



Ю.Й. КОБІВ

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

**РОЛЬ ПРИДАТНИХ МІКРООСЕЛИЩ  
У САМОВІДНОВЛЕННІ ПОПУЛЯЦІЙ  
РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН УКРАЇНСЬКИХ  
КАРПАТ**

*К л ю ч о в і с л о в а: мікрооселища, популяції, самовідновлення,  
рідкісні види, Українські Карпати*

**Вступ**

Основним або єдиним способом самовідновлення популяцій більшості видів рослин є насіннєве розмноження. Тому тривале існування популяцій значною мірою пов'язане з генеративною сферою – продуктивністю, врожаєм, життєздатністю і динамікою проростання насіння. Підтримання певної чисельності популяцій, яке обумовлене насіннєвим обмеженням (seed limitation), тобто надходженням відповідної кількості насіння [19, 31], має особливе значення для забезпечення життєздатності рідкісних видів. Однак не менш важливим чинником успішного самовідновлення їхніх популяцій є наявність в оселищах придатних мікролокусів (suitable microsites) – невеликих ділянок, де еколого-ценотичні умови сприяють проростанню насіння й виживанню проростків [22, 25, 26]. Останнім часом такі ділянки дедалі частіше називають «придатними мікрооселищами» (suitable microhabitats) [22, 34]. Нерідко частота їх трапляння спричиняє обмежене приживлення (establishment limitation) [19] або інакше – мікрооселищне обмеження (microhabitat limitation) [37], що істотно визначає чисельність і динаміку розвитку популяцій багатьох видів. Роль придатних мікрооселищ

у самопідтриманні популяції найкраще вивчено на основі «гар-моделі» на прикладі лісових видів. Для них докладно з'ясовано значення «прогалин» (англ. gaps), або «вікон», у наметі лісу, що утворюються внаслідок вивалів дерев [1, 2, 38]. Іншим прикладом мікрооселища, сприятливого для приживлення проростків деревних порід, є напівперегнилий стовбур поваленого дерева, який слугує субстратом для розвитку підросту [27]. Поява різноманітних мікрооселищ пов'язана з циклічністю мозаїчної структури ценозів [1, 36].

З'ясовано, що придатні мікрооселища є не менш важливими й для поновлення популяції трав'яних видів, приурочених до відкритих нелісових ценозів. Зокрема, встановлено, що підріст низки лучних видів найліпше приживлюється і розвивається, власне, у прогалинах серед суцільного рослинного покриву [15, 17]. Такі прогалини можуть спричинюватися різними факторами, наприклад, витоптуванням худобою, розриттям ґрунту дикими тваринами, відмиранням дернин, антропогенними порушеннями. Це знайшло пояснення в теорії витіснення реліктів, суть якої полягає в тому, що в таких мікрооселищах знижується рівень конкуренції [3]. Згадані локуси є найсприятливішими для розвитку підросту низки недовговічних рослин, зокрема піонерних видів [21]. Тут формується свого роду регенераційна ніша (regeneration niche), що уможливує успішне поновлення популяції багатьох видів [20, 25].

### **Мікрооселища як чинник самовідновлення популяції рідкісних видів рослин Українських Карпат**

Дослідження самовідновлення популяції низки рідкісних видів рослин Українських Карпат допомогло встановити, що їхня життєздатність теж істотно залежить від наявності придатних мікрооселищ. Наприклад, проростки рідкісних приджерельних і приструмкових таксонів – *Angelica archangelica* L. subsp. *archangelica*, *Cortusa matthioli* L. subsp. *sibirica* (Andrz.) E.I. Nyárády, *Ligularia sibirica* (L.) Cass., *Pinguicula bicolor* Woł., *P. vulgaris* L., *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Simonk., *S. punctata* Baumg. – з'являються переважно на невеликих локусах, позбавлених трав'яної рослинності. Вони періодично утворюються в різних місцях гігрофітного оселища, що зумовлено змінами русла потоку. Оголені ділянки ґрунту чи щебеню згодом заростають мохом. Так забезпечуються просторова неоднорідність оселищ і циклічність самопідтримання низки популяцій видів, які їх заселяють. Власне, мохові куртини є найсприятливішими мікрооселищами для приживлення і розвитку проростків згаданих таксонів судинних рослин, де найкраще відбувається їхнє насінневе поновлення. Тут існують умови для вкорінення підросту, але немає високого травостою, отже, відсутня конкуренція за світло. У таких мікрооселищах площею 0,02–0,1 м<sup>2</sup> трапляється по 10–15(–50) проростків згаданих таксонів (рис. 1). Вони є своєрідними «шкілками» (nursery sites), що забезпечують інтенсивне поновлення їхніх популяцій [7, 9, 28–30, 33]. Згодом тут розвиваються когорти одновікових особин. Прикметно, що в міру розвитку особин

