.
58. *IUCN Red List of threatened plants* / Eds. K.S. Walter, H.J Gillett. — Gland; Cambridge: World Conservation Monitoring Centre, 1997. — 862 p.
59. *Kirkpatrick J.B.* Factors influencing the spatial restriction of vascular plant species in the alpine archipelagos of Australia // Mountain biodiversity: a global assessment / Eds. C. Körner, E.M. Spehn. — London; New York: Parthenon Publish. Group, 2002. — P. 155—164.
60. *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.
61. *Kobiv Y.* *Ligularia sibirica* (L.) Cass. (*Asteraceae*) in the Chornohora Mountains (Ukrainian Carpathians): population-ontogenetic parameters, morphology, taxonomy and conservation // Ukr. Botan. Journ. — 2005. — **62**, № 3. — P. 383—395.
62. *Kobiv Y.* Calciferous headstream localities as sites of noteworthy biodiversity in the Chornohora Mts (Eastern Carpathians) // Roczniki Bieszczadzkie. — 2005. — **13**. — P. 203—214.
63. *Kobiv Y., Helesh M., Borsukevich.* *Saussurea porcii* Degen (*Asteraceae*) in the Svydovets Mountains (Ukrainian Carpathians) // Ukr. Botan. Journ. — 2007. — **64**, № 6. — P. 825—832.
64. *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.
65. *Köchy M., Rydin H.* Biogeography of vascular plants on habitat islands, peninsulas, and mainland in a central-Swedish agricultural landscape // Nordic Journ. of Botany. — 1997. — **17**. — P. 215—223.
66. *Kornaś J., Medwecka-Kornaś A.* Geografia roślin. — Warszawa: Wyd. Naukowe PWN, 2002. — 569 s.
67. *Kruckeberg A.R.* Geology and plant life: the effects of landforms and rock types on plants. — Seattle: Univ. of Washington Press, 2002. — 363 p.
68. *MacArthur R.H., Wilson E.O.* The theory of island biogeography. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. — 204 p.
69. *Morrison M.L., Marcot, B.G., Mannan R.W.* Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. — Madison: Univ. of Wisconsin Press, 1992. — 364 p.
70. *Münzbergová Z., Herben T.* Identification of suitable unoccupied habitats in metapopulation studies using co-occurrence of species // Oikos. — 2004. — **105**. — P. 408—414.
71. *Nathan R.* Long-distance dispersal of plants // Science. — 2006. — **313**. — P. 786—788.
72. *Nyárády E.I.* *Cortusa L.* // Flora Republicii Populare Romîne / Ed. T. Săvulescu. — T. 7. — București: Edit. Acad. RPR, 1960. — P. 58—61.
73. *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.

74. *Pauli H., Gottfried M., Retter K., Grabherr G.* High mountain summits as sensitive indicators of climate change effects on vegetation patterns: the «multi summit-approach» of GLORIA (Global Observation Research Initiative in Alpine Environments) // Global change and protected areas / Ed. G.Visconti et al. — Dordrecht: Kluwer, 2003. — P. 45—51.
75. *Pawlowski B.* Ogólna charakterystyka geobotaniczna gór Czerwoczyńskich // Rozpr. wyd. mat.-przyrod. PAU. — 1948. — 72. — Dz. B. — S. 1—75.
76. *Pawlowski B., Walas J.* Les associations des plantes vasculaires des Monts de Czerwoczn // Bull. Acad. Pol. Scient. et Lettr. — Ser. B. — 1949. — 1. — P. 117—181.
77. *Podpěra J.* Studien über den Formenkreis der *Cortusa matthioli* L. // Beihefte zum Botan. Centralblatt. — 1923. — 39, № 2. — P. 276—287.
78. *Rabinowitz D. S., Cairns S., Dillon T.* Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles // Conservation biology: the science of scarcity and diversity / Ed. M.E. Soulé. — Sunderland: Sinauer, 1986. — P. 182—204.
79. *Rajakaruna N.* 2004. The edaphic factor in the origin of species // Internat. Geology Review. — 2004. — 46. — P. 471—478.
80. *Schleighter S.P., T. D. Bruns T.D.* Serpentine and non-serpentine ecotypes of *Collinsia sparsiflora* associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal assemblages // Molecular Ecology. — 2008. — 17. — P. 3198—3210.
81. *Selvi F.* Rare plants on Mount Amiata, Italy: Vulnerability to extinction on an ecological «island» // Biological Conservation. — 1997. — 81, № 3. — P. 257—266.
82. *Snaydon R.W., Davies T.M.* Rapid divergence of plant populations in response to recent changes in soil conditions // Evolution. — 1982. — 36. — P. 289—297.
83. *Soons M.B., Ozinga W.A.* How important is long-distance seed dispersal for the regional survival of plant species? // Diversity and Distributions. — 2005. — 11. — P. 165—172.
84. *Sramkó G.* «Dunántúli» közép-dunai flóráválasztós fajok a Matricum flórájában // Kitaibelia. — 2004. — IX, № 1. — P. 31—56.
85. *Tokarski J.* Pasma gór Czerwoczyńskich. Studium petrograficzno-geologiczne // Roczn. Pol. Tow. Geolog. — 1934. — 10. — 505 s.
86. *Vuilleumier F.* Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America // American Naturalist. — 1970. — 104. — P. 373—388.
87. *Wiser S.K., Peet R.K., White P.S.* Prediction of rare-plant occurrence: a Southern Appalachian example // Ecological implications. — 1998. — 8, № 4. — P. 909—920.
88. *Zapałowicz H.* Roślina szata gór Pokucko-Marmaroskich // Spraw. Kom. Fiziogr. 1889. — 24. — 390 s.
89. *Zarzycki K., Trzczińska-Tacik H., Róžański W. et al.* Ecological indicator values of vascular plants of Poland. — Kraków: W. Szafer Institute of Botany, Polish Acad. Sci., 2002. — 183 p.

Рекомендує до друку
Я.П.Дідух

Надійшла 16.11.2010

Ю.И. Кобив

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Описаны основные типы местообитаний редких видов растений Украинских Карпат. Они приурочены главным образом к экотопам со специфическими экологическими условиями, геологической структурой и формами рельефа, в частности высокогорным, скальным, болотным и родниковым участкам. Значительное количество редких видов произрастает на обогащенной кальцием почве. Перечислены стенотопные виды каждого типа местообита-

ний, раскрыты определенные закономерности их распространения. Рассмотрены также некоторые аспекты охраны этих местообитаний.

Ключевые слова: редкие виды, местообитание, островные местообитания, стено-топный вид, Украинские Карпаты.

Y. Y. Kobiv

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

ECOLOGICAL CHARACTERISTICS OF HABITATS OF RARE PLANT SPECIES IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

The main types of habitats of rare plant species in the Ukrainian Carpathians are described. These species are restricted mostly to the sites with special ecological conditions, geological structure or landforms, namely high-mountain, rocky, marshy and spring sites. A considerable number of rare species is confined to calcareous bedrock. Stenotopic species occurring in each type of habitats are listed and certain patterns of their distribution revealed. Some considerations on conservation of these habitats are presented as well.

Key words: rare species, habitat, habitat islands, stenotopic species, Ukrainian Carpathians.