

Інститут екології Карпат
Національної академії наук України

**ПОПУЛЯЦІЙНІ ОСНОВИ УНИКНЕННЯ
ВТРАТ БІОРІЗНОМАНІТТЯ У ВИСОКОГІР'І
УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

Львів 2022

Кияк В., Кобів Ю., Жиляєв Г., Білонога В., Дмитрах Р., Решетило О., Микітчак Т., Кобів В., Штупун В. **Популяційні основи уникнення втрат біорізноманіття у високогір'ї Українських Карпат** / За ред. В. Кияка, – Львів: Простір-М, 2022. – 166 с.

У монографії представлено результати досліджень особливостей структури, динаміки, репродукції, поведінки та інших властивостей популяцій рідкісних видів флори і фауни високогір'я Українських Карпат за несприятливих умов існування. Описано трансформаційні перетворення у високогірних угрупованнях. Розкрито причини і наслідки негативної динаміки популяцій. Виявлено аут- і демекологічні особливості раритетних видів рослин за песимальних умов розвитку. Розроблено заходи пасивного й активного збереження популяцій для уникнення втрат біорізноманіття за сучасних природних і антропогенних змін середовища існування.

Для фахівців у галузі екології, працівників природоохоронних установ.

Kyyak V., Kobiv Y., Zhilyaev G., Bilonoha V., Dmytrakh R., Reshetylo O., Mykitchak T., Kobiv V., Shtupun V. **Population bases of avoiding biodiversity loss in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians** / Edited by V. Kyyak, – Lviv: Prostir-M, 2022. – 166 p.

The monograph presents the results of studies on the characteristics of structure, dynamics, reproduction, performance and other properties in populations of rare species of flora and fauna in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians under unfavorable living conditions. Transformational changes in the high-mountain communities are described. The causes and consequences of the negative population dynamics were discovered. Aut- and demecological properties of rare plant species in pessimal developmental conditions were revealed. Measures for passive and active conservation of populations to avoid biodiversity loss under current natural and anthropogenic changes in the habitat environment were developed.

For specialists in the field of ecology and personnel of conservation institutions.

Рецензенти: **Царик Й.В.**, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології Львівського національного університету ім. Івана Франка;

Параняк Р.П., доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри екології Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького.

Рекомендовано до друку вченою радою Інституту екології Карпат НАН України.

Монографія містить результати досліджень з відомчої фундаментальної базової теми № III-2-18 в рамках тематики НАН України

© Кияк В., Кобів Ю., Жиляєв Г. та ін., 2022

© Інститут екології Карпат НАН України, 2022

ISBN 978-617-8055-60-8

Зміст

Вступ (Кияк В.).....	5
1. Трансформаційні перетворення у високогірних угрупованнях.....	9
1.1 Динаміка фітоценозів альпійського поясу (Кияк В.).....	9
1.2 Чинники загрози для фітоценозу <i>Ulmarietum centaureosum</i> в умовах демутації (Жиляєв Г.).....	16
2. Причини і наслідки негативної динаміки популяцій.....	26
2.1. Вплив сучасних змін довкілля на популяції рідкісних високогірних видів рослин в Українських Карпатах (Кобів Ю.).....	26
2.2. Динаміка популяцій рідкісних видів високотрав'я на прикладі <i>Achillea lingulata</i> Waldst. et Kit. (Кобів Ю., Кобів В.).....	35
2.3. Вплив морозобою на популяції рідкісних високогірних видів рослин (Кобів Ю.).....	42
2.4. Динаміка популяцій <i>Senecio carpaticus</i> Herbich на Чорногорі (Кияк В.).....	43
2.5. Сучасний стан і перспективи популяцій рослин у субальпійському поясі на прикладі <i>Pinus cembra</i> L. і <i>Dactylis slovenica</i> (Domin) Domin в умовах демутації (Білонога В.).....	52
2.6. Індикаторні параметри популяцій <i>Rhodiola rosea</i> L. за несприятливих змін середовища існування (Дмитрах Р.).....	69
2.7. Насіннєве розмноження <i>Achillea lingulata</i> Waldst. et Kit. і <i>Centaurea kotschyana</i> Neuffel ex Koch і фактори, які його лімітують (Кобів В.).....	77
2.8. Динаміка популяцій <i>Symphytum cordatum</i> Waldst. et Kit. ex Willd. на верхній і північно-східній межах поширення (Кобів В.).....	80
2.9. Кліматогенні загрози популяціям хіонофільних фітоценозів (Штупун В.).....	83
3. Аут- і демекологічні особливості раритетних видів рослин за песимальних умов існування.....	92
3.1. Темпи розвитку і життєвість особин у популяціях в оптимумі та песимумі (Кияк В., Штупун В.).....	92
3.2. Псевдоомолодження як індикатор негативних змін популяцій (Кияк В., Білонога В.).....	102
4. Тенденції змін просторової структури популяцій <i>Daphnia obtusa</i> Kurz, 1874, <i>Mixodiaptomus tatricus</i> (Wierzejski, 1883), <i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776) й <i>Acanthocyclops vernalis</i> Fisher (1853) у високогір'ї масиву Чорногора (Микімчак Т.).....	106
5. Загрози втрат популяцій земноводних у високогір'ї Карпат (Решетило О.).....	115

6. Новітні проблеми збереження біотичного і ландшафтного різноманіття у високогір'ї (Кияк В., Микітчак Т., Решетило О.)....	122
7. Практичні рекомендації для уникнення втрат біорізноманіття у високогір'ї Українських Карпат.....	126
7.1. Індикація стану популяцій за різних умов існування (Кияк В.).	126
7.2. Регульоване випасання як захід активної охорони високогірних холодолюбних видів Українських Карпат на прикладі <i>Salix herbacea</i> L. (Кобів Ю.).....	128
7.3. Запобігання демографічним втратам у популяції <i>Pinus cembra</i> L. і <i>Dactylis slovenica</i> (Domin) Domin (Білонога В.).....	129
7.4. Заходи з уникнення втрат популяцій <i>Rhodiola rosea</i> L. (Дмитрах Р.).....	131
7.5. Збереження монтанних видів у рівнинних оселищах на прикладі <i>Symphytum cordatum</i> Waldst. et Kit. ex Willd. (Кобів В.).	133
7.6. Заходи з уникнення втрат хіонофільних угруповань (Штупун В.).....	134
7.7. Збереження оселищ рідкісних популяцій гідробіонтів та їх угруповань (Микітчак Т.).....	136
7.8. Збереження популяцій раритетних видів земноводних (Решетило О.).....	137
Summary.....	139
Список літератури.....	141

ВСТУП

Збереження біорізноманіття та уникнення його втрат є пріоритетним напрямком не лише сучасної біологічної науки, але й екологічним імперативом діяльності світової спільноти. У 1995 році Україна ратифікувала Конвенцію про біологічне різноманіття – міжнародну угоду, прийняту в Ріо-де-Жанейро 1992 року, узявши на себе ряд зобов'язань, зокрема з національної стратегії по збереженню біорізноманіття. Відтоді відбувається регулярний поступальний розвиток базових принципів конвенції, що знаходить своє втілення у концепціях невиснажливого використання природних ресурсів і підтверджується протоколами численних міжнародних зустрічей на найвищому рівні.

У 2020 р. Європейська Комісія прийняла природоохоронний документ “Стратегію біорізноманіття ЄС до 2030 року: Повернення природи у наше життя”. Країни ЄС мають за мету стати протягом найближчого десятиліття світовим лідером зі збереження та відновлення природи. Україна, яка прагне повноправного членства у Євроспільці, повинна долучатися до цієї мети.

Донедавна основними факторами загрози біорізноманіттю в Українських Карпатах були традиційні форми господарювання – вирубування, випасання і викошування (Малиновський, 1980; Дигрессия., 1984). Натомість упродовж останніх десятиліть в гірських регіонах відбуваються масштабні перетворення біоти у зв'язку з занепадом тваринництва. Демутаційні сукцесії, які раніше спостерігалися лише у заповідниках, тепер охоплюють цілі гірські масиви. Іншим важливим чинником, що діє насамперед у високогір'ї, є кліматичні зміни, які призводять до висхідного висотного зміщення поясів рослинності.

Останнім часом стабільно збільшується потік рекреантів у високогір'ї (окрім 2022 р.), що призводить до фрагментації оселищ, зумовлює деструктивні зміни у популяціях багатьох видів.

Біота Українських Карпат зазнає істотних негативних змін під впливом згаданих природних і антропогенних чинників. Внаслідок цього, під загрозою опинилася велика кількість популяцій і угруповань рідкісних видів флори і фауни (Зміни., 2018). Для виявлення шляхів запобігання їхньої деградації і відмирання виникає нагальна потреба в поглибленому науковому опрацюванні властивостей популяцій раритетних видів на різних стадіях їх великих життєвих циклів, з'ясуванні їхньої резистентності, буферності й пластичності, адаптаційних можливостей за несприятливих змін середовища існування. Необхідно встановити особливості структури, динаміки, поведінки і функціонування популяцій в песимумі й критичних умовах. Це дозволить розробити практичні заходи й

нові підходи до охорони, збереження й відновлення популяцій раритетних видів, які зазнають негативної динаміки.

Метою наших досліджень є встановлення особливостей структури, динаміки, репродукції, поведінки та інших властивостей популяцій рідкісних видів флори і фауни високогір'я Українських Карпат за несприятливих умов існування та розроблення заходів диференційованого пасивного й активного їх збереження для забезпечення уникнення втрат біорізноманіття за сучасних природних і антропогенних змін середовища існування.

Головними об'єктами аналізу були популяції рідкісних видів рослин, які поширені у високогір'ї Українських Карпат і включені до Червоної книги України (Червона., 2009): *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Gentiana acaulis* L., *Leontopodium alpinum* Cass., *Loiseleuria procumbens* L. Desv., *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Pinus cembra* L., *Achillea linguata* Waldst. et Kit., *Pulsatilla alba* Reichenb., *Ranunculus thora* L., *Rhodiola rosea* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Salix herbacea* L., *Saxifraga carpatica* Sternb., *Senecio carpaticus* Herbach, *Cerastium cerastoides* (L.) Britton., *Primula halleri* J.F.Gmel. та ін.

Вивчалися також популяції ендемічних видів: *Centaurea kotschyana* Neuffel ex Koch., *Dactylis glomerata* ssp. *slovenica* Domin, *Festuca carpatica* F.G. Dietr., *Heracleum carpaticum* Porc., *Phyteuma vagneri* A. Kerner, *Poa deylii* Chrtek et Jirásek, *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. тощо.

Порівняльний аналіз охоплював і деякі тривіальні види: *Geum montanum* L., *Gnaphalium supinum* L., *Luzula alpinopilosa* (Chaix) Breistr., *Pedicularis verticillata* L., *Pinus mugo* Turra, *Carex curvula* All., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Veronica alpina* L. тощо, що є зручними модельними об'єктами – представниками різних життєвих форм.

Обрані об'єкти відображають різноманітні біоморфологічні типи (дерева, чагарники й чагарнички, дернинні, повзучі, сланкі, коротко- й довгокореневищні трави), відрізняються за екологічною приуроченістю (лучні, петрофітні, хіонофільні тощо), природоохоронним статусом (рідкісні, зникаючі, вразливі), участю в ценозах (едифікатори, субедифікатори, асектатори), перебувають під впливом як природних змін, так і антропогенних навантажень.

Об'єктами дослідження безхребетних гідробіонтів є популяції й угруповання гіллястовусих (Cladocera) і веслоногих (Copepoda) ракоподібних, зокрема рідкісних видів планктонних ракоподібних високогір'я Українських Карпат: *Daphnia obtusa* Kurz, 1874 – аркто-монтанний вид голарктичного поширення (в Україні відзначений лише в Карпатах), *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883) – європейський монтанний вид (в Україні трапляється лише у високогір'ї Карпат), а також види, широко поширені на рівнинних і гірських територіях України –

Chydorus sphaericus (O.F. Müller, 1776) й *Acanthocyclops vernalis* Fisher (1853).

Досліджено групу видів земноводних Червоної книги України, до якої у досліджуваному регіоні належать тритон карпатський *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1860), тритон альпійський *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) і кумка гірська *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758).

Методичним підґрунтям для проведення дослідних робіт популяцій рослин слугували наукові праці К.А. Малиновського, І.В. Вайнагія, Ю.А.Злобіна, Т.О. Работнова, О.І. Смірної, Л.О. Жукової, Й.В. Царика та інших вчених.

Стаціонарні дослідження *in situ* проводили з використанням багаторічних моніторингових трансект і дослідних ділянок, закладених 5-40 років тому. Трансекти розташовані в альпійському, субальпійському і верхньому лісовому поясах Українських Карпат в діапазоні висот 1400-2000 м н.р.м. Більшість площ зосереджена у центральній частині Чорногірського хребта в околицях високогірного біологічного стаціонару “Пожижевська” ім. К. Малиновського Інституту екології Карпат НАН України.

Польові роботи проведено з мінімальним втручанням і порушенням популяцій і ценозів. Біометричні проміри, що стосуються надземної частини особин рідкісних видів, отримано з використанням неущкоджувальних методів (Панченко, 1999, 2000; Кияк, 2008а; Злобин, Скляр, Клименко, 2013).

Для статистичної достовірності часто обліковувалися параметри усіх або більшої частини особин популяцій з огляду на їх малу чисельність і, окрім того, застосовувалася більша повторність або (і) тривалість досліджень, порівняно з великими популяціями. Було мінімізовано використання активних експериментів, котрі спричиняють зміни і порушення у популяціях і у середовищі їхнього існування. Головним джерелом інформації був моніторинг на основі картування і методу мічених особин та пасивний експеримент – констатація змін під впливом природних і антропогенних чинників.

Опрацювання даних популяційної різноманітності проводили на основі діапазону мінливості індивідуальних значень морфометричних показників та на основі значень коефіцієнтів варіації генеральної сукупності вибірових даних. Проведено порівняльний аналіз експериментальних вибірок з метою встановлення достовірності різниці між ними за абсолютними значенням досліджуваних показників. Використано двовибірний t - тест з різними дисперсіями у пакеті аналізу в операційній системі Excel.

Отримані дані згруповані за варіантами, опрацьовані традиційними методами варіаційної статистики (Зайцев, 1990; Лакин, 1990; Лапач, 2001).

Назви рослин подано за “Словником українських наукових і народних назв судинних рослин” Ю.Й. Кобіва (Кобів, 2004).

Дослідження планктонних ракоподібних виконано згідно з загальноприйнятими гідроекологічними методами. Відбір проб здійснюється планктонною сіткою Апштейна й планктобатометром, об’єм проб 10-100 літрів, фіксація 4% розчином формаліну (Методи гідроекологічних досліджень..., 2006); камерально проби опрацьовують у камері Богорова, в якій проводять визначення видів, підрахунок чисельності, кількості самців, міктичних і аміктичних самок, молоді, кількості яєць й ефіпіумів (Мануйлова, 1964; Монченко, 1974; Боруцкий, Степанова, Кос, 1991). За отриманими результатами проведено статистичне опрацювання й дослідження просторового розподілу популяції (Песенко, 1982). За якісним і кількісним складом планктонного угруповання визначено сапробіологічний статус водойми (якість води за ступенем органічного забруднення) (Олексив, 1992). Визначення антропогенного впливу проведено з допомогою індексу антропопресії (Микітчак, Решетило, 2007). Для кожної проби зазначаємо температуру води і глибину відбору.

Під час досліджень земноводних застосовано як загальноприйняті герпетологічні методи (Измерение и мониторинг..., 2003; Щербак, Щербань, 1980; Juszczuk, 1987), так і методи популяційних досліджень (Шляхтин, Голикова, 1986; Гончаренко, 1979, 1988, Fahrig, Pedlar, Pope..., 1995). Зокрема, для визначення віку тварин користувалися методом номограм (Гончаренко, 1979, 1988), а для визначення статі застосовували метод встановлення статевої належності за шлюбними мозолями у випадку безхвостих земноводних, і за кольором клоаки у хвостатих земноводних (Juszczuk, 1987). Просторову структуру популяцій земноводних, їх міграційну активність та поведінкові особливості вивчали згідно з модифікованими методами таких досліджень (Perret, Pradel, Miaud, Grolet, Joly, 2003; Elmberg, Lundberg, 1988).

РОЗДІЛ 1.

ТРАНСФОРМАЦІЙНІ ПЕРЕТВОРЕННЯ У ВИСОКОГІРНИХ УГРУПОВАННЯХ

1.1. ДИНАМІКА ФІТОЦЕНОЗІВ АЛЬПІЙСЬКОГО ПОЯСУ

Внаслідок попередніх досліджень встановлено, що на заповідних територіях демутаційні сукцесії, які тривають понад 30-40 років, зумовлюють істотну загрозу для численних рідкісних видів і фітоценозів альпійського поясу Українських Карпат внаслідок колонізації площ чагарниками і конкурентними трав'яними видами (Зміни., 2018). Ці процеси підсилюються кліматогенними змінами. Таку динаміку проілюстровано на численних прикладах раритетної фітобіоти. Однак ще бракує досліджень змін, які відбуваються у найбільш поширених угрупованнях альпійського поясу.

Рослинність високогір'я Українських Карпат, зокрема альпійські асоціації та угруповання – їхню фітоценотичну, екологічну та географічну характеристики, найгрунтовніше дослідив К.А. Малиновський (Малиновський, 1980; Малиновський, Крічфалушій, 2002). У 80-х роках вивченням охоплено структуру і динаміку ценопопуляцій рослин у найбільш поширених фітоценозах альпійського поясу у діапазоні висот 1750-2000 м н.р.м. з домінуванням *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Vaccinium uliginosum* L., *Festuca airoides* Lam., *Juncus trifidus* L., *Carex curvula* All. і *Sesleria coerulans* Friv. за умов заповідання і під впливом антропогенних чинників (Кияк, 1985, 1989; Климишин, 1985). Проводилося вивчення впливу режиму заповідності на відновлення корінної рослинності та сукцесійної трансформації корінних трав'яних фітоценосистем у високогір'ї Карпат (Климишин, 2008; Климишин та ін., 1987).

Відтак, на популяційному рівні було досліджено вплив заповідання і кліматичних змін на окремі, здебільшого рідкісні види у різних ценозах (Білонога та ін., 2014; Кияк, 2013; Кобів, 2009; Малиновський та ін., 1998, 2002; Структура..., 1993; Царик та ін., 2001, 2004, 2009). Детальні дослідження проведено у хіонофільних угрупованнях, які розташовані у діапазоні висот 1700-2000 м н.р.м., тобто у межах альпійського поясу (Штупун, 2018).

Цей огляд присвячено аналізу динаміки типових альпійських фітоценозів, якими є лежачекостричники, зігнутоосочники, трироздільноситничники, лохинники, рододендронники і сеслерієвники. Порівняльні дослідження проведено на основі 40-річних спостережень (1982-2022 рр.).

Внаслідок запровадження заповідного режиму у 80-ті роки, повністю припинено випасання в усіх угрупованнях, окрім *Seslerietum cariceto-*

festucosum, де триває невеликої інтенсивності випасання корів і коней, з навантаженням менше 0,5 голів/га.

Для тривалого порівняльного аналізу динаміки ценопопуляцій в найбільш поширених альпійських фітоценозах використано постійні трансекти, розміром 20×0,5 м, закладені у 1982 р.

Рясність видів у фітоценозах протягом початкового періоду досліджень (1982-88 рр.) змінювалася неістотно. Однак внаслідок порівняльних досліджень встановлено, що протягом останнього часу відбувся значний перерозподіл їхніх ценозоутворюючих позицій (табл. 1.1). Найменших змін зазнали трироздільноситничники, лохинники, рододендронники і сеслерієвники. У той же час, у лежачекостричниках і зігнутоосочниках значно понизилася позиція домінантів. Найбільш лабільними виявилися лежачекостричники, які зазнають розпаду і заміни іншими фітоценозами.

Внаслідок порівняння змін рясності видів у різних фітоценозах встановлено неоднозначну динаміку – як позитивну, так і негативну лише у *Campanula alpina* Jacq., *Potentilla aurea* L., *Vaccinium myrtillus* L. Односпрямована виразна негативна динаміка притаманна для *Festuca airoides*, *Carex curvula*, *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk. Натомість істотно збільшилася рясність *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F. Gmelin, *Rhododendron myrtifolium*, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. У фітоценозах нижньої частини альпійського поясу з'явилася низка нових видів, які не траплялися тут у 1982-85 рр.: *Alnus viridis* (Chaix) DC., *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* (Suter) Čelak., *Picea abies* (L.) Karsten, *Pulsatilla alba* Reichenb.

Серед ценозоутворюючих видів найбільш позитивні зміни, які виявляються у збільшенні не лише рясності, але й щільності та життєвості популяцій, притаманні для лохини, чорниці, брусниці й рододендрона миртолистого, тобто чагарничкових видів. На заповідних територіях для лохини й рододендрона миртолистого це зумовлене передусім припиненням випасу. У лохинниках і рододендронниках відбувається позитивна динаміка цих популяцій завдяки збільшенню чисельності віргінільних і генеративних особин, загального омолодження популяцій і зменшення чисельності постгенеративних вікових груп. У генеративній частині вікових спектрів збільшилася частка молодих і середньовікових особин. В останні роки відзначається стабільна висока насіннева продуктивність популяцій.

Висхідна висотна позитивна динаміка притаманна для чорниці й брусниці. Якщо у чорниці в період 1982-87 рр. в лежачекостричниках, сеслерієвниках і зігнутоосочниках плоди не зав'язувалися або не визрівали, то в останні роки в цих угрупованнях щороку формується урожай плодів,

які досягають і дають життєздатне насіння. У брусниці урожай у дослідних альпійських угрупованнях був нерегулярним, становив максимально декілька десятків плодів з розрахунку на квадратний метр, які переважно не досягали стиглості, а в 2018-21 рр. на висотах 1770-1820 м н.р.м. урожай досягав до 0,2 у трироздільноситничниках і до 1,6 тис. зрілих плодів на квадратний метр у лохинниках.

Таблиця 1.1

Зміни рясності ценозоутворюючих видів у фітоценозах альпійського поясу

Назва виду	Назва фітоценозу, оселище											
	Juncetum cetrario-myrtillosum, Пожижевська, 1770 м, пн.		Uliginetum cetrariosum, Пожижевська, 1800 м, сх.		Festucetum airoidi, Пожижевська-Данцер, 1740 м		Rhodoretum calamagrostiosum, Пожижевська, 1750 м, сх.		Seslerietum caricetosum, Рєбра, 1950 м, пд.		Curvuletum cetrariosum, Бербенеска, 1970 м, зх.	
	Роки		Роки		Роки		Роки		Роки		Роки	
	1985	2021	1985	2021	1985	2021	1985	2021	1985	2021	1985	2021
<i>Calamagrostis villosa</i>	-	1	-	2	-	2	3	4	-	-	-	-
<i>Campanula alpina</i>	2	1	2	1	-	+	+	+	-	-	2	+
<i>Carex curvula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	4	3
<i>Carex sempervirens</i>	+	1	1	1	-	1	-	-	-	-	-	+
<i>Deschampsia cespitosa</i>	+	+	-	-	-	-	3	1	2	1	-	-
<i>Festuca airoides</i>	3	2	3	1	4	2	1	1	3	2	3	2
<i>Helictotrichon versicolor</i>	2	1	2	1	3	2	2	1	3	2	2	1
<i>Hieracium alpinum</i>	3	2	3	3	3	2	+	+	3	3	3	3
<i>Homogyne alpina</i>	3	2	3	1	3	2	3	2	3	2	2	+
<i>Juncus trifidus</i>	4	4	3	2	2	2	1	+	1	1	3	3
<i>Ligusticum mutellina</i>	-	-	1	1	-	-	3	3	3	1	-	-
<i>Loiseleuria procumbens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4
<i>Potentilla aurea</i>	-	1	-	+	-	-	3	1	3	1	-	-
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	-	1	+	2	-	-	4	3	-	-	-	-
<i>Sesleria coerulans</i>	-	-	-	-	-	-	1	+	4	4	3	2
<i>Soldanella hungarica</i>	2	+	-	-	-	-	3	1	3	1	-	-
<i>Vaccinium myrtillus</i>	3	4	3	2	3	4	3	3	3	2	1	1
<i>Vaccinium uliginosum</i>	3	3	4	4	2	4	2	2	-	-	-	-
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	3	3	4	3	4	-	-	-	-	3	2
Види, які не траплялися в фітоценозах у 1983-88 рр.												
<i>Alnus viridis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>alpina</i>	-	1	-	2	-	3	-	+	-	+	-	-
<i>Picea abies</i>	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Pulsatilla alba</i>	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-

Примітка. Шкала рясності видів: + – вид трапляється поодиноким на площі фітоценозу; 1 – рідко; 2 – досить часто; 3 – рясно; 4 – дуже рясно.

Загалом найменші зміни рясності й ценозоутворюючих позицій видів встановлено в угрупованнях *Juncetum cetrario-myrtillosum*, *Uliginetum*

cetrariosum, Rhodoretum calamagrostiosum і Seslerietum cariceto-festucosum (табл. 1.1). Площа і конфігурація угруповань за тридцятирічний період не змінилася. Така висока стабільність структури фітоценозів за мінливих умов середовища пояснюється їхньою первинністю й виробленістю протягом тривалого історичного розвитку. Сучасну загрозу для них становить прогресуюче поширення та проникнення у фітоценози чагарників – *Alnus viridis* і *Juniperus communis* subsp. *alpina*.

Найістотніші зміни, які зумовлені постпасторальною демутаційною сукцесією, відбулися в угрупованні *Festucetum airoidi*. Дослідне угруповання розташоване у центральній частині сідла між горами Пожижевська і Данцер на вирівняній горизонтальній ділянці хребта на висоті 1740 м н.р.м. У 80-90-ті роки площа фітоценозу становила більше 1 га. Різні внутрішньопопуляційні структури: просторова, вікова, віталітетна, – були достатньо вирівняні по всій площі угруповання з виразним домінуванням *Festuca airoides*. Внаслідок запровадження заповідного режиму початкові темпи демутаційних змін мали невелику швидкість, що проявлялося передусім у стабільності чисельності й вікової структури ценопопуляцій протягом щорічних досліджень у 1983-87 рр. (Кияк, 1989). Динаміка популяцій ценозоутворюючих видів у цей період мала переважно флуктуаційний характер. Однак з початком 2000-х років проявляються виразні односпрямовані сукцесійні зміни фітоценозу, головною причиною яких було припинення випасання на початку 80-х років. Характерною ознакою на той час був перехід від монодомінантної структури фітоценозу до його фрагментації та формування мозаїки популяційних локусів з локальним домінуванням колишніх асектаторів – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *V. uliginosum* і *Calamagrostis villosa*. Однак на більшій частині площі фітоценозу домінантна роль *Festuca airoides* ще зберігається. Прискорення розпаду фітоценозу відбувається в останнє десятиліття, що зумовлене підсиленням демутаційних процесів кліматогенними змінами. Особливо швидка трансформація фітоценозу почалася зі збільшенням проєктивного покриття, щільності й життєвості *Juniperus communis* subsp. *alpina*, для якого характерна щорічна позитивна динаміка. Посилення позицій цього чагарника спричинює збільшення щільності й життєвості чагарничків і конкурентного виду *Calamagrostis villosa*. Водночас витісняються менш конкурентні трави. В останні роки периферійна частина колишнього лежачекостричника уже повністю замінена мікроугрупованнями з домінуванням *Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* і *Calamagrostis villosa*. Лише у центральній частині на площі менше 0,1 га ще зберігається фрагмент лежачекостричника, у якому продовжуються процеси розпаду.

Дослідний лежачекостричник належав до найбільших за площею монодомінантних угруповань *Festuca airoides* на Чорногорі. Менші за площею типові угруповання *Festucetum airoidi* деградує швидше. Загалом угруповання костриці лежачої були панівною формацією в альпійському поясі і займали понад половину його площі (Малиновський, 1980). На даний час на тих заповідних територіях, де припинено випасання 30-40 років тому, внаслідок тривалих демуаційних змін залишилися лише фрагменти типових лежачекостричників. Більшість монодомінантних лежачекостричників трансформувалися у мозаїчні комплекси угруповань з іншими домінантами або менші за площею полідомінантні лежачекостричники, у яких роль субдомінантів належить *Juncus trifidus*, *Calamagrostis villosa*, *Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Rhododendron myrtifolium*.

У численних альпійських фітоценозах, де *Festuca airoides* займала субедифікаторні позиції, її роль знижується до асектаторної. Наприклад, на місці угруповання ситничника лежачекострицевого біля вершини г. Пожижевська на західному схилі (Климишин, Кияк, 1985) сформувалися фітоценози ситничника чорницево-брусничного та чорничника лохиново-брусничного.

Таким чином, можна зробити висновок, що в альпійському поясі типові монодомінантні лежачекостричники не належать до корінних первинних фітоценозів, а є вторинними пасторально зумовленими похідними сукцесійними стадіями полідомінантних лежачекостричників або трироздільноситничників, лохинників, рододендронників, сеслерієвників, куничників і чорничників.

Зважаючи на те, що *Festuca airoides* має достатньо великий діапазон екологічної толерантності й лежачекостричники поширені в Українських Карпатах в усіх високогірних масивах у субальпійському й альпійському поясах у широких висотних межах – від 1400-1500 до 2000 м н.р.м. (Малиновський, 1980; Малиновський, Крічфалушій, 2002), причиною їх сучасної деградації на заповідних територіях вирішальним є демуаційний чинник, а не кліматогенний. Адже сучасне кліматично зумовлене зміщення фітоценотичного оптимуму для фітоценозу, розташованого на висоті 1740 метрів, не призвело до його виходу за рамки екологічної валентності *Festuca airoides*.

Протягом останнього десятиліття відбуваються кардинальні перебудови зігнутоосочників. На відміну від вирішального впливу постпасторальних демуаційних процесів, що спричиняють деградацію лежачекостричників, зміни фітоценозів осоки зігнутої передусім кліматогенно зумовлені. Підтвердженням цьому є найшвидша негативна динаміка популяцій *Carex curvula* на нижній висотній межі свого поширення. Нами проведено багаторічні спостереження за динамікою

популяцій *C. curvula* в Українських Карпатах. Це високогірний вид, який поширений у Карпатах лише в альпійському поясі, а на висотах вище 1950 м н.р.м. належить до головних ценозоутворюючих видів. Фітоценози з домінуванням *C. curvula* поширені лише на Чорногорі, з найвищою концентрацією на найхолоднішому її масиві в центральній частині хребта на вершині та схилах г. Бербенеска у діапазоні висот 1950-2030 м. Саме ці площі за сукупністю чинників абіотичного середовища належать до найекстремальніших у межах Українських Карпат. Тут притаманні низькі температури повітря і ґрунту, а середньорічна температура повітря (згідно з висотним температурним коефіцієнтом) становить від 1 до 1,5 градусів нижче 0. Висока хмарність зумовлює велику кількість опадів – біля 1500 мм на рік.

Колишній фітоценоз *Curvuletum cetrariosum* на г. Бербенеска, 1970 м, зх. на даний час зазнає сукцесійного розвитку в бік домінування *Loiseleuria procumbens*. Він трансформувався уже в угруповання *Curvuletum loiseleuriosum*, у якому по всій площі йде заміщення наскельницею лежачою передусім *Carex curvula* і *Festuca airoides*. Відбувається пониження ценотичних позицій ценопопуляцій таких видів, як: *Helictotrichon versicolor*, *Campanula alpina*, *Homogyne alpina*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Прикметною особливістю динаміки вікової структури альпійських ценопопуляцій *Rhododendron myrtifolium*, *Loiseleuria procumbens*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* і *V. vitis-idaea* є збільшення відсоткової участі генеративних особин у їхніх вікових спектрах. У *Rhododendron myrtifolium* і *Vaccinium myrtillus* збільшується чисельність і життєвість популяцій на схилах різної експозиції і стрімкості. В субальпійському і альпійському поясі на висотах 1600-1900 м на опуклих ділянках, які обдуваються інтенсивними вітрами та з мілким сніговим покривом взимку, збільшується щільність і чисельність популяцій *Vaccinium uliginosum* і *V. vitis-idaea*. На вершинних ділянках хребтів на висотах 1900-2000 м н.р.м. збільшується площа, щільність і життєвість популяцій *Loiseleuria procumbens*.

В альпійському поясі Карпат найменш толерантними до випасу і витоптування є угруповання з домінуванням чагарничків *Rhododendron myrtifolium* і *Vaccinium uliginosum*. За регулярного випасу і витоптування вони деградували і замінювалися фітоценозами з переважанням щільнодернинних видів, зокрема *Festuca airoides*. Протягом 40-річного періоду заповідності такі порушені вторинні угруповання відновилися у лохинники й рододендронники.

На даний час у високогір'ї Українських Карпат продовжує збільшуватися площа популяцій *Picea abies*, *Pinus mugo* Turra, *Alnus viridis*, *Juniperus communis* subsp. *alpina*. У межах альпійського поясу ці процеси

відбуваються особливо швидко у його нижній частині. Типові субальпійські угруповання ялівечників поширилися на південних схилах до висоти 1900 м н.р.м. і активно колонізують території в межах 1800-1850 м на схилах інших експозицій.

В останній період істотних змін зазнають хіонофільні угруповання. Глобальні кліматичні зміни, що полягають у підвищенні температури повітря, істотному збільшенні суми ефективних температур, збільшенні тривалості вегетаційного періоду, зменшенні тривалості залягання снігового покриву та кількості опадів протягом вегетаційного періоду (Кияк та ін., 2016), відбиваються, як на загальному проєктивному покритті рослинного покриву, так і на окремих видах.

Отже, внаслідок порівняльних досліджень протягом 1982-2021 рр. серед альпійських фітоценозів найменші зміни структури, рясності й ценозоутворюючих позицій видів встановлено в угрупованнях з домінуванням ситника трироздільного, лохини, рододендрона миртолистого і сеслерії голубуватої, зокрема в угрупованнях *Juncetum cetrario-myrtillosum*, *Uliginetum cetrariosum*, *Rhodoretum calamagrostiosum* і *Seslerietum cariceto-festucosum*. У той же період у лежачекостричниках і зігнутоосочниках значно понизилася позиція домінантів. Лежачекостричники зазнають розпаду і заміни іншими фітоценозами з домінуванням *Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* і *Calamagrostis villosa*. Протягом останнього десятиліття відбуваються кардинальні перебудови зігнутоосочників. На відміну від вирішального впливу постпасторальних демутаційних процесів на деградацію лежачекостричників, зміни фітоценозів осоки зігнутої передусім кліматогенно зумовлені. Колишній фітоценоз *Curvuletum cetrariosum* на г. Бербенеска на даний час зазнає сукцесійного розвитку в бік домінування *Loiseleuria procumbens* і трансформувався в угруповання *Curvuletum loiseleuriosum*.

Встановлено, що в альпійському поясі лежачекостричники не належать до корінних первинних фітоценозів, а є вторинними пасторально зумовленими похідними сукцесійними стадіями первинних угруповань інших асоціацій.

1.2. ЧИННИКИ ЗАГРОЗИ ДЛЯ ФІТОЦЕНОЗУ *ULMARIETUM CENTAUREOSUM* В УМОВАХ ДЕМУТАЦІЇ

Виявлення факторів, які загрожують природному біорізноманіттю і пошук прийомів його ефективного збереження, потребують розуміння засад популяційного розвитку. Йдеться не про збереження окремих видових популяцій в спеціально створених для них умовах, а всього функціонального комплексу природних екосистем.