їхнє природне прорідження (тобто смертність) не є інтенсивним. Це свідчить про те, що внутрішньовидова конкуренція істотно не впливає на виживання молодих особин перелічених гігрофітів, у життєздатності яких визначальну роль відіграє режим зволоження [8]. Дорослі особини цих таксонів теж виявляють високу життєвість у щільних одновидових скупченнях, хоча їхні підземні органи тісно переплітаються. Таким чином, просторовій структурі популяції згаданих таксонів властива помітна нерівномірність у розташуванні особин. Інші автори [33] теж відзначають роль оголених ділянок як «шкілок» для розвитку підросту прируслових видів.



Рис.1. Скупчення підросту *Swertia punctata* Baumg. на мохових куртинах у приджерельному оселищі в Чорногорі (г. Вухатий Камінь)

Fig. 1. Aggregation of seedlings of *Swertia punctata* Baumg. on mossy patches in the creek habitat, the Chornohora Mts. (Vukhatyi Kamin' Mt.)

Швидке освоєння добре освітлених оголених локусів є ефективним механізмом підтримання чисельності рідкісних гігрофітів після природних збурень (розмивання приструмкових ділянок) або ж відновлення їхніх популяцій після антропогенних порушень. Наприклад, унаслідок прогону чи водопоєю худоби, вирубування або трелювання лісу трав'яний покрив уздовж потоків нерідко знищується. Такі оголені ділянки швидко заростають мохами і стають найпридатнішими локусами для розвитку проростків та відтворення популяцій деяких рідкісних гігрофітних видів [8].

Для приживлення проростків багатьох рідкісних мезофітних лучних видів теж потрібні прогалини у суцільному задернуванні. Ці прогалини можуть зумовлюватися різноманітними чинниками. Наприклад, скошування сприяє

домінуванню на луках рихлокущових злаків, зокрема *Festuca rubra* L. s.l. та *Agrostis capillaris* L. Між їхніми дернинами завжди наявні проміжки, сумарна площа яких займає 2–7 % поверхні у приземному ярусі угруповання. Такі прогалини слугують мікрооселищами для розвитку проростків низки рідкісних видів – *Arnica montana* L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Traunsteinera globosa* (L.) Rchb. Ці види виявляють найвищу щільність і життєвість особин на сінокосах. Окрім того, наслідком скошування є зменшення запасу підстилки, що додатково сприяє формуванню прогалин між дернинами. Їх наявність стимулює не лише насіннєве розмноження, а й вегетативне розростання особин клональних видів, що показано на прикладі *Arnica montana* і *Geum montanum* L. [5, 6].

Випасання також спричинює утворення різних за розміром прогалин у суцільному рослинному покриві, зумовлених не лише споживанням фітомаси худобою, а й витоптуванням трав'яного покриву. У такий спосіб утворюються локуси з оголеним ґрунтом, на які може припадати значна частка загальної поверхні оселищ, що залежить від інтенсивності випасання. За відсутності або послаблення міжвидової конкуренції вони формують мікрооселища, найпридатніші для поновлення популяцій низки рідкісних низькорослих таксонів – *Acinos alpinus* (L.) Moench subsp. *baumgartenii* (Simk.) Pawł., *Anthyllis vulneraria* L. subsp. *alpestris* Asch. & Graebn., *Botrychium lunaria* (L.) Swartz, *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Melampyrum saxosum* Baumg., *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Wol.) Halliday, *Polygala amara* L. subsp. *brachyptera* (Chodat) Hayek, *Saxifraga adscendens* L., *Selaginella selaginoides* (L.) P. Beauv. ex Schrank & C.F.P.Mart., *Noccaea dacicum* (Heuff.) F.K. Mey. (= *Thlaspi dacicum* Heuffel), *N. kovatsii* (Heuff.) F.K. Mey. (= *Th. kovatsii* Heuffel). Більшості цих таксонів властиві нетривалий онтогенез і виразні ознаки г-стратегії.

