



Ю.Й. КОБІВ

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

ПЕРИФЕРІЙНІ ПОПУЛЯЦІЇ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

*Ключові слова: периферійні популяції, рідкісні види,
Українські Карпати*

Вступ

Одним із пріоритетних напрямків сучасної популяційної біології є дослідження ізольованих популяцій, розташованих на межі ареалів видів. Такі популяції розглядаються як периферійні [22] чи маргінальні [18]. Деякі дослідники, зокрема M. Soulé [43] і D.F. Fraser [26], називають периферійними власне лише погранично-ареальні популяції, натомість маргінальними – приурочені до умов, які відповідають крайнім значенням екологічної амплітуди виду. Задля уникнення таких розбіжностей варто вирізняти *географічно* та *екологічно* периферійні популяції [39]. До речі, якщо йдеться про конкретні популяції, то вони нерідко виявляють ознаки обох згаданих типів [43]. Наприклад, північна межа поширення видів здебільшого зумовлена дією температурного чинника.

Вважається, що в основній частині ареалу виду умови росту сприятливіші для життєдіяльності його особин, аніж на межі поширення [37]. Тому географічно (як, зрештою, й екологічно) периферійним популяціям нерідко властива порівняно невисока чисельність, що робить їх уразливішими [23]. З наближенням до межі географічних ареалів більшості видів їхнє суцільне поширення змінюється на диз'юнктивне, а отже,

популяції стають ізольованішими [27]. Тому дрейф генів, якому сприяють малочисельність й ізольованість периферійних популяцій, а також відбір, спричинений пристосуванням до особливих умов на межі ареалу, часто призводять до формування специфічного генофонду [15, 43]. На думку низки авторів [39, 40], периферійні популяції є потенційними осередками процесів видоутворення і становлять значний інтерес у генетичному й екологічному сенсі з огляду на їхню пристосованість до особливих умов. Чисельність периферійних популяцій часто буває низькою, а їхні особини характеризуються пригніченою життєвістю [18, 30]. Тому в усьому світі, особливо у Північній Америці, проблема збереження погранично-ареальних популяцій привертає значну увагу [38, 40]. Навіть висловлюється думка про те, що втрата генетично відмінної популяції може бути сумірною зі зникненням таксономічної раси [24]. Щоправда, окремі автори, зокрема А. Peterson [42], дотримуються цілком протилежного трактування — нібито процеси на межі ареалу виду є своєрідним «зливом» (sink) генетичного матеріалу, а периферійні популяції приречені на вимирання, отже, не варто витрачати зусилля задля їхнього збереження.

Дослідження периферійних популяцій зосереджені переважно на генетичних й індивідуально-групових аспектах, пов'язаних із вивченням поведінки рослин в особливих екологічних умовах. Зокрема, вдалося з'ясувати, що, крім своєрідності генетичного пулу, малим ізольованим периферійним популяціям здебільшого властива низька генетична мінливість [26, 39]. У низки видів на межі ареалів виявлено тенденцію до зниження щільності популяцій, зменшення насінневої продуктивності і зростання ролі вегетативного розмноження [20, 30].

Географічно периферійні популяції рідкісних видів в Українських Карпатах

Аналіз списків рідкісних і загрожених видів різних регіональних флор засвідчив, що значна їх частина перебуває на периферії свого географічного ареалу [21, 36]. У деяких регіонах на погранично-ареальні види припадає більша частина раритетної компоненти флори [41]. Наприклад, із внесених до «Червоної книги України» [17] 213 видів судинних рослин, що трапляються в Українських Карпатах, 160 (тобто 75,1 %) представлені на межі їхніх ареалів.

Межі поширення видів часто зумовлені певними географічними бар'єрами, які перешкоджають їх подальшому розселенню. Іншим обмежувальним чинником є дія несприятливих екологічних факторів, пов'язаних із висотою над рівнем моря, географічним розташуванням, континентальністю клімату тощо [2]. Ізольовані анклавні трапляння видів можуть становити невеликі реліктові залишки їхнього значно більшого поширення у минулому.

У цьому сенсі показовим є приклад Українських Карпат. З огляду на характер геологічної будови згаданий регіон за ендемізмом та багатством флори поступається Південним і Західним Карпатам, а також румунській частині Східних Карпат [13, 28]. Оскільки Українські Карпати вирізняються особливим географічним розташуванням, власне на їх території проходить межа поширення

багатьох видів рослин, що представляють різні елементи флори. Карпати разом із Піренеями, Альпами і Судетами утворюють пасмо гірських систем, яке перетинає Європу з заходу на схід. Це гірське пасмо було потужним бар'єром, що зупиняв міграції рівнинних видів у північному чи південному напрямках під час коливань клімату у четвертинному періоді [13, 14, 44]. Крім того, високогірні території Середньої і частково Південної Європи є рефугіумами, де з плейстоцену збереглися численні холодовитривалі види. В Українських Карпатах такими рефугіумами є насамперед високогір'я Чорногори, Свидовця, Мармароських і Чивчинських гір, Горган і Боржави [8].

Гляціальними реліктами є також представники рідкісних бореальних видів, основна частина ареалів яких припадає на тайгову зону Євразії. У горах Середньої Європи, зокрема в Карпатах, вони найповніше представлені у висотному поясі смерекових лісів. Тут їхні популяції приурочені до південної чи південно-західної межі видових ареалів (табл. 1, група I; рисунок, I тип ареалу). Через холодний гірський клімат в Українських Карпатах межа поширення багатьох бореальних видів проходить значно південніше, ніж на рівнинних територіях України.