Наші дослідження (1974-2020 рр.) були проведені на території КНПП в рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum* (1650 м н.р.м.) на східному схилі г. Брескул льодовикового котла г. Пожижевська – г. Брескул. В повному об'ємі вони здійснювалися двічі – в 1974-1980 (Жиляев, 1985, 1986) і 2019-2020 рр. (Жиляев, 2021, 2022). Угруповання займає невелику територію (близько 0,4 га) у вигляді витягнутого донизу овалу. Завдяки розміщенню в оточенні сосни гірської *Pinus mugo* Turra, це угруповання є ізольованим від інших лучних угруповань і не перебувало під господарським впливом. Взимку тут акумулюються значні маси снігу, який зникає лише наприкінці травня. Відповідно, це затримує початок весняної вегетації і обумовлює генетичну ізоляцію популяцій (Малиновский, Царик, Жиляев, 1988).

Ulmarietum centaureosum є унікальним угрупованням як за своїм видовим складом, так і структурно-функціональними ознаками популяцій (Малиновський, 1980). Але з початком демутаційних процесів ця ситуація почала змінюватися. Про це свідчать результати багаторічних стаціонарних досліджень, що були прооведені нами за незмінною програмою і методиками. Поза цим, маршрутними методами щорічно здійснювали контрольні обліки.

В усіх випадках дослідження ґрунтувалися на класичних методах популяційного аналізу і концепції дискретного опису життєвого циклу (онтогенезу, синонтогенезу) рослин в категоріях рівнів життєвості (віталітету) і вікових (онтогенетичних) станів (Работнов, 1950а, б; Злобин, 1989; Уранов, 1960). В тексті та ілюстраціях наведені їх стандартні індекси (Уранов, 1973): насіння (**se**), сходи (**p**), ювенільні (**j**), іматурні (**im**), віргінільні (прегенеративні) (**v**), молоді генеративні (**g₁**), зрілі (середньовікові) генеративні (**g₂**), старі генеративні (**g₃**), субсенільні (**ss**), сенільні (**s**). Відповідно виділяли три рівні життєвості особин: високу (**Ж-1**), середню (**Ж-2**), низьку (**Ж-3**).

За співвідношеннями різновікових особин всі популяції інтерпретували в категоріях нестабілізованих – інвазійних (**I**), регресивних (**P**), інвазійно-регресивних (**IP**) і стабілізованих–нормальних повночленних (**ПН**) або нормальних неповночленних (**НН**) (Работнов, 1950 б; Уранов, Смирнова, 1969; Рысин., Казанцева, 1975; Ценопопуляции растений, 1976).

Хоча це тривіальна класифікація, назви “інвазійні” або “інвазійно-регресивні” популяції для ізольованого угруповання здаються не зовсім вдалимими. Адже більшості його рослинних компонентів немає на суміжних територіях. Відтак такі популяції не можуть поповнюватися діаспорами з зовнішнього контуру. Тому, в даному випадку, диференціація популяцій на інвазійні, регресивні і інвазійно-регресивні виключно за ознаками відсутності репродуктивних і переважання дорепродуктивних або післярепродуктивних особин, є досить формальною.

Інтенсивність вегетативного розмноження визначали за кількістю рамет (парціальних кущів) в складі генет на трансекті. За розмірними показниками диференціювали рівні життєвості особин, а за їх співвідношеннями – процвітаючі (ПП), рівноважні (ПР) і депресивні (ПД) популяції (Злобин, 1989).

На початковому етапі наших досліджень (1974-1980 рр.) в *Ulmarietum centaureosum* було виявлено 28 видів трав'яних багаторічників (табл. 1.2), більшість яких (92%) вважають аборигенними. Але за ознаками онтогенетичного і віталітетного складу популяції *Aconitum variegatum*, *Lilium martagon*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Doronicum carpaticum* вже на той час виглядали популяційними залишками (Смирнова, 1987), а не повноцінними життєздатними популяціям.

За умов заповідання в багатьох популяціях трав'яних багаторічників з прилеглих угруповань кратно збільшилося як насіннєве, так і вегетативне розмноження. Відповідно це сприяло формуванню потужних інвазійних потоків цих діаспор в *Ulmarietum centaureosum* (Малиновский та ін., 1984). У результаті, в складі *Ulmarietum centaureosum* з'явилося декілька нових, нетипових для нього видів: *Vaccinium myrtillus*, *Pulmonaria rubra*, *Petasites kablikianus* і *Caltha palustris*. Одночасно, зникли популяції двох аборигенних видів – *Chaerophyllum aromaticum* і *Carex sylvatica*. Таким чином, їх загальна кількість в *Ulmarietum centaureosum* збільшилася до 30.

Формально, це можна було б вважати позитивним збільшенням видового різноманіття. Але з огляду на зміни популяційного стану аборигенних видів, цей висновок здається менш очевидним.

Природно, що в першу чергу вони відбиваються на нестабілізованих – інвазійних, регресивних або інвазійно-регресивних популяціях. В 1974-1980 рр. в угрупованні *Ulmarietum centaureosum* їх налічувалося десять. Нині дві з них (*Carex sylvatica*, *Chaerophyllum aromaticum*), деградували і остаточно зникли з його складу. Таким чином, кількість таких популяцій зменшилася до восьми (табл. 1.2). Нагадаємо, що загальна кількість видів (видове біорізноманіття) збільшилася, а група інвазійних популяцій поповнилася двома новими видами – *Petasites kablikianus* і *Pulmonaria rubra*.

Втім за цих самих умов, онтогенетична структура *Aconitum variegatum*, *Heracleum carpaticum* та ін. змінилася позитивно, їх популяції

відновили свою життєздатність і стали нормальними повночленними. Відтак популяційні зміни рослинних популяцій в *Ulmarietum centaureosum* не мають загального характеру.

Таблиця 1.2

Зміни видового різноманіття і онтогенетичної структури в популяціях трав'яних багаторічників угруповання *Ulmarietum centaureosum* (1974-2020 рр.)

Видові популяції	1974 -1980 рр.								Тип популяції	
	Чисельність, екз/м ²		Спектри онтогенетичних станів, %							
	p-im	v-ss	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Aconitum variegatum</i> L.	-/ 0,3	0,1/1,3	-/27	-/20	-/-	100/44	-/7	-/2	ІР/НН	
<i>Allium victorialis</i> L.	0,7/1,2	13,2/7,8	79/57	3/-	11/5	-/24	6/10	1/4	НН/ПН	
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	0,6/-	13,3/8,1	92/-	-/-	-/-	-/68	4/27	4/5	ІР/Р	
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	6,6/24,0	1,7/1,5	81/69	9/24	10/7	-	-	-	НН/НН	
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F. Gmel.	-/-	27,6/28,1	75/77	1/1	-/2	2/3	14/15	8/2	НН/НН	
<i>Caltha palustris</i> L.	-/5,9	-/1,9	-/24	-/28	-/45	-/3	-/-	-/-	-/НН	
<i>Cardaminopsis neglecta</i> (Schult.) Hayek	0,1/	66.1/68,1	46/57	46/23	3/1	-/6	3/9	1/4	НН/ПН	
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	-/-	0,3/-	25/-	-/-	-/-	-/-	75/-	-/-	ІР/-	
<i>Centaurea marmarosiensis</i> (Jav.) Czer.	-/-	54,9/48,7	45/37	14/22	25/10	5/29	7/1	4/1	ПН/ПН	
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.	0,2/-	0,2/-	50/-	-/-	-/-	-/-	-/-	50/-	ІР/-	
<i>Cirsium waldsteinii</i> Rony	1,7/23,2	1,4/2,7	61/22	6/23	17/43	5/12	11/-	-/-	НН/НН	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0,1/-	13,3/16,2	74/83	-/2	-/	-/	16/12	10/3	ІР/ІР	
<i>Dentaria glandulosa</i> Waldst. et Kit.	-/1,2	1,5/ 4,1	63/24	-/11	32/50	5/12				

<i>Geranium alpestre</i> Schur	-/2,1	1,2/6,0	89/39	-/16	4/25	4/6	3/2	-/2	НН/НН
<i>Heracleum carpaticum</i> Porc.	-/1	0,1/2	50/33	50/25	-/ 42	-/-	-/-	-/-	І/НН
<i>Hypericum prinatum</i> Boiss. et Bal.	2.2/1,6	24.3/ 27,2	72/53	3/8	7/37	3/-	11/-	4/2	НН/НН
<i>Leucanthemum</i> <i>waldsteinii</i> (Sch. Bip.) Pouzar	13,5/12,3	5,4/7,1	81/22	-/35	3/27	12/-	10/3	4/1	НН/НН
<i>Lilium martagon</i> L.	-/-	0,3/0,2	75/69	-/11	-/-	25/-	-/15	-/5	І/ІР
<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.	0,5/-	24,6/19,2	36/21	21/29	21/39	8/11	10/-	4/-	НН/НН
<i>Petasites kablikianus</i> Tausch.	-/4,1	-/1,8	-/91	-/-	-/-	-/-	-/7	-/2	-/І
<i>Primula poloninensis</i> (Domin.) Fed.	1,2/3,2	20,1/41,2	84/60	1/-	7/35	2/5	4/-	2/-	НН/НН
<i>Pulmonaria rubra</i> Schott	-/3,6	-/2,2	-/77	-/-	-/-	-/3	-/14	-/6	-/І
<i>Ranunculus carpaticus</i> Herbich	0,2/0,2	1,9/0,7	92/83	-/	-/	-/-	-/13	8/4	ІР/ІР
<i>Senecio nemorensis</i> L.	4,4/2,0	3,2/4,1	19/34	22/23	49/12	5/23	-/5	5/3	НН/НН
<i>Soldanella hungarica</i> Simonk.	-/0,3	1,4/1,4	23/27	6/14	18/49	35/8	12/1	6/1	НН/НН
<i>Stellaria nemorum</i> L.	0,3/10,2	10,1/7,6	75/47	3/-	5/49	3/-	8/2	6/2	НН/НН
<i>Symphytum cordatum</i> Waldst. ex Willd.	1/-	31,4/23,2	61/39	7/52	10/9	5/-	10/-	7/-	НН/НН
<i>Thalictrum</i> <i>aquilegifolium</i> L.	0,1/-	2,6/1,9	37/62	9/-	30/19	24/13	-/5	-/1	НН/НН
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-/63,1	-/45,1	-/60	-/12	-/19	-/11	-/-	-/-	-/НН

Іноді (*Aconitum variegatum* та ін.) популяційні трансформації закінчуються модифікаціями синонтогенезу на варіанти, які дозволяють активізувати насіннєве поновлення і глибоке вегетативне омолодження рамет. В інших випадках (*Carex sylvatica* та ін.) реакція цілком інша і обмежує процес заміщення поколінь, до рівня нерегулярного – випадкового або епізодичного.

Оскільки інвазійні, інвазійно-регресивні і регресивні популяції є структурно нестабілізованими

carpaticum, *Doronicum carpaticum*, *Lilium martagon*, *Ranunculus carpaticus*, *Anemonoides nemorosa*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*). Натомість за видовим складом, група інвазійних, інвазійно-регресивних і регресивних популяцій за часи заповідання змінилася дуже суттєво (на 40%).

На відміну від них, за онтогенетичною структурою популяції нормального типу (повночленні або неповночленні) виявилися значно стабільнішими. І саме вони утворюють фітоценотичне ядро *Ulmarietum centaureosum* (Жиляєв, Царик, 1993). На початок 1974 року нараховувалося вісім нормальних повночленних (*Centaurea marmarosiensis*, *Filipendula ulmaria*, *Hypericum prinatum*, *Myosotis sylvatica*, *Primula poloninensis*, *Soldanella hungarica*, *Stellaria nemorum*, *Symphytum cordatum*) і десять нормальних тимчасово неповночленних (*Anthriscus sylvestris*, *Cardaminopsis neglecta*, *Calamagrostis villosa*, *Cirsium waldsteinii*, *Geranium alpestre*, *Dentaria glandulosa*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Senecio nemorensis*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Allium victorialis*) популяцій (табл. 1.2).

Vaccinium myrtillus сприяє формуванню режиму ценотичної замкненості та втраті біорізноманіття у відповідних рослинних угрупованнях.

Тобто саму появу і подальший прогрес популяцій *V. myrtillus* можна вважати серйозним фактором загрози природному біорізноманіттю лучних екосистем. Цей висновок заслуговує на увагу, адже на території наших досліджень площа чорницевих угруповань збільшується надзвичайно швидко.

І хоча критичної експансії *V. myrtillus* в угрупованні *Ulmarietum centaureosum* ще немає, але вже є очевидні ознаки погіршення популяційної структури і стану його компонентів.

Таким чином демутаційні процеси сприяли розвитку інвазійного притоку діаспор, а відтак порушили ізоляцію *Ulmarietum centaureosum*. В результаті зараз тут формуються популяції нових для цього угруповання видів: *V. myrtillus*, *Pulmonaria rubra*, *Petasites kablikianus* і *Caltha palustris* (табл. 1.2). Але як вже наголошувалося, реальну загрозу існуванню інших популяцій *Ulmarietum centaureosum* становить лише *Vaccinium myrtillus*. Поки що вона не займає тут домінантних позицій, але сформувала декілька потужних монодомінантних синузій. А з їх появою, в угрупованні почала підвищуватися кількість неповночленних популяцій. Хоча більшість з них залишається в межах нормального типу, але внаслідок зниження вмісту репродуктивних особин і кількості глибоко омолодженного потомства, вони невпинно втрачають свою життєздатність і перспективи.

Але незважаючи на активну інвазію *V. myrtillus* і *Caltha palustris*, видовий склад ценотичного ядра *Ulmarietum centaureosum* залишився незмінним. Разом з тим, в багатьох видових популяцій має місце

трансформація структури (рис. 1.1). За своєю динамікою зараз вона нагадує природні флуктуації, які не становлять загрози існуванню таких популяцій. Втім цей висновок здається менш оптимістичним, якщо зміни онтогенетичної структури розглядати в комплексі з віталітетними (табл. 1.3).

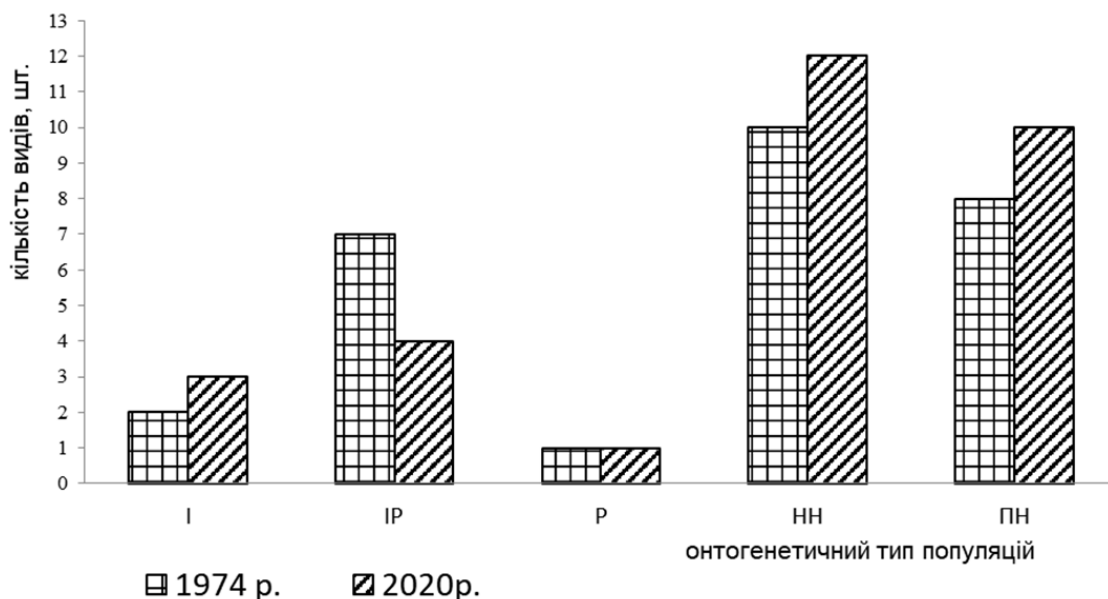


Рис. 1.1. Зміни популяцій за їх онтогенетичним складом в рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum* (1974-2020 pp.).

Адже за віталітетним критерієм, в 1974-1980 pp. в *Ulmarietum centaureosum* переважали популяції процвітаючого і рівноважного типів. Тепер ситуація принципово змінилася і суттєво збільшилася кількість депресивних популяцій, в яких переважають особини низької життєвості. Їх стало в декілька разів більше, ніж було за часів випасу. Якщо 1974 р. тут було лише 7% депресивних популяцій, то нині майже 37% (рис. 1.2).

Втім, як відомо (Жиляєв, 2005a), зміна віталітетного типу на депресивний є беззастережною ознакою руйнації механізмів збереження життєздатності популяцій лише у випадках аналогічної деградації їх онтогенетичної структури.

Значно більшу загрозу становлять випадки, коли з складу популяцій випадають особини одного або двох рівнів життєвості. В такому разі відповідно звужуються можливості базових варіацій синонтогенезу (Жиляєв, Гіссовський, 2020).

Принагідно нагадаємо, що кількість віталітетно неповночлених популяцій в цьому угрупованні завжди була досить високою. На початку досліджень (1974 р.) їх було тринадцять, а зараз (2020 р.) дванадцять. Але в більшості випадків цей стан є тимчасовим. І лише в п'яти з них (*Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Pulmonaria rubra*, *Soldanella hungarica*) віталітетна неповночленність є

облігатною. Всі вони утворюють групу другорядних (“доповнюючих” за класифікацією Жилиєва – Царика) популяцій (Жилиєв, Царик, 1993).

Таблиця 1.3

Віталітетна структура популяцій в угрупованні *Ulmarietum centaureosum*

Видові популяції	1974 -1980 роки			Віталітетний тип популяцій
	2019-2020 роки			
	Віталітетний склад популяцій,%			
	Ж-1	Ж-2	Ж-3	
1	2	3	4	5
<i>Aconitum variegatum</i> L.	-/25	-/51	100/ 24	ПД/ПП
<i>Allium victorialis</i> L.	15/7	70/64	15/29	ПП /ПР
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	81/-	16/23	3/77	ПП /ПД
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	18/3	82/-	-/97	ПП / ПД
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F.Gmel.	24/-	67/24	9/76	ПП / ПД
<i>Caltha palustris</i> L.	-/66	-/44	-/-	-/ПП
<i>Cardaminopsis neglecta</i> (Schult.) Hayek	44/-	37/64	19/36	ПП / ПР
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	33/50	41/40	26/10	ПР /ПП
<i>Centaurea marmarosiensis</i> (Jav.) Czer.	45/77	55/10	-/13	ПП/ ПП
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.	-/-	97/-	3/-	ПР /-
<i>Cirsium waldsteinii</i> Rony	52/52	37/22	11/26	ПП / ПП
<i>Dactylis glomerata</i> L.	87/-	9/2	4/98	ПП / ПД
<i>Dentaria glandulosa</i> Waldst. et Kit.	41/29	46/30	13/41	ПР / ПД
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	5/-	67/23	28/77	ПР / ПД
<i>Doronicum carpaticum</i> (Griseb. et Schenk) Nym.	1/1	81/29	18/70	ПР / ПД
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	79/77	21/8	-/15	ПП / ПП
<i>Geranium alpestre</i> Schur	55/69	24/35	21/4	ПП / ПП
<i>Heracleum carpaticum</i> Porc.	78/41	22/53	-/6	ПП /ВН
<i>Hypericum prinatum</i> Boiss. et Bal.	62/63	27/14	11/23	ПП / ПП
<i>Leucanthemum waldsteinii</i> (Sch. Bip.) Pouzar	39/56	49/27	12/17	ПР / ПП

Продовження таблиці

1	2	3	4	5
<i>Lilium martagon</i> L.	75/12	13/33	12/55	ПП /ПД
<i>My</i>				

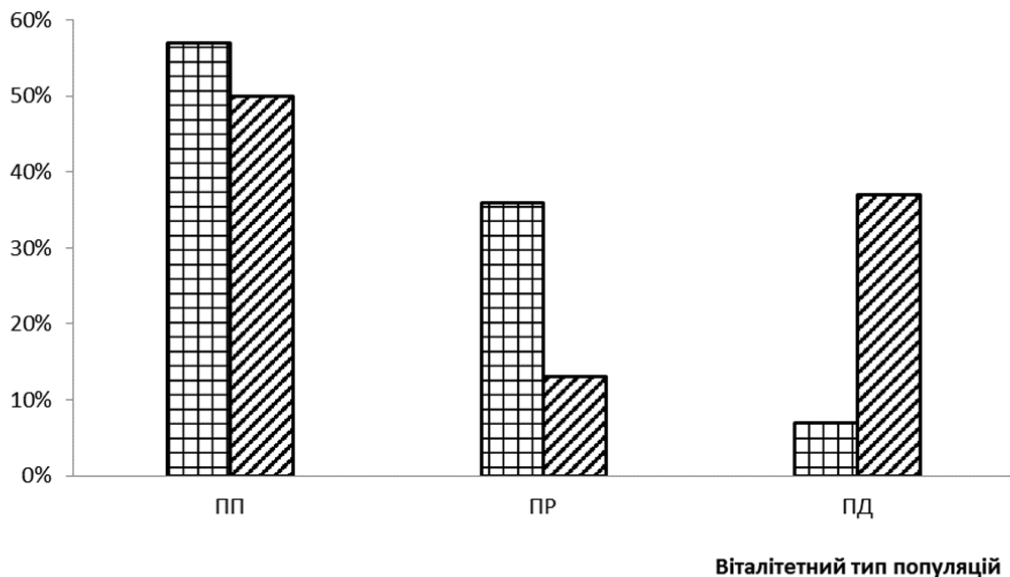
<i>Ranunculus carpaticus</i> Herbich	29/73	51/15	20/12	ПР / ПП
<i>Senecio nemorensis</i> L.	59/41	41/57	-/2	ПП / ПР
<i>Soldanella hungarica</i> Simonk.	-/-	48/49	52/51	ПД / ПД
<i>Stellaria nemorum</i> L.	90/67	10/24	-/9	ПП / ПП
<i>Symphytum cordatum</i> Waldst. ex Willd.	-/59	83/29	17/12	ПР / ПП
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	57/12	36/29	7/59	ПП / ПД
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-/23	-/77	-/-	-/ ПР

Результати наших досліджень свідчать, що в цілому, заповідання території КНПП негативно позначилося як на нинішньому стані, так і подальших перспективах угруповання *Ulmarietum centaureosum*. Йдеться про структурну деградацію частини з його аборигенних популяцій. Втім ці реакції не мають загального характеру і часто відрізняються за своєю інтенсивністю, масштабами і спрямуванням.

Нагадаємо, що заповідання викликало вибухове розширення ареалу *Vaccinium myrtillus* на субальпійських луках і критичне погіршення стану багатьох рослинних популяцій (Zhilyaev, 2015).

За класичними поглядами (Вынаев, Третьяков, 1979), *V. myrtillus* не є адвентивним видом, які з'являються в результаті антропогенного впливу. Хоча чорниця має всі їх ознаки: високу плодючість, розтягнуті терміни цвітіння та дисемінації, здатність насіння багато років залишатися життєздатним, невимогливість до ґрунту, антропостійкість (Маренчук, Дударь, 2007). Але по відношенню до *Ulmarietum centaureosum*, *V. myrtillus*, можна вважати умовним адвентивним елементом (Миркин, 1984).

За пасовищного використання *V. myrtillus* не формувала суцільного покриву і режиму ценотичної замкнутості (Куркин, 1966) як тепер. В своєму теперішньому стані її популяції мають рясне плодоношення і почали приваблювати великі зграї дроздів-горобинників (*Turdus pilaris* L.). Наївшись, ці птахи відпочивають поруч з угрупованням *Ulmarietum centaureosum* в гірськососновому криволіссі. Саме це і спричинило сюди потужну інвазію насіння *Vaccinium myrtillus* і порушило природну ізоляцію *Ulmarietum centaureosum*. Оскільки тут *V. myrtillus* до цього часу не сформувала повноцінної популяції, її інвазія не призвела до масової деградації популяцій аборигенних видів рослин. Але становлення *V. myrtillus* продовжується і протікає надзвичайно швидко. Зараз в *Ulmarietum centaureosum* сформувалося декілька потужних локусів *V. myrtillus*. І з огляду на постійне збільшення (майже в три рази за чотири останні роки) притоку її насіння, слід очікувати подальшого зміцнення домінантної ролі *V. myrtillus* в цьому угрупованні. І це є найбільшою загрозою збереженню життєздатності популяцій аборигенних видів.



▣ - 1974 р. ▤ - 2020 р.

Рис. 1.2. Співвідношення віталітетних типів в популяціях угруповання *Ulmarietum centaureosum*

Віталітетні типи популяцій: **ПП** – процвітаючий; **ПР** – рівноважний; **ПД** – депресивний.

Втім, за критеріями популяційної структури і ефективності самовідновлення, більшість з них ще не втратила життєздатності. Натомість деякі з них (*Anemonoides nemorosa* і *Lilium martagon*), вже знаходяться на загрозовому рівні. В той самий час *Aconitum variegatum* демонструє позитивні зміни в складі і позиціях популяції в ценозі. З інвазійно-регресивної і віталітетно-депресивної вона стала нормальною тимчасово неповночленною за онтогенетичним і процвітаючою за віталітетним складом.

Таким чином наслідки демутаційних трансформацій на заповідних територіях Карпат не мають однозначної позитивної або негативної оцінки. Але порушення ізоляції реально загрожує негативними змінами природного різноманіття *Ulmarietum centaureosum*. Натомість в інших випадках, внаслідок демутаційних процесів формуються квазінатуральні угруповання, в яких популяції нативних видів рослин співіснують з вторинними (адвентивними) (Жиляєв, 2005а).

За результатами наших досліджень можна прогнозувати, що в разі відновлення природної ізоляції, видовий склад *Ulmarietum centaureosum* не зазнає суттєвих змін незалежно від подальшого використання цієї території і процесів в суміжних рослинних угрупованнях. Очевидно, що в іншому випадку, інвазія веде до подальшої деградації популяційного поля аборигенних рослин і негативних змін їх видового складу в *Ulmarietum*

centaureosum. Вже зараз можна бачити, що популяційна структура деяких його компонентів набула регресивних ознак, яка не дозволяє підтримувати безпечний рівень оновлення їх поколінь. Це спричинило зникнення з *Ulmarietum centaureosum* популяцій *Chaerophyllum aromaticum* і *Carex sylvatica*. Ще більше видів (*Anemonoides nemorosa*, *Lilium martagon*, *Anthriscus sylvestris*, *Calamagrostis villosa*, *Dactylis glomerata*, *Dentaria glandulosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Doronicum carpaticum*, *Myosotis sylvatica*, *Symphytum cordatum*, *Stellaria nemorum*) знаходяться під такою ж загрозою.

Ці факти потребують особливої уваги, адже *Ulmarietum centaureosum* є унікальним рослинним угрупованням, яке можна вважати природним еталоном і місцем збереження популяцій аборигенних видів трав'яних рослин.

Склад рослинного угруповання *Ulmarietum centaureosum* є вкрай чутливим до наявності ізоляційних бар'єрів, які перешкоджають проникненню сюди діаспор насіння та вегетативних зачатків адвентивних видів рослин. Цей факт підтверджує теоретичні припущення Мак-Артура і Вілсона (MacArthur, Wilson, 1967), за якими активізація інвазійного притоку діаспор чужорідних рослин відповідним чином зменшує ймовірність збереження популяцій аборигенних видів. Але оскільки з деградацією аборигенних популяцій відбувається протилежний процес активного проникнення сюди вторинних видів рослин, то видове різноманіття може не змінитися або підвищуватися. За таких обставин їх співіснуванню сприяє наявність просторово обмежених субпопуляційних локусів (Zhilyaev, 2011).

Слід визнати, що заповідання не сприяє збереженню різноманіття і життєздатності популяцій аборигенних видів *Ulmarietum centaureosum*. Більше того, порушення ізоляційних бар'єрів відкриває шлях для інвазійного притоку вторинних видів з суміжних рослинних угруповань і призводить до погіршення ситуації.

Зауважимо що ці висновки не стосуються рослинних угруповань, в яких сформувався режим ценотичної замкнутості (Жиляєв, 2022). Оскільки в *Ulmarietum centaureosum* такого режиму немає, це відкрило шлях інвазіям вторинних видів рослин, які витісняють аборигенні і змінюють його природне різноманіття.

РОЗДІЛ 2. ПРИЧИНИ І НАСЛІДКИ НЕГАТИВНОЇ ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЙ

2.1. ВПЛИВ СУЧАСНИХ ЗМІН ДОВКІЛЛЯ НА ПОПУЛЯЦІЇ РІДКІСНИХ ВИСОКОГІРНИХ ВИДІВ РОСЛИН В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Протягом останніх десятиліть рослинний покрив Українських Карпат зазнає істотної трансформації, зумовленої як кліматичними факторами, так і масштабною перебудовою землекористування у регіоні, пов'язаною з занедбанням традиційних форм господарювання та заповіданням значних територій. Подібні перетворення, що іменуються глобальними змінами, відбуваються у всесвітньому масштабі та особливо помітні у гірських екосистемах (Gehrig-Fasel et al., 2007). У зв'язку з цим, особливого значення набуває вивчення перебудов популяцій рідкісних видів рослин, що дозволяє окреслити їхні причини і наслідки та запобігти можливому збідненню біорізноманіття.

У подальшому викладі окреслено вплив згаданих змін на популяції рідкісних карпатських видів, що представляють різні функціональні групи (Кобів 2018). Для кожного із них описано поведінку одного модельного представника, що характеризує реакцію певної функціональної групи видів. Результати отримано на підставі тривалого моніторингу декількох популяцій досліджених видів, приурочених до контрастних еколого-ценотичних умов.

Лучні види на прикладі *Geum montanum*

Geum montanum L. (= *Parageum montanum* (L.) Hara, *Sieversia montana* (L.) R. Br.) – багаторічна довгокореневищна розеткова трав'яна рослина, здатна до клонального розмноження. Вид поширений здебільшого у високогірних районах Західної, Центральної і Південної Європи – у Піренеях, Альпах, Апеннінах, горах Балканського півострова, а також у Західних та Східних Карпатах (Кобів, 1998). В українській частині Східних Карпат вид найбільш розповсюджений у Чорногорі, але трапляється також на Свидовці, у Горганах, Чивчинських і Мармароських горах (Domin, 1929; Klášterký, 1930; Чопик, 1976).

Geum montanum поширений у високогірних трав'яних угрупованнях включно з найвищими чорногірськими вершинами (понад 2000 м н.р.м.). Нижня межа його трапляння у Чорногорі наприкінці XIX ст. становила 890 м н.р.м. (Zarałowicz, 1889), проте зараз вона істотно змістилася догори, що є наслідком кліматичних змін.

З метою оцінки реакції виду на вплив кліматичних і демутаційних змін у його оселищах проведено 10-річний моніторинг популяційних

параметрів (рис. 2.1) на чотирьох дослідних ділянках, розташованих в контрастних еколого-ценотичних умовах у Чорногорі в широкому висотному діапазоні:

Популяція I – післясніжникова ділянка в угрупованні *Polytricho-Poetum deylli* на верхній межі поширення *Geum montanum* (верхів'я льодовикового котла Шпиці-Великий Козел, Е схил, 1890 м н.р.м.);

Популяція II – альпійська лука в угрупованні *Seslerio bielzii-Caricetum sempervirentis* (полонина Туркульська, W схил, 1870 м н.р.м.);

Популяція III – приструмкове лучне угруповання *Deschampsietum cespitosae* (льодовиковий котел Брескул-Пожижевська, NE схил, 1620 м н.р.м.);

Популяція IV – субальпійська лука, угруповання *Festuco rubrae-Agrostietum capillaris* (полонина Пожижевська, Е схил, 1430 м н.р.м.).

Крім того, визначено індивідуальні біометричні показники генеративних особин *G. montanum* в досліджених популяціях (табл. 2.1) з метою порівняння їхньої життєвості у різних умовах.

Таблиця 2.1

Індивідуальні біометричні показники генеративних особин *Geum montanum* L. і вологість ґрунту в оселищах досліджених популяцій у Чорногорі

№ популяції	Оселище, угруповання, висота н.р.м.	Біометричні показники генеративних особин				Вологість ґрунту, %
		Висота, см	Довжина річних приростів кореневищ, мм	Товщина кореневищ, мм	К-ть рамет	
I	Післясніжникова ділянка <i>Polytricho-Poetum deylli</i> , 1890 м	14,7±1,2	22,4±1,2	8,0±0,2	2,2±0,2	32,3±1,1
II	Альпійська лука <i>Seslerio bielzii-Caricetum sempervirentis</i> , 1870 м	18,8±1,2	29,2±1,3	9,1±0,3	1,9±0,2	26,4±0,9
III	Приструмкове лучне угруповання <i>Deschampsietum cespitosae</i> , 1620 м	26,1±1,8	45,8±1,5	9,5±0,5	2,9±0,3	33,5±1,0
IV	Субальпійська лука, <i>Festuco rubrae-Agrostietum capillaris</i> , 1430 м	22,6±1,7	26,9±1,1	8,2±0,2	1,6±0,2	23,3±0,8

Найвищі групові (щільність вегетативних і генеративних рамет) та індивідуальні показники (висота генеративних пагонів, довжина річних приростів кореневищ та їх товщина, кількість рамет у складі генети) відзначено у популяції III, що в котлі Брескул-Пожижевська (табл. 2.1). Прикметно, що щільність цієї популяції є високою, незважаючи на густе задернування з боку *Deschampsia cespitosa* (рис. 2.1, популяція III, див. вкладку

Попри екстремальні температурні умови післясніжникової ділянки і скорочений період вегетації, щільність *G. montanum* у цьому оселищі є досить високою (рис. 2.1, популяція I; див. вкладку, рис. 2.2). Крім того, лише тут виявлено проростки цього виду, які успішно розвиваються, а генеративне розмноження відіграє істотну роль у самопідтриманні популяції. Причиною є наявність значних площ мікролокусів, придатних для проростання насіння та приживлення проростків. Такими локусами є здебільшого мохові куртини або оголені ділянки з відносно постійним режимом зволоження. Щільність популяції поступово зростає.

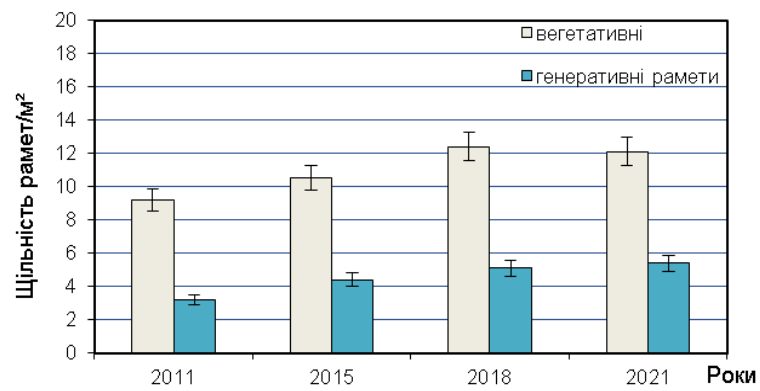
Прикметно, що в популяції II (рис. 2.1), розташований на подібній висоті на альпійській луці, спостерігаються нижчі групові параметри, які, крім того, зазнають негативної часової динаміки.

Найбільш пригніченою виявилася популяція IV (рис. 2.1), приурочена до найнижчого гіпсометричного рівня (1430 м н.р.м.), що зараз відповідає нижній висотній межі поширення *G. montanum* у Чорногорі. Ця популяція зазнає регресування, про що свідчить її низька щільність, яка поступово зменшується.