Протягом останніх десятиліть в Українських Карпатах відбувається істотний занепад основних традиційних форм господарювання – випасання і викошування лук. Господарський неужиток лучних територій спричинив масштабну демутацію, насамперед на великих площах вторинних післялісових лук [11, 16]. Одним із наслідків цього є стрімке витіснення рихлодернинних домінантів і заміщення їх щільнодернинними злаками, передусім *Deschampsia caespitosa* (L.) P. Beauv., що супроводжується зникненням прогалин, необхідних для самовідновлення популяцій багатьох рідкісних видів. Це призводить до зменшення чисельності або вимирання їхніх популяцій, що, зокрема, стосується вузькоареальних таксонів *Minuartia verna* subsp. *oxypetala*, *Thlaspi dacicum*, *Th. kovatsii*. Наприклад, останній із перелічених видів зник зі свого єдиного в Українських Карпатах оселища (на г. Сулігул у Чивчинських горах) через припинення випасання і витіснення конкурентними видами – *Deschampsia caespitosa* і *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott [13].

Іншим чинником, що зумовлює появу прогалин у рослинності, є перемерзання, яке трапляється на різних за площею ділянках, де сніговий покрив у морозний



період був недостатньо потужним. У високогір'ї часто пошкоджуються морозом і відмирають куртини напівчагарникових хамефітів – *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. і *V. gaultherioides* Bigelow. Оголені морозобоем ділянки стають придатними для заселення низкою рідкісних видів. Наприклад, обстеження таких локусів на г. Піп Іван Чорногірський виявило, що вони слугують мікрооселищами, сприятливими для приживлення *Campanula alpina* Jacq., *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Salix retusa* L., *Senecio carpathicus* Herbich, *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub.

Локуси оголеного ґрунту, які з'явилися внаслідок природних чинників – зсувів або розриву дернин дикими кабанам, утворюють мікрооселища, сприятливі для приживлення і розвитку підросту рідкісних видів високотрав'я, наприклад *Gentiana lutea* L. і *G. punctata* L., де вже на початковому етапі онтогенезу формується потужний ортотропний головний корінь. У високогір'ї Українських Карпат такі порушені локуси утворюють прогалини у суцільному покриві в угрупованнях *Deschampsietum caespitosae* і *Calamagrostidetum villosae*. Цим угрупованням здебільшого властиві монодомінантність і збіднений видовий склад, що насамперед зумовлено “фітоценотичним режимом замкненості” [14], який протидіє приживленню підросту більшості видів рослин [32]. Тому прогалини у дернинному покритті спричинюють дезінтеграцію режиму замкненості та є осередками проникнення вищезгаданих видів роду *Gentiana* L. на високогірні луки.



Рис. 2. Скупчення підросту *Gentiana punctata* L. на узбіччі дороги у Мармароських горах  
Fig. 2. Aggregation of seedlings of *Gentiana punctata* L. on the roadside, the Marmarosh Mts.

Оголення ґрунту, що з'являються на лучних ділянках внаслідок антропогенних чи природних порушень, можуть згодом заростати мохом. Саме на мохових куртинах існують оптимальні умови для проростання насіння й подальшого

розвитку підросту низки лучних видів із поверхневою кореневою системою. Адже тут підтримується більш-менш постійна вологість верхнього шару ґрунту і немає надмірного затінення та задерніння. Зокрема, виявлено, що мохові куртини становлять особливо придатні мікрооселища для самопідтримання популяцій *Arnica montana* і *Geum montanum* [5, 6, 12]. Наприклад, з'ясовано, що приблизно 80 % проростків *Arnica montana* на луці в урочищі Язик у Чорногорі приурочено до таких локусів, хоча на них припадає лише 0,02 % площі обстеженої луки. Прикметно, що J.A. Wheeler зі співавторами [37] підтвердили значну роль покритих мохом мікрооселищ й для розвитку підросту деяких деревних порід.