Українські Карпати розташовані на східному вигині карпатської дуги і становлять північно-східний край відносно малорозмежованих гір Середньої і Південної Європи, який виступає в розлогі рівнинні території, що відділяють середньоевропейські високогір'я від азійських. В Українських Карпатах перетинаються різні міграційні шляхи. По-перше, йдеться про розселення високогірних і монтанних видів із гір Середньої Європи у східному напрямку. Власне в Українських Карпатах містяться найбільш східні оселища багатьох середньоевропейських гірських видів (табл. 1, група II; рисунок, II тип ареалу). Те саме стосується й низки аркто-альпійських видів, для яких тут проходить східна або північно-східна межа тієї частини їхніх ареалів, що приурочена до гір Середньої і Південної Європи, або ж південна межа їх загального поширення (табл. 1, група III; рисунок, III тип ареалу).

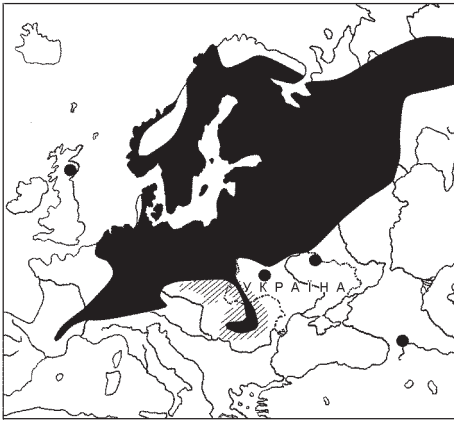
Крім того, вздовж Українських Карпат відбувалася міграція гірських видів, які розповсюджувалися на північ із Південних Карпат і Балканського півострова так званім дакійським шляхом [28]. В Українських Карпатах проходить північна межа поширення низки східно-південнокарпатських і карпатсько-балканських видів (табл. 1, група IV; рисунок, IV тип ареалу). Значна участь у Східних, зокрема в Українських Карпатах, спільних з Балканами видів [16], очевидно, пояснюється величезним видовим багатством флори Балканського півострова [19], представники якої у різні геологічні епохи мігрували у північному напрямку.

Істотний інтерес щодо меж поширення видів становить внутрішньо-карпатська диз'юнкція, тобто значне просторове роз'єднання між західно- і східнокарпатським субареалами низки гірських видів [29]. Її розміри різняться у різних видів і здебільшого сягають 150—300 км. Наприклад, найбільш західні східнокарпатські периферійні оселища *Cortusa matthioli* L. розташовані у Східних Бескидах, *Gentiana punctata* — у Горганах, *Saxifraga carpatica* — на Свидовці, *Pedicularis oederi* — на Чорногорі, *Veronica fruticans* — у Мармароських

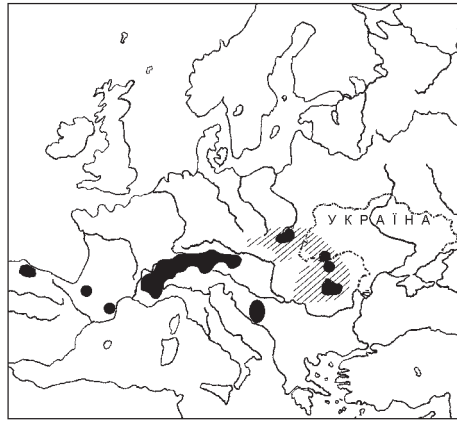
Таблиця 1. Основні групи таксонів із географічно периферійними популяціями в Українських Карпатах

№ групи	Елемент флори	Таксон	Межа ареалу
I	Бореальний	<i>Andromeda polifolia</i> L., <i>Carex limosa</i> L., <i>Drosera rotundifolia</i> L., <i>Ligularia sibirica</i> (L.) Cass., <i>Linnaea borealis</i> L., <i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr., <i>O. palustris</i> Pers., <i>Potamogeton alpinus</i> Balb., <i>Scheuchzeria palustris</i> L.	південна чи південно-західна
II	Середньо-європейський гірський	<i>Callianthemum coriandrifolium</i> Rchb., <i>Draba aizoides</i> L., <i>Erigeron atticus</i> Vill., <i>Gentiana punctata</i> L., <i>Leontopodium alpinum</i> Cass., <i>Pinus cembra</i> L., <i>Ranunculus thora</i> L., <i>Salix alpina</i> Scop., <i>Veronica aphylla</i> L., <i>V. bellidioides</i> L.	східна чи північно-східна
III	Аркто-альпійський	<i>Dryas octopetala</i> L., <i>Lloydia serotina</i> (L.) Rchb., <i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv., <i>Pedicularis oederi</i> Vahl, <i>Pinguicula alpina</i> L., <i>Rhodiola rosea</i> L., <i>Oxyria digyna</i> L., <i>Salix herbacea</i> L., <i>Saxifraga aizoides</i> L., <i>Veronica fruticans</i> Jacq.	південна чи східна щодо середньоєвропейського субареалу
IV	Східно-карпатський чи карпатсько-балканський	<i>Achillea lingulata</i> Waldst. & Kit., <i>Carduus kernerii</i> Simonk., <i>Dactylorhiza cordigera</i> (Fr.) Soó, <i>Saxifraga carpatica</i> Sternb., <i>Sempervivum marmoreum</i> Griseb., <i>Silene zawadzki</i> Herbich, <i>Thlaspi dacicum</i> Heuffel	північна
V	Ендемічний загально-карпатський із внутрішньо-карпатською диз'юнкцією	<i>Campanula carpatica</i> Jacq., <i>Cardaminopsis neglecta</i> (Schult.) Hayek, <i>Erysimum witmannii</i> Zaw., <i>Plantago atrata</i> Hoppe subsp. <i>carpatica</i> (Pilger) Soó, <i>Pyrola carpatica</i> Holub & Kriša, <i>Leontodon pseudotaraxaci</i> Schur	північна щодо карпатського субареалу
VI	Середньо (-південно) європейський негірський, середземно-морський або паннонський	<i>Allium carinatum</i> L., <i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L., <i>Carduus collinus</i> Waldst. & Kit., <i>Carex davalliana</i> Sm., <i>Fraxinus ornus</i> L., <i>Iris graminea</i> L. subsp. <i>pseudocyperus</i> Schur, <i>Quercus cerris</i> L., <i>Waldsteinia geoides</i> Willd.	північно-східна