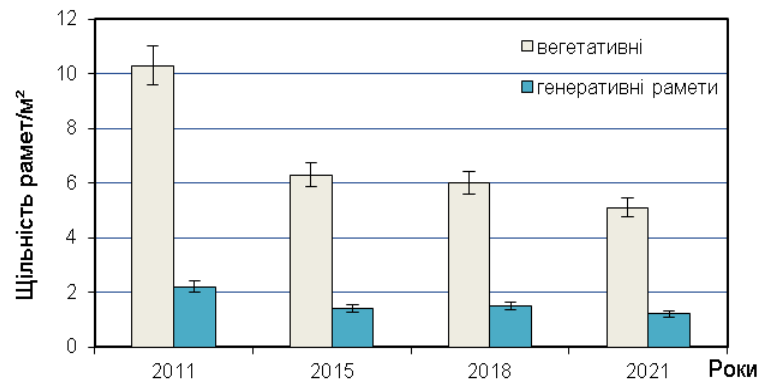
Характерно, що найвищі групові показники спостерігаються у популяціях I і III, в оселищах яких виявлено відносно високий рівень вологості ґрунту (табл. 2.1). У популяції I добре зволоження забезпечується значним нагромадженням снігу упродовж тривалого (майже 8-місячного) періоду, натомість у популяції III – розташуванням обабіч потоку. Прикметно, що, крім достатнього зволоження, *G. montanum* потребує також доброго дренажу ґрунту, оскільки цей вид не є толерантним до підтоплення підземних органів і не трапляється на гігрофітних ділянках.

Найнижчу вологість ґрунту відзначено в оселищі популяції IV, що, очевидно є визначальним чинником її пригніченого стану. Прикметно, що у популяції II, приуроченої до альпійської луки, незважаючи на помітну кількість оголених локусів (що є наслідком дрібних зсувів і діяльності диких свиней), не виявлено підросту *G. montanum*. Очевидно, ця відмінність від згаданого післясніжникового оселища (популяція I) пояснюється пересиханням ґрунту у таких локусах під час вегетаційного періоду.

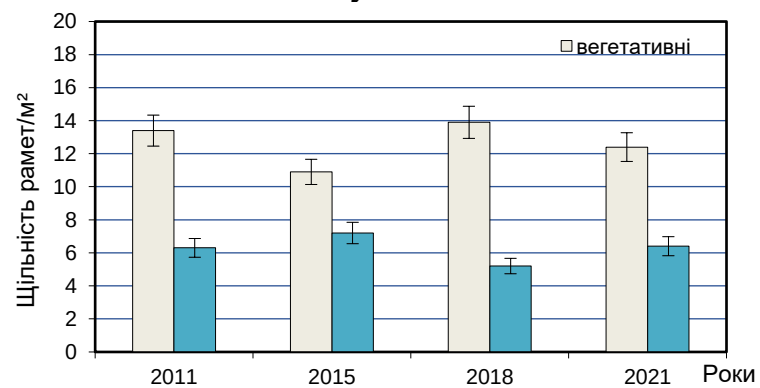
Негативну динаміку щільності популяцій II і IV (рис. 2.1), розташованих як в альпійському, так і в субальпійському поясах, можна пояснити відзначеним упродовж останніх десятиліть зменшенням опадів у літній період і підвищенням температури (Балабух, Лук'янець, 2015), а отже посиленням евапотранспірації, що призводить до поступового пересихання оселищ *G. montanum*. Це особливо помітно на нижній межі поширення виду і, вочевидь, слугує основною причиною її поступового висхідного пересування.



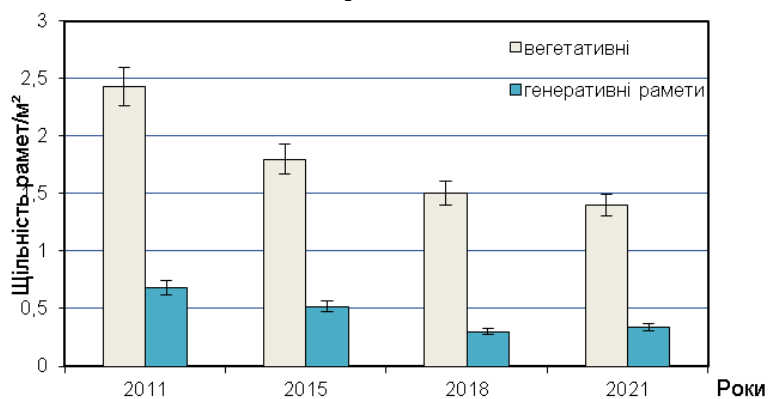
Популяція I



Популяція II



Популяція III



Популяція IV

Рис. 2.1. Динаміка щільності досліджених популяцій *Geum montanum* L. у контрастних еколого-ценотичних умовах у Чорногорі.

Гігрофітні види на прикладі *Pedicularis verticillata*

Pedicularis verticillata – багаторічна трав'яна стрижнекоренева рослина з нетривалим онтогенезом. Генерування здебільшого настає на 3-му році онтогенезу і триває 1-3 роки, після чого особина зазвичай відмирає. Особини не здатні до вегетативної партикуляції.

Pedicularis verticillata – аркто-альпійський холодолюбний вид, що, крім обширної арктичної євразійської частину ареалу, поширений також у високогір'ї Західної, Центральної і Південної Європи, а саме: в Піренеях, Альпах, Апеннінах, Карпатах і горах Балканського півострова (Meusel et al., 1978). В Українських Карпатах вид поширений насамперед у високогір'ї Чорногори, а також спорадично трапляється на Свидовці (Margittai, 1936), в Горганах (Wołoszczak, 1888) і в Чивчинських горах (Zapałowicz, 1889; Чопик, 1976). *P. verticillata* здебільшого приурочений до холодних гігрофітних ділянок – приджерельних та приструмкових оселищ класу Montio-Cardaminetea, болотних угруповань із класів Scheuchzerio-Caricetea fuscae та Охусоссо-Sphagnetea, а також скелястих схилів у високогір'ї, де рослинність належить до класу Thlaspietea rotundifolii.

Аналіз давніх літературних і гербарних даних і порівняння сучасного розповсюдження виду виявили істотне підняття нижньої межі його поширення. Наприклад, дані Г. Запаловича (Zapałowicz, 1889) свідчать, що з кінця XIX ст. у долині р. Прута межа пересунулася на 300 м угору, що, вочевидь, пов'язане з кліматичними змінами.

Задля дослідження цієї тенденції проведено 10-річний моніторинг малої приджерельної популяції *P. verticillata*, розташованої на полонині Пожижевській на висоті 1380 м н.р.м., що відповідає сучасній нижній межі поширення виду в Чорногорі. Крім того, з порівняльною метою здійснювалося стеження за динамікою щільності іншої приджерельної популяції виду, розміщеної у високогір'ї, а саме у льдовиковому котлі Брескул-Пожижевська на оптимальному для *P. verticillata* гіпсометричному рівні (1600 м н.р.м.).

Щільність *P. verticillata* в обох популяціях виявляла виразні міжрічні флуктуації (рис. 2.4), що пояснюється її значною залежністю від приживлення проростків в окремі роки і малою тривалістю життя особин. На тлі згаданих коливань популяція І, приурочена до нижньої межі поширення виду, продемонструвала очевидну регресивну тенденцію. Зокрема, за період моніторингу щільність генеративних особин скоротилася майже удвічі. Однак найрізкішого скорочення зазнала щільність підросту, яка за період спостережень зменшилася вчетверо (з 25,4 до 6,3 особин/м²). Це стало наслідком зменшення площі мохових куртин, придатних для насінневого поновлення *P. verticillata*, які заміщуються трав'яною рослинністю. Такі зміни спричинені як поступовим зниженням дебіту джерела унаслідок кліматогенного зменшення кількості опадів

улітку, що спостерігається в Карпатах останнім часом (Балабух, Лук'янець, 2015), так і збільшенням проєктивного покриття трав'яного ярусу рослинності через зростання участі більш термофільних видів.

Pedicularis verticillata – вид з нетривалим онтогенезом, здатний лише до генеративного розмноження, тому згадане пригнічення насіннєвого поновлення призводить до швидкого регресування усієї популяції.

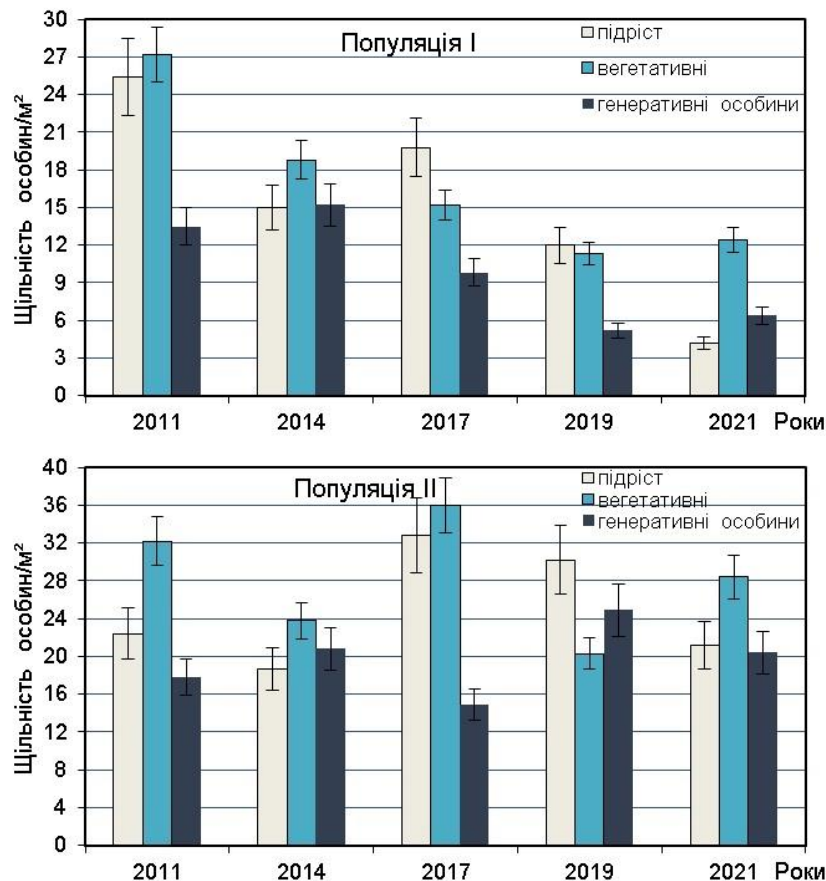


Рис. 2.4. Динаміка щільності досліджених приджерельних популяцій *Pedicularis verticillata* L. у Чорногорі. Популяція I розташована на нижній межі поширення виду, популяція II – на оптимальному гіпсометричному рівні.

У високогірній популяції II, незважаючи на міжрічні коливання, не спостерігалось довготермінової регресивної тенденції, оскільки щільність підросту у ній залишалася відносно сталою.

Таким чином, *P. verticillata* є стенотопним видом, чутливим до еколого-ценотичних умов оселища. Його біологічні особливості (а саме холодолюбність, нетривалий онтогенез і здатність до поновлення лише насіннєвим шляхом) спричиняють вразливість популяцій до змін, які відбуваються в оселищах. Це найвиразніше виявляється на нижній межі поширення виду, де його популяції зазнають регресування. Очевидно,

власне ці чинники зумовлюють досить обмежене поширення *P. verticillata* в Українських Карпатах і наявність його багаточисельних популяцій лише у Чорногорі, де кліматичні умови, пов'язані з найбільшою в Українських Карпатах висотою над рівнем моря, виявилися найсприятливішими для виду.

Хіонофільні види на прикладі *Salix herbacea*

Salix herbacea – приземкуватий чагарничковий хіонофільний аркто-альпійський вид з диз'юнктивним північноамерикано-європейським ареалом. У Європі, крім приполярної частини ареалу, поширений у високогір'ї західної, центральної і південної частин континенту, а саме: в Піренеях, Альпах, Апеннінах, Карпатах і горах Балканського півострова (Meusel et al., 1978). В Українських Карпатах трапляється в альпійському поясі найвищих гірських масивів – Чорногори, Свидовця і Мармароських гір. Вид приурочений до високогірних ділянок тривалого залягання снігу в улоговинах, на кам'янистих схилах або гірських хребтах. Найбільшу рясність виявляє в хіонофільному угрупованні *Salicetum herbaceae* (клас *Salicetea herbaceae*). Завдяки вегетативному розростанню *S. herbacea* утворює довговічні куртини. У самовідновленні популяцій переважає вегетативне розмноження, однак вид також здатний активно колонізувати оголені ділянки шляхом насіннєвого розселення. Вид внесений до “Червоної книги України” (2009).

Для досліджень популяційних параметрів *S. herbacea* обрано дві ділянки у Чорногорі, що представляють контрастні еколого-ценотичні умови (табл. 2.2, див. вкладку, рис. 2.5).

Популяція I розташована на ділянці тривалого залягання снігу у верхньому льодовиковому котлі полонини Гаджина у Чорногорі на висоті 1740 м н.р.м., що становить нижню висотну межу поширення виду в Українських Карпатах. У зв'язку з кліматогенним скороченням тривалості снігового покриву, що спостерігається упродовж останніх десятиліть, площа популяції поступово зменшується. Зараз вона представлена розрізненими куртинами з пригніченою життєвістю. Популяції властиві низькі індивідуальні та групові параметри: мала частка генеративних пагонів у куртинах, короткі річні прирости пагонів та їхня низька щільність, а також мале проєктивне покриття *S. herbacea*, натомість загальне проєктивне покриття рослинності в угрупованні є відносно щільним (табл. 2.2). Пригнічення виду зумовлене заростанням оселища граміноїдами – *Poa deilii*, *Deschampsia cespitosa*, *Luzula alpinopilosa*, що колонізують оголені ділянки в ході кліматогенної первинної сукцесії. Як наслідок, скорочується площа вільних локусів, придатних для вегетативного розростання клонів *S. herbacea*.

Популяція II розташована на північно-східному схилі г. Ребра на висоті 1925 м н.р.м. на прихребтовій ділянці. Внаслідок природної ерозії

тут періодично виникають оголені ділянки, придатні для заселення *S. herbacea*, а суворі кліматичні умови протидіють проникненню більш термофільних конкурентних видів. Еколого-ценотичні умови цього оселища є оптимальними для *S. herbacea*, що виявляється в індивідуальних і групових показниках, а саме: високій частці генеративних пагонів, більшій щільності куртин, інтенсивнішій вегетативній рухливості (табл. 2.2).

Таблиця 2.2

Індивідуальні та групові параметри *Salix herbacea* L. у контрастних еколого-ценотичних умовах

№ популяції	Оселище	Частка генерат. пагонів, %	Довжина річних приростів пагонів, мм	Щільність пагонів/100 см ² , шт.	Проективне покриття, %	
					<i>Salix herbacea</i>	Угруповання загалом
I	пол. Гаджина, 1740 м	12,5±0,6	10,2±1,4	17,8±4	30–35	80
II	г. Ребра, 1925 м	79,4±2,3	16,4±2,2	27,5±1,3	45	50

Багаторічний моніторинг, що проводився у 2011–2021 роках на межі великої куртини *Salix herbacea*, виявив її відносну стабільність. Ця більш-менш зімкнена куртина, розташована на ділянці тривалого залягання снігу на Чорногірському хребті (1885 м н.р.м.), зазнає поступового витіснення трав'яними видами – *Poa de*

Таким чином, популяції усіх досліджених видів зазнають впливу сучасних змін довкілля, основними чинниками яких є кліматичні фактори і сукцесійні перетворення, спричинені занедбанням традиційного полонинського господарства. Найвиразніші регресивні змін у популяціях високогірних холодолюбних видів (наприклад, *Geum montanum*, *Pedicularis verticillata*, *Salix herbacea*), що трапляються у різних типах оселищ, відзначено на нижній межі їхнього висотного поширення, що, вочевидь, пов'язане з потеплінням, яке спостерігається упродовж останніх десятиліть. Цей процес супроводжується поступовим зниженням вологості ґрунту у високогірних біотопах, що має особливо негативний вплив на популяції гігрофільних видів, наприклад, *Pedicularis verticillata*, *P. oederi*, *Swertia perennis* (Kobiv, 2018). Значну вразливість до змін еколого-ценотичних умов виявляють і рідкісні види з нетривалим онтогенезом, популяції яких відновлюються лише насіннєвим шляхом, а саме: *Arabidopsis neglecta*, *Erysimum witmannii*, *Minuartia oxypetala*, *Nocca adacica*, *N. kovatsi*, *Oxyria digyna*, *Pedicularis oederi*, *P. verticillata*, *Saxifraga adscendens*, *S. carpatica*. Основним засобом протидії регресуванню їхніх популяцій є збереження або відновлення традиційного способу господарювання, яким у високогір'ї є випасання. Помірне регульоване випасання, здійснюване в оселищах цих низькоконкурентних видів, забезпечує існування мікролокусів, придатних для приживлення їхнього підросту, а також призводить до відчуження насамперед фітомаси тривіальних висококонкурентних видів, що протидіє їхньому розповсюдженню, а отже упереджує витіснення ними низькорослих рідкісних представників флори.

Натомість популяції рідкісних високогірних холодолюбних видів, здатних до вегетативного розмноження (зокрема *Dryas octopetala*, *Salix herbacea*, *Saxifraga bryoides*), виявляють відносну стабільність, оскільки здатність їхніх клонів до розр

2.2. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ ВИСОКОТРАВ'Я НА ПРИКЛАДІ *ACHILLEA LINGULATA* WALDST. ET KIT.

Achillea lingulata (= *Ptarmica lingulata* (Waldst. & Kit.) DC.) – багаторічний, довгокореневищний, напіврозетковий представник високотрав'я, здатний до клонального розмноження. Цей карпатсько-балканський вид з диз'юнктивним ареалом трапляється у Східних і Південних Карпатах, а також у горах на заході і в центрі Балканського півострова (Meusel, Jager, 1992). Вид є досить рідкісним у межах свого вузького географічного ареалу. Його внесено до Червоної книги України (2009).

В Українських Карпатах *A. lingulata* трапляється на трьох найвищих гірських хребтах – Свидовці, Чорногорі і Мармароських горах (рис. 2.6). Наявний також окремих гербарний збір (CHER) із Покутсько-Буковинських Карпат (хр. Прелуки). Оселища виду в Українських Карпатах розташовані на північній межі його ареалу (Кобів, 2020; Kobiv, Kobiv, 2020).

Achillea lingulata обґрунтовано вважається високогірним видом, поширеним у субальпійському і альпійському висотних поясах (Prodan, Nyárády, 1964; Чопик, 1976; Richardson, 1976), тобто вище природної межі лісу, що в Українських Карпатах становить приблизно 1500 м н.р.м., однак існує чимало літературних і гербарних свідчень його трапляння також на вторинних післялісових луках, насамперед пасовищах, на нижчих гіпсометричних рівнях. Наприклад, К.

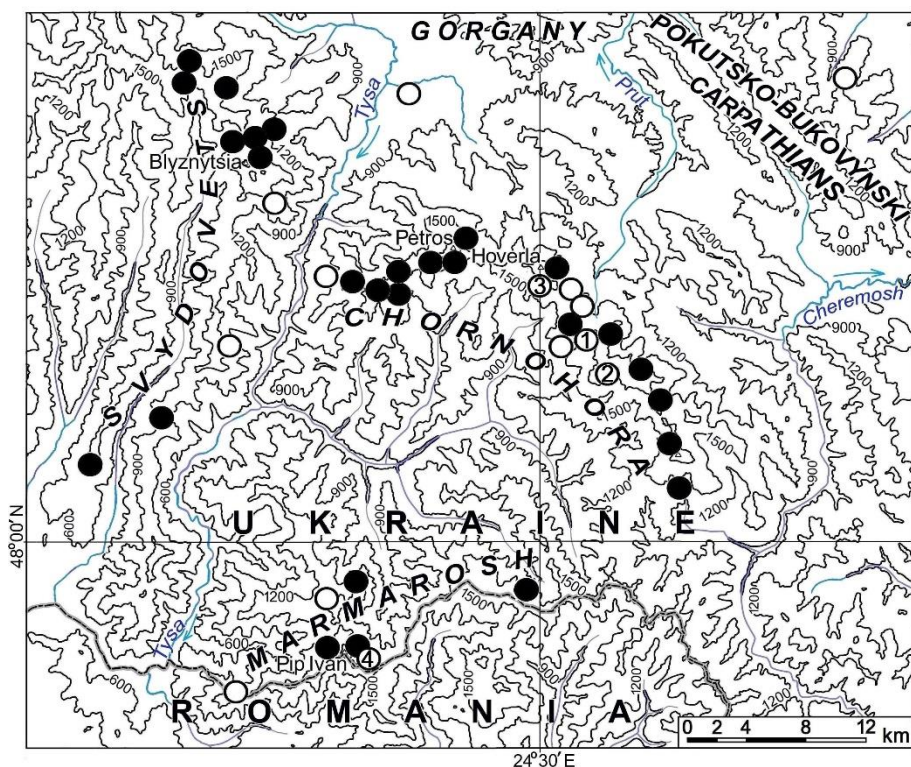


Рис. 2.6. Поширення *Achillea lingulata* Waldst. et Kit. в Українських Карпатах:

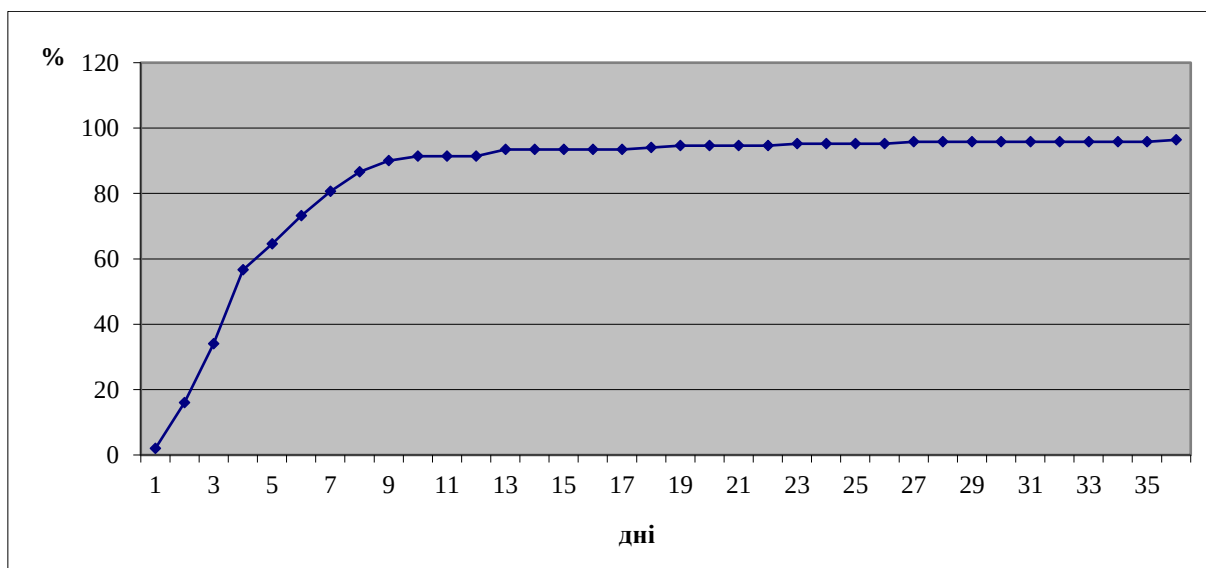
○ – вимерлі; ● – наявні оселища; 1-4 – досліджені популяції.

Деякі автори (Baltisberger, Widmer, 2016) вважають *A. lingulata* кальцифобом, що, однак, не підтверджується в Українських Карпатах. Хоча в цьому регіоні вид відсутній на лужній вапняковій материнській породі (яка тут майже не представлена, зокрема у високогір'ї), однак він ніколи не трапляється й на сильноокислих ґрунтах, що є типовими для більшої частини Українських Карпат. Згідно з нашими даними, ґрунти в оселищах *A. lingulata* можна охарактеризувати як слабкокислі. Значення рН(H₂O) становило 4,8-6,2 одиниць, а вміст кальцію – 13,8-21,8 мг-екв/100 г ґрунту, що є відносно високими показниками для високогір'я Українських Карпат. Цим зумовлюється трапляння *A. lingulata* у відомих осередках кальцифільної флори, приурочених до збагачених кальцієм пісковиків, як-от на горах Драгобрат і Герашаска на Свидовці, горах Петрос, Шпиці і Гутин-Томнатик на Чорногорі

недостатнім вмістом кальцію у материнській породі (Кобів, 2020; Kobiv, Kobiv, 2020).

Найвища чисельність виду спостерігається у високозлакових і високотравних угрупованнях класу *Mulgedio-Aconitetea* на свіжих, багатих гумусом ґрунтах у жолобах між скелями або в їх підніжжі. Він також трапляється у наскельних угрупованнях або луках, що здебільшого належать до союзу *Festuco saxatilis-Seslerion bielzii* (класу *Elyno-Seslerietea*).

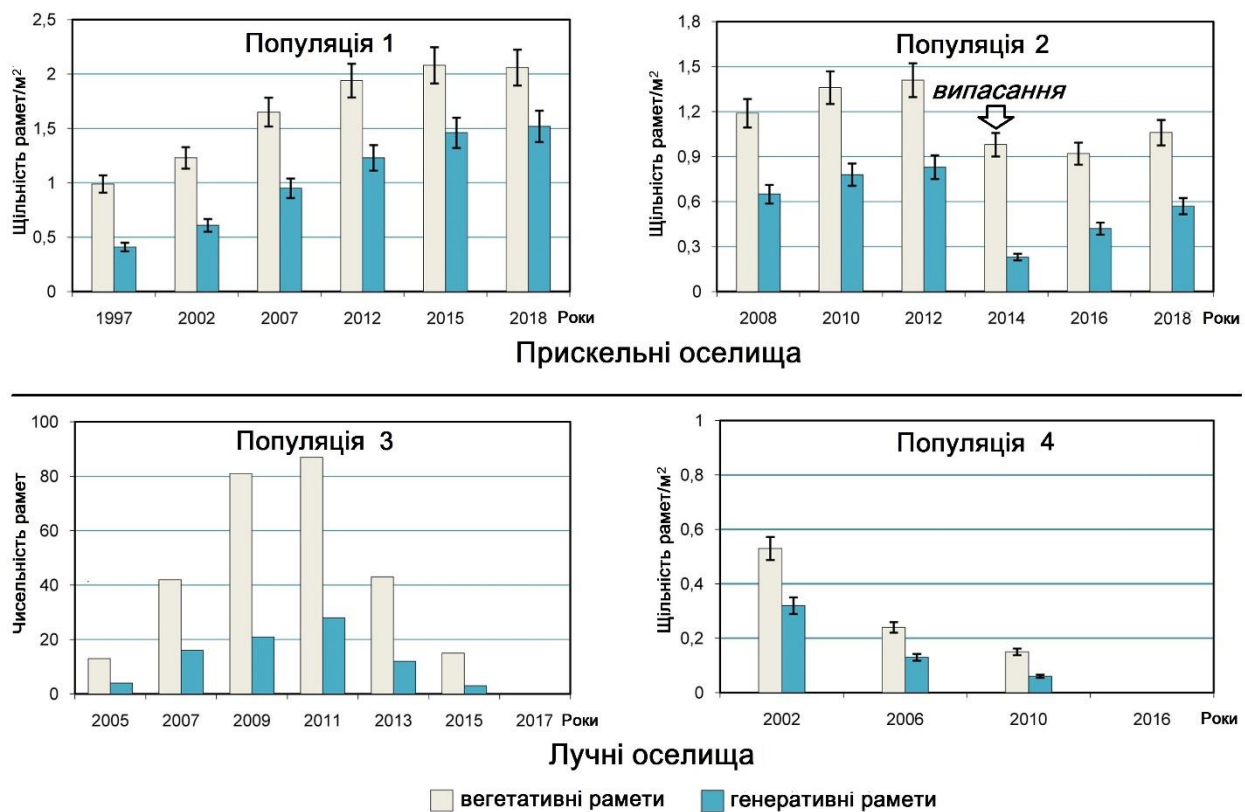
Насінню *A. lingulata* властива висока енергія проростання *in vitro* (рис. 2.7). Максимум проростання спостерігався вже на 4-5-й день, а його завершення – на 35-37-й день після висівання. Процент проростання коливався у межах 92,0-96,4% у різні роки.



нещільними і не перевищують 20-25 см у діаметрі. Дочірні фрагменти не виявляють виразних ознак омолодження, тому клон зазнає поступового старіння й відмирання. Старі клони, до складу яких входить декілька низькожиттєвих вегетативних рамет, відмирають здебільшого через 2-3 роки після припинення функції генерування. Стеження за маркованими генетами *in situ* засвідчило, що тривалість їхнього життєвого циклу зазвичай становить 9-12 і рідко досягає 15-ти років. Здатність до вегетативного розмноження не забезпечує довготривалого існування особин чи сталого самопідтримання популяцій *A. lingulata* (Кобів, 2020; Kobiv, Kobiv, 2020).

Тому необхідною умовою успішного поновлення популяцій цього виду є насіннєве розмноження. Середня насіннєва продуктивність *A. lingulata* у Чорногорі становить 390 ± 25 насінин на один квітконосний пагін.

Довготривалий моніторинг популяцій *A. lingulata* (рис. 2.8) засвідчив відмінні динамічні тенденції, що виявляються у різних фітоценотичних умовах і пов'язані із сукцесійними змінами (зокрема з відновленням природної рослинності), яких зазнають карпатські угруповання упродовж останніх десятиліть.



Моніторинг двох багаточисельних високожиттєвих альпійських популяцій *A. lingulata*, приурочених до ділянок високотрав'я навколо скельних відслонень, виявив поступове зростання їхньої чисельності, пов'язане з відновною суцесією після припинення інтенсивного випасання, яке відбувалося у минулому. Обидві популяції розташовані в альпійському поясі Чорногори, де антропогенний вплив зараз здебільшого відсутній. Щільність генеративних рамет у популяції 1 (рис. 2.8), розташованій навколо скель Туркульської полонини у Чорногорі, збільшилася у 3,5 рази протягом 21-річного періоду спостережень. Подібну тенденцію виявляла й інша чорногірська популяція 2 у високотравному угрупованні на г. Гутин-Томнатик. Однак вона зазнала помірного випасання упродовж одного вегетаційного сезону, що призвело до різкого зниження її параметрів, зокрема зменшення щільності генеративних рамет у 3,6 разів. Відтоді випасання не відбувалося, тому популяція поступово відновлюється (рис. 2.8).

Крім того, проведено моніторинг двох інших популяцій у вторинних лучних угрупованнях (*Caricetum sempervirentis* і *Hyperico alpigeni-Calamagrostietum villosae*), які раніше зазнавали випасання. Вони розташовані на пологих схилах у високогір'ї Чорногори і Мармароських гір. На відміну від прискельних ділянок, такі умови менш сприятливі для високотрав'я, тому щільність *A. lingulata* тут була нижчою. Динаміка популяцій теж істотно відрізнялася. Найрізкіші зміни чисельності зафіксовано у малій чорногірській популяції 3 (рис. 2.8) на Брескульській полонині, яка, найімовірніше, виникла незадовго перед початком стеження за нею. Невелика площа цієї популяції дозволила провести повний облік рамет у ній. Виявлено її швидке прогресування, а згодом регресування і відмирання. Інша мала популяція 4 (рис. 2.8) на г. Грофа у Мармароських горах теж зазнала поступового зменшення чисельності й остаточного зникнення. У двох згаданих лучних оселищах у минулому відбувалося інтенсивне випасання, що припинилося приблизно 20 років тому, а їхня негативна динаміка, вочевидь, спричинена несприятливими суцесійними змінами, пов'язаними з ущільненням трав'яного покриву та експансією чагарників, зокрема *Juniperus communis* subsp. *nana* (Кобів, 2020; Kobiv, 2020).

Аналіз літературних і гербарних даних та їхнє порівняння з сучасним розселенням виду свідчать, що популяції *A. lingulata*, приурочені до високозлакових угруповань довкола скельних відслонень у високогір'ї назагал є найстабільнішими і найчисельнішими (рис. 2.8). Крім того, в межах території трапляння виду розпорошені малі групи особин, які можна розглядати як субпопуляції. Цей тип поширення відповідає метапопуляційній просторовій моделі (Freckleton, Watkinson, 2002), у якій

великі прискельні “материкові” (mainland) субпопуляції слугують джерелом заселення більш або менш віддалених придатних оселищ. Таким малим “острівним” дочірнім субпопуляціям або групам особин, що спорадично виникають, а потім зникають, властива мала чисельність і нетривале існування. Цю популяційну модель, якій притаманна поява і зникнення тимчасових субпопуляцій, можна охарактеризувати як “мандрівну хмарку” (shifting cloud) нестабільних груп особин (Dorken et al., 2017). К. Домін (Domin, 1929) теж вважав, що поширення *A. lingulata* на луках є виразно груповим.

Сучасні тенденції динаміки популяцій *A. lingulata* у прискельних оселищах і на луках істотно відрізняються. Так, у першому типі оселищ спостерігається позитивна динаміка популяцій, натомість на луках – негативна. Це стосується й достовірно засвідчених давніх локалітетів виду, де нам останнім часом не вдалося підтвердити його наявності. Раніше у них відбувалося інтенсивне випасання, але зараз воно припинилося через організацію заповідників або масовий занепад полонинського господарства у зв’язку з його нерентабельністю.

Розселення, чисельність і динаміка популяцій *A. lingulata* істотно залежать від наявності оголених мікролокусів, придатних для насіннєвого поновлення. Виявлено, що проростки й іматурні особини назагал приурочені до таких локусів, спричинених природними чи антропогенними збуреннями. На прискельних ділянках оголені локуси періодично виникають унаслідок невеликих зсувів ґрунту чи каменів, що часто трапляються на крутих схилах, чим зумовлена висока щільність і стабільність прискельних популяцій *A. lingulata*.

Натомість на більш пологих ділянках природні збурення трапляються значно рідше, а вільні прогалини спричинені здебільшого витоптуванням худобою під час випасання (Kohler et al., 2006). Тому занепад полонинського господарства призводить до значного зменшення площі таких прогалин, що негативно впливає на чисельність популяцій *A. lingulata* та інших лучних видів, успішне самовідновлення яких потребує наявності вільних мікролокусів (Kohler et al., 2006; Mayer, Erschbamer, 2011; Kobiv, 2018).

Хоча випасання сприяє насіннєвому самовідновленню популяцій *A. lingulata*, його безпосередній вплив на дорослі особини виду є виразно негативним. Це частково зумовлене поїданням надземної фітомаси, але насамперед – механічним пошкодженням ламких квітконосних пагонів під час витоптування худобою. Руйнівний вплив випасання на щільність генеративних рамет у великій прискельній популяції 2 відображено на рисунку 2.8.

Таким чином, випасання з одного боку сприяє насіннєвому поновленню *A. lingulata* завдяки створенню придатних прогалин, але з

іншого боку воно призводить до скорочення щільності виду, зокрема, через пошкодження генеративних пагонів і відповідне зменшення насінневої продуктивності.

Очевидно, довготривале випасання, що упродовж століть відбувалося в Українських Карпатах (Sitko, Troll, 2008), свого часу призвело до розселення *A. lingulata* серед вторинних лук. Однак прискельні високотравні угруповання істотно страждали від випасання у минулому (Erschbamer et al., 2003), що, вочевидь, негативно впливало на популяції *A. lingulata*, які їх заселяли.

Сприяючи насіннєвому розселенню виду серед вторинних пасовищ, але водночас знижуючи щільність найбільш високочисельних прискельних популяцій, багатовікове випасання призводило до гомогенізації поширення виду на безлісних гірських територіях.

Зараз, у зв'язку з різким послабленням випасання відбувається зворотній процес, а саме регресування *A. lingulata* у вторинних локалітетах (тобто на колишніх пасовищах), натомість прогресування популяцій, приурочених до первинних прискельних оселищ. Таким чином, відновна сукцесія (демутация) спричиняє концентрацію виду в останньому типі оселищ.