Ще одним джерелом порушених мікрооселищ, придатних для приживлення підросту низки рідкісних видів, є занедбані дороги або їхні узбіччя. Наприклад, на г. Ненеска в Мармароських горах ми виявили, що на узбіччі прикордонної дороги, яка тепер майже не використовується, дуже рясно розвивається підріст *Gentiana punctata* [12]. На смузї придорожного укусу 150 м завдовжки і 1–1,5 м завширшки щільність різновікових (1–4-річних) прегенеративних особин становила в середньому 4,5, а подекуди – сягала 25 екз./м<sup>2</sup> (рис. 2). У результаті на таких ділянках розвиваються когорти особин приблизно одного віку, що за своєю щільністю значно перевищують сусідній материнський осередок популяції, з якого відбулося заселення порушеної ділянки.

Оголення ґрунту по краях маловикористовуваних доріг чи на їхніх укусах становлять найсприятливіші мікрооселища й для деяких низькорослих рідкісних таксонів – *Diphasiastrum alpinum*, *Minuartia verna* subsp. *oxypetala*, *Saxifraga corymbosa* Boiss. (= *S. luteo-viridis* Boiss.). Два останні з них в Україні трапляються лише в кількох оселищах у Чивчинських горах. Найвищу щільність їхніх популяцій виявлено, власне, на порушених придорожніх ділянках, на сідловині між горами Сулігул і Чивчинаш на хребті, по якому проходить українсько-румунський кордон [12, 13]. Інтенсивне заселення невикористовуваної прикордонної смуги *Diphasiastrum alpinum* зафіксовано у високогір'ї не лише Чивчинських гір [13], а й Судетів [18].

Подібним чином найбільшу щільність популяцій рідкісних видів – *Anthemis carpatica* Willd. і *Senecio carpaticus* Herbich – відзначено вздовж краю туристичних стежок. Щільність їхніх генеративних особин тут може сягати 10–20 екз./м<sup>2</sup> [12]. Скупчення дорослих особин, а особливо підросту згаданих видів, поряд зі стежкою зумовлені сприятливими для приживлення умовами послабленої конкуренції, що є наслідком помірного витоптування. Наведені приклади стосуються так званих антропогенних меж (anthropogenic boundaries), де спостерігаються певні особливості відновлення деяких видів [35].

Мікрооселищами, придатними для самовідновлення популяцій низки рідкісних петрофітних таксонів, а саме *Aquilegia vulgaris* L. subsp. *nigricans* (Baumg.) Jáv., *Campanula carpatica* Jacq., *Leontopodium alpinum* Cass., *Primula halleri* J.F.Gmel., *Silene nutans* L. subsp. *dubia* (Herbich) Zapal., *Ranunculus thora* L., *Saxifraga paniculata* Mill., *Veronica baumgartenii* Roem. & Schult., слугують щілини у скелях. Щоправда, згадані таксони, приурочені до наскельних

угруповань класу *Asplenietea trichomanis* у лісовому поясі та на високогір'ї, здатні заселяти також пологі скельні «полиці», де розвинувся ґрунтовий покрив і більш-менш зімкнена трав'яна рослинність. Однак найбільш стенотопні хазмофіти, наприклад *Draba carinthiaca* Норпе, *Lloydia serotina* (L.) Rchb., *Woodsia ilvensis* (L.) R.Br., трапляються винятково у скельних щілинах і невеликих заглибинах, площа яких інколи становить лише декілька см<sup>2</sup>. Рясність таких мікрооселищ обумовлює загальну чисельність популяцій перелічених видів, яка може істотно різнитися. Наприклад, чисельність популяції *Draba carinthiaca* на невеликому скельному виступі на південно-західній віднозі г. Петрос у Чорногорі становить лише 7 особин, натомість на розлогому скельному масиві Шпиці – 200–250 особин, де їхня щільність подекуди досягає 3–4 екз./м<sup>2</sup>.

Іншим прикладом невеликих за площею мікрооселищ є вологі щілини і заглибини у підніжжі скель. Лише до таких умов приурочені особини стенотопного східнокарпатського ендеміка *C. matthioli* subsp. *pubens* (Schott, Nym. & Kotschy) Jáv. [5], що в Українських Карпатах відомий із єдиного оселища на східному схилі г. Говерли у Чорногорі (рис. 3). Чисельність популяції, яка загалом налічує 400–450 генеративних особин, лімітується наявністю придатних мікрооселищ і в середньому становить 3,2 дорослих особин/м<sup>2</sup> [10, 28]. Подібні вологі петрофітні умови є оптимальними й для іншого вузькоареального таксона – *Achillea oxyloba* (DC.) Schultz Bip. subsp. *schurii* (Schultz Bip.) Heimerl. (= *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur). Наприклад, на вологій нижній частині скель на г. Ненеска у Мармароських горах трапляються куртини цього таксона площею 20×15 см<sup>2</sup> із 15–20 генеративними пагонами.