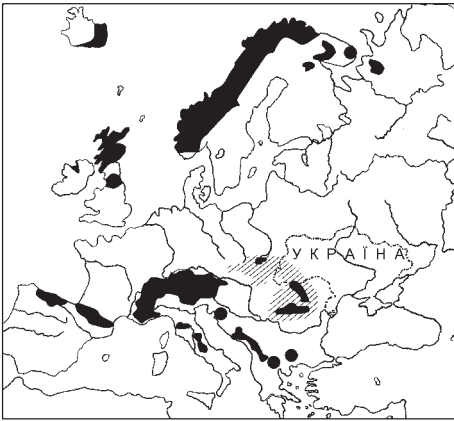
горах, *Dianthus speciosus* Rchb. — у Чивчинських горах. Внутрішньокарпатська диз'юнкція переважно стосується високогірних видів (*Dryas octopetala*, *Gentiana punctata*, *Geum montanum* L., *Pedicularis verticillata* L., *Saxifraga bryoides* L., *Saxifraga carpatica*), неспроможних заселяти недостатньо високі для них Польські та Українські Бескиди [29]. Інша група представлена виразно кальцефільними



Тип I. *Scheuchzeria palustris* L.



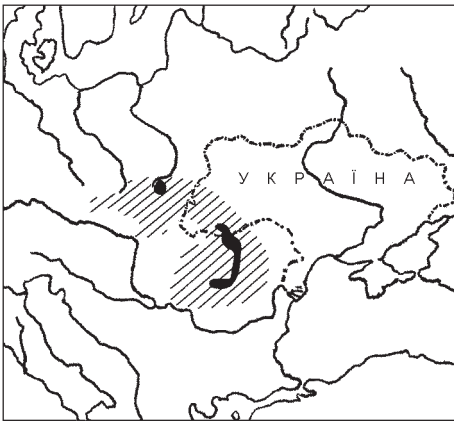
Тип II. *Callianthemum coriandrifolium* Rchb.



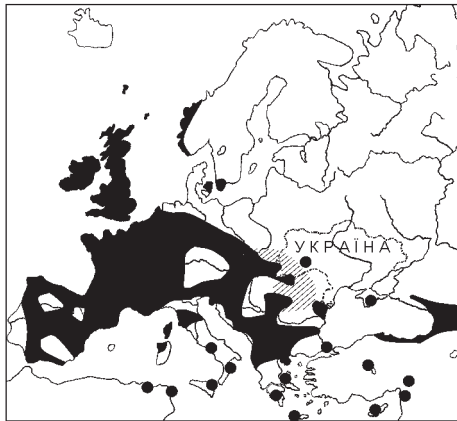
Тип III. *Saxifraga aizoides* L.



Тип IV. *Thlaspi daccicum* Heuffel



Тип V. *Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hayek



Тип VI. *Asplenium adiantum-nigrum* L.

Основні типи ареалів видів, популяції яких в Українських Карпатах є географічно периферійними: ● – поширення видів, /// – територія Карпат

Main types of ranges of species with peripheral populations in the Ukrainian Carpathians:

● – species distribution; /// – area of the Carpathians

невисокогірними петрофітними (*Campanula carpatica* Jacq., *Sagina saginoides* (L.) Karsten) чи гігрофітними (*Cortusa matthioli* subsp. *sibirica* (Andrz.) E.I. Nyárády, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*) монтанними таксонами, для яких у флішових горах західної частини Східних Карпат бракує придатних оселищ, збагачених карбонатами. Згаданим таксонам здебільшого властиві відносно широкі загальні ареали, однак внутрішньокарпатську диз'юнкцію виявляють також деякі загальнокарпатські ендеміки (табл. 1, група V; рисунок, V тип ареалу).

В Українських Карпатах на північній чи північно-східній межі видових ареалів розташовані популяції деяких рівнинних середньо- чи середньопівденноєвропейських, паннонських і середземноморських видів (табл. 1, група VI; рисунок, VI тип ареалу). Низка цих таксонів (наприклад, *Asplenium adiantum-nigrum*, *Carduus collinus*, *Fraxinus ornus*, *Quercus cerris*, *Waldsteinia geoides*) є термофілами, а їх невеликі популяції трапляються лише на вулканічному пасмі, що простягається вздовж західного краю Українських Карпат. Таким чином, завдяки холоднішому гірському клімату Карпатський хребет відігравав роль бар'єра, що протидіяв поширенню видів цієї групи у східному напрямку.

Ступінь раритетності видів, популяції яких представлені в Українських Карпатах на межі відповідних видових ареалів, дуже різняться. З-поміж інших сюди належать цілком тривіальні види з досить великою екологічною амплітудою, поширені в Карпатах майже повсюдно (як-от *Clematis alpina* (L.) Mill., *Gentiana asclepiadea* L., *Doronicum austriacum* Jacq., *Salix silesiaca* Willd.). Деякі нерідкісні види цієї ж групи, наприклад *Alnus viridis* (Chaix) DC. і *Pinus mugo* Turra, домінують у субальпійських угрупованнях, а нітрофільний вид *Rumex alpinus* L. виявляє значну експансивність і може формувати величезні популяції у рудеральних оселищах.

Друга група — це відносно рідкісні види (наприклад, *Arnica montana* L., *Crocus heuffelianus* Herbert, *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank & Mart.), приурочені до певного типу оселищ, що трапляються у більшості районів Українських Карпат, тобто їхній ареал є досить зімкненим й охоплює значну частину гірського масиву. Їхні популяції часто мають великі чисельність і площу.