Іншим імовірним трансформаційним чинником є кліматичні зміни. Очевидно, власне вони призвели до зменшення висотної амплітуди поширення *A. lingulata* через вимирання виду у найнижчих задокументованих оселищах (навіть тих, які продовжують зазнавати випасання). Тенденцію до кліматогенного висхідного зсуву нижньої межі поширення багатьох високогірних рідкісних видів нещодавно відзначено у Карпатах (Czortek et al. 2018; Kobiv, 2017, 2018) та інших гірських системах (Rumpf et al., 2019).

Кліматичні зміни також впливають на вищезгадані сукцесійні процеси, сприяючи заміщенню альпійських злаково-осокових угруповань більш термофільною чагарниковою і високотравною рослинністю (Nagy, 2006).

Рідкісні компоненти високотравних угруповань, чутливі до змін довкілля – *Achillea lingulata*, *Aconitum moldavicum* subsp. *hosteanum*, *Bupleurum longifolium* subsp. *vapincense*, *Campanula serrata*, *Centaurea kotschyana*, *Delphinium elatum* subsp. *nacladense*, *Dianthus speciosus*, *Festuca carpatica*, *Gentiana punctata* L., *Heracleum sphondylium* subsp. *transsilvanicum*, *Pedicularis hacquetii* здебільшого трапляються в угрупованнях, що належать до класу *Mulgedio-Aconitetea*. На відміну від попередніх груп, ці субальпійські види здебільшого виявляють позитивну часову динаміку і демонструють експансію у високогір'ї.

2.3. ВПЛИВ МОРОЗОБОЮ НА ПОПУЛЯЦІЇ РІДКІСНИХ ВИСОКОГІРНИХ ВИДІВ РОСЛИН

Унаслідок зменшення товщини і тривалості снігового покриву, зафіксованого у Карпатах протягом останнього часу (Місу, 2009), у високогір'ї частішало пошкодження рослинного покриву через морозобій на ділянках, де цей покрив у морозний період був недостатньо потужним або відсутнім. Особливо вразливими є домінантні чагарничкові хамефіти із родини Ericaceae – *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. і *V. gaultheroides* Bigelow, які останнім часом зазнають широкого розселення у високогір'ї внаслідок припинення або послаблення випасання, а також під впливом кліматичних змін (Kobiv, 2018). Ці чагарнички зазвичай утворюють щільні куртини великої площі, що унеможлиблюють розвиток проростків багатьох рідкісних видів. Однак завчасний розвиток ростових бруньок, спричинений нетривалими аномальними підвищеннями температури навесні, може призводити до масового вимерзання куртин згаданих чагарничків (див. вкладку, рис. 2.9), що спричиняє прогалини різної площі (інколи понад 10 м²). Цей ефект у представників роду *Vaccinium* було відзначено у різних гірських системах (Ogren, 1996; Rixen et al., 2010).

Оголені морозобоєм ділянки стають придатними для заселення низкою рідкісних видів. Наприклад, обстеження таких локусів на г. Піп Іван Чорногірський виявило, що вони служать мікрооселищами, сприятливими для приживлення підросту і проходження ранніх етапів онтогенезу низки альпійських видів, зокрема *Campanula alpina* Jacq., *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Salix herbacea* (див. вкладку, рис. 2.10).

Це стосується також рідкісних видів, приурочених до ширшого висотного діапазону (як-от, *Gentiana lutea*, *G. punctata*). Наприклад, виявлено, що на Туркульській полонині (хр. Чорногора) переважна більшість підросту *Gentiana punctata* приурочена власне до таких ділянок, де його щільність коливається у межах 3-8 особин/м² (Kobiv, 2017). Подібне явище спостерігається й у *Gentiana lutea* на південно-східному схилі полонини Бутин у Чорногорі.

Згадані прогалини є придатними не лише для насінневого поширення, але й для клонального розростання деяких низькоконкурентних рідкісних видів. Зокрема, це стосується деяких низькорослих клональних рідкісних видів (наприклад, *Diphasiastrum alpinum*, *Loiseleuria procumbens*, *Selaginella selaginoides*), внесених до “Червоної книги України” (2009).

Дорослі особини низки рідкісних високогірних видів теж можуть зазнавати пошкоджень від морозобою. На рисунку 2.11 (див. вкладку) видно великий клон *Gentiana punctata*, у якого відбувається відновлення вегетативних рамет замість пагонів, які повинні були розвинутиися із

пошкоджених ростових бруньок на кореневищах. Через весняний морозобій цей клон *G. punctata* зараз не генерує, а розвиток його надземної фітомаси значно запізнюється, однак він здатний цілковито відновити свою високу життєздатність у наступні 1-2 роки. Натомість, навколишня куртина *Vaccinium myrtillus* зазнала значно більшого пошкодження, що призвело до утворення істотних прогалин у щільному чагарничковому покриві, відновлення якого займе тривалий час. Наявна прогалина сприятиме як вегетативному розростанню, так і насінневому поновленню *G. punctata*, яка унаслідок морозобою отримує перевагу над конкурентами, що донедавна домінували у цьому високогірному угрупованні.

Пошкодження морозобоєм можуть зазнавати навіть деякі високоспеціалізовані високогірні рослини, як-от сукулентний вид *Sempervivum montanum* (див. вкладку, рис. 2.12).

Таким чином, явище морозобою, що активізувалося завдяки кліматичним змінам, по-різному впливає на окремі рідкісні види карпатських рослин. Крім безпосереднього пошкодження особин морозом, для деяких з вищезгаданих видів це явище сприяє появі локусів, придатних для розмноження, що дещо компенсує негативні сукцесійні зміни, які призвели до загушення рослинності в їхніх оселищах. Таким чином відбувається нівелювання регресивних процесів у популяціях окремих рідкісних карпатських видів, що протидіє збідненню біорізноманіття у регіоні.

2.4. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ *SENECIO CARPATICUS* HERBICH НА ЧОРНОГОРІ

Senecio carpaticus Herbich (*Senecio abrotanifolius* L. subsp. *carpaticus* (Herbich) Nyman) – це рідкісний високогірний (альпійський) вид, поширений в Карпатах і Балканах (Чопик, 1976; Червона., 2009; Baltisberger, 1992, 2006; Стоянов, Китанов, 1966; Szeląg, Kobiv, 2016). В Українських Карпатах поширений на Чорногорі – у вигляді кількох популяцій, і на Чивчинських горах, де представлений єдиною популяцією на г. Чивчин.

S. carpaticus на Чорногорі трапляється на вершинах і схилах гір Петрос, Шпиці, Ребра, Гутин, Бербенеска, Менчул і Піп Іван. Популяції розташовані здебільшого в альпійському поясі, меншою мірою у верхній частині субальпійського поясу, переважно у діапазоні висот 1750-2020 м н.р.м. Вид займає площі на задернованих і кам'янистих вирівняних ділянках пологих і рідше стрімких привершинних схилів північної, південно-західної і південно-східної експозицій з інтенсивними вітрами і порівняно неглибоким снігом. Трапляється в базифільних одно- і

двоярусних угрупованнях ендемічної для Східних і Південних Карпат асоціації *Senecio carpaticus-Seslerietum bielzii* (порядок *Seslerietalia albicantis*) на свіжих гумусних щербенистих альпійських ґрунтах, а також у первинних альпійських ацидофільних угрупованнях союзу *Caricion curvulae* (порядок *Caricetalia curvulae*), сформованих на альпійських торф'янистих ґрунтах (Малиновський, Крічфалушій, 2002; Кияк, 2013).

Окремі малі популяційні локуси *Senecio carpaticus* виявлено і на нижчих висотах, наприклад, на північному схилі Бербенески – на висоті 1600 м, а на північному схилі г. Кедроватий-Погорілка навіть на 1400 м н.р.м. В околицях біостаціонару “Пожижевська” імені Костянтина Малиновського Інституту екології Карпат НАН України, на висоті 1440 м, інтродуковані особини *S. carpaticus* високої життєвості існували тривалий час – біля 30 років. Вони розмножувалися вегетативно, цвіли і плодоносили. Однак внаслідок потепління і демутації були витіснені на початку 2000-х років більш високорослими видами.

У Чорногорі розташовані три ізольовані популяції: менші на горах Петрос і Піп-Іван та найбільша в центральній частині хребта. На Петросі популяція складається з нечисленних локусів загальною площею біля 0,1 га. Центральна чорногірська популяція, яка простягається від г. Шпиці через Гутин і Бербенеску до Менчула, охоплює багато гектарів і налічує декілька десятків тисяч особин. Усі популяції нормальні повночленні з вираженим піком чисельності на прегенеративних особинах (до 95%). Домінує вегетативне розмноження.

У 2011 р. було виявлено молоду малу ізольовану популяцію на північному пологому схилі г. Пожижевська перед сідлом Пожижевська-Брескул на висоті 1760 м н.р.м. у фітоценозі *Deschampsietum calamagrostidosum* (Кияк, 2013).

Встановлено високу толерантність виду до випасу і витоπτування, однак, зростання інтенсивності туризму у високогір'ї супроводжується інсуляризацією популяцій і зменшенням загальної їх чисельності (Кияк, 2013).

Попередніми дослідженнями (Кияк, Штупун, Білонога, 2016; Кияк, Штупун, Білонога, 2021; Зміни., 2018; Kobiv, 2009; Kobiv, 2017; Kyuyak et al., 2015) показано вагомі загрози, які для рідкісних трав'яних видів полягають у витісненні їх деревно-чагарниковою рослинністю, яка швидко поширюється на щоразу вищі гіпсометричні рівні, що спричинене змінами клімату, а також внаслідок відновлення їхніх площ у межах верхньої границі лісу і субальпійського поясу, що зумовлене демутацією. Останнім часом пришвидшеними темпами відбувається витіснення геліофітних низькорослих трав не лише внаслідок захоплення лучних площ деревними (*Picea abies* (L.) Karsten) і чагарниковими (*Pinus mugo* Turra, *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* (Suter) Celak., *Alnus viridis* (Chaix) DC) видами, а

також високорослими трав'яними видами конкурентної стратегії, що притаманне для нижньої частини альпійського поясу.

Лише на найвищих ділянках гір альпійського поясу центрального масиву Чорногори ці процеси ще не характерні. Для популяції *Senecio carpathicus* на г. Ребра позитивну динаміку протягом 2007-2017 рр. відзначав Ю.Й. Кобів (Kobiv Y. 2018).

Останніми роками виявлено швидку деградацію популяції *S. carpathicus* на г. Пожижевській. Важливо розглянути ретроспективу її динаміки, яка протягом досліджень виявилася неоднозначною. Ще декілька років тому ця порівняно молода популяція, якій біля 40 років, відзначалася прогресивним розвитком.

До програми дослідження належав щорічний облік головних популяційних характеристик. Згідно з традиційними методиками (Кияк, 2004; Злобин, Складар, Клименко, 2013), обліковували загальну і ефективну чисельність популяції, її площу, вікову і просторову структури, щільність морфологічних особин і фітоценотичних облікових одиниць (парціальних пагонів), життєвість генеративних особин, вегетативну рухливість і взаємовплив (асоційованість) між видами. Як показовий критерій життєздатності та динаміки популяцій вибрано кількість генеративних (квітучих) особин (Царик та ін., 2004; Царик, Жилиєв та ін., 2009). Досліджено внутрішньопопуляційну структуру диференційовано за популяційними локусами (Царик, Жилиєв та ін., 2004).

Для багаторічного порівняльного аналізу застосовано картування популяційних локусів у масштабах 1:1 і 1:10. Для картування малої популяції на г. Пожижевській у її повних межах застосовано масштаб 1:20.

Онтогенез *S. carpathicus* вивчали на основі багаторічних спостережень за міченими і закартованими особинами різних вікових станів. Аналіз онтогенетичного розвитку проведено диференційовано для парцелей (фітоценотичних облікових одиниць) і морфологічно цілісних особин.

Взаємовплив або асоційованість між видами досліджували на основі співвідношення їхнього трапляння за щільністю і за сусідством (Кияк, 2004).

Головним джерелом інформації для порівняльного аналізу структури і динаміки виступали популяції *S. carpathicus* в угрупованнях *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра (1950 м, пд.-зх.) і *Deschampsietum calamagrostidosum* на г. Пожижевській (1760 м, пн.).

На г. Ребра стаціонарні щорічні дослідження проводилися протягом 1982-1988 рр. з використанням моніторингової трансекти 20×0,5 м і додаткових дослідних ділянок, загальною площею 10 м². У період 1989-2022 рр. у цій ценопопуляції проводилися маршрутні обліки тенденцій її динаміки.

На г. Пожижевській стаціонарні щорічні дослідження *S. carpaticus* проводилися протягом 2011-2022 рр. на усій площі популяції.

Маршрутними методами, які полягали в обліку онтогенетично-групових показників епізодично (не щорічно), охоплено усі популяції *S. carpaticus* у Чорногорі.

Головними особливостями ходу онтогенезу, які виявляються у особин в різних популяціях, є відмінності в інтенсивності вегетативного розростання і розмноження – з одного боку, і частоті генерування – з іншого. У тих популяціях або популяційних локусах, де вегетативне розростання пригнічене внаслідок природних чи антропогенних чинників, – формується більше генеративних особин. Це притаманне для популяцій на г. Петрос і Шпиці, де ґрунт більш кам'янистий, що утруднює вегетативну активність. Значно частіше формуються генеративні особини також на ділянках ущільнення ґрунту від витоптування. Такі локуси найбільше поширені вздовж стежок і на вершинах, тобто у локаціях інтенсивного відвідування рекреантами, зокрема на г. Піп-Іван.

Для видів поліцентричних типів біоморф, до яких належить *S. carpaticus*, характерний автономний розвиток парціалей, що є притаманним зокрема для вегетативно активних трав. Парціаль, як облікова одиниця, завдяки досить автономній кореневій системі, а також просторовій відмежованості, може відрізнятися за морфометричними, віковими, структурними і функціональними ознаками від інших парціалей у межах морфологічної особини.

Для *S. carpaticus*, що належить до повзучих трав, типові парцели, сприятливі для вегетативного розростання – це мезотрофні задерновані ділянки з вирівняним мікрорельєфом і високою участю злаків, осок і різнотрав'я. Такі умови характерні для 90% площі фітоценозу на г. Ребра. Тут частка генеративних особин у віковому спектрі *S. carpaticus* становить менше 1% (табл. 2.3). Несприятливими для вегетативного поширення є сухі ділянки з горбкуватим мікрорельєфом, щільними дернинами *Juncus trifidus* L. з кам'янистим ґрунтом тощо. Частка генеративних особин у віковому спектрі таких парцел висока – 46%. Ці ділянки займають однак невелику площу і тому незначно впливають на загальні показники структури популяції *Senecio carpaticus*, зокрема на її віковий спектр, котрий на 94% складається з прегенеративних особин. У віковому спектрі *S. carpaticus* на г. Петрос на кам'янистому ґрунті частка генеративних особин досягає 11% (Кияк, 2013).

За своїм віком і генезом популяція *S. carpaticus* на Пожижевській є молодішою. Очевидно, тому їй притаманна істотно вища частка генеративних особин у віковому спектрі як у межах окремих парцел, так і для популяції в цілому, порівняно з давніми популяціями в інших локалітетах і, зокрема, на г. Ребра.

Матеріали порівняльного аналізу структури і динаміки ценопопуляції *S. carpathicus* в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра, проведеного протягом тривалого періоду (1982-2022 рр.), виявили високу її стабільність. Протягом усього періоду спостережень відзначено незначне зменшення щільності популяції (на 6%) без змін головних популяційних параметрів – просторової, вікової і віталітетної структур. Ця стабільність зумовлена майже однаковим антропогенним навантаженням у вигляді низької інтенсивності випасу і витоштування у ці десятиліття, – з одного боку. З іншого, – популяції й угруповання верхньої висотної смуги альпійського поясу ще не зазнали дестабілізуючого впливу чагарників і конкурентних видів трав. А фітоценози сеслерії голубуватої, які є первинними альпійськими, можуть слугувати прикладом найменшої динамічності за сучасних кліматогенних змін, порівняно з іншими угрупованнями, зокрема приземкуватокостричниками, зігнутоосочниками, трироздільноситничниками, рододендронниками тощо (Кияк, Штупун, 2021).

Таблиця 2.3

Структура популяційних локусів *Senecio carpathicus* Herbach в угрупованнях *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра (1950 м, пд.-зх.) і *Deschampsietum calamagrostidosum* на г. Пожижевська (1760 м, пн.)

Популяція	Фітоценоз	Умови для вегетативного розростання (популяційні локуси)	Освітленість на поверхні ґрунту	Щільність, ос./ м ²	Частка генеративних особин у віковому спектрі локусів, %	Вегетативна рухливість парціалей, см/рік
Ребра, 1950 м, пд.-зх.	<i>Seslerietum cariceto-festucosum</i>	Сприятливі (мезотрофні задерновані ділянки)	Середня, 30-40%	12,8±1,3	< 1	11,0±1,0
		Несприятливі (ксеротрофні кам'янисті ділянки)	Висока, 60-70%	2,5±0,4	46±4	3,5±0,5
Пожижевська, 1760 м, пн.	<i>Deschampsietum calamagrostidosum</i>	Помірно сприятливі (ксеротрофні щільно задерновані ділянки)	Висока, 70-80%	13,4±1,0	65±5	6,2±0,6
		Сприятливі (мезогігротрофні ділянки)	Низька, 5-10%	4,3±0,4	3±0,1	31,4±3,0

На г. Бербенеска, за найекстремальніших температурних умов у межах поширення *S. carpaticus* в Українських Карпатах, останніми роками притаманне збільшення життєвості популяції завдяки зростанню частки генеративних особин у її віковому спектрі – від 1-2 до 3-5%.

Очевидно, на даний час еколого-фітоценотичний оптимум виду розташований на висотах, приближених до 2000 м над рівнем моря. Натомість на менших гіпсометричних рівнях, зокрема на нижній висотній межі альпійського поясу, на г. Пожижевській (1760 м н.р.м.), притаманна негативна динаміка популяції цього високогірного альпійського виду.

На початку спостережень – у 2011 р. популяція *S. carpaticus* на г. Пожижевській охоплювала площу 13 м² і мала наступну вікову структуру: 27 ім, 39 в, 14 g₁, 10 g₂, 12 g₃, 6 ss, 4 s. Чисельність генеративних фітоценотичних облікових одиниць становила 132 особини.

Під час наступного періоду спостерігався ріст популяції і збільшення її життєвості. По периметру популяція розросталася завдяки вегетативній активності. Домінуючий вектор росту спостерігався у північному напрямку, де освітленість була достатньо високою серед низькорослих і розріджених особин *Juncus trifidus*, *Festuca airoides* Lam., *F. picta* Kit, *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Hypericum alpigenum* Kit, *Anthoxanthum alpinum* A & D. Love.

Встановлено, що позитивними видами-сусідами у *Senecio carpaticus* є *Deschampsia cespitosa* L. Beauv. у прегенеративних вікових станах, *Homogyne alpina*, *Festuca airoides*, *F. picta*, *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmelin у прегенеративних вікових станах, *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, *Hieracium alpinum* L., *Soldanella hungarica* Simonkai та *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott. Однак виявлено зміну впливу на *Senecio carpaticus* з боку *Deschampsia cespitosa* і *Calamagrostis villosa* – з позитивного, який притаманний для особин прегенеративних вікових станів, на негативний – у особин генеративного вікового стану, коли вони набувають високої життєвості, змикаються, формують суцільне проективне вкриття і створюють високе затінення.

У 2014 сформувалося 180 генеративних пагонів. Наявність генеративних квітучих особин притаманне по всій площі популяції, яка становить уже 19 м², тобто збільшилася порівняно з 2011 р. на 46%.

Протягом перших чотирьох років досліджень особливо показовою була позитивна динаміка кількості квітучих особин, пік чисельності яких припав на 2015 р., коли сформувалося 570 генеративних парціальних пагонів.

Однак у наступні роки відбувся спад чисельності квітучих особин – у межах від 190 до 80. А у 2020-2022 рр. їхня чисельність щорічно знижується відповідно від 70 до 29, кожного наступного року досягаючи дванадцятирічних мінімумів.

Оселище *Senecio carpaticus* на г. Пожижевській належить до одного з найнижче розташованих у межах Українських Карпат. Найвищої життєвості чорногірські популяції виду досягають на привершинних ділянках хребта на висотах 1850-2000 м на вершинах гір Ребра, Бербенеска, Петрос і Піп-Іван. Тому можна стверджувати, що сучасна швидка деградація популяції на Пожижевській є головним чином кліматогенно зумовленою. Внаслідок потепління відбулося збільшення життєвості і щільності її конкурентів. А демутаційний чинник лише підсилив прогресивний розвиток *Deschampsia cespitosa*, *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin і *Calamagrostis villosa* – головних конкурентів *Senecio carpaticus* за світло у даних умовах. Станом на 2021 р. висота особин *Deschampsia cespitosa* становила у середньому 92 см – у генеративних особин і 68 – у віргінільних. Висота особин *Calamagrostis villosa* становила у середньому 69 см – у генеративних особин і 61 см – у віргінільних. Ці показники є приблизно вдвічі більшими, ніж у фітоценозах верхньої частини альпійського поясу. Відповідно, освітленість під їхнім пологом знижується до 5-10% від повного.

Протягом останніх трьох років у таких локусах в умовах високої конкуренції за світло *Senecio carpaticus*, маючи у попередні роки проєктивне вкриття у 80-90%, внаслідок затінення редукується до 10-15% покриття на площі.

Таким чином, у нижній висотній зоні альпійського поясу Чорногори, тобто на висотах 1750-1800 м н.р.м., окрім швидкого поширення чагарникових субальпійських угруповань, які витісняють численні види трав, передусім рідкісні малоконкурентні геліофіти (Кобів, 2009; Кияк, Штупун, Білонога, 2016; Кууак et al., 2015), подібний негативний вплив можуть спричиняти деякі трав'яні види. Це насамперед види конкурентної стратегії – *Deschampsia cespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa*. Їхня дія щодо пригнічення і витіснення *S. carpaticus* полягає передусім у високому затіненні.

Механізм витіснення *Senecio carpaticus* видами-конкурентами полягає у проходженні кількох стадій розвитку ценопопуляцій цих видів: колонізації площі внаслідок насіннєвого і вегетативного розмноження, збільшення їхньої щільності внаслідок вегетативної активності; збільшення частки генеративних особин у їхніх вікових спектрах; збільшення життєвості віргінільних і генеративних особин; і, врешті, ущільнення нижніх ярусів травостою за рахунок тіневитривалих видів (*Festuca picta*, види різнотрав'я). На заключній стадії цього процесу формується високий і щільний травостій – у 70-90 см, під яким на поверхні ґрунту освітленість різко знижується.

За таких процесів особини *Senecio carpaticus*, що притаманне для низькорослих геліофітів загалом, спочатку втрачають здатність до

формування генеративних органів. Адаптивною реакцією за цих умов є збільшення вегетативної рухливості, яка спрямована відцентрово від джерела затінення. Притому величина вегетативної активності досягає своїх максимально можливих величин, властивих для популяції. Встановлено, що типовий діапазон величини вегетативної активності *S. carpaticus* в умовах фітоценозів верхньої висотної зони альпійського поясу, зокрема, в угрупованнях *Seslerietum* і *Curvuletum*, становить 7-17 см на рік. На противагу цьому, в локусах з домінуванням *Deschampsia cespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa* у дослідній популяції *Senecio carpaticus* на г. Пожижевській, величина її вегетативної активності сягає 46 см, тобто втричі більше. Відтак, якщо внаслідок вегетативної рухливості особини досягають ділянок з невисоким затіненням, то наступного року вони набувають здатності до цвітіння і насінневого розмноження. Ті особини, яким уникнути високого затінення не вдається, – відмирають.

Встановлено високу чутливість *S. carpaticus* до затінення на всіх етапах онтогенезу. Процес відмирання дорослих особин внаслідок затінення сусідами триває 2-4 роки, – залежно від їхнього вікового стану і життєвості, а також від ступеня і режиму затінення. Відмирання середньовікових генеративних особин високої життєвості триває найдовше і відбувається за схемою, у котрій можна виділити чотири наступні стадії:

- Припинення генерування і одночасне збільшення вегетативної рухливості. Величина вегетативної рухливості особин при цьому зростає дво-трикратно, порівняно з розвитком за умов невисокого затінення. Вектор вегетативного поширення спрямований у протилежний бік від джерела найвищого затінення.

- Продовження відцентрового вегетативного поширення у бік, протилежний від джерела затінення. Зниження життєвості парціалей: пагони і листки стають тоншими і видовженими, метамери – довшими. Перехід материнської особини у субсенільний стан.

- Розпад материнської особини на окремі партикули за рахунок відмирання центральної її частини і тих пагонів, котрі були розташовані найближче до джерела затінення. Кратне зниження вегетативної рухливості. Псевдоомолодження партикул – набування ними морфометричних ознак іматурного вікового стану.

- За умови збереження дії високого затінення – подальше зниження життєвості партикул і їхнє відмирання.

За умови зменшення затінення на другій стадії, переважно відбувається реверсія особин у генеративний стан. На цій стадії можливе також відновлення життєвості особин. Якщо негативна дія припинена після розпаду материнської особини, то утворені партикули продовжують свій онтогенетичний розвиток як звичайні діаспори вегетативного походження.

Адаптивна реакція, яка полягає у значній активації вегетативного розмноження за умов пригнічення генеративного, притаманна також для інших вегетативно рухливих видів-геліофітів, зокрема *Gentiana acaulis* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott & Kotschy, що забезпечує їм вищу буферність порівняно з вегетативно малоактивними або неактивними видами (Кияк, 2013).

Швидкі негативні зміни популяції *Senecio carpaticus* на г. Пожижевській, які полягають у прогресивному відмиранні значної її частини, є прикладом деградації рідкісних малоконкурентних геліофітних видів трав внаслідок прогресуючої динаміки тривіальних конкурентних трав під впливом демуаційних і кліматогенних змін. Центральний, південний і західний популяційні локуси *S. carpaticus* майже повністю відмерли, за винятком поодиноких особин. Це спричинене високим затіненням генеративними особинами *Deschampsia cespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa*, а також більш низькорослою, однак високої щільності *Festuca picta*, особини яких досягли високої щільності й життєвості на сучасному етапі демуаційно-кліматогенної сукцесії. Протягом періоду досліджень збереглося лише від 10 до 15% особин популяції у східному і північно-східному локусах за сусідства низькорослих видів.

Отже, у ценопопуляції *S. carpaticus* в угрупованні *Seslerietum caricetofestucosum* на г. Ребра (1950 м н.р.м.) протягом тривалого періоду досліджень (1982-2022 рр.) виявлено високу її стабільність, яка зумовлена майже незмінним антропогенним навантаженням у вигляді низької інтенсивності випасу і витоптування, а також відсутністю дестабілізуючого впливу чагарників і конкурентних видів трав у верхній частині альпійського поясу. Водночас, у нижній його частині останніми роками встановлено швидку негативну динаміку *Senecio carpaticus*, що спричинене високою вразливістю цього рідкісного високогірного альпійського виду до затінення. Конкурентні види трав'яного компоненту альпійських фітоценозів, а саме, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis villosa*, а також *Festuca picta*, за умови їх високої життєвості й щільності витісняють цей геліофітний вид. Встановлено, що головною причиною цих процесів є кліматичні зміни, внаслідок яких фітоценотичний оптимум монтанних і субальпійських видів піднімається на вищі гіпсометричні рівні, де вони набувають вищої щільності й життєвості і витісняють низькорослі альпійські види-геліофіти. Виявлено високу швидкість цих процесів. Колишня прогресуюча молода популяція *Senecio carpaticus* на Пожижевській (1760 м), якій була притаманна позитивна динаміка протягом декількох років (у 2011-2016 рр.), швидко деградує внаслідок збільшення життєвості й щільності *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis villosa* і *Festuca picta*. Протягом останніх трьох років у локусах з високим

затіненням проективно вкриття *Senecio carpaticus* редукується від 80-90% до 10-15%. Адаптивною реакцією *S. carpaticus* за цих умов є збільшення вегетативної рухливості, яка спрямована відцентрово від джерела затінення. Така адаптивна реакція, яка полягає у значній активації вегетативного розмноження за умов пригнічення генеративного, що притаманна також для інших вегетативно рухливих видів-геліофітів, забезпечує їм вищу буферність порівняно з вегетативно малоактивними або неактивними видами.

2.5. СУЧАСНИЙ СТАН І ПЕРСПЕКТИВИ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН У СУБАЛЬПІЙСЬКОМУ ПОЯСІ НА ПРИКЛАДІ *PINUS CEMBRA* L. І *DACTYLIS SLOVENICA* (DOMIN) DOMIN В УМОВАХ ДЕМУТАЦІЇ

Напрацювання дієвих заходів, спрямованих на уникнення втрат біотичного різноманіття, збереження, відновлення й ощадливе використання природних біологічних ресурсів є питанням актуальним. Особливо для гірських територій у зв'язку з глобальними кліматичними змінами, а також змінами історично сформованих форм антропогенного впливу на природні екосистеми (Beniston, Diaz, Bradley, 1997). Ландшафти, які формувались протягом століть, доволі швидко трансформуються внаслідок занепаду традиційних способів господарювання – наприклад полонинного вівчарства, рільництва чи зміни пріоритетів у лісовому господарстві. Території, які використовувались як пасовища чи сінокоси, переходять у розряд рекреаційних або занедбані заростають лісом чи чагарниками. Створюються центри круглорічної рекреації з відповідною інфраструктурою та з новими формами впливу на довкілля. Значні території отримали статус природоохоронних об'єктів, що спричинилось до масштабних трансформацій рослинного покриву, зумовлених відновними сукцесіями.

У результаті змінюються популяційні ареали видів місцевої флори та їхня демографічна структура. Ці зміни можуть бути як позитивними, так і мати негативні наслідки. Для малих популяцій існує загроза фрагментації, яка супроводжується зменшенням розмірів та зміною конфігурації оселища, демографічними втратами. Це створює загрози їхній життєздатності, знижуються потенції до саморегуляції та відновлення. У екстремальних ситуаціях існує можливість цілковитого зникнення ізольованих популяцій (Fahrig, 2003; Gonzalez-Varo, Arroyo, Aparicio, 2009; Tsaliki, Diekmann, 2009; Chatterjee, 2013; Lasky, Keitt, 2013). У випадку кардинальної перебудови ценотичної структури фітоценозу, яка може бути наслідком як зміни характеру антропогенного навантаження, так і розвитком відновної сукцесії, виникають загрози для популяцій

стенотопних видів. Натомість популяції конкурентно потужних видів можуть збільшувати свої розміри, зростати у чисельності.

Реакція конкретної популяції на зовнішні впливи визначається як еколого-біологічними особливостями виду, так і її індивідуальними параметрами – популяційним ареалом, чисельністю, демографічним складом тощо.

На верхній межі лісового та у субальпійському поясах відновні сукцесії мають своїм наслідком збільшення площі угруповань криволісся сосни гірської, вільхи зеленої або ялівцю сибірського за рахунок вторинних лук, які тривалий час слугували пасовищами. У Карпатах на верхній межі лісу серед деревних видів найвагомішою є роль ялини звичайної, а в окремих масивах – сосни кедрової європейської. При цьому сучасні кліматичні умови сприяють поширенню цих видів на значно вищі гіпсометричні рівні, ніж це відбувалось на початку чи у середині минулого століття (Boden, Pyttel, Eastaugh, 2010).

Масштабні трансформації рослинного покриву у субальпійському поясі зумовлюють перебудову структурно-функціональної організації популяцій видів рослин різноманітних життєвих форм, стратегій, з різним природоохоронним статусом. Види з обмеженим чи фрагментованим ареалом, стенотопні, популяції малочисельні та деградовані внаслідок антропогенного впливу тощо є серед найбільш вразливих у контексті поточних комплексних (кліматичних, антропогенних) змін. Особливості структури і екологічних функцій рослинного покриву субальпійського поясу вимагають його всебічного збереження і відновлення, що можливе лише через застосування підходів і методів, які ґрунтуються на засадах популяційної екології.

Об'єктом досліджень було обрано популяції видів, приурочених до верхньої межі лісового та субальпійського поясів – *Pinus cembra* і *Dactylis slovenica*. Модельні види істотно відрізняються за комплексом еколого-ценотичних і біологічних параметрів. Вибір таких об'єктів досліджень мав на меті отримати дані щодо механізмів самопідтримання популяцій різних типів стратегій та наблизитися до кращого розуміння особливостей трансформаційних процесів у рослинному покриві субальпійського поясу Карпат й оцінити відмінності чи встановити подібність процесів, які відбуваються у популяціях видів різних життєвих форм і стратегій у контексті збереження та уникнення втрат біотичного різноманіття в Карпатах.

Популяції *Pinus cembra*

На території України природний ареал *P. cembra* обмежений Горганським, Чорногірським та Покутсько-буковинським масивами Карпат (Szafer, 1914; Wierdak, 1927; Wilczyński, 1930). Поза межами цих масивів

насадження чи окремі екземпляри *P. cembra*, на думку більшості дослідників, є наслідком інтродукції. Водночас, стосовно окремих популяцій у вище згаданих масивах, які на загал вважаються природними, зокрема в Чорногорі, існують відмінні думки щодо їх походження (Śröder, 1937).

Згідно з літературними даними, на початок 21 ст. вважалось, що динаміка чисельності популяцій сосни кедрової має негативне спрямування і при збереженні поточних тенденцій більшості з них загрожує цілковите зникнення. Зокрема, за інформацією О.Г. Сіренко (Сіренко, 2005; Сіренко 2008) протягом останніх кількох десятиліть 20 ст. було втрачено майже третину площі усіх деревостанів з участю *P. cembra*. Проте дослідження проведені в Горганах і Чорногорі, де зосереджені основні масиви *P. cembra* в Українських Карпатах, свідчать про певні зміни у трендах кінця 20 ст. (Білонога, 2020; Білонога, Штупун, 2022).

Головним чинником, який визначає характер поширення популяцій кедрової сосни європейської в українській частині Східних Карпат – від верхів'я р. Свічі на заході до р. Чорний Черемош (г. Великий Погар) на сході, є їхні орографічні особливості (Тоїра, 1928; Śröder, 1937). Основні масиви зосереджені в Горганах і Чорногорі. Долина р. Прут вважається східною межею Горганського масиву (рис. 2.13). *P. cembra* у Східних Карпатах практично не утворює чистих насаджень і у більшості оселищ є лише компонентом в угрупованнях ялини звичайної. У субальпійському поясі серед криволісся сосни гірської *P. cembra* трапляється поодинокі чи групами особин до висоти 1700 м н.р.м. Найнижче розташованим природним оселищем *P. cembra* (850 м н.р.м.) вважається локалітет, зафіксований на початку минулого століття у Горганах на стрімкому кам'янистому західному схилі г. Кінь Грофецький (Szafer, 1914).

Динамічні процеси у демографічній та просторовій структурі популяцій сосни кедрової європейської зумовлюються, головним чином, поміркованими за масштабами порушеннями в умовах посиленої внутрішньо- та міжвидової конкуренції (Giammarchi et al., 2017). У сприятливих умовах ялина звичайна швидше розвивається і колонізує вільний простір, формуючи монодомінантні ценози. Натомість, *P. cembra* в таких умовах обмежується лише поодинокими особинами або невеликими компактними групами.

Натомість, сосна кедрова європейська у порівнянні з ялиною звичайною має істотні переваги в умовах більш екстремальних – на стрімких скелястих схилах чи більших висотах з низькими температурами повітря та сильними вітрами. Вплив параметрів ґрунту на поширення, особливості розвитку, базальну площу популяції є мінімальним (Zięba, Różański, Szwagrzyk, 2020). Характерна для виду багатoverшинність може

бути як наслідком пошкодження термінальної бруньки в жорстких умовах високогір'я, так і особливістю її розвитку (Oberhuber et al., 2019).