Рис. 3. Вологі скельні щілини – мікрооселище *Cortusa matthioli* subsp. *pubens* (Schott, Nym. & Kotschy) Jáv. на г. Говерлі

Fig. 3. Damp rock crevices – the microhabitat of *Cortusa matthioli* L. subsp. *pubens* (Schott, Nym. & Kotschy) Jáv., Hoverla Mt.

## Висновки

Таким чином, наявність придатних для самовідновлення мікрооселищ є необхідною умовою забезпечення життєздатності рідкісних видів, що мають різні біологічні особливості і життєві стратегії за Дж. П. Ґраймом [24]. Наприклад, для приживлення проростків деяких стрес-толерантних таксонів (*Geum montanum*, *Cortusa matthioli* subsp. *sibirica*, *Saxifraga stellaris*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, *S. punctata*) найсприятливішими є мохові куртини, конкурентних (*Gentiana lutea*, *G. punctata*) – прогалини з оголеним ґрунтом, представників r-стратегії (*Diphysastrum alpinum*, *Minuartia verna* subsp. *oxypetala*, *Saxifraga corymbosa*, *Thlaspi dacicum*, *Th. kovatsii*) – ділянки з порушеним суцільним рослинним покривом. Серед видів, яким для успішного відновлення своїх популяцій потрібні особливі умови мікрооселищ, найширше представлені низькорослі таксони (здебільшого з нетривалим онтогенезом), хоча певну вибагливість щодо таких локусів виявляють також деякі представники високотрав'я – *Angelica archangelica*, *Ligularia sibirica*, *Gentiana lutea*, *G. punctata*. Прикметно, що екологічні потреби підросту і дорослих особин (щодо задерніння та освітлення) у низькорослих видів приблизно збігаються. Натомість у високорослих видів у ході онтогенезу вимоги до займаної екологічної ніші істотно змінюються, оскільки їхні дорослі особини набувають значної конкурентоспроможності.

Особливих локусів для самовідновлення своїх популяцій потребують таксони, приурочені до різних еколого-ценотичних умов, що трапляються у гігрофітних (*Cortusa matthioli* subsp. *sibirica*, *Ligularia sibirica*, *Pinguicula bicolor*, *P. vulgaris*, *Saxifraga stellaris*, *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, *S. punctata*), мезофітних лучних (*Arnica montana*, *Gentiana lutea*, *G. punctata*, *Thlaspi dacicum*, *Th. kovatsii*) чи наскельних (*Draba carinthiaca*, *Lloydia serotina*) оселищах.

Таким чином, вибагливість до мікрооселищ та їхнього характеру значною мірою є видоспецифічною ознакою, яка залежить від біологічних особливостей рослини.

Для успішного самовідновлення популяцій низки рідкісних нелісових мезофітних і гігрофітних видів Українських Карпат потрібні прогалини антропогенного або природного походження у суцільному рослинному покриві. За аналогією з лісовими ценозами такі прогалини виконують роль тимчасових «вікон» у сформованому едифікаторами покриві. Однак розміри цих мікрооселищ є істотно меншими, ніж незатінені «вікна», утворені в наметі лісу після вивалів дерев, де формуються парцели світлолюбної рослинності [4]. У лучних же угрупованнях площа прогалини, придатної для приживлення і розвитку підросту, може становити лише декілька см<sup>2</sup>. Щільність і виживання проростків, а отже, й чисельність майбутніх дорослих особин у популяціях низки рідкісних трав'яних чи напівчагарничкових карпатських видів лімітуються наявністю і частотою трапляння таких мікрооселищ. Їх виникненню сприяють деякі форми антропогенного впливу, зокрема, скошування чи випасання. Особливо чутливими до наявності прогалин антропогенного походження є деякі види з