Наступна група — більш рідкісні таксони, представлені ізольованими популяціями, які займають невеликі площі або/і є малочисельними в Українських Карпатах, але трапляються у кількох їхніх районах (наприклад, *Achillea oxyloba* (DC.) Schultz Bip. subsp. *schurii* (Schultz Bip.) Heimerl, *Draba carinthiaca*, *Gentiana lutea* L., *Lloydia serotina*, *Ranunculus thora*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*).

І, нарешті, особливо раритетними є види, представлені однією чи небагатьма популяціями або метапопуляціями лише в одному районі. Так, тільки у Чорногорі трапляються *Agrostis alpina* Scop., *A. rupestris* All., *Callianthemum coriandrifolium*, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Erigeron atticus*, *Pedicularis oederi*, *Saxifraga bryoides*, *Swertia punctata* Baumg.; на Свидовці — *Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerh., *Biscutella laevigata* L., *Bupleurum ranunculoides* L., *Draba aizoides*, *Gentiana nivalis* L., *Euphrasia salisburgensis* Funck, *Leontodon*

pseudotaraxaci, *Rumex scutatus* L., *Salix alpina*, *Saxifraga androsacea* L., *Thlaspi dacicum*, *Trifolium badium* Schreber, *Veronica aphylla*; у Чивчинських горах — *Conioselinum tataricum* Hoffm., *Crepis jacquinii* Tausch, *Dianthus speciosus*, *Gentiana utriculosa* L., *Saxifraga corymbosa* (= *S. luteo-viridis* Schott & Kotschy), *Silene zawadzki* (= *Elisanthe zawadskii* (Herbich) Klokov, *Thlaspi kovatsii* Heuffel; у Мармароських горах — *Anthemis carpatica* Waldst. & Kit. ex Willd., *Genista oligosperma* Simonk.; у Вулканічних Карпатах — *Doronicum hungaricum* Rchb., *Fraxinus ornus*, *Quercus cerris*, *Stipa transcarpatica* Klokov, *Waldsteinia geoides*; у Східних Бескидах — *Allium carinatum*, *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. Популяціям таксонів цієї групи здебільшого властиві невисока чисельність і мала площа.

Деякі з рідкісних погранично-ареальних видів (наприклад, *Gentiana acaulis*, *G. pyrenaica* L., *Pinus cembra*) поширилися далеко вглиб території Українських Карпат, де їхні оселища більшою чи меншою мірою відмежовані від основної частини видових ареалів. Натомість інші — трапляються лише неподалік кордонів України, тобто їхні ареали незначно заходять на територію Українських Карпат. Наприклад, тільки біля кордону з Польщею і Словаччиною знаходять *Allium carinatum*, *Woodsia ilvensis* (у Східних Бескидах); поблизу кордону з Угорщиною — *Doronicum hungaricum*, *Fraxinus ornus*, *Quercus cerris*, *Stipa transcarpatica* (у Вулканічних Карпатах); біля кордону з Румунією — *Sempervivum marmoreum* (на Свидовці і в Мармароських горах), *Anthemis carpatica*, *Genista oligosperma*, *Veronica bellidioides* (у Мармароських горах), *Doronicum clusii*, *Loiseleuria procumbens*, *Saxifraga bryoides* (на Чорногорі), *Primula minima* L., *Swertia punctata* (у Мармароських горах і на Чорногорі), *Potentilla crantzii* (Crantz) G. Beck ex Fritsch, *Veronica fruticans* (у Мармароських і Чивчинських горах), *Saxifraga stellaris* L. (на Чорногорі, у Мармароських і Чивчинських горах), *Carduus defloratus* L. subsp. *glaucus* (Baumg.) Nyman, *Crepis jacquinii*, *Dianthus speciosus*, *Gentiana utriculosa*, *Potentilla thuringiaca* Bernh. ex Link., *Saxifraga corymbosa*, *Silene zawadzki* (у Чивчинських горах), *Waldsteinia geoides* (у Вулканічних Карпатах).

Чисельність популяцій видів, які в Українських Карпатах трапляються на межі свого ареалу, істотно різняться. Деякі з них представлені малими популяціями (табл. 2). Для низки видів, що, ймовірно, розповсюджувалися у північному напрямку вздовж уже згаданого дакійського міграційного шляху, найнижча чисельність популяцій характерна для північної межі їхнього поширення в Українських Карпатах, зокрема для *Gentiana acaulis* — у Східних Бескидах, *Gentiana pyrenaica* — на Боржаві, *Achillea linguata*, *Pedicularis verticillata*, *Saxifraga carpatica* — на Свидовці, *Saxifraga stellaris* — на Чорногорі.

Екологічно периферійні популяції

Окремо слід згадати про екологічно периферійні популяції видів, які в Українських Карпатах трапляються на межі своєї екологічної амплітуди, а саме в оселищах, розташованих винятково високо. Серед них численну групу становлять вологолюбні види. Насамперед слід відзначити **найвищі** локалітети гігрофітів,

занесених до «Червоної книги України»: *Carex pauciflora* Lightf. (Чорногора, г. Брескул, S, 1750 м над р. м.), *Lycopodiella inundata* (L.) Holub (Горгани, болото Глуханя, 605 м), *Oxycoccus microcarpus* (Чивчинські гори, г. Мокрин, E, 1515 м), *Pinguicula bicolor* Wolf. (Чорногора, г. Піп Іван, N, 1740 м), *P. vulgaris* L. (Чорногора, г. Говерла, W, 1590 м), *Scheuchzeria palustris* (Свидовець, полонина Драгобрат, NE, 1340 м).