Рис. 2.13. Поширення *Pinus cembra* L. в Українських Карпатах (згідно з літературними даними, починаючи з середини 19 ст., 1 – Горгани; 2 – Покутсько-буковинські Карпати; 3 - Чорногора).

Загалом, дослідження трансформації рослинного покриву субальпійського криволісся *Pinus tugo* у Центральній Європі, зумовленого кліматичними змінами й змінами у господарській діяльності, вказують на розвиток відновних сукцесій у напрямку збільшення площ деревостанів з участю *P. cembra* (Risch et al., 2004; Holtmeier, Broll 2018).

Згідно з даними О.Г. Сіренко (Сіренко, 2008), на початок 21 ст. *P. cembra* налічувала в Українських Карпатах 135 диз'юнктивних локалітетів, більшість з яких розташована у Горганах (4159,9 га). Площа локалітетів у Чорногорі становила близько 35 га. Природні деревостани з участю *P. cembra* переважно (91%) розміщені в межах висот 1100-1500 м н.р.м. Сучасним найнижчим локалітетом є урочище Бредулець (750 м н.р.м.), найвищим – хребет Кедруватий-Погорілець (1700 м н.р.м.). 14 найбільших локалітетів площею від 70 до 400 га зосереджено на північно-західній межі поширення виду в Українських Карпатах. На південній та південно-східній межі поширення розташовані порівняно малі за площею

локалітети і відмічено найбільшу кількість зниклих місцезнаходжень (Сіренко, 2008).

Базові демографічні параметри популяції *P. cembra* у Чорногірському масиві – чисельність, вікова структура, відновлення – вивчалися протягом 2019-2022 рр. на прикладі двох локалітетів в урочищах Кізі Улоги і Гаджина. На основі аналізу демографічної структури і динаміки поширення сосни кедрової за межі збереженого локалітету, можна стверджувати, що в сучасних умовах (відсутність самовільних рубок і випасу, відновні сукцесії, кліматичні зміни) розвиток популяції тут має сталі позитивні тенденції. Протягом останніх кількох десятиріч років (± 40 років) відбулось поетапне розширення площі та чисельності “материнських” популяцій. Встановлено, що *P. cembra* поступово розширює межі популяції на вищі гіпсометричні рівні, а також на схилах різної експозиції відрогів гг. Бербенескул, Мунчел та Шпиці вздовж потоку Кізя та Мрея (рис. 2.14). Періодичність плодоношення сосни кедрової європейської сприяє відносно масовому поповненню її популяції з інтервалом 5-7 років, що виразно прослідковується у її віковій структурі. Демографічна структура популяції не є однорідною на усій площі оселища. Відмінності зумовлені еколого-ценотичними особливостями рослинного покриву в межах ядра популяції та периферійних зон оселища, регулярністю плодоношення і ефективністю поширення насіння. Наприклад, у межах оселища можна виділити фрагменти з виразним домінуванням особин віком близько 30 років, які можна віднести до групи молодих генеративних. Частка прегенеративних особин тут не перевищує 15%. На відкритих галявинах, які зазнають помірного випасу, а колонізація сосни кедрової перебуває на початковій стадії, у віковому спектрі відсоток молодих особин досягає 80-93%. Загалом, розподіл підросту кластерами або окремими особинами є вкрай нерівномірним, а його щільність коливається в межах від 0 до 4 (7) на 0,1 га. У межах материнського ядра *P. cembra* підріст трапляється лише у невеликих “вікнах” у суцільному наметі крон ялини звичайної і сосни кедрової. Тобто, вікова структура у популяції залежить від наявності вільних для підросту ніш на момент масового плодоношення, преференцій стосовно місця закладки запасів насіння та чисельності кедрівки у конкретний сезон. Поточний стан і напрямок розвитку популяції сосни кедрової є результатом сукупного впливу зазначених факторів. Будь-які їхні зміни можуть призвести до істотних змін у функціонуванні усієї популяції.

У Чорногірському масиві на сьогодні можна виокремити два популяційні материнські ядра на стрімких скелястих схилах північної експозиції вздовж правих берегів потоків Мрея (Гаджина) і Кізії. Площа таких ядер становить близько 10,0 га і 4,5 га відповідно. З врахуванням колонізації прилеглих територій, розміри оселищ *P. cembra* на даний

момент досягають приблизно 21,0 і 25,0 га відповідно. Чисельність можна оцінювати у кілька тисяч особин. Швидкість приросту території оселища у обох випадках визначалася наявністю вільних для освоєння сосною кедровою площ. У віковій структурі популяції *P. cembra* старі генеративні особини трапляються виключно у межах старих збережених материнських фрагментів. Молоді генеративні і прегенетаривні особини трапляються як на старих, так і нових освоєних площах. Останні найчастіше трапляються на відкритих периферійних ділянках з домінуванням у рослинному покриві чагарничків і мохів. Практично не виявлено сіянців *P. cembra* у зімкнутому криволіссі сосни гірської та деревостанах *Picea abies*. Такі материнські осередки є основою формування популяції *P. cembra* у сучасному її статусі – зі специфічною просторовою і демографічною структурою, динамікою та перспективами. Після істотного зниження пасторального навантаження вторинні післялісові луки стали активно заселятись *P. cembra*. Радіус поширення насіння визначався особливостями орнітохорії та наявністю насіння і вільних ніш для поселення.

Генеративні особини ± 30 -річного віку є найстарішими, виявленими за межами збереженого природного материнського ядра популяції. Трапляються такі дерева на відстанях до 500 м від центру оселища. Максимальний вік сосни кедрової, ялини звичайної і сосни гірської на реколонізованих лісом ділянках подібний. Проте трапляються особини ялини віком ± 40 років. Це може свідчити про одночасність інвазії цих видів на звільнені від випасу площі, хоча ялина і сосна гірська мають певну перевагу у поширенні насіння. На пробній площі у периферійній частині популяції на колишніх вторинних луках і греготах (виходах кам'яних брил) на відрозі г. Шпиці в урочищі Гаджина щільність особин або кластерів (група особин одного віку, які вирости разом з однієї закладки насіння кедрівкою) становить 15,3 на гектар. Кількість особин у 30-річних кластерах коливається від 2 до 6 з виразним домінуванням 1-2 особин. Особини з найвищою життєвістю, при основі діаметром стовбура 16-20 см і висотою біля 6 м, можна класифікувати як молоді генеративні. Кількість плодів в середньому становить 25 на особину. Крони дерев щільні, без механічних пошкоджень вітром чи снігом, проте мають виразну асиметрію, зумовлену несприятливим вітровим режимом взимку. Вільний простір між групами дерев активніше заселяється підростом ялини, сосни гірської та ялівцем сибірським. Натомість підріст *P. cembra* у деревостанах, які активно заповнюються супутніми деревними і чагарниковими видами, практично відсутній. Тобто, в умовах відносно сприятливих, *P. cembra* поступається їм у швидкості колонізації вільних ділянок і має обмежений період для колонізації – до моменту існування вільних просторових ніш. Надалі вид спроможний утримувати свої ценотичні позиції, але чисельність і щільність популяції залишаються незмінними. Натомість в умовах

несприятливих для ялини звичайної *P. cembra* має перспективи у розширенні меж оселища і збільшенні чисельності та щільності популяції.

На площах, де пасторальне навантаження триває, підріст *P. cembra* трапляється спорадично у недоступних чи мало привабливих для худоби місцях і на периферії вторинних лук. Зокрема, серед заростів сосни гірської, на моренах та стрімких схилах. Переважають віргінільні особини, зрідка – молоді генеративні. Окремі особини пошкоджені тваринами. Можна стверджувати, що випас є істотним стримуючим чинником для розселення *P. cembra*., незважаючи на періодичне потрапляння насіння на такі ділянки.

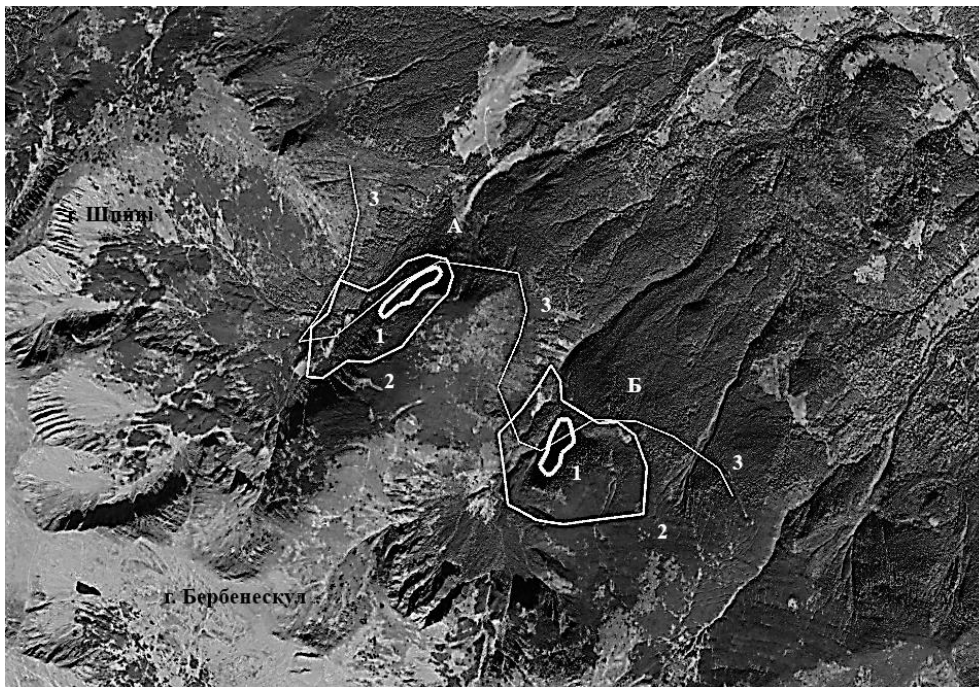


Рис. 2.14. Динаміка площі оселищ *Pinus cembra* L. в Чорногорі (А – Гаджина, Б – Кізі Улоги; 1- ядро популяції за А. Сьродонем; 2 – сучасна межа популяції; 3 – верхня межа лісу за А. Сьродонем).

Загалом, припинення випасу чи, принаймні, його послаблення є передумовою збільшення розмірів популяцій *P. cembra* за рахунок вторинних післялісових лучних угруповань. На ділянках з екстремальним сніговим і вітровим режимом на контакт лісового та поясу криволісся вид має переваги над іншими деревними породами. Сукупний вплив заповідання та кліматичних змін також сприяє розширенню меж популяції на вищі гіпсометричні рівні. Тут конкуренцію щодо темпів реколонізації складає виключно сосна гірська. До числа головних заходів щодо сприяння відновленню популяції *P. cembra* слід віднести висаджування сіянців чи насіння на вільні від криволісся ділянки.

Збільшення тривалості вегетаційного періоду, зумовлене глобальними кліматичними змінами, може сприяти збільшенню урожаю

насіння *P. cembra*. Відтак, можуть створюватися передумови для збільшення чисельності популяцій й розширення площ окремих оселищ, у тому числі за рахунок їх просування на вищі гіпсометричні рівні. З іншого боку, внаслідок підвищення середніх температур повітря активізація росту конкурентних видів – сосни гірської та ялини звичайної може мати негативні наслідки для насінневого поновлення і розвитку підросту *P. cembra*. Відомо, що характер рослинного покриву впливає на ефективність насінневого поновлення і поширення *P. cembra* (Loranger, Zotz, Bader, 2017). Тобто, збільшення конкуренції з деревними видами (ялиною, сосною гірською) і, що не менш істотно, з чагарниками і трав'яними видами, часто нівелює переваги від глобального потепління чи зменшення пасторального навантаження (Oberhuber et al., 2020).

Встановлено, що у молодому віці для сосни кедрової оптимальними для розвитку є відкриті ділянки з раннім таненням снігу. Натомість, тривалий сніговий покрив збільшує смертність сіянців (Barbeito et al., 2012). Водночас, комплексний вплив змін у тривалості залягання снігового покриву, його потужності, фізичних параметрів та кількості атмосферних опадів на смертність підросту виду не є достатньо вивченими (Boden, Pyttel, Eastaugh, 2010). З іншого боку, збільшення частоти сходження снігових лавин, що спостерігається натеper в Карпатах, може загрожувати існуванню популяцій на лавинонебезпечних схилах. Згідно з дослідженнями Ф.-К. Гольтмейєра і Г. Броль (Holtmeier, Broll, 2018), *P. cembra* залишається стійкою до сходження лавин лише у молодому віці. Втрата еластичності стовбура у дорослих дерев пояснює їх відсутність на ділянках зсувів потужних снігових мас. Материнські популяції *P. cembra* у Чорногорі збереглися на схилах, на яких сходження снігових лавин не спостерігається. Нами не були виявлені дорослі екземпляри, пошкоджені чи знищені сходженням снігових мас. Натомість, виявлено декілька прикладів пошкодження крони внаслідок намерзання снігу. Молода фракція популяції також може бути загроженою на новозаселених ділянках з несприятливим вітровим режимом (напрямок вітру, сила поривів тощо). При цьому загроза полягає не стільки у формуванні специфічної форми крони, скільки у її руйнуванні.

Окрім залежності розвитку сіянців *P. cembra* від характеру рослинного покриву, на її поширення впливають преференції кедрівки (*Nucifraga caryocatactes*) щодо формування нею запасів насіння кедрової сосни у певних типах рослинних угруповань. Освоєння нових площ, зокрема й підняття популяції сосни кедрової по вертикальному профілю на межі лісового та субальпійського поясів, відбувається завдяки цьому представнику орнітофауни (Tomback et al., 1993). Наприклад, у Чорногірському масиві Карпат сучасні межі популяції *P. cembra* сформувалась завдяки *Nucifraga caryocatactes* в останні 25-35 років. За цей

період оселища у даному масиві розширились на відстань до 0,5 км від материнського ядра. Основний вектор спрямований на відкриті чагарничкові та лучні угруповання, сформовані на колишніх пасовищах вздовж потоків Кізя і Мрея.

У складі популяцій на новоосвоєних територіях переважають одновікові групи (кластери) у складі 3-14 особин віком від 5 до 30 (40) років. Натомість, дерева старшого віку відсутні. Кластерне розміщення дерев зумовлене особливостями створення кедрівкою запасів насіння *P. cembra*, коли в одне місце закладається по кільканадцять насінин. Групи наймолодших особин в основному трапляються на галявинах з моховим покривом чи домінуванням чорниці, брусниці та лохини і практично відсутні в угрупованнях з переважанням щількоущових злаків. У субальпійському поясі на ділянках з суцільним покривом сосни гірської та в зімкнутих деревостанах ялини звичайної та кедрової сосни європейської у верхній межі лісового поясу підріст *P. cembra* практично відсутній. Це підтверджує думку окремих авторів, що *Nucifraga caryocatactes* під час створення запасів надає перевагу відкритим чагарничковим чи трав'яним ценозам на опуклих схилах (Heinze, Holzer, 2013; Білонога, Штупун, 2022). Групи особин віком 25-30 років і старші у субальпійському поясі розташовані на ділянках з зімкнутим покривом *Pinus mugo*. Ймовірно, у період формування цих груп дерев проективно вкриття сосни гірської ще не було суцільним, що сприяло поширенню *P. cembra*.

Водночас, кедрівка може становити певну загрозу для відновлення *P. cembra*. Внаслідок фрагментації та зменшення площ ізольованих популяцій сосни кедрової, а також низької врожайності та епізодичності плодоношення, висока щільність популяції *Nucifraga caryocatactes* стає вагомим лімітуючим чинником. На тлі обмеженості ресурсу у невеликих популяціях *P. cembra* більшість насіння поїдається кедрівкою. Відтак, відсоток насіння, яке потрапляє у ґрунт, є дуже малим. Наприклад, в межах пробної площі на контакті верхньої межі лісового і субальпійського поясів на відрогах г. Менчул (Чорногірський масив) кедрівкою і вивіркою звичайною (*Sciurus vulgaris*) на протязі серпня 2019 р. з дерев був елімінований весь урожай шишок. Яка частка насіння потрапила у ґрунт і могла б поповнити популяції сосни невідомо. Подібні дані щодо загрози урожаю насіння наводяться для окремих малих популяцій *P. cembra* в Румунії (Blada, 2008). Водночас, при збільшенні чисельності та площі популяції сосни кедрової, ймовірність такої загрози знижується. Тобто, за сучасних тенденцій розширення площі оселища і збільшення чисельності популяції *P. cembra* у Чорногорі можна допустити збереження позитивного тренду у розвитку її популяції.

На сьогодні ці два материнські осередки розділені, функціонують незалежно, але у віковій та просторовій структурі є дуже подібними.

Оскільки простір між ними заповнюється або вже є освоєний сосною гірською, у найближчій перспективі ці оселища залишатимуться відокремленими.

Сосна гірська має переваги щодо швидкості поширення та витривалості в умовах високогір'я, що гальмує поширення *P. cembra*. Перспективи природного її розширення зберігаються головню на післялісових луках та колишніх пасовищах. Збільшення популяційного ареалу *P. cembra* в Чорногорі можна стимулювати штучним висаджуванням насіння або стримуванням розростання сосни гірської. На тепер між материнськими осередками ще збереглися площі, які можуть бути успішно заселені сосною кедровою. Збільшення щільності популяції в межах материнських оселищ лімітується нерегулярністю її плодоношення, відсутністю достатньої кількості відкритих ділянок з трав'яним чи чагарничковим рослинним покривом, привабливих для кедрівки (*Nucifraga caryocatactes*).

Популяції *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica*

Згідно з літературними джерелами, *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Dom.) Dom. поширена у Альпах, Карпатах, Судетах, Карконошах та прилеглих передгірських територіях. Найчастіше вона трапляється у високотравних угрупованнях субальпійського поясу. Окремі знахідки виявлено на півночі Апенін, на Балканах, Кавказі, а також за межами зазначених гірських систем у передгірських районах Польщі, Німеччини, України (Mizianty, 1988; Jogan, 2002; Mizianty, Wilk, 2003; Kwiatkowski, 2008). У висотному діапазоні підвид поширений від 300 до 1665 м н.р.м. на кальцевмістних ґрунтах у поясі гірських лісів, криволісся гірської сосни, та головню серед криволісся вільхи зеленої, вздовж гірських потоків та у високотравних субальпійських угрупованнях (Doroszewska, 1961; Mizianty, 1991).

Доволі чітка приуроченість оселищ грястиці до ділянок з підвищеним вмістом у ґрунті розчинних сполук з нейтральною або слабо лужною реакцією, обмежує її потенції до освоєння нових територій (Білонога, Козловський, Кияк, 2021). Натомість, на динаміку чисельності популяції в межах існуючих оселищ або поширення на території з відповідними ґрунтовими умовами істотний вплив може мати спрямованість вторинної сукцесії (Blažkova, Vřezina, 2003).

На території України в Карпатах *D. slovenica* наводиться різними дослідниками для Закарпаття в околицях населених пунктів Воловець, Синевірської Поляни, Ділового, г. Великий Стефулець. Трапляється також на Свидовецькому масиві, у Сколівських Бескидах, Горганах, Чорногорі (гербарії Львівського природознавчого музею НАН та Інституту ботаніки ПАН (KRAM)).

Окремі зразки було знайдено за межами субальпійського поясу на значно нижчих висотах (Mizianty 1988; гербарій KRAM). Згідно з вітчизняними джерелами (Злаки України, 1977; Kricsfalusy, 1999; Kricsfalusy, Budnikov, Lesio, 2010), ареал *Dactylis glomerata* ssp. *slovenica* охоплює в Українських Карпатах практично усі основні масиви включно з Чивчинсько-Гринявськими горами. Водночас, процес вивчення поширення цього таксону та його еколого-ценотичних особливостей не можна вважати завершеним (рис. 2.15).

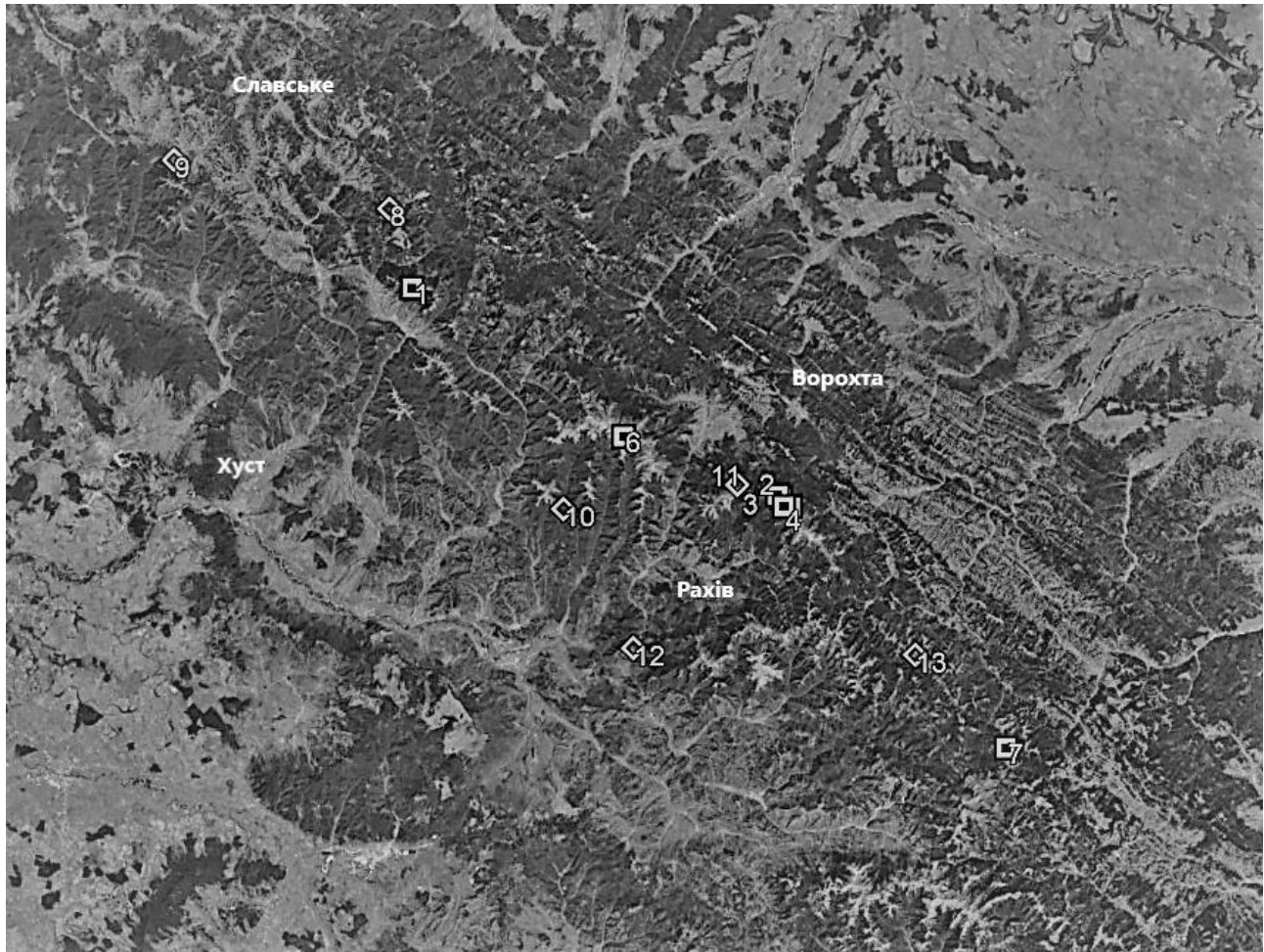


Рис. 2.15. Поширення *Dactylis slovenica* (Domin) Domin в Українських Карпатах (1-7 підтверджені оселища, 8-13 літературні дані).

З метою встановлення закономірностей поширення, еколого-ценотичних особливостей, базових демографічних параметрів популяцій та існуючих загроз було обстежено відомі місцезнаходження *D. slovenica*. За результатами досліджень було підтверджено наявність низки відомих оселищ, виявлено нові місцезростання у Чорногорі (г. Пожижевська), Свидівці (г. Ребро) та Горганах (г. Негровець), а також окреслено перспективні території щодо ймовірного поширення таксону за межами відомих оселищ. Пробні площі для детального вивчення базових

популяційних параметрів було закладено у оселищах на схилах гг. Данцер, Брескул і Пожижевська (рис. 2.16.).

Фізико-хімічні властивості ґрунтів на пробних ділянках визначались з використанням традиційних методик (Минеев et al., 2001). Вміст органічного вуглецю визначали спектрофотометрично за методом Б.Нікітіна (Никитин, 1972) в модифікації З. Антонової (Антонова, Скалабан, Сичилкіна, 1984).

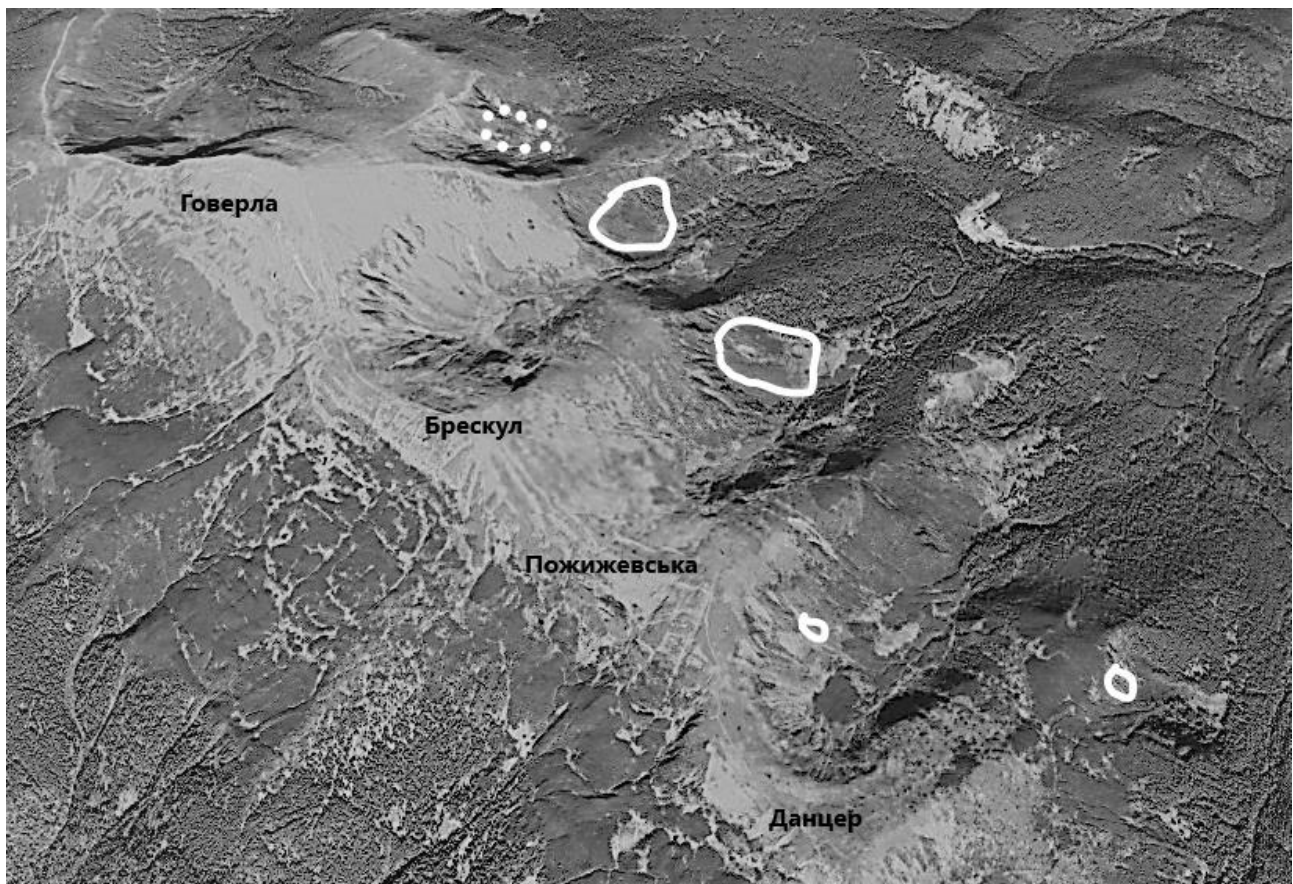


Рис. 2.16. Оселища *Dactylis slovenica* (Domin) Domin у Чорногірському масиві (суцільний контур – підтверджені місцезростання; розірваний контур – потребує підтвердження).

Демографічну структуру популяцій грястиці вивчали за традиційними геоботанічними методиками з використанням популяційно-онтогенетичного підходу (Кияк, 2013). У малих популяціях проводився повний облік особин, встановлювався їх репродуктивний статус. У оселищах площею понад 500 м² загальну чисельність та вікову структуру популяції оцінювали з використанням модельних облікових ділянок. З огляду на особливості онтогенезу грястиці у віковому спектрі оцінювали співвідношення регенеративних (іматурні – ім, віргінільні – в), генеративних (молоді – g₁, зрілі – g₂, старі – g₃) та постгенеративних (субсенільні – s) особини. Для оцінки приуроченості до кальцевмісних

субстратів особини грястиці словенської (у кількості 10 – v, 10 – g) було висаджено за межі оселища на відповідній висоті над рівнем моря на ділянці кислого бурого лісового ґрунту з рН 3,7. З метою вивчення реакції *D. slovenica* на можливі зміни екологічних параметрів, зумовлених кліматичними змінами та відновною сукцесією, що супроводжуються розростанням *Alnus viridis*, проведено експериментальне пересаджування особин різного віку (10 – v, 8 – g) в межах існуючого оселища в парцели вільхи зеленої на схилі г. Брескулець. Висаджування проводилась таким чином, щоб крона вільхи зеленої повністю перекривала особини грястиці, – з метою оцінити перспективи грястиці словенської в умовах збільшення щільності намету вільхи.

Встановлено, що за фізико-хімічними властивостями досліджені ґрунти в межах оселищ грястиці словенської відрізняються від типових гірсько-лучно-буроземних ґрунтів Чорногірського масиву. Актуальна кислотність (рН води) на 1-1.5 одиниці рН нижча, гідролітична кислотність – у 3-5 разів нижча, ступінь насичення основами – у 5-10 разів вищий, ніж у типових буроземах. Сума увібраних основ за кількісним вмістом є подібною. Однак за якісним складом досліджувані ґрунти містять у 5-10 разів менше обмінного Al та, відповідно, у кілька разів більше обмінного Ca та Mg, ніж це характерно для типових буроземів Чорногори загалом. Можна допустити, що ґрунти на пробних ділянках належать до підтипу слабкорозвинутих суглинкових насичених (Eutric Regosols) і перегнійно-глейових (Mollic Greysols) ґрунтів. Такого типу ґрунти займають невеликі площі і приурочені до місць з підвищеною міграцією ґрунтових і міжпластових вод, збагачених сполуками з нейтральною або лужною реакцією (рН 5,0–6,0) (Скиба, Скиба, Розняк, 2006).

У досліджуваних умовах грястиця словенська зберігає характерний для виду тип біоморфи (Серебряков, 1962, 1964) з частковою неспеціалізованою дезінтеграцією. Неспеціалізована партикуляція материнської особини відбувається переважно у зрілому репродуктивному стані. Насіннєве розмноження популяцій у більшості виявлених у субальпійському поясі оселищ є епізодичним і за період спостережень не мало істотного впливу на демографічні параметри грястиці словенської. Попри щорічне цвітіння і плодоношення, поповнення популяції молодими особинами насіннєвого походження є епізодичним, ймовірно внаслідок високої смертності проростків.

Оселище на г. Пожижевська знаходиться на висоті 1610 м н.р.м. у сніжниковому лотку, має видовжену форму і простягається на 30 м вздовж схилу. Ширина оселища поперек схилу не перевищує 7 м. Основний масив особин грястиці зосереджений у 2-х локусах розміром 9×1,5 і 6×3 метри. Деякі особини розташовані окремо, за межами цих локусів. З огляду на особливості життєвої форми і активне вегетативне розмноження, кількість

особин встановити виявилось вкрай важко. Разом з тим, вважаємо, що у локусі розміром 6×3 метри, присутні 5 клональних утворень до 1 м в діаметрі. Кількість пагонів у клонах за середнього значення 22,4 коливається в межах 8-52. Пагони розташовані концентрично. Центральна частина клону часто порожня або містить виключно вегетативні ослаблені парціали – менші за розмірами і кількістю листків. Число клонів є достатньо стабільним. У різні роки змінною є натомість кількість пагонів у кущах – як вегетативних, так і генеративних. Поряд з грястицею в трав'яному покриві трапляються *Achillea millefolium* L., *Aconitum nanum* (Baumg.) Simonk., *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel., *Chamenerion angustifolium* (L.) Holub., *Cirsium waldsteinii* Rouy., *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Geranium alpestre* Schur., *Hypericum alpigenum* Kit., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott, *Pleurospermum austriacum* (L.) Hoffm., *Rubus idaeus* L., *Rumex carpaticus* Zapal., *Sedum carpaticum* G. Reuss, *Senecio nemorensis* L. Деревні та чагарникові види - *Alnus viridis* (Chaix.) D.C., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Picea abies* (L.) Karst та *Pinus mugo* Turra, зосереджені головним чином по периферії оселища (табл. 2.4).

Таблиця 2.4

Перелік супутніх видів рослин угруповань *Dactylis slovenica* (Domin) Domin

Супутні види	Оселища грястиці словенської				
	г. Брескулець	г. Пожижевська	г. Данцер	г. Ребро	г. Негровець
1	2	3	4	5	6
<i>Achillea millefolium</i> L.	+	+	+	+	+
<i>Aconitum moldavicum</i> Hacq.	+			+	
<i>Aconitum nanum</i> (Baumg.) Simonk.	+		+		
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	+	+		+	
<i>Alnus viridis</i> (Chaix.) D.C.,	+	+	+	+	+
<i>Angelica sylvestris</i> L.	+		+		
<i>Aquilegia nigricans</i> L.	+				+
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J.F.Gmel.	+	+	+	+	+
<i>Centaurea kotschyana</i> Heuff.					+

Продовження таблиці

1	2	3	4	5	6
<i>Centaurea mollis</i> Waldst. et Kit.	+	+	+		+
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.)	+	+	+	+	+
<i>Cicerbita alpina</i> Wallr.	+				
<i>Cirsium erisithales</i> (Jacq.) Scop.	+	+	+		
<i>Cirsium waldsteinii</i> Rouy	+	+	+	+	+
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.,	+	+	+		+
<i>Epilobium alpestre</i> (Jacq.) Krock.	+			+	
<i>Festuca carpatica</i> F. Dietr.	+				
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	+	+	+		

<i>Galium verticillatum</i> Danth.	+			+	+
<i>Gentiana asclepiadea</i> L.	+				+
<i>Geranium alpestre</i> Schur.	+	+	+	+	+
<i>Heracleum palmatum</i> Baumg.	+				
<i>Hypericum alpigenum</i> Kit.	+		+		+
<i>Hypericum perforatum</i> L.	+	+		+	+
<i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	+	+	+		
<i>Knautia dipsacifolia</i> Kreutzer	+		+		+
<i>Larerpitium alpinum</i> Waldst. & Kit.	+				
<i>Lilium martagon</i> L.	+		+	+	+
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy et Wilmott	+	+	+	+	+
<i>Picea abies</i> (L.) Karst.,	+	+			
<i>Pinus mugo</i> Turra	+	+	+		
<i>Pleurospermum austriacum</i> (L.) Hoffm.,	+				
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All	+				
<i>Potentilla aurea</i> L.	+				+
<i>Ranunculus platanifolius</i> L.	+		+	+	
<i>Rubus idaeus</i> L.	+	+	+	+	
<i>Rumex carpaticus</i> Zapł.	+	+	+	+	
<i>Sambucus racemosa</i> L.	+				
<i>Scabiosa lucida</i> subsp. <i>barbata</i> Nyár	+				+
<i>Sedum carpaticum</i> G. Reuss	+		+	+	
<i>Senecio nemorensis</i> L.	+	+	+	+	
<i>Senecio papposus</i> (Rchb.) Less.	+				
<i>Senecio subalpinus</i> Koch	+	+	+		
<i>Solidago alpestris</i> Waldst. & Kit. ex Willd.	+				
<i>Symphytum cordatum</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	+		+		
<i>Symphytum tuberosum</i> L.					
<i>Taraxacum officinale</i> Webb ex Wigg.	+	+	+		+
<i>Thalictrum thalictroides</i> (L.) A.J.Eames & B. Boivin	+				
<i>Traunsteinera globosa</i> (L.) Rchb.	+				
<i>Tussilago farfara</i> L.	+	+	+		+
<i>Valeriana tripteris</i> L.	+	+	+		
<i>Viola declinata</i> Waldst. et Kit.	+				+

Оселище *D. slovenica* на г. Ребро (Свидовець) знаходиться в сніжниковому лотку в межах висот 1370-1470 на схилі 35°-40° східної експозиції. За фізико-хімічними параметрами ґрунтового покриву близьке до оселища на г. Пожижевська. Флористичний склад угруповання типовий для фітоценозів субальпійського високотрав'я з виразною тенденцією до поступового збільшення проективного вкриття вільхи зеленої як в центральній, так і периферійній зонах оселища. За таких обставин відбувається поділ популяції грястиці на окремі фрагменти. Внаслідок затінення знижується життєвість особин, послаблюється генеративне розмноження. Оселище жорстко лімітується орографічними та еколого-

ценотичними умовами, що обмежує перспективи популяції до збільшення її площі, чисельності. З огляду на характер поточних кліматичних змін, популяція перебуває під загрозою зникнення.