нетривалим онтогенезом, яким властива г-стратегія. Тому задля самовідновлення їхніх популяцій потрібно підтримувати певний рівень антропогенного впливу. Збереження популяцій рідкісних видів, відтворення яких залежить від наявності тимчасових прогалін, потребує забезпечення просторово-часової гетерогенності угруповань, тобто циклічності їхньої мозаїчної структури.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Восточноевропейские* леса / Под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 2004. – Т. 1. – 480 с.
2. *Восточноевропейские* широколиственные леса / Под ред. О.В. Смирновой. – М.: Наука, 1994. – 364 с.
3. Дидух Я.П. Эколого-ценотические особенности поведения некоторых реликтовых и редких видов в свете теории оттеснения реликтов // Ботан. журн. – 1988. – **73**, № 12. – С. 1686–1698.
4. Дылис Н.В., Уткин А.И., Успенская И.М. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов // Бюл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1964. – **30**, № 4. – С. 65–72.
5. Кобів Ю.Й. Екологія та популяційно-онтогенетичні особливості *Arnica montana* L. (*Asteraceae*) в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1992. – **49**, № 3. – С. 46–51.
6. Кобів Ю.Й. Популяційно-онтогенетичні показники і поведінка *Geum montanum* L. (*Rosaceae*) в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1998. – **55**, № 3. – С. 244–249.
7. 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.
8. Кобів Ю.Й. Популяції видів *Sempervivum montanum* L. і *Ligularia sibirica* (L.) Cass. // Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – С. 149–151.
9. 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.
10. Кобів Ю.Й. Вовня гірська пухнаста (Кортуза Маттіолі пухнаста) – *Cortusa matthioli* L. subsp. *pubens* (Schott, Nyman et Kotschy) Jáv. // Червона книга України. Рослинний світ / За заг. ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 543.
11. 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.
12. 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.
13. Кобів Ю., Проконів А., Гелеш М. та ін. Поширення і стан популяцій рідкісних, загрожених та ендемічних видів рослин у північній частині прикордонної ділянки Чивчинських гір (Українські Карпати) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2007. – **45**. – С. 71–84.

14. Куркин К.А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. – 1966. – **27**. – С. 98–117.
15. Aguilera M.O., Lauenroth W.K. Influence of gap disturbances and type of microsites on seedling establishment in *Bouteloua gracilis* // J. of Ecology. – 1995. – **83**. – P. 87–97.
16. Baumann M., Kuemmerle T., Elbakidze M. et al. Patterns and drivers of post-socialist farmland abandonment in Western Ukraine // Land Use Policy. – 2011. – **28**. – P. 552–562.
17. Bonis A., Grubb P.J., Coomes D.A. Requirements of gap-demanding species in chalk grassland: reduction of root competition versus nutrient-enrichment by animals // J. of Ecology. – 1997. – **85**. – P. 625–633.
18. Boratyński A., Diduch J.P. Widlicz alpejski *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub w Karkonoszach // Chronmy Przyrodę Ojczyzną. – 1998. – **6**. – S. 46–51.
19. Clark C.J., Poulsen J.R., Levey D.J., Osenberg C.W. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments // Amer. Naturalist. – 2007. – **170** (1). – P. 128–142.
20. Clarke P.J., Davison E.A. Emergence and survival of herbaceous seedlings in temperate grassy woodlands: Recruitment limitations and regeneration niche // Austral. Ecology. – **29** (3). – P. 320–331.
21. Dalling J.W., Hubbell S.P. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species // J. of Ecology. – 2002. – **90**. – P. 557–568.
22. Eriksson O., Ehrlén J. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations // Oecologia. – 1992. – **91** (3). – P. 360–364.
23. Gómez-Aparicio L., Gómez J.M., Zamora R. Microhabitats shift rank in suitability for seedling establishment depending on habitat type and climate // J. of Ecology. – 2005. – **93**. – P. 1194–1202.
24. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. – Chichester–New York–Brisbane–Toronto: J. Wiley & Sons, Ltd., 1979. – 222 p.
25. Grubb P.J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche // Biol. Rev. – 1977. – **52**. – P. 107–145.
26. Harper J.L. Population biology of plants. – New York; Londo; San Francisco: Academic Press, 1977. – 892 p.
27. Hofgaard A. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden // J. Vegetat. Science. – 1993. – **4**. – P. 601–608.
28. Kobiv Y. *Cortusa matthioli* L. (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, ecology, taxonomy and conservation // Fragm. Flor. et Geobot. – 1999. – **45** (2). – P. 355–574.
29. 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.
30. Kobiv Y. Calciferous headstream localities as sites of noteworthy biodiversity in the Chornohora Mts (Eastern Carpathians) // Roczniki Bieszczadzkie. – 2005. – **13**. – P. 203–214.
31. Münzbergová Z., Herben T. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations // Oecologia. – 2005. – **145**. – P. 1–8.
32. Nagy L. European high mountain (alpine) vegetation and its suitability for indicating