Таблиця 2. Малі географічно периферійні популяції рідкісних видів рослин в Українських Карпатах

Вид	Розташування, експозиція, висота (м над р.м.)	Площа популяції, м ²	Чисельність генерат. особин, шт.	Межа поширення
<i>Cardaminopsis neglecta</i>	Свидовець, г. Трояска, NE, 1640 м	100	75	північна щодо східнокарпатського субареалу
<i>Draba carinthiaca</i> Hoppe	Свидовець, ур. Церкви, E, 1760 м	50	20	східна
<i>Drosera rotundifolia</i>	Свидовець, Апшинецький кар, 1490 м	400	150	південна
<i>Erigeron atticus</i>	Чорногора, г. Данцир, E, 1530 м	2	12	північно-східна
<i>Pedicularis oederi</i>	Чорногора, г. Бребенескул, NE–SE, 1720–1950 м	750	300	східна щодо середньоевропейського субареалу
<i>Saxifraga corymbosa</i> Boiss.	Чивчинські гори, г. Чивчинаш, E, 1495 м	50	150	північна
<i>Saxifraga carpatica</i>	Свидовець, Ворожеський кар, NE, 1565 м	500	60	східна
<i>Sempervivum marmoreum</i>	Свидовець, г. Кобила, SE, 1045	4	20	північна
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) G. Beck ex Fritsch	Мармароські гори, г. Петрос, W, 1715	200	100	східна щодо середньоевропейського субареалу
<i>Veronica bellidioides</i>	Мармароські гори, г. Піп Іван, N, 1930	5	25	східна

Регіонально рідкісними в Українських Карпатах є більш звичні для рівнинних регіонів гігро- і гідрофіти, представлені в горах на верхній межі свого поширення — *Andromeda polifolia* (Чивчинські гори, г. Мокрин, Е, 1515 м над р. м.), *Batrachium trichophyllum* (Chaix) Van den Bosch (Свидовець, Ворожеський кар, 1470 м), *Carex hartmannii* Kajander (Чорногора, г. Говерла, W, 1590 м), *Carex limosa* (Чорногора, кар Кізі Улоги, 1760 м), *Comarum palustre* L. (Чорногора, г. Піп Іван, S, 1705 м), *Drosera rotundifolia* (Свидовець, Апшинецький кар, 1490 м), *Menyanthes trifoliata* L. (Чорногора, г. Данцир, Е, 1760 м), *Oxycoccus palustris* (Свидовець, Апшинецький кар, 1490 м), *Potamogeton alpinus* (Свидовець, оз. Герешаска, 1580 м), *Triglochin palustris* (Свидовець, полонина Крачунеска, NE, 1485 м). Їхні популяції у вказаних локалітетах назагал є невеликими. Більшості згаданих вологолюбних видів (за винятком вузьколокального ендеміка *Pinguicula bicolor*) властиві досить широкі географічні ареали.

У високогір'ї Українських Карпат на значній висоті інколи трапляються неморальні види, що є характерними для флори широколистяних лісів, а саме: *Laserpitium latifolium* (Чивчинські гори, г. Будийовська, S, 1560 м над р. м.), *Melica nutans* (Чорногора, г. Данцир, Е, 1560 м), *Symphytum tuberosum* (Свидовець, ур. Церкви, Е, 1760 м), *Stellaria holostea* (Мармароські гори, г. Петрос, W, 1715 м). Високогірні популяції неморальних видів також здебільшого невеликі. Однак є і протилежні приклади. Зокрема, *Galanthus nivalis* L. у зеленівільховому криволіссі Чорногори (г. Брескул, Е, 1550 м над р. м.) та *Cruciata glabra* (L.) Ehrend. на кам'янистих відслоненнях у Чорногорі (г. Петрос, SE, 1850 м) і на Свидовці (г. Вел. Близниця, Е, 1800 м) утворюють великі за площею популяції з високою щільністю генеративних особин. Згадані неморальні види є доволі світлолюбними і не витримують значного затінення у смузі смерекових лісів чи гірськососнового криволісся, натомість здатні виживати на більш інсольованих скельних відслоненнях чи серед трав'яної рослинності альпійського поясу або зеленівільхового криволісся. Цим пояснюється просторовий розрив у їхньому поширенні між смугою букових лісів та високогір'ям. Крім того, найвищі оселища згаданих видів здебільшого приурочені до карбонатного субстрату.

Збагачені кальцієм ділянки слугують також **найнижчими** оселищами деяких високогірних таксонів. Наприклад, на незатінених приджерельних травертинових відкладах у Чорногорі виявлено популяції високогірних видів — *Doronicum carpaticum*, *Festuca carpatica*, *Heliosperma quadridentatum*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris* — на винятково низьких для них гіпсометричних рівнях — 870—1060 м над р. м. [6, 32]. Таким чином, карбонатний субстрат і спричинене ним зменшення кислотності ґрунту сприяють посиленню толерантності до несприятливих умов низки чутливих видів [1], забезпечуючи життєздатність їхніх популяцій на нетипових висотах.

Іншим типом найнижчих оселищ вологолюбних високогірних рослин є приструмкові ділянки, оскільки вздовж русел потоків спостерігається низхідне поширення деяких видів [12], зокрема *Arabis alpina* (наприклад, у верхів'ї р. Прут у Чорногорі, 1020 м над р. м.).

Екологічно периферійні популяції, приурочені як до верхньої, так і до нижньої меж поширення видів, нерідко бувають незначними за площею та чисельністю (табл. 3). Це зумовлено їхнім пригніченням у крайніх умовах екологічної амплітуди відповідних видів.