Оселище грястиці словенської на г. Брескулець (Чорногірський масив), на відміну від попереднього, має доволі значну площу (450×550 м або 24 га) і займає практично весь південний схил. Просторова структура популяції грястиці зумовлена особливостями нанорельєфу, потужністю ґрунтового покриву, площею та конфігурацією греботів і кам'яних осипищ, локалізацією снігових акумуляційних лотків, виходом на поверхню ґрунтових вод. Дифузне мозаїчне розміщення локусів грястиці в межах оселища визначається також поширенням ярусу криволісся сосни гірської та вільхи зеленої. У рослинному покриві супутніми видами є *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel., *Centaurea mollis* Waldst. et Kit., *Chamerion angustifolium* (L.), *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Galium verticillatum* Danth., *Gentiana asclepiadea* L., Holub., *Hypericum alpigenum* Kit., *Hypericum perforatum* L., *Lilium martagon* L., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Potentilla aurea* L., *Scabiosa lucida* subsp. *barbata* Nyár, *Taraxacum officinale* Webb Ex Wigg., *Tussilago farfara* L., *Viola declinata* Waldst. et Kit.

Зовнішні контури популяції, на нашу думку, обмежуються фізико-хімічними властивостями ґрунтів, зокрема, рН ґрунтів за межами оселища.

Можна стверджувати, що зменшення тривалості залягання та потужності снігових мас у зимовий період становить загрозу для популяції. Це узгоджується з результатами досліджень впливу трансформації еколого-ценотичних умов на характер онтогенезу грястиці словенської. Встановлено, що затінення деревно-чагарниковими видами має негативний вплив на життєвість популяції грястиці, послаблюється ефективність генерування та вегетативного розмноження, знижується насіннева продуктивність та запаси надземної фітомаси. У штучно створених під наметом смереки звичайної та вільхи зеленої локусах грястиці формування генеративних структур протягом експерименту (2014-2021 рр.) не спостерігалось. Натомість відбувалася поступова деградація дослідних особин до рівня субсенільних та відмирання 85% їх кількості.

Індивідуальний розвиток особин грястиці відбувається головню за двома основними типами у залежності від ценотичних умов. Підтверджено, що істотні зміни умов існування (затінення деревним або чагарниковим ярусами, ерозія ґрунту чи недостатнє його зволоження) зумовлюють спрощення онтогенезу. Репродуктивні особини знижують активність формування бруньок вегетативного поновлення та насіннєву продуктивність; дорослі особини не набувають типових для виду ознак життєвої форми. Наприклад, в оптимальних умовах (відкрита волога ділянка з потужним ґрунтовым покривом) доросла генеративна особина

може налічувати до 20-40 вегетативних і генеративних пагонів. На ділянках затінених та сухих еродованих – в середньому близько 5-ти, а генеративних – менше 2.

Популяція на пд.-східному схилі г. Данцер локалізується у підніжжі скельних виступів й приурочена до виходу на поверхню міжпластових вод, збагачених сполуками з лужною реакцією. Тобто, за характером зволоження і параметрами ґрунту є подібною до оселища на г. Брескулець. Проте істотно поступається розмірами і становить близько 0,1 га. У рослинному покриві поряд з грястицею словенською присутні *Achillea millefolium* L., *Aconitum nanum* (Baumg.) Simonk., *Alnus viridis* (Chaix.) D.C., *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel., *Chamenerion angustifolium* (L.) Holub., *Centaurea mollis* W.K., *Cirsium waldsteinii* Rouy., *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Geranium alpestre* Schur., *Hypericum alpigenum* Kit., *Knautia dipsacifolia* Kreutzer, *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott, *Rubus idaeus* L., *Pinus mugo* Turra, *Rumex carpaticus* Zapal., *Sedum carpaticum* G. Reuss, *Senecio nemorensis* L.

На г. Негровець популяція грястиці розташована під вершиною (1620 м н.р.м.) на еродованому схилі пн.-східної експозиції у верхній частині сніжникового лотка. Орографія оселища є подібною до локалітетів грястиці на гг. Пожижевська і Ребро. Популяція належить до найменших за чисельністю та площею (0,01 га) і, з огляду на ерозійні процеси, перебуває у стані загрози. У рослинному покриві присутні *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmel., *Centaurea mollis* Waldst. et Kit., *Chamerion angustifolium* (L.), *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Galium verticillatum* Danth., *Gentiana asclepiadea* L., Holub., *Hypericum alpigenum* Kit., *Hypericum perforatum* L., *Lilium martagon* L., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Potentilla aurea* L., *Scabiosa lucida* subsp. *barbata* Nyár, *Taraxacum officinale* Webb Ex Wigg., *Tussilago farfara* L., *Viola declinata* Waldst. et Kit.

2.6. ІНДИКАТОРНІ ПАРАМЕТРИ ПОПУЛЯЦІЙ *RHODIOLA ROSEA* L. ЗА НЕСПРИЯТЛИВИХ ЗМІН СЕРЕДОВИЩА ІСНУВАННЯ

На сучасному етапі досліджень в рослинному покриві високогір'я Українських Карпат унаслідок впливу кліматичних і антропогенних чинників відбуваються характерні зміни в популяціях рідкісних видів рослин, до яких належить *Rhodiola rosea* L. У першу чергу, це стосується аналізу низки базових параметрів популяцій та їх стану, на основі яких можна впровадити заходи щодо збереження й уникнення втрат їх різноманіття за сучасних умов змін середовища існування.

Rhodiola rosea – аркто-альпійський вид, релікт льодовикового періоду, занесений до Червоної книги України (2009). В Українських Карпатах популяції виду займають ізольовані локальні оселища в угрупованнях альпійського й субальпійського поясів високогір'я (1550-2030 м н.р.м). Характерною особливістю популяцій *R. rosea* є входження до складу угруповань різнотравних скельних комплексів на вершинах гір і крутих кам'яних схилах різної експозиції (Чопик, 1976; Малиновський, 1980). Трапляється в асоціаціях: *Luzuletum alpino-pilosae* союзу *Festucion pictae*, *Polytricho-Poetum deglii* союзу *Salicion herbaceae*, *Rumici scutati-Rhodioletum rosea* союзу *Paparero-Thymion pulcherrimi*, які відносяться до класу *Thlaspietea rotundifolii*. Є компонентом відкритих скельних фітоценозів у складі таких видів, як: *Aster alpinus* L., *Anemona narcissiflora* L., *Alchemilla flabellata* Bus., *Anthoxantum alpinum* A. et D. Löve, *Campanula alpina* Jacq., *C. carpatica* Jacq., *C. polymorpha* Witas., *Cardus kernerii* Simonk., *Carex sempervirens* Vill., *Cerastium lanatum* Lam., *Festuca picta* Kit., *F. supina* Schur, *F. carpatica* F. Dietr., *F. versicolor* Tausch, *Gentiana laciniata* Kit. et Kanitz., *Pulsatilla alba* Reichenb., *Primula elatior* subsp. *poloninensis* (Domin) An. Fed., *Sedum carpaticum* G. Reuss, *Saxifraga paniculata* Mitt., *Rumex carpaticus* Zapal., *Valeriana tripteris* L. та ін. Основні локалітети виду в Українських Карпатах трапляються у високогір'ї Чорногірського і Свидовецького масивів. Найбільші локалітети зосереджені на Свидовці (г. Близниця, г. Драгобрат, г. Герешаска та ін.). В Чорногорі представлений окремими оселищами, які тяжіють до привершинних ділянок гір Говерли, Данцера, Туркула, Шпиць, Бребенескула та ін.

Здатність популяцій *Rhodiola rosea* до відновлення й функціонування визначається їх реакцією на зміну умов середовища існування. Характерною ознакою існування популяцій є вологі й прохолодні оселища з пониженою температурою, а відтак, вид є холодовитривалим і вузькоспеціалізованим. Попередніми дослідженнями зазначається, що найвиразніше кліматичні зміни впливають на вузькоспеціалізовані види, які приурочені до привершинних ділянок високогір'я і є вразливими до

потепління (Дідух, 2009; Стойко, 2012; Кобів, 2009; Kobiv, 2018). Окрім природно-кліматичних чинників, зміни в популяціях виду підсилюються механічним руйнуванням природних оселищ та відчуженням біомаси особин, як лікарської сировини (Ловеліус, Стойко, 1990; Романюк, 2002; Дмитрах, 2009). В минулому *R. rosea* була достатньо поширеним видом у високогірних ценозах Українських Карпат і займала значні площі (Zapałowicz, 1889; Deyl, 1935; Domin, 1930; Брадїс, Зап'ятова, 1954). На сучасному етапі популяції виду представлені лише невеликими ізольованими фрагментами з локально розміщеними особинами. Відтак, важливим є аналіз базових параметрів популяцій *R. rosea* та їх стану з метою розв'язання проблем збереження, охорони й уникнення втрат різноманіття внаслідок змін середовища існування. Вихідними ознаками діагностики є дані щодо чисельності особин, їх репродуктивної здатності та характеру прояву динамічних тенденцій внаслідок впливу чинників як природного, так і антропогенного характеру.

Багаторічні дослідження, проведені в популяціях *R. rosea* упродовж різних вегетаційних періодів, показали, що вплив кліматичних чинників зумовлює їх різну поведінку та реакцію на зміну умов. Популяції *R. rosea* починають вегетацію ще під покривом снігу, а відтак, тяжіють до перезволожених і прохолодних ділянок. Зважаючи на це, основними екологічними чинниками, які визначають життєвий ритм виду є температура й вологість їх оселищ. Дослідження, які проведені на гірських схилах різної експозиції з різною тривалістю залягання снігового покриву, показали різну залежність їх розвитку від еколого-ценотичних умов. Так, в наскельних угрупованнях північних експозицій з тривалим заляганням снігу на схилах гір Чорногірського масиву: г. Брескул (1870-1900 м н.р.м), г. Ребра (1850 м н.р.м), г. Шпиць (1600 м н.р.м), чисельність особин становила 4,3 особин/м², а на схилах південних експозицій без тривалого залягання снігу внаслідок швидкого танення снігу: г. Брескул (1890-1900 м н.р.м), г. Говерли (1700-1800 м н.р.м), г. П'єтроса (1700 м н.р.м) – 2,5 особин/м². Подібною є ситуація в популяціях, які приурочені до улоговин кам'яних осипищ з нетривалим заляганням снігу та браком вологи влітку внаслідок пересихання гірських джерел і потоків. Відтак, розвиток популяцій *R. rosea* є залежним від впливу гідротермічного режиму та змін еколого-ценотичної ситуації в їх оселищах.

Одночасно, зміна еколого-ценотичних умов в різних типах оселищ зумовлює зміни й інших репродуктивних показників. Зокрема, це стосується популяцій наскельних угруповань з кам'яними виступами на вершинах гір та різнотравних лук з кам'яними уламками, осипами й дрібноземом на крутих схилах і западинах льодовитих котлів (табл. 2.5).

Таблиця 2.5

Репродуктивні показники популяцій *Rhodiola rosea* L. в різних типах оселищ

Параметри популяцій	Рослинні угруповання	
	Скельні (♂/♀)	Лучні (♂/♀)
Кількість особин / м ²	1,9 / 0,6	2,8 / 1,5
Кількість генеративних пагонів на особині	2,6 / 1,4	3,0 / 1,6
Кількість квітів на генеративному пагоні	21,0 / 15,7	22,4 / 19,3
Висота генеративного пагону, см	9,2 / 14,0	17,1 / 25,9
Товщина кореневища, см	0,5 / 0,6	0,7 / 0,8

Зміна параметрів репродуктивної здатності популяцій є способом збереження й утримання їх життєвого потенціалу в екологічно змінених умовах середовища. В порівнянні з лучними оселищами популяції скельних угруповань здатні існувати завдяки зниженню життєвої енергії, зокрема, зменшення кількісних і розмірних показників. Зокрема, це зумовлено обмеженою площею ділянок, придатних для вкорінення, що утруднює розростання особин та впливає на репродуктивні показники. За несприятливих умов особини вирізняється меншими показниками розвитку пагонових і кореневищних структур, а відтак, невеликими запасами фітомаси, малою потужністю кореневища й затратами на репродуктивний розвиток. Зміна стратегії їх розвитку й репродуктивної здатності є наслідком еколого-ценотичних змін, що спрямовані на їх виживання. За таких умов спостерігається перехід особин до стану нижчої життєвості, що відображає кореляцію між умовами середовища та внутрішньою їх стійкістю.

З метою вивчення впливу кліматичних змін на популяції *R. rosea* та прояву їх динамічних тенденцій використано дані сніголавинної метеостанції “Пожижевська” Івано-Франківського центру з гідрометеорології Державної служби з надзвичайних ситуацій в Чорногірському масиві Українських Карпат та проаналізовано багаторічні метеодані впродовж різних періодів вегетації (2000-2021 рр.). Проведені дослідження дали змогу прослідкувати за відхиленнями показників популяцій виду в часовому вимірі й порівняти з різними періодами вегетаційних сезонів. Аналіз метеоданих показав, що в річних циклах вегетаційного розвитку рослин значно зросла тенденція до підвищення температурних показників повітря, зокрема, середньомісячних і максимальних влітку. Отримані дані показали, що середньомісячна температура повітря за вегетаційний період (травень-вересень) у 2011-2021 рр. становила 11,5 °С проти 10,7 °С у 2000-2010 рр. Середньомісячні показники максимальної температури повітря за ці періоди зросли відповідно з 13,8 °С до 19,4 °С. Одночасно, на фоні росту температурних

показників, зменшилася кількість річних опадів (400-600 мм/рік). Істотних змін зазнали максимальні середньомісячні показники температури повітря (понад 20 °C) в липні-серпні за 2014-2021 рр. у порівнянні зі значно нижчими показниками (14,1 °C) за попередній вегетаційний період 2001-2013 рр. Відтак, аналіз метеоданих вказує на виразну тенденцію у високогір'ї до потепління.

Вихідними ознаками стану популяцій виду є аналіз їх демографічних і репродуктивних показників та характеру прояву динамічних тенденцій в змінених умовах середовища. Зважаючи на те, що *R. rosea* є дводомним видом, стабільність та динамічна рівновага популяцій залежить від генеративної здатності особин різних за статтю (див. вкладку, рис. 2.17). Властива для популяцій статева диференціація є особливою формою існування виду, що має важливе значення в забезпеченні генетичної гетерогенності та здатності до відновлення. Втрата регулярності генеративного поновлення, частка якого є особливо визначальною в змінених умовах середовища, впливає на функціональні особливості популяцій та їх виживання (Царик та ін., 2004; Дмитрах, 2010, 2013а; Механізми..., 2014). Вивчення цих процесів у динаміці суттєво доповнює уявлення про репродуктивний потенціал популяцій виду та перспективи їх існування (Дмитрах, 2013б; Зміни структури..., 2018; Dmytrakh, 2021).

Проведені дослідження показали, що базовими параметрами, які характеризують їх поведінку та репродуктивні особливості популяцій виду впродовж різних періодів вегетації, є кількісні й біометричні показники. Застосування тривалих багаторічних досліджень дозволило виявити характерні зміни в чисельності особин та їх реакцію на зміни умов. Отримані дані на фоні річних коливань метеорологічних показників показали різну тенденцію в чисельності особин та їх генеративних структур (рис. 2.18). Аномально теплі й посушливі вегетаційні періоди, збільшення суми активних температур, малосніжні зими, зменшення кількості атмосферних опадів і брак вологи, зниження рівня ґрунтових вод та інші чинники безумовно мають вплив на репродуктивну здатність популяцій *R. rosea* та провокують негативні зміни в їх розвитку.

Найістотніші зміни відбулися в останній період – у 2011-2021 рр. В популяціях *R. rosea* впродовж цих років спостерігається значне зменшення кількості генеративних особин як чоловічої, так і жіночої статей. У порівнянні з попереднім періодом досліджень (2000-2011 рр.) кількість генеративних особин чоловічої статі зменшилася від 2,9 до 1,6, а особин жіночої статі – від 1,2 до 0,2. Одночасно, змінилися показники кількості генеративних пагонів на особинах, чисельність яких зменшилась від 4,1 до 2,1 у особин чоловічої статі й від 2,8 до 0,9 у особин жіночої статі.

Активність розвитку особин в популяціях *R. rosea* є в прямій залежності від впливу гідрологічних і температурних умов упродовж

різних циклів сезонної вегетації. Однак, загальною тенденцією в динаміці сезонного розвитку популяцій *R. rosea* на сучасному етапі досліджень є значне зменшення чисельності генеративних особин і, зокрема, особин жіночої статі, що кардинально змінює їх статеву структуру та знижує рівень насіннєвого поновлення.

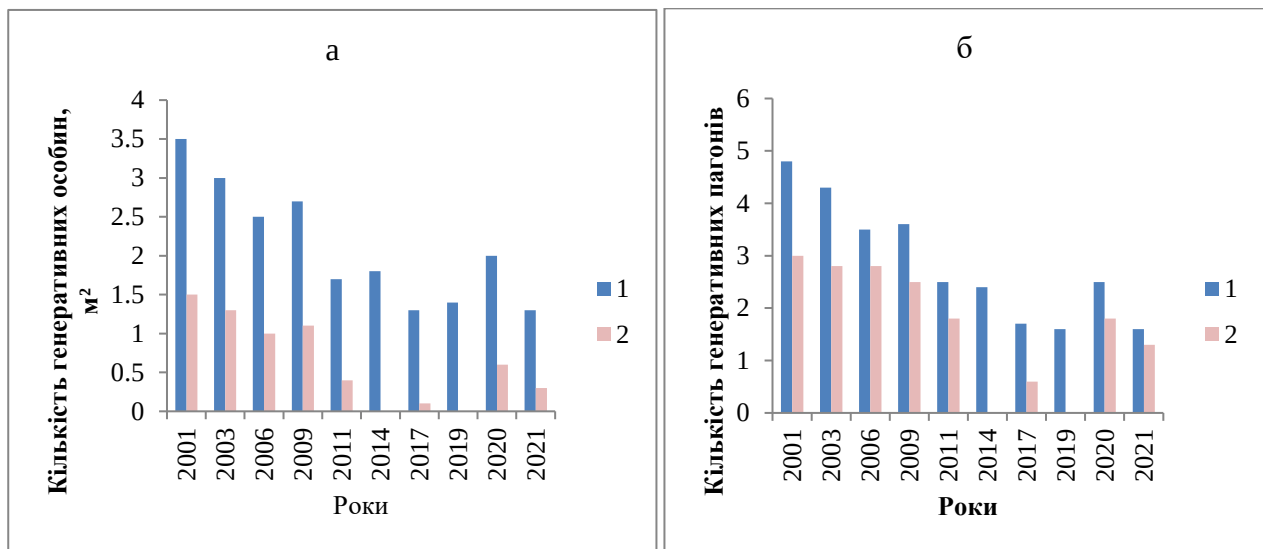


Рис. 2.18. Зміна кількісних параметрів у популяціях *Rhodiola rosea* L.: 1 - особини чоловічої статі; 2 - особини жіночої статі; а – кількість генеративних особин на м²; б – кількість генеративних пагонів на особині.

Виявлені відмінності в кількісному співвідношенні між особинами чоловічої й жіночої статей демонструють їх реакцію на зміну температурних умов та еколого-ценотичну ситуацію різних періодів вегетації. Здатність до генеративного розмноження в популяціях виду є визначальною в змінених умовах, оскільки впливає на особливості їх функціонування та здатність до відновлення. Негативні тенденції в динаміці популяцій, які зумовлені потеплінням і, як наслідок, зміною еколого-ценотичних умов, показали, що подальше тривале регресування веде до розпаду на окремі локуси та зменшення зайнятих ними площ. Унаслідок порушення структурної цілісності популяцій збільшується кількість подріблених ізольованих фрагментів, що значно знижує їх життєвість та здатність до розмноження. Суттєвою перешкодою в репродуктивному розвитку популяцій *R. rosea* як геліофітного виду є сукцесійно-демутаційні процеси, які зумовлюють ущільнення рослинного покриву та зниження інсоляції в їх оселищах унаслідок проникнення чагарничків і чагарників з нижніх гіпсометричних рівнів високогір'я (*Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rhododendron kotschy* Simonk, *Alnus viridis* (Chaix) Opiz, *Pinus mugo* Turra, *Salix silesiaca* Willd.,

Juniperus sibirica Bungsд.), а також молодого підросту *Picea abies* (L.) Karst. За таких умов основною причиною послаблення розвитку особин є погіршення умов існування внаслідок негативного впливу заростання та зміни еколого-ценотичних умов в їх оселищах.

Іншим важливим показником в сезонному розвитку популяцій є біометричні параметри особин, які впливають на їх репродуктивний потенціал. Виявлено, що потенціал розвитку популяцій визначається станом особин різної статі, який досягається за рахунок акумуляції в них внутрішніх ресурсів. Про залежність впливу на продукцію біомаси особин різної статі зазначають й інші дослідники (Galambosi et al., 2009). Модифікаційна мінливість ознак є характерним показником популяцій виду в змінених умовах (Ohba, 2005; Gyorgy et al., 2014). При зменшенні біометричних параметрів (розміру й маси) у особин формується менше генеративних пагонів, а відтак, і плодів. У разі несприятливих умов сповільнюються процеси репродуктивної здатності особин та зменшується потужність розвитку кореневища. Зокрема, це стосується річних приростів на кореневищах, його товщини та активації бруньок відновлення, за рахунок яких підтримується репродуктивний потенціал та здатність до відновлення нових структур (рис. 2.19).

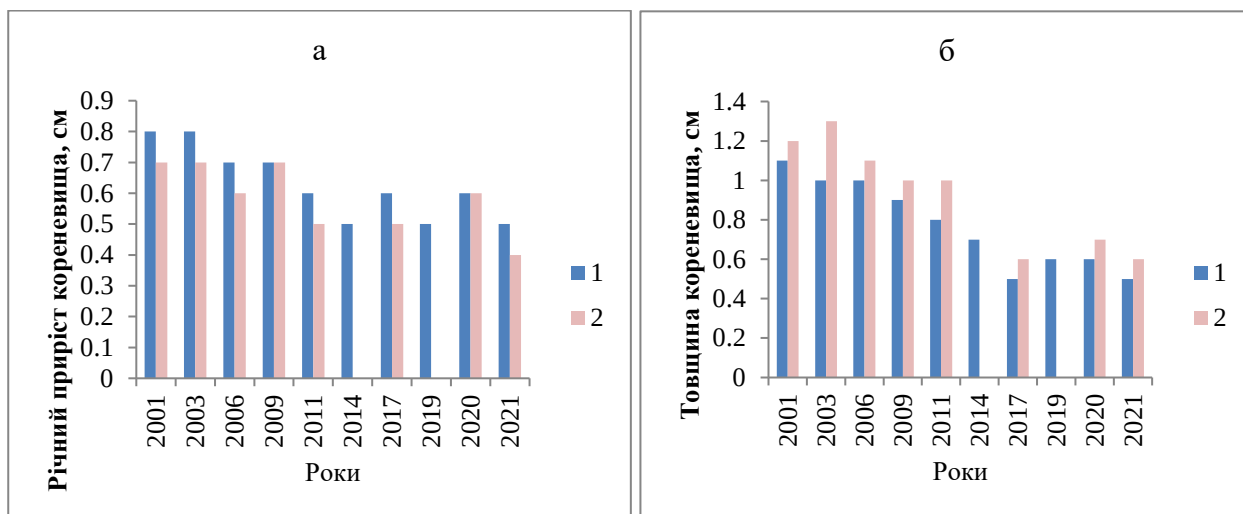


Рис. 2.19. Зміна біометричних параметрів у популяціях *Rhodiola rosea* L.:

1 - особини чоловічої статі; 2 – особини жіночої статі;

а – річний приріст кореневища, см; б – товщина кореневища, см.

Незважаючи на те, що особини жіночої статі вирізняються більшою масою кореневища (10,2 г), ніж особини чоловічої статі (7,8 г), їх річні прирости є дещо меншими. *R. rosea* є гемікриптофітом, оскільки бруньки відновлення знаходяться на рівні поверхні ґрунту. Відтак, підсихання субстрату, зникнення мохового шару, в якому зазвичай знаходиться

верхівкова частина кореневища, призводить до втрати щорічних молодих бруньок поновлення, що значно знижує життєвий потенціал особин. Одночасно, життєва форма особин змінюється на низькорослу з малопотужними вегетативними й генеративними пагонами, а також незначними річними приростами й товщиною кореневища. Властива для популяцій виду партикуляція особин, що проявляється в розростанні й відособленні молодих особин від материнських, є лише частковою та не забезпечує значного завоювання навколишнього простору. Відтак, негативними ознаками за таких умов, які впливають на репродуктивну здатність популяцій, є незначна активність і послаблення процесів поновлення особин, зменшення маси кореневища та зниження функцій його розвитку. Внаслідок змін в репродуктивній організації популяцій *R. rosea* можна прогнозувати зміни таких властивостей, як темпи розмноження особин, тривалість генерації та здатність до поновлення нових структур.

Загроза порушення структурної цілісності популяцій *R. rosea* підсилюється також інтенсивністю антропогенного впливу, зокрема, руйнуванням природних оселищ з метою видалення кореневищ. Установлено, що популяції виду є вразливими до механічних пошкоджень, оскільки на відновлення втрачених структур необхідно тривалий період. У випадку пошкодження й елімінації кореневищ відбувається надмірна стимуляція підземних бруньок поновлення, які знаходяться в стані спокою, що вичерпує енергетичні ресурси особин. До основних ознак деградації популяцій необхідно віднести зменшення загальної чисельності особин, агрегованості їх просторового розподілу та сповільнення процесів регенераційної здатності у разі їх пошкодження. Характерною ознакою в деградованих популяціях є зміна низки показників, що призводить до зниження інтенсивності процесів розмноження та їх здатності до виживання (табл. 2.6).

Пошкодження особин сповільнює процеси регенерації, що призводить до зниження показників як надземних, так і підземних структур. Найбільших втрат зазнають особини жіночої статі, що значно знижує рівень насіннєвого поновлення в популяціях. Назагал, важливо враховувати такі репродуктивні особливості виду, як сповільнений розвиток та тривалий процес регенерації особин, зміни в чисельності особин й зміщенні статевих співвідношень та послаблення функцій їх відновлення. У разі негативних змін, які спостерігаються в популяціях *R. rosea*, існує загроза їх деградації та втрати цілісності популяцій.

Таблиця 2.6

Зміна популяційних параметрів *Rhodiola rosea* L. під впливом антропогенного навантаження

Умови	Щільність особин, м ²	Кількість генеративних пагонів		Висота генеративних пагонів, см		Товщина кореневища, см		Річний приріст, см	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Контроль	3,0	3,7	1,7	16,0	23,0	0,7	0,9	0,7	0,6
Антропогенне навантаження	1,6	2,3	0,8	10,0	17,0	0,5	0,6	0,5	0,5

Відтак, встановлено, що на сучасному етапі основні загрози в популяціях *R. rosea* зумовлені впливом природно-кліматичних чинників, що кардинально змінює їх здатність до відновлення й виживання. На основі дослідження базових параметрів популяцій (демографічних, статевих і репродуктивних) встановлено, що вони є вразливими до стресових ситуацій. Ознаками деградації є зменшення чисельності особин, послаблення функцій репродуктивного розвитку та втрата своїх територіальних позицій. Екологічна спеціалізована структура популяцій *R. rosea* в разі несприятливих умов існування зазнає значних змін, що призводить до зниження їх стійкості та здатності до відновлення. Негативні тенденції в популяціях підсилюються також антропогенним впливом, зокрема, механічним руйнуванням оселищ та видаленням кореневищ, що значно уповільнює процеси регенерації особин. Відповідно, проблема збереження популяцій *R. rosea* повинна в першу чергу стосуватися як демографічних показників, так і функціональної активності репродуктивної сфери у відповідь на дію чинників зовнішнього середовища. У разі загрози деградації популяцій важливим є врахування еколого-біологічних особливостей виду та характеру мінливості індивідуальних базових ознак. Отримані результати є важливими у вирішенні проблем, які пов'язані зі збереженням популяцій виду та уникненням втрат їх різноманіття за сучасних умов змін середовища існування.

2.7. НАСІННЄВЕ РОЗМНОЖЕННЯ *ACHILLEA* *LINGULATA* WALDST. ET KIT. І *CENTAUREA* *KOTSCHYANA* HEUFFEL EX KOCH І ФАКТОРИ, ЯКІ ЙОГО ЛІМІТУЮТЬ

Структура популяцій насіннєвих рослин залежить від інтенсивності генеративного розмноження особин. Воно значною мірою визначає віковий і просторовий розподіл у популяціях, їх генетичний пул (Falińska, 1996) та життєздатність.

Здатність популяцій рослин до насіннєвого поновлення залежить як від кількості насіння, так і від його якості, найважливішим показником якої є схожість.

Досліджено проростання насіння і початкові етапи онтогенезу таких видів: *Achillea lingulata* Waldst. et Kit. і *Centaurea kotschyana* Heuffel ex Koch.

Achillea lingulata – рідкісний вид, внесений до “Червоної книги України” (2009). Це диз’юнктивно поширений карпатсько-балканський високогірний вид. В Україні представлений ізольованими локалітетами в Чорногорі, Мармароських горах і на Свидовці, приуроченими до північно-східної межі видового ареалу.

Встановлено, що в *A. lingulata* середня реальна насіннєва продуктивність (390 нас./пагін), як і схожість насіння (96,4%) є дуже високими. Насіння починає проростати на 2-й день, а його максимальна кількість проростає на 4-5-й день після посіву. Проростання триває до 37 днів.

У середньому на 20-й день починають з’являтися перші справжні листки, а розетка утворюється через місяць після початку проростання (див. вкладку, рис. 2.20).

Встановлено, що особини переходять у віргінільний стан здебільшого через 2 роки після проростання насіння. На цьому етапі починається галуження кореневищ, яке згодом призводить до вегетативного розмноження. Наявність прогалін серед рослинності сприяє вегетативному розростанню.

Встановлено, що схожість насіння *A. lingulata* зберігається дуже високою і через 1,5 роки після збору насіння. Вона становить у середньому 96%. Це відіграє важливу роль для виживання цього рідкісного виду.

Centaurea kotschyana – це карпато-балканський спорадично поширений високогірний вид (Чопик, 1976; Novaković, Zlatković, Marin et al., 2016). В Українських Карпатах приурочений до північної межі ареалу і представлений ізольованими локалітетами. Росте на гірських луках в оселищах, збагачених кальцієм (Кобів, 2010). Найчастіше трапляється у Чивчинських горах. Вид входить до переліку рослин, які підлягають

регіональній охороні на території Закарпатської (Козурак, Антосяк, Волощук, 2017) і Чернівецької областей (Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин..., 2012).

Ще у 80-х роках ХХ ст. було відзначено, що через свою високу декоративність цей вид швидко зникає (Комендар, Скунць, Гнатюк, 1985). Найбільше вилучаються генеративні особини, що призводить до зменшення інтенсивності насіннєвого розмноження.

Встановлено, що цьому видові властива дуже низька реальна насіннєва продуктивність (у середньому 2 нас./пагін), що, ймовірно, є фактором, який лімітує самопідтримання популяцій. Середня схожість насіння є високою і становить 74%. Час від посіву до початку проростання насіння у *C. kotschyana* у середньому становить лише 2 дні. Більшість насіння проростає за перших 10 днів після посіву. Проростання триває до 17 днів.

Встановлено, що невеликі зсуви ґрунту і каміння відіграють позитивну роль для *A. lingulata* і *C. kotschyana*, оскільки вони призводять до появи придатних для цих видів оголених ділянок на яких можуть прижитися їх проростки (Y. Kobiv, V. Kobiv, 2020).

Також було помічено, що окремі особини *A. lingulata* трапляються у щілинах на каменях, що свідчить про досить широку екологічну амплітуду цього виду.

Встановлено, що для появи і нормального росту проростків *A. lingulata* і *C. kotschyana* існують такі загрози: сильне задернування унаслідок заростання, антропогенний вплив (зривання генеративних особин, витоптування і т.д.) і великі зсуви ґрунту та каміння.

Також рівень освітлення є одним з лімітуючих чинників для подальшого росту і розвитку проростків *A. lingulata*. Оскільки умови недостатнього освітлення істотно пригнічували їхній розвиток.

Можна зробити висновок, що чисельність *A. lingulata* і *C. kotschyana* не залежить від схожості насіння, а лімітується іншими чинниками, зокрема, стенотопністю і наявністю придатних незадернованих мікролокусів серед рослинного покриву та інтенсивним антропогенним навантаженням, великими зсувами ґрунту та каміння, а також заростанням оселищ у ході відновної сукцесії.

Залежність насіннєвого розмноження *Centaurea kotschyana* і *Achillea lingulata* від алелопатичного впливу домінантів.

Вивчення алелопатичної взаємодії рослин надає знання про можливість співіснування видів. Взаємини між рослинами лежать в основі організації та динаміки фітоценозів.

Вивчено залежність насіннєвого розмноження *Centaurea kotschyana* і *Achillea lingulata* від алелопатичного впливу низки домінантів гірських

угруповань Українських Карпат. Дослідження проводились за методикою А.М. Гродзінського (1973, 1991).

Досліджено вплив водних витяжок з надземних відмерлих решток 12 домінантних гірських видів, а саме: *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Sesleria coerulans* Friv., *Festuca airoides* Lam., *Nardus stricta* L., *Festuca rubra* L., *Juncus trifidus* L., *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott, *Calamagrostis villosae* (Chaix.) J.F. Gmel., *Vaccinium myrtillus* L., *Carex sempervirens* Vill., *Pinus mugo* Turra, *Rhododendron myrtifolium* Schott & Kotschy.