- climate change impacts // *Biology and Environment: Proc. Royal Irish Acad.* – 2006. – **106B** (3). – P. 335–341.
33. *Polzin M.L., Rood S.B.* Effective disturbance: seedling safe sites and patch recruitment of riparian cottonwoods after a major flood of a mountain river // *Wetlands.* – 2006. – **26**. – P. 965–980.
34. *Quero J.L., Gómez-Aparicio L., Gómez J.M., Zamora R., Maestre F.T.* Shifts in the regeneration niche of an endangered tree (*Acer opalus* ssp. *granatense*) during ontogeny: Using an ecological concept for application // *Basic and Applied Ecology.* – 2008. – **9**. – P. 635–644.
35. *Restrepo C., Gomez N., Heredia S.* Anthropogenic edges, treefall gaps, and fruit-frugivore interactions in a neotropical montane forest // *Ecology.* – 1999. – **80** (3). – P. 668–685.
36. *The mosaic-cycle concept of ecosystems* / Ed. H. Remmert. – Berlin–Heidelberg: Springer–Verlag, 1991. – 168 p.
37. *Wheeler J.A., Hermanutz L., Marino P.M.* Feathermoss seedbeds facilitate black spruce seedling recruitment in the forest-tundra ecotone (Labrador, Canada) // *Oikos.* – 2011. – **120**, № 8. – P. 1263–1271.
38. *Whittaker R.H., Lewin A.S.* The role of mosaic phenomena in natural communities // *Theoret. Populat. Biology.* – 1977. – **12** (2). – P.117–139.

Рекомендує до друку  
Я.П. Дідух

Надійшла 10. 08. 2011 р.

*Ю.И. Кобив*

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

### РОЛЬ ПРИГОДНЫХ МИКРОМЕСТООБИТАНИЙ В САМОВОЗОБНОВЛЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Для успешного самовозобновления популяций многих редких видов растений Украинских Карпат необходимы пригодные местообитания, то есть небольшие участки с благоприятными для прорастания семян и выживания подроста эколого-ценотическими условиями. Для приречейных гигрофитов это, как правило, моховые куртины; для хазмофитов – небольшие щели и углубления в скалах; для мезофитных луговых видов – прогалины в сплошном дерновом покрове. Возникновению таких прогалин могут содействовать антропогенные или естественные факторы. Самовозобновление популяций некоторых редких видов наиболее интенсивно происходит на нарушенных участках, расположенных на пастбищах, вдоль троп или по краям полузаброшенных дорог. Многие из этих таксонов (например, *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Wol.) Halliday, *Saxifraga corymbosa* Boiss., *Thlaspi dacicum* Neuffel, *Th. kovatsii* Neuffel) являются недолговечными низкорослыми растениями, проявляющими черты г-стратегии. Сохранение их популяций обусловлено поддержанием традиционных форм землепользования.

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

Y.Y. Kobiv

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

ROLE OF SUITABLE MICROHABITATS IN POPULATION RECRUITMENT  
OF RARE PLANT SPECIES IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Effective population recruitment of many rare plant species in the Ukrainian Carpathians requires suitable microhabitats, i.e. small sites where ecological and coenotic conditions are favourable for germination and establishment of seedlings. These are mostly mossy patches for riparian hygrophytes, small crevices or cavities for chasmophytes, gaps in continuous tussock cover for mesic grassland species. Such gaps may be caused by anthropogenic or natural factors. Population recruitment of some rare species is most successful on disturbed sites situated on the pastures, along the paths or on the edges of semi-abandoned roads. Many of these taxa (e.g., *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Wol.) Halliday, *Saxifraga corymbosa* Boiss., *Thlaspi dacicum* Heuffel, *Th. kovatsii* Heuffel) belong to short-lived small-sized plants and demonstrate traits of r-strategy. Conservation of their populations depends on the maintenance of traditional forms of land-use.

*Key words:* microhabitats, populations, recruitment, rare species, Ukrainian Carpathians.