Таблиця 3. Малі екологічно периферійні популяції рідкісних видів рослин в Українських Карпатах

Вид	Розташування, експозиція, висота, (м над р. м.)	Площа популяції, м ²	Чисельність генерат. особин, шт.	Межа поширення
<i>Arabis alpina</i> L.	Чорногора, р. Прут, 1020	5	8	нижня
<i>Doronicum carpaticum</i> (Griseb. & Schenk) Nyman	Чорногора, г. Явір'я, W, 1020	20	15	нижня
<i>Festuca carpatica</i> F.G.Dietr.	Чорногора, ур. Бабина Яма, SE, 1030	30	25	нижня
<i>Gentiana acaulis</i> L.	Горгани, Яблунецький перевал, SE, 905	200	20	нижня
<i>Heliosperma quadridentatum</i> (Murray) Schinz & Thell.	Чорногора, г. Озірний, W, 1060	5	50	нижня
<i>Laserpitium latifolium</i> L.	Чивчинські гори, г. Будийовська, SE, 1560	4	5	верхня
<i>Melica nutans</i> L.	Чорногора, г. Данцир, E, 1560	5	10	верхня
<i>Scheuchzeria palustris</i>	Свидовець, полонина Драгобрат, NE, 1340	100	15	верхня
<i>Stellaria holostea</i> L.	Мармароські гори, г. Петроє, W, 1715 м	100	5	верхня
<i>Swertia perennis</i> L. subsp. <i>alpestris</i> (Baumg. ex Fuss) Simonk.	Чорногора, г. Піскова, N, 870	50	100	нижня
<i>Symphytum tuberosum</i> L.	Свидовець, г. Близниці, E, 1745	25	25	верхня
<i>Triglochin palustris</i> L.	Свидовець, полонина Крачунеска, NE, 1485	20	100	верхня

Тенденції у динаміці периферійних популяцій

Порівняння літературних і гербарних даних із сучасним станом периферійних популяцій рослин Українських Карпат, а також їх довготривалий моніторинг уможливають деякі висновки стосовно динаміки чисельності і площі популяцій, а також поступових змін меж поширення видів у регіоні.

Більшість згаданих вище погранично-ареальних видів внесено до «Червоної книги України» [17], що пов'язано з уразливим станом багатьох їхніх популяцій в Українських Карпатах. Деякі з них поступово вимирають. Це стосується низки холодолюбних аркто-альпійських, середньоєвропейських чи ендемічних загальнокарпатських високогірних видів (наприклад, *Cardaminopsis neglecta*, *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz. & Thell., *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Oxyria digyna*, *Pedicularis oederi*, *Saxifraga carpatica*, *Veronica bellidioides*). Аналіз трапляння цих видів в інших гірських системах Європи засвідчив, що чимало їхніх популяцій в Українських Карпатах приурочено до нижньої межі висотного поширення видів, тобто є не лише географічно, а й екологічно периферійними. Можна стверджувати, що у другій половині ХХ століття зі своїх поодиноких оселищ в Українських Карпатах зникли принаймні два погранично-ареальні таксони цієї групи — *Saxifraga oppositifolia* L. і *S. pedemontana* All. subsp. *cymosa* Engler. Вимирання холодолюбних видів значною мірою спричинене глобальними кліматичними змінами [7].

Через несанкціоновану заготівлю скорочуються чисельність і площа географічно периферійних популяцій низки рідкісних лікарських таксонів (*Angelica archangelica* L. subsp. *archangelica*, *Gentiana punctata*, *Ranunculus thora*, *Rhodiola rosea*). З цієї ж причини опинилася під загрозою виживання більшість популяцій *Leontopodium alpinum* в Українських Карпатах [3].

Іншим негативним чинником є масштабні зміни землекористування у горах, а саме занепад полонинського пасовищного господарства, що призвело до надмірного задернування оселищ низки рідкісних лучних видів або їх заростання чагарниковою чи лісовою рослинністю [9]. Як наслідок — популяція східно-південнокарпатсько-балканського виду *Thlaspi kovatsii*, розташована в українсько-румунському прикордонні на г. Сулігул у Чивчинських горах, істотно зменшила свою площу і тепер збереглася лише по румунській бік кордону. Таким чином, згаданий вид цілковито зник з території України. З тих самих причин вимерли також деякі географічно периферійні популяції спорідненого східно-південнокарпатського таксона *Thlaspi dacicum* Heuffel subsp. *dacicum* на Свидовці [10].

Поєднанням процесів демутації і первинної сукцесії є поступове заростання скель криволіссям або лісом, що спостерігається у низці регіонів Українських Карпат. Це спричинює витіснення деяких світлолюбних трав'яних рослин, що виявляється у поступовому вимиранні географічно периферійних популяцій рідкісних видів, зокрема *Erigeron atticus* на Чорногорі [33] і *Sempervivum marmoreum* — Свидовці [34]. Отже, вони розташовані на відступальній межі (trailing edge) свого поширення.

Зменшення інтенсивності випасання чи його припинення, навпаки, позитивно вплинуло на популяції низки інших рідкісних для Українських Карпат видів, для яких тепер характерна поступова експансія. Зокрема, виявлено збільшення чисельності популяцій *Achillea linguata*, *Callianthemum coriandrifolium*, *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, що представлені на межі поширення відповідних видів. В інших таксонів, а саме *Acinos alpinus* (L.) Moench subsp. *baumgartenii* (Simk.) Pawł., *Anthyllis vulneraria* L. subsp. *alpestris* (Kit. ex Schult.) Asch. & Graebn., *Rumex scutatus*, *Saxifraga stellaris*, *Swertia punctata*, відзначено освоєння нових оселищ, тобто інтенсивнішу колонізацію меж своїх географічних ареалів чи поступове їх розширення. В Українських Карпатах їхні популяції представляють наступальну межу (leading edge) поширення цих таксонів.

Своєрідність периферійних популяцій

Як географічно, так і екологічно периферійним популяціям здебільшого властива ізольованість як від найближчих оселищ виду, так і від зони його суцільного поширення [27], що може зумовлювати їхню генетичну своєрідність. Таким популяціям нерідко притаманні нетипові групові показники, а також приуроченість до нехарактерних для виду екологічних умов, що може призводити до формування особливих екотипів. Зокрема, в єдиній в Україні географічно периферійній метапопуляції *Pedicularis oederi* у Чорногорі (околиці г. Бребенескул) найвища життєвість і щільність особин спостерігаються на гідрофітних ділянках [5, 37], натомість у високогір'ї Середньої Європи оптимальними для виду є мезофітні оселища [25].