Встановлено, що вони по-різному діють на проростання насіння *Centaurea kotschyana*, порівняно з контролем. Найбільший інгібуючий вплив має *Calamagrostis villosa* (що виявляється у зниженні кількості пророслого насіння порівняно з контролем на 58%), а також *Pinus mugo* (37%), *Sesleria coerulans* (35%), *Luzula luzuloides* (29%) і *Juncus trifidus* (27%). Решта видів виявляють помірніший вплив, що проявляється у зниженні проростання насіння на 13-16%. Натомість, найменше інгібує – *Vaccinium myrtillus* (8%) і майже не пригнічує – *Festuca rubra* (1%), з якою цей вид часто росте.

Можна зробити висновок, що поряд з цими видами розмноження *Centaurea kotschyana* пригнічується.

Отже, *C. kotschyana* виявилась досить чутливою до впливу низки домінантів карпатських угруповань. Ймовірно, дуже обмежене поширення цього виду зумовлюється, серед іншого, й алелопатичним впливом.

Встановлено, що на *Achillea lingulata* домінанти чинять помірніший вплив, порівняно з *Centaurea kotschyana*. Так *Luzula luzuloides* і *Carex sempervirens* пригнічують проростання насіння, порівняно з контролем на 16%, *Sesleria coerulans* і *Festuca rubra* – 14%, *Festuca airoides* і *Rhododendron myrtifolium* – 12%. Решта видів знижують проростання насіння на 8-10%. Можна зробити висновок, що поряд з цими видами розмноження *A. lingulata* проходить гірше.

Натомість, не пригнічує – *Juncus trifidus* і сприяє проростанню на 2% – *Vaccinium myrtillus*.

Отже, *Achillea lingulata* виявилась не дуже чутливою до впливу низки домінантів карпатських угруповань.

Можна зробити висновок, що алелопатичні ефекти відіграють важливу роль у регуляції проростання насіння і, відповідно, впливають на самопідтримання і чисельність досліджуваних видів у природних фітоценозах.

2.8. ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST. ET KIT. EX WILLD. НА ВЕРХНІЙ І ПІВНІЧНО-СХІДНІЙ МЕЖАХ ПОШИРЕННЯ

Досліджено напрямки змін, яких зазнає карпатський субендемичний вид *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. на верхній і північно-східній межах свого поширення.

Symphytum cordatum поширений в Західних, Східних і Південних Карпатах, а також на суміжних рівнинних територіях в Україні. Вид внесений до Червоного списку Словаччини (Maglocký, 1983), а також є рідкісним у Татранському національному парку в Польщі і Татранському біосферному заповіднику в Словаччині (Vološčuk, 1996).

Охарактеризовано динаміку популяцій *S. cordatum*, які були вперше описані 15-17 років тому.

У результаті повторного обстеження параметрів популяції *S. cordatum* на верхній межі поширення виду у котлі між горами Пожижевська і Брескул на висоті 1770 м н.р.м., встановлено, що за 15-річний період як індивідуальні, так і групові показники змінилися незначно (табл. 2.7). Натомість, дещо збільшилася площа популяції, що свідчить про сприятливість еколого-ценотичних умов в оселищі.

Таблиця 2.7

Індивідуально-групові параметри генеративних рамет *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. у різні роки

Оселище	Рік	Висота пагона, см	К-ть листків /пагін, шт.	К-ть квіток у суцвітті, шт.	Довжина середнього листка, см	Діаметр річного приросту кореневища, мм	Щільність генеративних рамет/м ²
І - котел Брескул-Пожижевська, 1770 м н.р.м.	2006	43,5±1,4	5,2±0,3	14,0±0,7	9,7±0,7	8,4±0,6	11,5±1,0
	2021	42,1±1,2	5,0±0,2	15,3±0,8	10,2±0,8	8,0±0,4	10,0±0,8
ІІ - м. Львів, 310 м н.р.м.	2005	29,3±0,8	5,5±0,2	11,3±0,5	8,9±0,5	6,0±0,2	3,0±0,2
	2022	15,5±0,6	5,0±0,1	11,0±0,6	7,0±0,3	5,0±0,1	1,5±0,1

Незважаючи на відносну часову стабільність індивідуально-групових параметрів *S. cordatum*, цей вид виявляє тенденцію до експансії на верхній межі свого поширення, що проявляється у збільшенні площі популяцій. Очевидно, це пов'язано зі сприятливим для *S. cordatum* характером кліматичних змін, що відбуваються останнім часом.

Досліджено також популяцію *S. cordatum* на північно-східній межі поширення – у м. Львів на висоті 310 м н.р.м. (див. вкладку, рис. 2.21, 2.22).

Дана популяція знаходиться у несприятливих еколого-ценотичних умовах і піддається антропогенному впливу.

Виявлено посилення антропогенного навантаження у цій популяції. За останні роки вона все більше потерпає від інтенсивного витоптування, скошування та згрібання трави, що може призвести до її зникнення.

Встановлено, що за час, що минув, площа популяції *S. cordatum* у Львові зменшилась утричі, щільність генеративних рамет, їх висота і маса – у 2 рази (табл. 2.7), а також істотно зменшилась площа і кількість клонів. Чисельність генеративних особин коливається всього від 10 до 20 шт. у різні роки. Причиною деградації цієї популяції став регулярний антропогенний вплив.

До ознак-маркерів загрозливого стану популяцій *S. cordatum* у гірському і рівнинному субареалах належать: низька участь генеративної групи або її відсутність, зниження розмірів і чисельності клонів, значне зменшення площі популяції, істотне зниження щільності рамет і їх невисокі біометричні показники, а також пригнічення вегетативного розростання. Ці всі ознаки ми бачимо у досліджуваній популяції у Львові.

Для таких рівнинних популяцій монтанних видів, як в *S. cordatum*, потрібно застосовувати біотопну охорону, яка передбачає запобігання порушенню невеликих вразливих оселищ виду. Цього можна досягти шляхом створення резерватів місцевого значення.

Охорона популяцій *S. cordatum* у рівнинному субареалі, посприяла б збереженню регіонального біорізноманіття і генофонду цього виду на межі поширення.

Можна зробити висновок, що антропогенний вплив за час, що минув (17 років), призвів до значного погіршення індивідуально-групових показників досліджуваної популяції *S. cordatum* у Львові, що може призвести до її зникнення.

На верхній межі поширення *S. cordatum* характеризується порівняно високими індивідуальними та груповими параметрами протягом тривалого часу і здатний до експансії, що дозволяє йому вижити в довготерміновій перспективі.

Як бачимо, перспективи популяцій *S. cordatum* залежать від багатьох чинників. Найвразливішими до антропопресії є малі за площею та чисельністю рівнинні популяції живокосту серцелистого, які перебувають у несприятливих еколого-ценотичних умовах.

Зміни фенологічного розвитку у гірській і рівнинній частинах ареалу.

Живокіст серцелистий за характером фенологічного розвитку у річному циклі належить до групи коротковегетуючих, а саме до типу весняно-ранньолітньо-зелених рослин з періодом літньо-осінньо-зимового спокою, тобто є геміефемероїдом (Борисова, 1972).

Встановлено, що на початку періоду спостережень у рівнинних оселищах вегетація *S. cordatum* починалася у квітні, а в гірських – у травні-червні, що пов'язане із висотним температурним градієнтом.

Зараз вегетація починається раніше: у горах – у квітні-травні, а на рівнині – в березні-квітні, що пов'язане з кліматичними змінами.

Живокіст серцелистий раніше цвів у квітні-липні (в умовах рівнини – у квітні-травні, а в горах – у травні-липні). Зараз цвіте у горах тільки у травні-червні, тобто терміни цвітіння тут зсунулись за час, що минув.

Якщо у 1997 році у зеленівільховому криволіссі 6 липня спостерігалось масове цвітіння *S. cordatum*, то у 2017 р. воно відбувалося вже 8 червня, тобто терміни цвітіння зсунулись приблизно на місяць.

Виняток становлять поодинокі локуси, які найдовше перебували під снігом. Наприклад, 4 липня 2015 р. у криволіссі вільхи на схилі г. Пожижевська на висоті 1480 м н.р.м. у такому локусі клон ще зазнавав розпалу цвітіння, хоча на прилеглих ділянках надземна частина майже всіх рослин *S. cordatum* вже відмерла, оскільки вони відцвіли ще до середини червня. Тому терміни цвітіння істотно залежать від тривалості залягання снігу.

Після закінчення плодоношення досить швидко відмирають суцвіття, а пізніше й решта надземних органів рослин *S. cordatum*. Потім (у кінці липня або на початку серпня) можуть з'являтися слабкорозвинені поодинокі вегетативні пагони, представлені одним-двома листками.

У карпатських популяціях, розташованих нижче 900 м н.р.м., надземні органи *S. cordatum* на початку періоду спостережень відмирали здебільшого у червні. Вище у горах, в межах 950-1550 м н.р.м. вегетація в основному закінчувалась у липні. На верхній межі поширення (1600-1800 м н.р.м.) до середини липня надземна частина рослин повністю відмирала.

Тепер у більшості гірських популяцій вегетація закінчується у червні (окрім верхньої межі поширення). У рівнинних популяціях відмирання надземної частини як раніше, так і зараз відбувається у червні.

Встановлено, що тривалість вегетаційного періоду *S. cordatum* у гірських і рівнинних оселищах є різною. Відомо, що у високогір'ї у зв'язку зі стислими термінами вегетації темпи сезонного розвитку значно прискорені. У горах середня тривалість вегетаційного періоду виду становить: на верхній межі поширення (тобто на границі альпійського і субальпійського поясів) – 1,5, у зоні криволісся – 2, у лісовій смузі – 2,5 місяці. На суміжних рівнинних територіях вегетація живокосту серцелистого починається найраніше і триває в середньому 2,5 місяці.

Отже, за 20 років відбулися істотні зміни фенологічного розвитку *S. cordatum*, особливо у гірському субареалі.

2.9. КЛІМАТОГЕННІ ЗАГРОЗИ ПОПУЛЯЦІЯМ ХІОНОФІЛЬНИХ ФІТОЦЕНОЗІВ

Хіонофільні фітоценози – це угруповання рослин, основною особливістю яких є чітка приуроченість до місць з тривалим заляганням снігу – сніжників.

Саме поняття “сніжник” (англ. snow patch, snowfield, snow bank тощо) має декілька тлумачень:

З геоморфологічної точки зору – це накопичення снігу та фірну, котрі лежать на поверхні довше, ніж інший сезонний сніговий покрив (Demek, 1987).

В контексті альпійської рослинності сніжниками прийнято називати оселища хіонофільних видів. За увесь період досліджень їх називали по-різному. Зокрема:

“снігова пляма” (snow patch, Harsberger 1929);

“снігова кишень” (snow pocket, Braun-Blanquet, 1932);

“снігове ложе” (snow bed, Gjærevoll, 1956, польською “wyleżysko” або “wyleżysko śnieżne” (Szafer W., 1962));

“сніговий насип” (snow bank, (Billings and Bliss, 1959);

та “сніжник” (snowfield, McDougall, 1982).

Тобто це місця в яких 6-8 місяців на рік і довше лежить сніг – власне це і є оселища хіонофільних видів. Такі оселища розташовані головним чином у захищених від вітру місцях на північних схилах високих гір, куди меншою мірою потрапляє пряме сонячне проміння. Товща снігу на цих ділянках є найбільшою в кінці зими, може сягати кількох метрів і залишатися від декількох місяців до кількох років. (Мала гірнича..., 2004.; Berrisford, 1991).

Вплив снігу на рослинність був добре вивчений і розділений на чотири фактори (Helm, 1982; Harvey A.J. 2003):

1. Ізоляція (відособленість) рослинності;

2. Скорочений вегетаційний період;

3. Обмежений ресурс необхідної кількості талих вод влітку;

4. Рух ґрунту (зсуви, осипи, соліфлюкція). В окремі періоди субстрат в оселищах перенасичений вологою і під дією гравітаційних сил може сповзати по схилах.

Взаємодія цих факторів сприяє тому, що рослинність сніжників дуже своєрідна, має бідний видовий склад і, в той же час, значна частина цих видів рослин є рідкісними, ендемічними та реліктами льодовикової доби (Малиновський, 1980). Особливістю умов оселищ хіонофільних видів є низькі річні температури повітря, нетривалий вегетаційний період, майже несформовані ґрунти, а також значна кількість вологи у вигляді снігу, що

накопичений у зимовий період, та специфічний режим його танення протягом весняно-літнього періоду.

У межах Українських Карпат, згідно з оселищною концепцією збереження біорізноманіття та Національним каталогом біотопів України (2018), оселища (біотопи) видів хіонофільних угруповань класифікують (в дужках класифікація за Європейською системою інформації про природу (EUNIS – European nature information system)), як:

T4.1.1 Присніжникові трав'яні біотопи (EUNIS: E4.1. Vegetated snow-patch / Рослинність сніжників);

T4.1.2 Мохові альпійські луки (EUNIS: E4.1. Vegetated snow-patch / Рослинність сніжників);

Ч10.6.1 Вербові стелюхи на силікатах (EUNIS: F2.1. Subarctic and alpine dwarf willow scrub / Субарктичні і альпійські угруповання карликових верб);

Ч10.6.2 Вербові стелюхи на карбонатах (EUNIS: F2.1. Subarctic and alpine dwarf willow scrub / Субарктичні і альпійські угруповання карликових верб).

K1.2a Дрібноуламкові осипища силікатовмісних порід Карпат (EUNIS: H2.31 Alpine siliceous scree / Альпійські осипища силікатних порід; H2.32. Medio-European upland siliceous scree / Середньоєвропейські силікатні кам'яні осипища на височинах. H2.5 Acid siliceous scree of warm exposures / Кислі силікатні осипища теплих експозицій).

Дослідженням хіонофільних угруповань та окремих видів-хіонофілів в Українських Карпатах займались Дейл М. (Deyl, 1940), Запалович Г. (Zapałowicz, 1906, 1908, 1911), Павловський Б. (Pawłowski, 1972), Малиновський К.А., Крічфалушій В.В., (Малиновський, 1980, Малиновський, Крічфалушій, 2002), Кобів Ю.Й. (Кобів та ін., 2009), Жилиєв Г.Г. (Жилиєв, 1984), Брадїс Є.М. та Зап'ятова О.О. (Брадїс, Зап'ятова, 1954) та інші. Добре опрацьованим питанням в Українських Карпатах є флористичний склад угруповань і частково їх екологічні умови, а багаторічні спостереження за структурою і динамікою популяцій рослин внаслідок змін середовища існування ґрунтовно не проводились.

Об'єктами досліджень були обрані популяції рослин оселищ хіонофільних угруповань Українських Карпат: *Cerastium cerastoides* (L.) Britton, *Gnaphalium supinum* L., *Luzula alpinopilosa* (Chaix) Breistr., *Poa deylii* Chrtek I. Jirásek, *Saxifraga carpatica* Sternb., *Soldanella hungarica* Simonk., *Veronica alpina* L.. Модельна дослідна ділянка розташована на висоті 1930 м н.р.м., пн.-сх. схил г. Бребенескул (Чорногора, Українські Карпати).

Дослідження проєктивного покриття і щільності проводили на стаціонарних ділянках, розділених на 40 квадратів по 0,5×0,5 м, загальною площею 10 м², закладених більш-менш рівномірно по всій досліджуваній

території. Проективне покриття визначали за допомогою методики квадрат-сітки (Ярошенко, 1969), розміром $0,5 \times 0,5$ м, розділеної на дрібніші квадрати 10×10 см. Щільність визначали за чисельністю особин на квадратний метр площі у межах дослідних ділянок.

Чітка прив'язка до місць тривалого залягання снігу зумовила необхідність у проведенні аналізу таких метеорологічних даних, як: висоти снігу, температури повітря та сум ефективних температур. З досліджень на основі метеоданих за період 2003-2022 рр. можна зробити висновок, що основне снігонакопичення відбувається в першому кварталі кожного року. Попри значні коливання в окремі роки і місяці, за цей період спостерігалось збільшення середньомісячних показників снігонакопичення по усіх місяцях і, загалом, кількість твердих опадів у зимові місяці зростає (рис. 2.23).

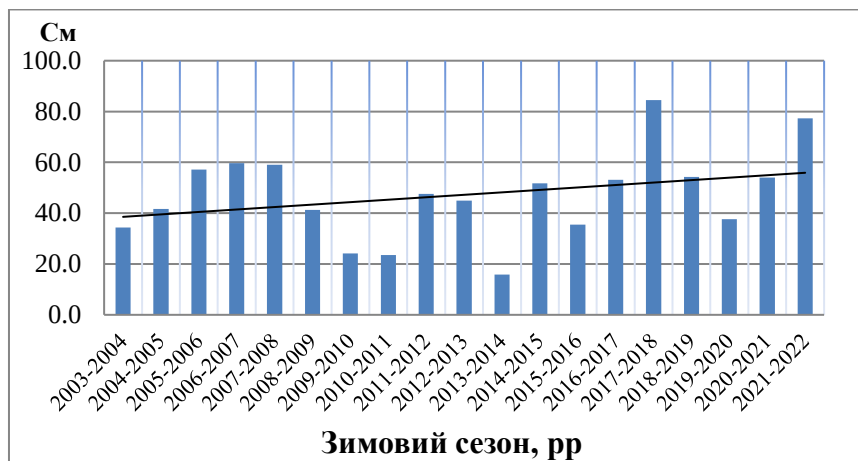


Рис. 2.23. Середня глибина снігового покриву в околицях ВБС “Пожижевська” (Дані Сніголавинної станції “Пожежевська”).

Водночас, спостерігаємо значне збільшення середніх річних температур повітря, що добре видно на графіку (рис. 2.24), і суттєве підвищення суми ефективних температур (вище 7°C на висоті 1450 м н.р.м., що відповідає сумі ефективних температур вище 5°C на контакті субальпійського й альпійського поясів на висоті 1750-1800 м н.р.м.), а саме: від $388-604^{\circ}\text{C}$ – у **1981-85 рр.** до $686-953^{\circ}\text{C}$ – у **2010-21 рр.** Це потепління сприяло істотному збільшенню тривалості вегетаційного сезону у високогір’ї і суттєво вплинуло на динаміку щільності та проективного покриття видів рослин на моніторингових трансектах.

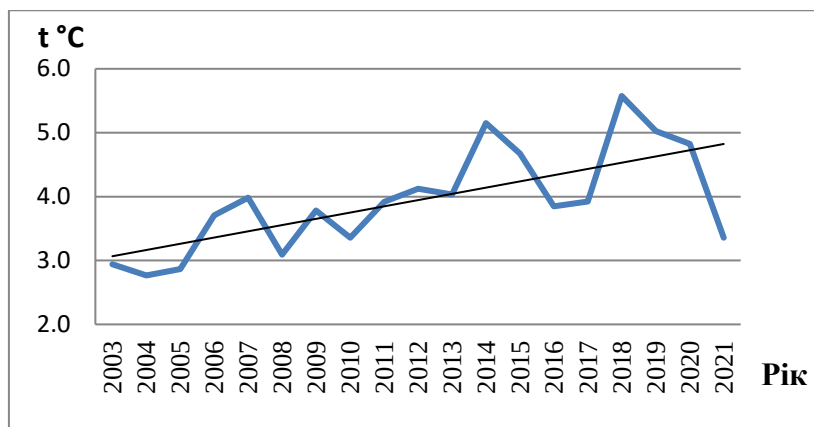


Рис. 2.24. Середня річна температура повітря в околицях ВБС “Пожижевська” (Дані Сніголавинної станції “Пожежевська”).

Під час досліджень на пн.-сх. схилі г. Бребенескул на висоті 1930 м н.р.м за останнє десятиріччя спостерігаємо істотні зміни в оселищах хіонофільних видів рослин. Оселище, в якому проводили дослідження, умовно було поділене на три частини: периферійну – на якій сніг танув найшвидше (червень); центральну – в якій снігонакопичення було найбільше, і остаточне танення снігу припадало на серпень; і проміжну – між периферійною і центральною частинами.

За результатами досліджень встановлено, що зменшення проєктивного покриття таких видів Червоної книги, як *Cerastium cerastoides*, – відбулося на усій площі, а *Saxifraga carpatica* Sternb. – в проміжній частині і на периферії (табл. 2.8). Незначне збільшення проєктивного покриття *S. carpatica* відбулося лише в центральній частині оселища. Для цих видів притаманне зниження показників життєвості (величини особин, площі листової пластинки тощо), проте у популяції *S. carpatica* майже втричі відбувається зростання щільності особин з 2008 р. (21,7 ос/м²) до 2017 р. (57,3 ос/м²) і зниження до 42,7 ос/м² у 2019 р. (рис. 2.25) на фоні неістотного зростання його проєктивного покриття у центральній частині оселища з 1,4% у 2009 р. до 1,7% у 2019 р.

Відзначено постійне збільшення проєктивного покриття *Poa deylii* у центральній частині оселища (див. вкладку, рис. 2.26) і, водночас, його зменшення в проміжній частині, а також на периферії в останній рік спостереження (табл. 2.8). У дернинах *P. deylii* з’являються прогалини, які займають інші види рослин: *Luzula spadicea*, *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv., *Soldanella hungarica* тощо. Схожа ситуація притаманна для популяції *Veronica alpina* – при загальному збільшенні проєктивного покриття відбувається його поступове зменшення на периферії і стрімке зростання в проміжній частині оселища. В центральній частині цей вид не трапляється взагалі.

Таблиця 2.8

**Проективне покриття видів в оселищі хіонофільних угруповань
на пн.-сх. схилі г. Бребенескул, 1930 м н.р.м.**

Вид	Рік	Частина оселища			Загалом
		Центральна	Проміжна	Периферія	
<i>Cerastium cerastoides</i>	2009	10,1	+	1,1	5,6
	2011	15,0	+	1,2	8,2
	2013	16,8	+	0,9	9,1
	2015	11,4	+	0,4	6,1
	2017	8,2	+	0,1	4,3
	2019	6,3	+	+	3,3
<i>Saxifraga carpatica</i>	2009	1,4	3,9	0,4	1,7
	2011	2,0	1,9	0,2	1,5
	2013	1,4	0,7	0,1	1,0
	2015	1,6	0,6	+	1,0
	2017	1,7	0,3	+	1,0
	2019	1,7	0,2	+	0,9
<i>Poa deylii</i>	2009	11,0	18,6	24,8	16,1
	2011	18,2	30,9	29,3	23,8
	2013	18,3	39,9	33,9	27,1
	2015	26,3	52,1	36,8	34,8
	2017	34,0	54,4	37,3	39,4
	2019	41,0	51,8	32,3	41,3
<i>Veronica alpina</i>	2009	-	0,2	3,6	1,0
	2011	-	0,1	4,4	1,1
	2013	-	+	2,6	0,7
	2015	-	0,6	2,2	0,7
	2017	-	1,0	2,4	0,8
	2019	-	3,4	2,1	1,3
<i>Luzula spadicea</i>	2009	-	+	13,5	3,4
	2011	+	0,8	15,7	4,1
	2013	+	0,3	17,5	4,5
	2015	+	0,8	15,9	4,2
	2017	0,2	1,2	18,1	4,8
	2019	0,7	2,1	18,2	5,4
<i>Soldanella hungarica</i>	2009	-	+	0,1	+
	2011	-	+	0,1	+
	2013	-	+	0,3	0,1
	2015	+	0,1	0,6	0,2
	2017	+	0,1	1,0	0,3
	2019	0,4	0,4	2,3	0,9
<i>Gnaphalium supinum</i>	2009	-	-	+	+
	2011	-	-	+	+
	2013	+	+	0,1	+
	2015	+	+	0,1	+
	2017	+	0,3	0,2	0,1
	2019	0,2	1,1	0,4	0,5

Примітки.

+ – незначний відсоток (< 0.1%)

- – вид відсутній

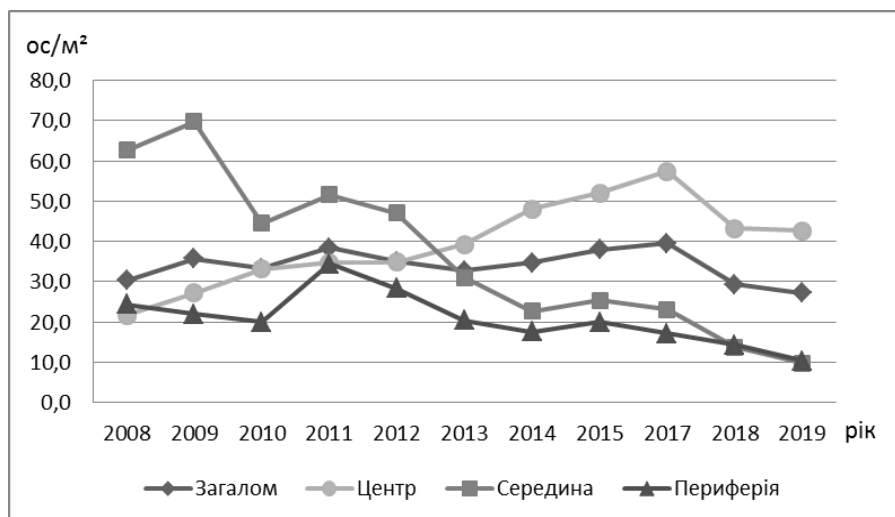


Рис. 2.25. Зміна щільності популяції *Saxifraga carpatica* Sternb. (пн.-сх. схил г. Бербенеска, 1930 м н.р.м.).

У перші роки спостережень (з 2008 року) *Soldanella hungarica* і *Gnaphalium supinum* на дослідних ділянках лише одинично траплялися по периферії оселища, проте за сприятливих кліматогенних змін умов існування поступово поширилися по всій площі. З 2015 року стрімко зростає кількість цих видів особливо за рахунок периферійної частини, де на 2019 р. щільність *G. supinum* сягає 16,4 ос/м² (рис. 2.27), а *S. hungarica* – 21,2 ос/м² (рис. 2.28). Зростання щільності відображається і на проєктивному покритті, яке постійно збільшується (табл. 2.8). Ріст показників щільності і проєктивного покриття цих видів зумовлене передусім збільшенням вегетаційного періоду внаслідок скорочення тривалості залягання снігу.

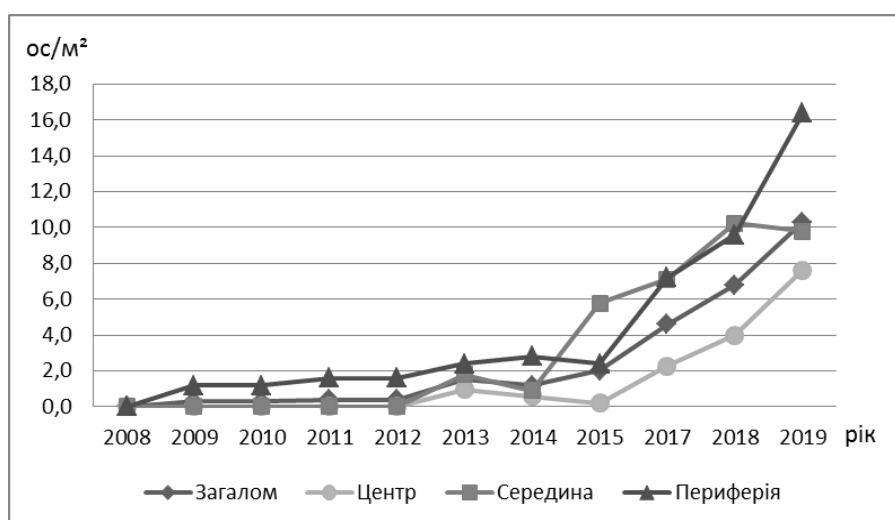


Рис. 2.27. Зміна щільності популяції *Gnaphalium supinum* L. (пн.-сх. схил г. Бербенеска, 1930 м н.р.м.).

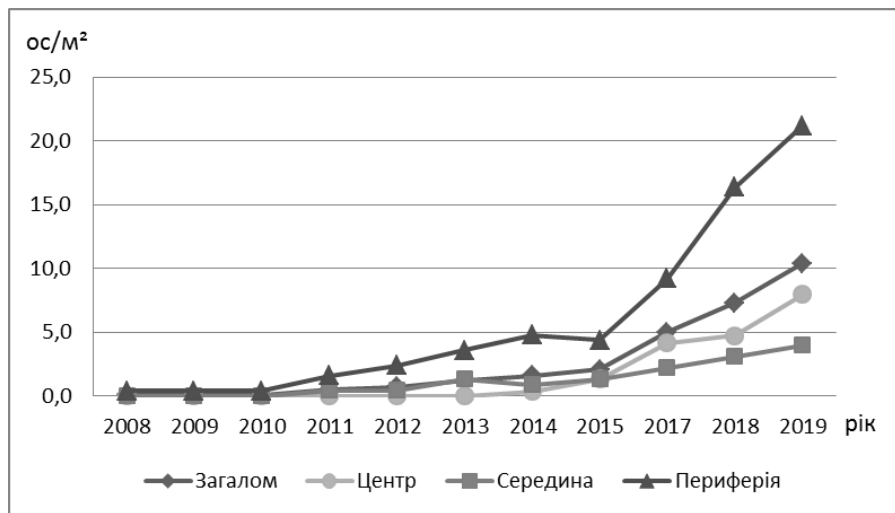


Рис. 2.28. Зміна щільності популяції *Soldanella hungarica* Simonk. (пн.-сх. схил г. Бербенеска, 1930 м н.р.м.).

Стосовно динаміки змін вікової структури таких видів Червоної книги, як *Saxifraga carpatica* та *Cerastium cerastoides*, то для обох видів спостерігається зменшення кількісних показників підросту (табл. 2.9). Для *S. carpatica* кількість підросту за період дослідження зменшилась у більш ніж два рази, а для особин у дорослих вікових станах зменшення було незначне, проте значно збільшилась частка особин постгенеративних вікових станів. У *Cerastium cerastoides* спостерігаємо старіння популяції. За десять років спостережень відбувається практично повне зникнення підросту – з 16,3 до 0,4 ос/м², на фоні зростання частки постгенеративних особин – з 3,8 до 9,5 ос/м².

Коливання глибини снігового покриву в зимовий період в оселищах хіонофільних угруповань є чинником флуктуацій популяційних параметрів окремих видів, а не фактором загроз їхньому існуванню. Деякі види не витримують надто потужного шару снігу і в багатосніжні зими частково відмирають, створюючи умови для колонізації інших видів.

Основним фактором загроз для облігатних хіонофілів є тенденція до зменшення тривалості залягання снігу, збільшення тривалості вегетаційного сезону, відсутність регулярного надходження талих вод, а також перерозподіл опадів протягом вегетаційного сезону. Зокрема, збільшення кількості опадів в період активного танення сніжників у травні і червні сприяє швидшому таненню снігових мас сніжників, оголенню ґрунту на периферії оселища, ранньому початку вегетації видів-хіонофілів, які мають нетривалий вегетаційний період, і водночас колонізація нових місцезростань видами з тривалішим вегетаційним періодом розвитку. Відбувається витіснення видів-хіонофілів з периферії до проміжної частини сніжника, тим самим зменшуючи площі, сприятливі їхньому розвитку. Це

ілюструють зміни проєктивного покриття (табл. 2.8), а також демонструє наведена нижче схема (рис. 2.29). Водночас, значні збільшення температур повітря у літні місяці і першій половині осені негативно відбиваються на розвитку досліджуваних видів у проміжних ділянках оселища, які також починають заростати видами-конкурентами, відтісняючи хіонофіли далі до центру оселища, де умови наразі ще сприяють їхньому збереженню.

Таблиця 2.9

**Динаміка вікової структури та щільності популяцій
Saxifraga carpatica Sternb. та *Cerastium cerastoides* (L.) Britton**
(над рискою – щільність особин/м², під рискою – %)

Рік	Підріст			Загальна щільність підросту, ос./м²	Дорослі вікові стани						Загальна щільність дорослих особин, ос./м²
	p	j	im		v	g₁	g₂	g₃	ss	s	
Saxifraga carpatica											
2009	<u>3,2</u> 28,1	<u>1,9</u> 16,7	<u>6,3</u> 55,2	11,4	<u>12,9</u> 46,9	<u>8,0</u> 29,1	<u>4,4</u> 16,0	<u>0,9</u> 3,3	<u>1,2</u> 4,3	<u>0,1</u> 0,4	27,5
2011	<u>4,0</u> 31,7	<u>2,1</u> 16,7	<u>6,5</u> 51,6	12,6	<u>13,7</u> 46,0	<u>10,0</u> 33,5	<u>4,4</u> 14,8	<u>0,5</u> 1,7	<u>1,1</u> 3,7	<u>0,1</u> 0,3	29,8
2013	<u>1,2</u> 10,8	<u>4,8</u> 43,2	<u>5,1</u> 46,0	11,1	<u>7,4</u> 32,4	<u>7,6</u> 33,3	<u>4,8</u> 31,1	<u>1,6</u> 7,0	<u>1,2</u> 5,3	<u>0,2</u> 0,9	22,8
2015	<u>0,5</u> 4,9	<u>3,4</u> 33,7	<u>6,2</u> 61,4	10,1	<u>12,0</u> 42,2	<u>7,9</u> 27,8	<u>6,1</u> 21,5	<u>0,7</u> 2,5	<u>1,3</u> 4,6	<u>0,4</u> 1,4	28,4
2017	–	<u>2,7</u> 33,3	<u>5,4</u> 66,7	8,1	<u>11,9</u> 37,7	<u>10,3</u> 32,7	<u>6,7</u> 21,3	<u>1,2</u> 3,8	<u>1,0</u> 3,2	<u>0,4</u> 1,3	31,5
2019	–	<u>0,9</u> 17,3	<u>4,3</u> 82,7	5,2	<u>7,6</u> 34,5	<u>6,6</u> 30,0	<u>5,3</u> 24,1	<u>0,4</u> 1,8	<u>2,0</u> 9,1	<u>0,1</u> 0,5	22,0
Cerastium cerastoides											
2009	<u>1,4</u> 8,6	<u>9,5</u> 58,3	<u>5,4</u> 33,1	16,3	<u>3,6</u> 46,2	<u>0,8</u> 10,3	<u>1,7</u> 21,8	<u>1,4</u> 17,9	<u>0,3</u> 3,8	–	7,8
2011	<u>3,1</u> 10,2	<u>6,1</u> 20,1	<u>21,1</u> 69,7	30,3	<u>3,8</u> 44,2	<u>1,6</u> 18,6	<u>2,2</u> 25,6	<u>0,7</u> 8,1	<u>0,1</u> 1,2	<u>0,2</u> 2,3	8,6
2013	<u>1,6</u> 15,2	<u>3,9</u> 37,2	<u>5,0</u> 47,6	10,5	<u>5,8</u> 45,0	<u>2,2</u> 17,0	<u>3,7</u> 28,7	<u>1,0</u> 7,7	<u>0,1</u> 0,8	<u>0,1</u> 0,8	12,9
2015	<u>1,3</u> 13,4	<u>4,8</u> 49,5	<u>3,6</u> 37,1	9,7	<u>3,4</u> 31,5	<u>1,4</u> 13,0	<u>4,1</u> 37,9	<u>1,2</u> 11,1	<u>0,6</u> 5,6	<u>0,1</u> 0,9	10,8
2017	<u>3,8</u> 55,9	<u>2,4</u> 35,3	<u>0,6</u> 8,8	6,8	<u>4,8</u> 39,7	<u>1,6</u> 13,2	<u>3,5</u> 28,9	<u>1,4</u> 11,6	<u>0,3</u> 2,5	<u>0,5</u> 4,1	12,1
2019	–	<u>0,1</u> 25,0	<u>0,3</u> 75,0	0,4	<u>5,9</u> 46,5	<u>1,2</u> 9,4	<u>3,6</u> 28,3	<u>0,8</u> 6,3	<u>1,0</u> 7,9	<u>0,2</u> 1,6	12,7

Схема заростання оселищ хіонофільних угруповань

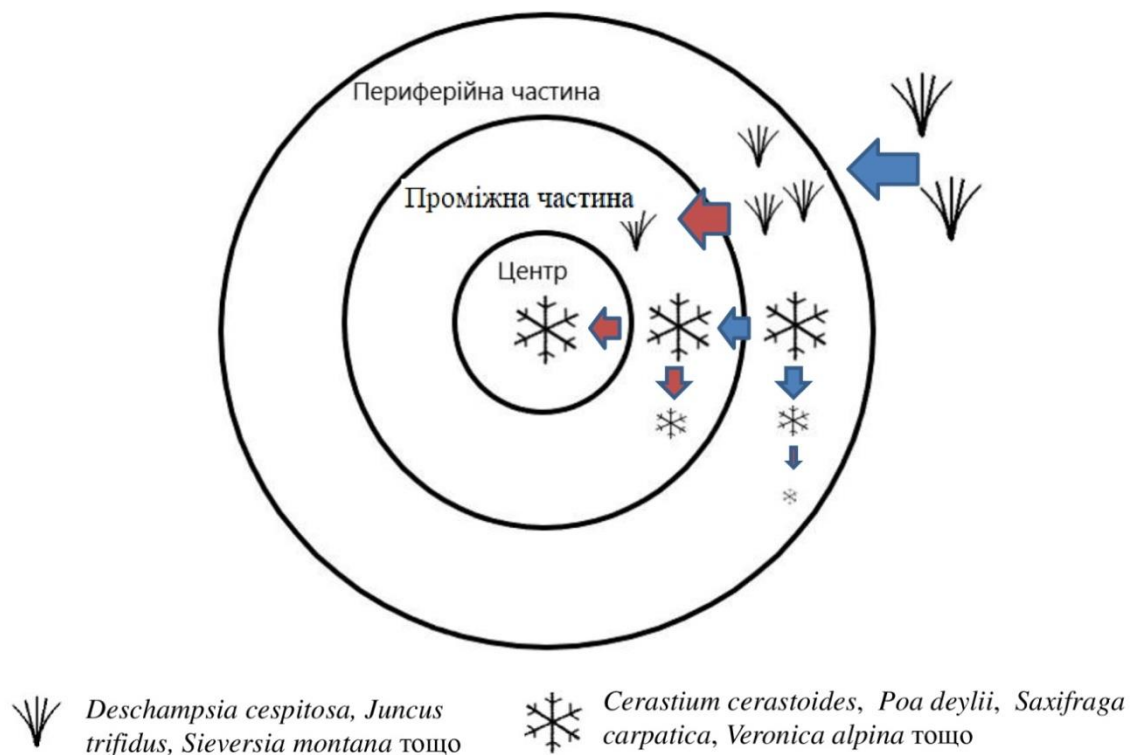


Рис. 2.29. Схема заростання оселищ хіонофільних угруповань внаслідок змін середовища існування.