Близьку особливість відзначено й для унікальної екологічно периферійної популяції *Narcissus angustifolius* Curtis з нетипового мезогідрофітного оселища, що займає велику вологу ділянку в передгір'ї Українських Карпат поблизу м. Хуста на Закарпатті. Чисельність і щільність цієї популяції набагато перевищують відповідні показники високогірних популяцій виду, які вважаються анцестральними [11]. Прикметно, що у високогір'ї, а саме на Свидовці і в Мармароських горах, *N. angustifolius* трапляється лише у менш зволжених мезофітних оселищах. Наведені дані свідчать про формування спеціалізованих едафічних екотипів у периферійних популяціях.

Гірські умови спричиняють чималу амплітуду екологічних факторів, що стимулює процеси формотворення. Прикладом цього є значна внутрішньовидова різноманітність євразійського монтанного виду *Cortusa matthioli* L. s.l., представленого в Українських Карпатах трьома підвидами, приуроченими до різних типів оселищ [8]. Зокрема, *C. matthioli* subsp. *matthioli* — середньоевропейська петрофітна рослина, яка в Українських Карпатах досягає східної межі поширення. Натомість гідрофітний бореально-монтаний євросибірський підвид *C. matthioli* subsp. *sibirica* трапляється тут на південно-західній межі свого ареалу. Нарешті, *C. matthioli* subsp. *pubens* (Schott, Nyman et Kotschy) Jáv. є високогірним вузьколокальним східнокарпатським ендеміком. Популяції

усіх трьох підвидів здебільшого мають невисоку чисельність особин і займають невеликі площі [4, 31].

Висновки

В Українських Карпатах популяції низки рідкісних видів, зокрема циркумбореальних (*Conioselinum tataricum*, *Drosera rotundifolia*, *Ligularia sibirica*, *Linnea borealis*, *Lycopodiella inundata*, *Oxycoccus microcarpus*, *Pinguicula vulgaris*, *Potamogeton alpinus*, *Scheuchzeria palustris*), є водночас географічно та екологічно периферійними, оскільки їхні оселища в регіоні приурочені не лише до краю ареалів відповідних видів, а й до верхньої межі їхнього поширення. Збереження таких популяцій є пріоритетним з природоохоронного погляду.

Умови найнижчих (для високогірних видів) чи найвищих (для рівнинних рослин) оселищ, де трапляються екологічно периферійні популяції, відображають крайні значення екологічної амплітуди цих видів. Встановлення індивідуальних показників і групових популяційних параметрів у нехарактерних умовах дає можливість оцінити реакцію видів на несприятливі екологічні фактори та простежити за їхньою адаптацією до виживання у нетипових оселищах.

В Українських Карпатах географічно та екологічно периферійні популяції низки видів рослин є вразливими до перебудов, зумовлених насамперед глобальними змінами клімату і занепадом традиційних форм землекористування. Вимирання таких популяцій загрожує незворотною втратою унікального генетичного пулу, тому слід протидіяти цьому процесові, у тому числі шляхом здійснення активних заходів охорони. На збереження заслуговують як популяції видів, що становлять природоохоронний інтерес у всеукраїнському і загальноєвропейському масштабі, так і популяції регіонально рідкісних видів, які в Українських Карпатах трапляються на межі своєї екологічної амплітуди.

1. Горышина Т.К. Экология растений. — М.: Высш. шк., 1979. — 358 с.
2. Дідух Я.П. Географічний аналіз флори: минуле, сучасне, майбутнє // Укр. ботан. журн. — 2007. — **64**, № 4. — С. 485—507.
3. Кияк В.Г. Структура і динаміка популяцій *Leontopodium alpinum* Cass. в Українських Карпатах. Загроза зникнення // Наук. вісн. УкрДЛТУ. — Львів, 1999. — **9.9**. — С. 194—201.
4. 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.
5. Кобів Ю.Й. Популяційно-онтогенетичні показники, біологія та охорона *Pedicularis oederi* Vahl (*Scrophulariaceae*) у Чорногорі // Наук. вісн. УкрДЛТУ. — Львів, 2000. — **10.3**. — С. 217—226.
6. 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.
7. Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. — 2009. — **66**, № 4. — С. 451—465.

8. Кобів Ю.Й. Екологічні особливості оселищ рідкісних видів рослин Українських Карпат // Укр. ботан. журн. — 2010. — **67**, № 3. — С. 350—372.
9. Кобів Ю.Й. Вплив сучасних змін землекористування на видову біорізноманітність в Українських Карпатах // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Мат-ли Міжнар. наук. конф. — К.: Альтерпрес, 2010. — С. 92—93.
10. 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) // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2009. — **49**. — С. 63—82.
11. Кричфалуший В.В., Комендар В.И. Биозкология редких видов растений (на примере эфемероидов Карпат). — Львов: Свит, 1990. — 160 с.
12. Малиновский А.К. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. — Киев: Наук. думка, 1991. — 240 с.
13. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. — Львів: Ліга-Прес, 2002. — 76 с.
14. Мосякін С. Л., Безусько Л. Г., Мосякін А. С. Релікти, рефугіуми та міграційні шляхи рослин Європи у плейстоцені-голоцені: короткий огляд філогеографічних свідчень // Укр. ботан. журн. — 2005. — **62**, № 6. — С. 777—789.
15. Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов. — Минск: Наука и техника, 1980. — 280 с.
16. Таснкевич Л. Ареалогічна структура флори Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. — 2005. — **21**. — С. 11—28.
17. Червона книга України. Рослинний світ / За заг. ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 912 с.
18. Angert A.L. Demography of central and marginal populations of monkeyflowers (*Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*) // Ecology. — 2006. — **87** (8). — P. 2014—2025.
19. Balkan biodiversity: pattern and process in the European hotspot / Eds. H.I. Griffiths, B. Krystufek, J.M. Reed. — Dordrecht: Kluwer, 2004. — 191 p.
20. Beatty G.E., McEvoy P.M., Sweeney O., Provan J. Range-edge effects promote clonal growth in peripheral populations of the one-sided wintergreen *Orthilia secunda* // Biodiversity and Distributions. — 2008. — **14** (3). — P. 546—555.
21. Broennimann O., Vittoz P., Moser D., Guisan A. Rarity types among plant species with high conservation priority in Switzerland // Botanica Helvetica. — 2005. — **115**. — P. 95—108.
22. Channell R. The conservation value of peripheral populations: the supporting science // Proceedings of the Species at Risk / Ed. T.D. Hooper. — Victoria, B.C.: Pathways to Recovery Conference Organizing Committee, 2004. — P. 1—17.
23. Channell R., Lomolino M.V. Dynamic biogeography and conservation of endangered species // Nature. — 1999. — **403**. — P. 84—86.
24. Ehrlich P.R. The loss of diversity: causes and consequences // Biodiversity / Ed. E.O. Wilson. — Washington: Natl. Acad. Press, 1988. — P. 21—27.
25. Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. et al. Zeigwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. — 1992. — Bd. 18. — Göttingen: E. Goltze KG. — S. 1—258.
26. Fraser D.F. Species at the edge: the case for listing of «peripheral» species // Proceedings of a Conference on the biology and management of species and habitats at risk. — Vol. 1. — Kamloops, 1999. — P. 49—53.
27. Gaston K.J. The structure and dynamics of geographic ranges. — Oxford: Oxford Univ. Press, 2003. — 267 p.

28. *Hendrych R.* Karpatische Migrationen und Florenbeziehungen in den Tschechischen Ländern der Tschechoslowakei // *Acta Universit. Carolinae. Ser. Biologica.* — 1987. — **3—4.** — P. 105—250.
29. *Jasiewicz A.* Rośliny naczyniowe Bieszczadów Zachodnich // *Monographiae Botanicae.* — 1965. — **XX.** — 340 p.
30. *Jump A.S., Woodward F.I.* Seed production and population density decline approaching the range-edge of *Cirsium* species // *New Phytologist.* — 2003. — **160.** — P. 349—358.
31. *Kobiv Y.* *Cortusa matthioli* L. (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts. (Ukrainian Carpathians): distribution, ecology, taxonomy and conservation // *Fragm. Flor. Geobot.* — 1999. — **XLV,** 2. — P. 355—574.
32. *Kobiv Y.* Calciferous headstream localities as sites of noteworthy biodiversity in the Chornohora Mts (Eastern Carpathians) // *Roczniki Bieszczadzkie.* — 2005. — **13.** — P. 203—214.
33. *Kobiv Y.* *Erigeron atticus* Vill. in the Ukrainian Carpathians // *Ukr. Botan. J.* — 2008. — **65,** (3). — P. 361—369.
34. *Kobiv Y., Kish R., Hleb R.* *Sempervivum marmoreum* Griseb. (*Crassulaceae*) in the Ukrainian Carpathians: distribution, morphology, coenotic conditions, population parameters, and conservation // *Ibid.* — 2007. — **64** (1). — P. 22—29.
35. *Kobiv Y., Nesteruk Y.* *Pedicularis oederi* (*Scrophulariaceae*) in the Chornohora Mts. (Ukrainian Carpathians): distribution, biology, ecology and threat // *Polish Botan. J.* — 2001. — **46** (2). — P. 1—10.
36. *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.
37. *Lawton J.H.* Range, population abundance and conservation // *Trends in Ecology and Evolution.* — 1993. — **8.** — P. 407—412.
38. *Leppig G., White J.* Conservation of peripheral plant populations in California // *Madroño.* — 2006. — **53** (3). — P. 264—274.
39. *Lesica P., Allendorf F.W.* When are peripheral populations valuable for conservation? // *Conservation Biology.* — 1995. — **9** (4). — P. 753—760.
40. *Mayr E.* Population, species and evolution. — Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 1970. — 453 p.
41. *Nathan R., Shmida A., Fragman O.* Peripherality and regional rarity are positively correlated: quantitative evidence from the Upper Galilee flora (North Israel) // *Preservation of Our World in the Wake of Change.* — Jerusalem: Y. Steinberger, 1996. — Vol. VI. — P. 561—564.
42. *Peterson A.T.* Endangered species and peripheral populations: cause for reflection. — *Endangered Species UPDATE.* — 2001. — **18.** — P. 30—31.
43. *Soulé M.* The epistasis cycle: a theory of marginal populations // *Annual Rev. Ecol. Syst.* — 1973. — **4.** — P. 165—168.
44. *Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., Cosson J.-F.* Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // *Molecular Ecology.* — 1998. — **7.** — P. 453—464.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 17.01.2011 р.

Ю.И. Кобиц

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Украинские Карпаты являются регионом, где многие редкие виды представлены периферическими популяциями. Выделены основные группы видов, имеющих там географически периферические популяции, и проанализированы закономерности их распространения. Рассмотрены также особенности экологически периферических популяций, встречающиеся на верхней и нижней границах распространения видов. Обсуждаются тенденции их пространственно-временной динамики. Обоснована необходимость их сохранения.

К л ю ч е в ы е с л о в а: периферические популяции, редкие виды, Украинские Карпаты.

Y.Y. Kobiv

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

PERIPHERAL POPULATIONS OF RARE PLANT SPECIES IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

The Ukrainian Carpathians are the region where a large number of rare species are represented by peripheral populations. The major groups of species having geographically peripheral populations are defined, and patterns of their distribution are analyzed. Peculiarities of ecologically peripheral populations occurring on the uppermost and lowermost limits of the species' range are examined. The trends of their dynamics in space and time are discussed. A necessity of their conservation is justified.

K e y w o r d s: peripheral populations, rare species, Ukrainian Carpathians.