Швидка позитивна динаміка мезохіонофільних видів і, водночас, негативні зміни популяцій облігатних хіонофілів, що притаманне протягом останніх десяти років, – свідчать про інтенсивні сукцесійні зміни під впливом збільшення вегетаційного періоду внаслідок скорочення тривалості залягання снігового покриву на території хіонофільних фітоценозів, і зумовлене сучасними змінами клімату.

Збільшення проєктивного покриття у центральній і проміжній частині оселища таких видів, як *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum*, *Soldanella hungarica*, *Luzula spadicacea* вказують на швидкі трансформаційні процеси усередині хіонофільних угруповань, які на даний час є сприятливими для видів-мезохіонофілів, що виживають і є конкурентноздатними за збільшеного вегетаційного періоду, і несприятливими для облігатних хіонофілів, що приурочені до площ під тривалим і глибоким сніговим покривом – *Cerastium cerastoides* і *Saxifraga carpatica*.

РОЗДІЛ 3.

АУТ- І ДЕМЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ РАРИТЕТНИХ ВИДІВ РОСЛИН ЗА ПЕСИМАЛЬНИХ УМОВ ІСНУВАННЯ

3.1. ТЕМПИ РОЗВИТКУ І ЖИТТЄВІСТЬ ОСОБИН У ПОПУЛЯЦІЯХ В ОПТИМУМІ ТА ПЕСИМУМІ

Дослідження, які поєднують популяційний аналіз за ознаками онтогенетичної та вікової структури з життєвістю особин і віталітетом популяцій, присвячені багатьом видам рослин різноманітних життєвих форм (Жиляєв, 2005а; Жукова, Зубкова, 2016; Злобин, Скляр, Клименко, 2013; Коваленко, 2016; Малиновський та ін., 1998; Мінарченко, 2007; Олейникова, 2014; Царик, Малиновський та ін., 2001; Царик, Жиляєв та ін., 2004; Ценопопуляції..., 1976; 1988; Klymenk, Kovalenko, 2016). Проте питання залежності між темпами розвитку і життєвістю особин у популяціях залишаються ще недостатньо вивченими. Це зумовлене методичними причинами, адже розкриття цієї проблеми потребує детальних онтогенетичних досліджень на основі багаторічних спостережень за фіксованими особинами, які розвиваються за різноманітних умов середовища – в широкому діапазоні множини сприятливих і несприятливих абіотичних, біотичних і антропогенних чинників на різних етапах життєвих циклів. Водночас, такі дані є важливими для з'ясування механізмів динаміки популяцій за мінливих умов середовища їхнього існування. Для рідкісних видів значний практичний екологічний інтерес представляють ці питання на індивідуальному й популяційному рівні за різноманітних природних і антропогенних загроз.

Попередніми онтогенетичними дослідженнями у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Карпат встановлено низку особливостей темпів розвитку й життєвості особин залежно від умов середовища у діапазоні умов від оптимальних до критичних (Кияк, 2012, 2013). Однак аспектам зміни життєвості особин залежно від варіантів їхнього онтогенезу було приділено ще недостатньо уваги (Білонога, 2002; Кияк, 2014).

Особливої ваги щодо використання у природоохоронному менеджменті повинні надати відомості про особливості життєвості особин на різних етапах життєвих циклів і роль їхнього вкладу у життєздатність популяцій. Тому є істотна потреба в результатах тривалих демографічних досліджень (Ramula, Dinnétz, Lehtilä, 2009). Загалом, прогноз у природоохоронній практиці щодо динаміки популяцій можливий лише за наявності даних з аутокології видів, зокрема їх онтогенезу (Matthies, 2000).

Розвиток особин у популяціях різної стратегії.

Залежність між темпами розвитку і життєвістю особин у популяціях видів рослин необхідно розглядати передусім з позицій їхніх життєвих форм, стратегій і способів розмноження. Параметри росту, розвитку та репродукції особин залежать від життєвої форми видів і еколого-ценотичних умов існування, але у значній мірі вони є видоспецифічними (Малиновський, Білонога, 2003). Темпи росту й розвитку, швидкість досягнення репродуктивної фази в онтогенезі, інтенсивність генеративного й вегетативного розмноження, – це ознаки, які кардинально відрізняються у видів різної стратегії: конкурентів, стрес-толерантів і рудералів (Мінарченко, 2007; Царик, Жилияєв та ін., 2004).

Стратегії у межах виду в різних популяціях, які існують за відмінних умов, наприклад, на різних висотних рослинних поясах, можуть змінюватися (Царик, Малиновський та ін., 2001). Так, у субальпійському поясі, а також нижній частині альпійського поясу для *Rhododendron myrtifolium* притаманна конкурентна стратегія. Тут рододендронники поширені на значних площах з великим проективним покриттям і роллю *R. myrtifolium* як домінанта й едифікатора. Із збільшенням висоти над рівнем моря в альпійському поясі стратегія *R. myrtifolium* змінюється з конкурентної на стрес-толерантну. Зменшуються проективне покриття, інтенсивність генеративного і вегетативного розмноження й усі показники життєвості. Фітоценотична позиція знижується до асектаторної.

У іншому випадку, наприклад, у популяції аркто-альпійського виду *Carex curvula* за песимізації абіотичних умов існування внаслідок кліматичних змін, на нижній висотній межі поширення, на г. Драбини, 1850 м н.р.м., відзначається набування характерних ознак стрес-толерантної стратегії – повільні темпи росту й розвитку, мала репродуктивна здатність, зниження ценозоутворюючої позиції від субедифікатора до асектатора. У цій популяції протягом двадцятилітнього періоду (1999-2019 рр.) спостерігалось поступове зменшення її чисельності – з 896 до 269 особин. Найбільш негативні зміни відбулися за останні 10 років. Значні зміни притаманні у молодій та генеративній частинах вікового спектру. Відсоток віргінільних рослин у структурі популяції зменшився з 64% до 25%. Частка генеративних особин у ценопопуляції зменшилась з 16% до 3%. Усі показники життєвості (висота пагонів, горизонтальна проекція, кількість генеративних пагонів, урожайність насіння) генеративних рослин зменшилися в усіх локусах. Якщо на початку спостережень висота генеративних особин сягала в середньому 36 см, то в останні роки вона становила лише 15-20 см. Кількість генеративних пагонів на генеративній особині середнього віку спочатку (до 2015 р.) зменшилась з 8 до 2-3. А з 2016 року генеративні рослини середнього віку повністю відсутні у

популяції. Молоді та старі генеративні особини за останні роки сформували не більше одного генеративного пагону.

Водночас, для популяцій цього виду в центральній частині Чорногори на більших висотах, за еколого-ценотичного оптимуму, де вид займає позиції домінанта й едифікатора, притаманні ознаки конкурентної стратегії та вища життєвість (Кияк, 2013).

Загалом, у різних видів навіть у межах одної ценопопуляції в різних внутрішньопопуляційних складових стратегія й життєвість особин може змінюватися, однак не кардинально. Притаманним є набування вторинних стратегій, перехідних властивостей або поєднання ознак суміжних типів стратегій, зокрема K-S і S-R.

Життєвість особин на різних етапах життєвого циклу.

Темпи онтогенезу й життєвість особин мають свої взаємопов'язані особливості на різних етапах життєвого циклу. Часом їх можна деталізувати для кожного вікового стану. Це найкраще прослідковується у особин насінневого походження.

В особин з високою, середньою і низькою життєвістю потреби до екологічних умов неоднакові та змінюються під час їх онтогенезу. Потенції життєвості особини закладаються у значній мірі уже в насініні (Жиляєв, 2015; Falińska, 2002). Перевагою великого насіння є його краще виживання за несприятливих умов (Manning, Houston, Evans, 2009). Водночас, встановлено здатність насіння низької життєвості до тривалого збереження своєї схожості (Жиляєв, 2015). Однак особливості реалізації регенераційних ніш видами різної репродуктивної стратегії, зокрема у високогірних фітоценозах, потребують різнофакторного аналізу й подальших досліджень (Viard-Crétat et al., 2011).

Репродуктивний потенціал залежить від біомаси особин (Злобин, Скляр, Клименко, 2013; Falińska, 2002). Чим більша їхня фітомаса, тим більше енергії може бути спрямовано на формування репродуктивних органів. Однак така залежність є чіткою у період, починаючи від початку генеративної фази в онтогенезі до досягнення особинами піку своєї життєвості за ознаками інтенсивності росту та розвитку. Найвище репродуктивне зусилля притаманне у генеративних середньовікових особин. З віком, у стані старої репродуктивної особини, навіть за великої фітомаси репродуктивне зусилля зменшується. Таким чином, воно відрізняється не лише залежно від фітомаси, але й від віку особин, що характерне передусім у видів моноцентричних і неявнополіцентричних біоморф, для яких превалює генеративне розмноження (*Ranunculus thora*, *Primula halleri*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Festuca carpatica*, *Heracleum carpaticum*, *Pedicularis hacquetii*, *Poa deyllii*).

Для вегетативно активних видів високогір'я Карпат різних типів біоморф вегетативне розмноження внаслідок дезінтеграції цілісної особини

на окремі партикули найбільш притаманне у середньовіковому або старому генеративному стані. Така особливість розмноження характерна для довго-, короткочореневищних і повзучих трав (*Leontopodium alpinum*, *Doronicum clusii*, *Ptarmica tenuifolia*, *Saussurea alpina*, *Senecio carpaticus*, *Cerastium cerastoides*), а також для сланких чагарничків (*Rhododendron myrtifolium*, *Loiseleuria procumbens*, види роду *Salix*). Найбільш життєздатне вегетативне потомство формується під час партикуляції середньовікових генеративних особин. У цьому випадку притаманний найвищий ступінь омолодження потомства й, окрім цього, реалізується найвища варіабельність шляхів онтогенезу партикул.

Під час партикуляції генеративних середньовікових особин, що призводить до вегетативного розмноження, життєвість материнських особин є визначальною щодо подальшого вікового стану партикул (Малиновський, Білонога, 2003). Партикули особин високої життєвості можуть омолоджуватися до прегенеративного стану – переважно до іматурного або віргінільного. Інші набувають ознак молодих генеративних або зберігають середньовіковий генеративний стан. Партикули особин низької життєвості мають меншу здатність до омолодження. Формується менший відсоток іматурних і віргінільних партикул, а більша частина розвиваються як старі генеративні або субсенільні й сенільні.

Темпи онтогенезу і життєвість особин за сприятливих і несприятливих умов.

Загалом за сприятливих умов темпи онтогенезу особин високі, що зумовлює швидке проходження, зокрема, пререпродуктивних фаз (Кияк, 2013). Однак прискорений перехід до репродукції може зумовлювати два типові варіанти подальшого життєвого циклу таких особин. Вони істотно відрізняються й зумовлені передусім життєвістю особин.

В одному випадку – що притаманне для особин високої життєвості – репродуктивна фаза тривала й становить максимальну частку їхнього життєвого циклу (Кияк, 2014). В іншому випадку, якщо в особин порівняно низької життєвості настає фаза репродукції, вона призводить до їхнього виснаження й подальшого скорочення тривалості життєвого циклу в генеративній і постгенеративній фазах. Такий шлях розвитку притаманний у особин з малою кількістю нагромаджених поживних речовин у запасуючих органах. У цьому випадку може змінюватися тип життєвого циклу. Наприклад, монокарпічний життєвий цикл з відмиранням особин після першого цвітіння і плодоношення відзначається в *Heracleum carpaticum* (у популяції на г. Шпиці). Водночас, у інших популяціях для цього виду притаманний життєвий цикл полікарпічного багаторічника.

Прискорений перехід до генеративної фази, з наступним формуванням і збереженням високої життєвості протягом тривалого періоду більш притаманний для євритопних видів рудеральної або

конкурентної стратегії, ніж для рідкісних стрес-толерантів. За умов оголення ґрунту, наприклад, після локальних зсувів, у високогірних угрупованнях різко активується репродукція й збільшується життєвість особин, зокрема насіннєва продуктивність *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmelin, *Hypochoeris uniflora* Vill., *Gnaphalium norvegicum* Gunn., *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Phyteuma vagneri* та інших видів (Кияк, 2013). Аномально прискорений перехід до генерування, простимульований оголенням ґрунту і появою вільної ніші для розвитку насіннєвого потомства може призводити до формування неповноцінних суцвіть і нежиттєздатного насіння (*Leontopodium alpinum*, г. Драгобрат). У інших рідкісних видів (*Ranunculus thora*, *Saussurea alpina*) характерною ознакою прискореного розвитку і переходу до репродуктивного стану є їхня тимчасовість (Кияк, 1999, 2013). Переважно уже наступного року відбувається реверсія, припинення репродукції й повернення до попереднього або й нижчого рівня життєвості.

Помірно сприятливі умови зумовлюють високу тривалість як окремих вікових етапів, так і повного онтогенезу загалом. Однак для кожного етапу онтогенезу чинники, які зумовлюють життєвість особини, – різні. Тобто умови, необхідні для існування й певного рівня росту й розвитку особини (потенційні екологічні ніші) постійно змінюються під час її онтогенетичного розвитку. Найбільш відмінні вони між фазою підросту і середньовіковими генеративними особинами (Кияк, 2013).

Розвиток особин за вегетативного і генеративного розмноження.

Особини насіннєвого і вегетативного походження істотно відрізняються за різноманітними параметрами росту і розвитку. Відомо, що генети мають вищі показники за такими ознаками життєвості, як: величиною особин, кількістю вегетативних і генеративних пагонів, інтенсивністю розвитку підземних органів (Леонова, 2013). Істотно відрізняється життєвість і тривалість як повного онтогенезу, так і окремих вікових фаз у видів, які розмножуються насінням від вегетативно активних видів (Кияк, 2013). Окрім того, для видів з вегетативним розмноженням життєвість і тривалість життя відрізняється у морфологічно цілісних особин і партикул. У вегетативно рухливих видів на першій стадії життєвого циклу їхня цілісність зберігається переважно до досягнення ними середньовікового або старого генеративного стану. Їхній абсолютний і відносний вік співпадає. Вік таких особин значний і переважно набагато більший від відносного віку партикул, які розвиваються після вегетативного розмноження. У *Rhododendron myrtifolium*, наприклад, вік особин насіннєвого походження у стані g₂-g₃ досягає більше 100 (120-150) років. Водночас у партикул g₂-g₃ відносний вік становить до 40 (50) років (табл. 3.1).

У *R. myrtifolium* відзначено високу життєвість вегетативного потомства. При тому, відмінностей життєвості особин за ознаками росту,

розвитку і репродукції, залежно від їхнього біологічного віку, – не виявлено. Високий ступінь омолодження вегетативного потомства забезпечує для особин повноцінне функціонування протягом багатьох десятиріч.

Істотно змінюються темпи розвитку і життєвість особин і популяцій внаслідок дії різних антропогенних чинників. *R. myrtifolium* особливо вразливий до витоптування, за впливу якого усі показники життєвості особин істотно менші, а процес відновлення тривалий (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

Ознаки життєвості особин у субпопуляціях *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy за різних умов існування (г. Брескул-Пожижевська, 1600-1700 м н.р.м., пн.)

Умови оселища субпопуляції	Віковий спектр субпопуляції , %	Ознаки життєвості особин g ₃					
		Щільність , ос./м ²	Чисельність ь пагонів на особину, паг./ос.	Висота (довжина) особин, см	Приріс т особин на рік, см	Вік особин , роки	Життєвіст ь особин
Ріст генет без вегетативного розмноження, без антропогенного впливу							
На скельних відслоненнях	5j, 5im, 20v, 10g ₁ , 10g ₂ , 15g ₃ , 30ss, 5s	0,2	146,0	173,0	0,8	120	висока
Ріст рамет без вегетативного розмноження, без антропогенного впливу							
Над скельними відслоненнями	20v, 30g ₁ , 5g ₂ , 35g ₃ , 10ss	16,5	11,4	29,5	1,2	65	висока
Ріст рамет з вегетативним розмноженням, без антропогенного впливу							
На малокам'янистом у ґрунті	15im, 45v, 15g ₁ , 10g ₂ , 10g ₃ , 5ss	7,6	5,6	28,0	2,3	40	висока
Ріст рамет з вегетативним розмноженням, за демутації після витоптування							
На малокам'янистом у ґрунті	10im, 30v, 20g ₁ , 5g ₂ , 15g ₃ , 15ss, 5ss	1,2	7,4	23,5	1,6	45	середня
Ріст рамет з вегетативним розмноженням, за впливу витоптування							
На малокам'янистом у ґрунті	10v, 5g ₁ , 5g ₃ , 70ss, 10s	0,1	3,3	7,5	0,7	30	низька

У сосни гірської за умов росту серед скель, коли полягання і вкорінення особин неможливе, тривалість їх життя може досягати також більше 100 років. У окремих випадках (г. Великий Козел, 1850 м н.р.м.) при висоті 3,8 м діаметр стовбура досягає 30 см, тобто втричі більше, ніж у вегетативно активних особин. Темпи росту й розвитку таких особин у стані g₂-g₃ сповільнені, однак життєвість зберігається на високому рівні завдяки великій фітомасі, яка може у декілька разів перевищувати масу вегетативно рухливих особин.

Аналогічну залежність життєвості й темпів розвитку від віку відзначено у *Vaccinium myrtillus*. Внаслідок росту серед каменів і відсутності можливості для вегетативної активності особини *V. myrtillus* досягають віку біля 30 років, у той час як вік вегетативно рухливих особин становить 9-10 років. Метричні параметри (товщина надземних і підземних пагонів, фітомаса) у 1,5-2 рази більші порівняно з вегетативно рухливими особинами.

Таким чином, у вегетативно активних видів за умов розвитку без вегетативного розмноження життєвість особин і їхній відносний вік істотно збільшуються.

Ефект автономного розвитку пагонів.

Вегетативно активним видам притаманний ефект автономного розвитку пагонів і парціалей (парціальних кущів), у результаті якого значною мірою змінюється або навіть нівелюється вихідна життєвість материнських особин насінневого походження. Відтак, істотно змінюється життєвість партикул. Автономний розвиток парціалей характерний для видів поліцентричних типів біоморф. Це найтипівіше для сланких і шпалерних чагарничків, а також для повзучих і довгокореневищних трав. Окремі парціалі завдяки досить автономній кореневій системі, а також просторовій відмежованості, можуть відрізнятися за структурними віковими та віталітетними ознаками від інших парціалей в межах морфологічної особини. У *Rhododendron myrtifolium* виявлено високий ступінь автономності не лише вкорінених парціалей, але й невикорінених надземних пагонів. Ефект автономності пагонів у *R. myrtifolium* полягає у формуванні в межах одної особини надземних невикорінених багаторічних пагонів, котрі за різних мікроумов відрізняються ознаками морфогенезу під час онтогенезу особини настільки вагомо, що структурно і функціонально є достатньо автономними, а їхній розвиток є подібним до розвитку парціалей. Найкраще прослідковується їхня автономність у середньовікових і старих генеративних особин. Сезонний і багаторічний розвиток пагонів у межах особини у *R. myrtifolium* більшою мірою залежить від мікроумов її оселища, ніж від вікового стану (Кияк, 2013).

Ефект інерції життєвості особин і популяцій.

Існує пролонгований вплив вихідної або попередньої життєвості особини на її короткотермінову перспективу. Це, так би мовити, інерція життєвості. Однак залежність між зміною умов середовища і життєвістю є складною, а не пропорційною. Особини порівняно швидше можуть зазнавати зменшення життєвості за умови настання несприятливих умов, однак збільшення життєвості у разі покращання умов існування відбувається порівняно повільно. Це зумовлене необхідністю акумуляції поживних речовин у надземних і підземних органах (Злобин, Скляр, Клименко, 2013).

Ефект інерції життєвості особин і популяцій зумовлює поступову зміну життєвості за зміни умов їхнього існування. Для багаторічних видів за умов природної динаміки угруповань і оселищ зміна життєвості особин відбувається у переважній більшості між сусідніми її рівнями. Наприклад, за песимізації умов існування особини високої життєвості набувають спочатку середньої, а відтак, можуть перейти в ранг низької життєвості. Лише різкі екзогенні впливи, які призводять, наприклад, до ушкодження особин, можуть спричинити раптове зниження їхньої життєвості або відмирання (Кияк, 2012, 2014).

Найповільніше відбуваються процеси переходу особини низької життєвості в ранг високої. У випадку постійних сприятливих змін середовища існування особини низької життєвості набувають спочатку середнього рівня й лише після цього можуть досягти високого рівня життєвості. Такий процес є багаторічним. Для істотного збільшення життєвості повинно відбутися поступове її нагромадження. Короткотривалий стрибкоподібний перехід з низького на високий рівень життєвості відзначено лише у популяціях окремих видів внаслідок раптової появи поряд з особинами вільної від конкуренції ніші, сприятливої для розмноження. Прикладами можуть бути стрімкі активації онтогенетичного розвитку і репродукції у популяціях під час порушень ґрунту і появи умов для розширення репродуктивної ніші (Кияк, 2013).

Стабільність життєвості притаманна за умов стабільності фітоценотичної ситуації в угрупованні загалом. У випадку істотної зміни позицій едифікаторів і субедифікаторів життєвість особин і популяцій асектаторів змінюється пришвидшено. Найбільший вплив спричиняють зміни ценозоутворюючих позицій між видами відмінних життєвих форм і стратегій (Кияк, 2007). Наприклад, підвищення позицій чагарників дуже прискорює пониження життєвості чагарничків і особливо трав. Аналогічно, підвищення ценозоутворюючих позицій більш високорослих конкурентних видів чагарничків і трав спричиняє зниження життєвості низькорослих малоконкурентних геліофітів, до яких належить більшість рідкісних видів.

Життєвість особин і популяцій зумовлює певний вплив на темпи й ритміку їхнього сезонного розвитку (Кияк, 1989). За вищої життєвості особин їхній розвиток швидший, що проявляється у порівняно більш ранньому початку фенофаз. Показовою є різниця у термінах і тривалості фази цвітіння та плодоношення. У тих ценозах, де едифікаторне значення популяції більше, спостерігається прискорене проходження фаз до цвітіння й триваліший період цвітіння. Це чітко прослідковується під час порівняння спряженого сезонного розвитку пар видів. Наприклад, порівнюючи феноритми *Vaccinium myrtillus* і *Vaccinium uliginosum*, спостерігається випереджуючий розвиток *V. myrtillus* (в середньому на 7-8 днів). Однак у лохиннику, де ценопопуляція *V. myrtillus* також високої щільності й

життєвості, випередження в темпах розвитку спостерігається у *V. uliginosum*. Тривалість цвітіння позитивно пов'язана не стільки з чисельністю генеративних особин і пагонів, скільки з загальною чисельністю й щільністю, що зумовлене, очевидно, середовищевісним впливом виду.

Отже, відповідно до життєвих форм і способу розмноження, популяціям досліджених видів притаманна низка особливостей онтогенезу особин, зокрема його загальної тривалості, варіабельності шляхів повного життєвого циклу і короткого онтогенезу парціалей і партикул. Окрім цього, як у межах подібних життєвих форм, так і видоспецифічно, існують певні закономірності щодо взаємозалежності темпів розвитку та життєвості особин. На внутрішньо- і міжпопуляційному рівні ці властивості визначаються умовами середовища їхнього існування та варіюють у широкому діапазоні.

Загальні особливості онтогенезу й життєвості особин залежно від умов оселищ.

На прикладі декількох десятків ізольованих популяцій і ценопопуляцій узагальнено особливості онтогенезу та життєвості особин у модельних рідкісних видів трав'яних багаторічників високогір'я Українських Карпат залежно від умов оселищ (табл. 3.2). За сприятливих (оптимальних) умов існування (Кияк, 2008б) притаманний послідовний онтогенез із проходженням особинами усіх вікових станів. Прикметно, що темп розвитку під час фаз підросту – швидкий, а репродуктивний стан максимально тривалий. У репродуктивному періоді найтривалішою є середньовіковий або старий репродуктивний етап. За сприятливих умов особини середньовікового генеративного стану досягають найвищої життєвості. Відтак, такі “елітні” особини є індикаторами оптимальних умов не лише у внутрішньо-, але й міжпопуляційному спектрі умов існування виду. Для них характерні найвищі параметри фітомаси й репродуктивних показників (насіннева продуктивність, маса та схожість насіння тощо). Особини генерують щорічно, а перерви у цвітінні – неpritаманні.

Найтриваліший онтогенез характерний для проміжних, тобто помірно сприятливих умов існування. У таких особин усі вікові етапи достатньо тривалі. Трапляються пропуски окремих фаз онтогенезу, аберації, реверсії і перерви у цвітінні генеративних особин. Оскільки генеративним особинам властиві перерви у цвітінні, то в окремі роки малі популяції представлені поодинокими квітучими особинами. Явище вторинного спокою відзначено у небагатьох рідкісних видів (Кияк, 2013).

Таблиця 3.2

**Узагальнені особливості онтогенезу й життєвості особин у популяціях
модельних рідкісних видів трав'яних багаторічників високогір'я
Українських Карпат залежно від умов оселищ**

Популяції	Умови оселища	Темпи і / тривалість онтогенезу, роки	Особливості онтогенезу	Життєвість особин
<i>Ranunculus thora</i> , <i>Primula halleri</i> , <i>Leontopodium alpinum</i> , <i>Gentiana acaulis</i> , <i>Doronicum clusii</i> , <i>Saussurea alpina</i> , <i>Oreochloa disticha</i> , <i>Pulsatilla alba</i> , <i>Veronica alpina</i>	Оптимальні	Швидкі / середня, 15-25 р.	Онтогенез послідовний, стан g тривалий Аберації	Висока
	Проміжні	Середні / велика, 25-40 р.	онтогенезу, усі вікові стани тривалі	Середня
	Песимальні	Повільні / середня, 15-30 р.	Пропуск g ₂ , тривалий стан j-v	Низька
	Критичні	Повільні / мала, 10-20 р.	Пропуск g ₁ -g ₃ , тривалий стан j-im	Низька

За песимальних умов особини особливо довго перебувають у підростових фазах розвитку – ювенільній та іматурній. При досягненні репродуктивного стану характерними є їх невисокі репродуктивні показники, перехід зі стану молодих до старих, оминаючи середньовікову фазу. За таких умов не формуються особини високої життєвості. Репродуктивний період короткочасний. Однак життєвий цикл за тривалістю є рівновеликим з онтогенезом особин у сприятливих умовах, що забезпечується довготривалими періодами підросту.

У критичних умовах особини не набувають здатності до репродукції. Більшу частину життєвого циклу перебувають у ювенільному й іматурному стані. Життєвість особин найнижча.

Під час погіршення умов росту спостерігається виражений перерозподіл у бік зменшення частки генеративних особин у структурі популяцій або збільшення ролі вегетативного розмноження як способу самопідтримання.

У підсумку, найбільший вплив на життєвість особин і популяцій спричиняють зміни ценозоутворюючих позицій між видами відмінних життєвих форм і стратегій.

Істотно відрізняється життєвість особин і тривалість як повного онтогенезу, так і окремих вікових фаз у видів, які розмножуються насінням, від вегетативно активних видів. У вегетативно активних видів за умов розвитку без вегетативного розмноження життєвість особин і їхній відносний вік істотно збільшуються. Внаслідок ефекту автономного розвитку пагонів і парціалей значною мірою змінюється життєвість вегетативних діаспор порівняно з вихідною життєвістю материнських особин.

Існує пролонгований вплив вихідної життєвості особини на її короткотермінову перспективу. Ефект інерції життєвості особин і популяцій зумовлює поступову зміну життєвості за мінливих умов їхнього існування. Для багаторічних видів за умов природної динаміки угруповань і оселищ зміна життєвості особин відбувається у переважній більшості між сусідніми її рівнями. Лише різкі несприятливі екзогенні впливи можуть спричиняти раптове зниження їхньої життєвості. Найповільніше відбуваються процеси переходу особин низької життєвості в ранг високої.

3.2. ПСЕВДООМОЛОДЖЕННЯ ЯК ІНДИКАТОР НЕГАТИВНИХ ЗМІН ПОПУЛЯЦІЙ

Псевдоомолодження належить до найбільш типових змін структури ізольованих популяцій рідкісних видів внаслідок істотного погіршення умов існування (Кияк, Білонога, 2016). Важливу роль в ефекті псевдоомолодження відіграють зміни тривалості онтогенезу і його окремих етапів під час несприятливих змін умов існування. Найдовше живуть особини за помірно несприятливих умов. Більшу частину життя такі особини перебувають у підростовому або віргінільному стані, що забезпечує популяції тривалий час зберігати здатність до відновлення чисельності генеративних особин у разі настання сприятливих умов. Збільшення тривалості підростових етапів онтогенезу за несприятливих змін умов існування в поєднанні з ширшою зоною екологічної толерантності прегенеративних особин порівняно з генеративними, – зумовлює у підсумку ефект псевдоомолодження популяції.

Для популяцій видів тих біоморф, для яких притаманний тривалий постгенеративний період, псевдоомолодженню може передувати старіння популяції. Ці процеси можуть відбуватися також одночасно. У такому випадку вікові спектри популяцій є двовершинними – більший пік чисельності припадає на прегенеративні особини й менший – на постгенеративні. Власне такі вікові спектри притаманні для популяцій тих видів, оселища яких розташовані поза зонами оптимуму. Притому, чим песимальніші умови існування – тим більш вираженим є пік чисельності підросту в структурі популяцій (рис. 3.1).

За критичних умов генеративні особини не формуються, частка дорослих прегенеративних особин незначна й постгенеративні особини відповідно формуються також у невеликій кількості. Однак чисельність підросту певний час може бути достатньо високою, поповнюючись з ґрунтового банку насіння. Такий процес псевдоомолодження є індикатором остаточної деградації популяції й втрачання життєздатності. Без надходження діаспор ззовні тривале існування популяції є неможливим.

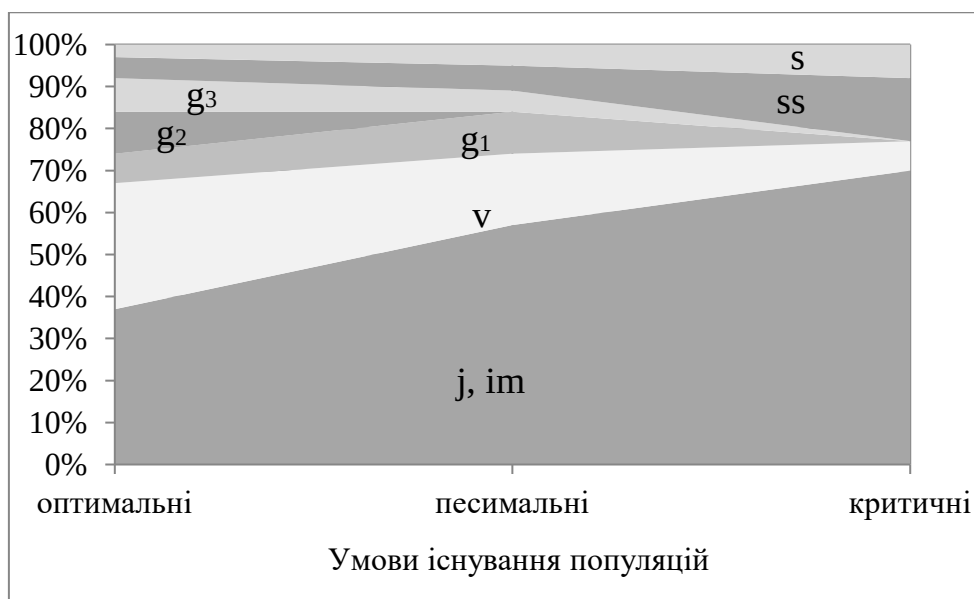


Рис. 3.1. Типова схема відсоткової участі вікових груп у структурі популяцій за різних умов існування.

Псевдоомолодження популяцій притаманне не лише за умов несприятливих антропогенних чинників, але часто також за несприятливих природних змін середовища існування або негативних ендегенних процесів. Для рідкісних видів рослин Карпат прикладами несприятливих природних чинників є передусім сучасні кліматогенні зміни і демуаційні сукцесії. Ендегенними причинами псевдоомолодження можуть бути зокрема генетичні проблеми малих популяцій.

Таким чином, структура, аналогічна до інвазійної, є характерною також для регресивних популяцій за несприятливих умов середовища існування під час їхньої деградації. Тому для індикації стану популяцій важливо враховувати ретроспективу їхньої динаміки у попередні роки.

Окремі складові популяцій, зокрема ценотичні популяції, у стані псевдоомолодження можуть існувати тривалий час. Таке явище спостерігається за умов, несприятливих для формування генеративних особин, за яких однак підріст розвивається достатньо успішно. Прикладом можуть бути ценопопуляції або субпопуляції видів на верхній висотній межі свого поширення.

Це можна проілюструвати на рівні ценотичних популяцій у численних альпійських фітоценозах Карпат у *Vaccinium myrtillus* і *Picea abies*. У *Vaccinium myrtillus* в угрупованнях верхньої частини альпійського поясу на висотах понад 1900-1950 м н.р.м. у сеслерієвниках, зігнутоосочниках, трироздільноситничниках, приземкуватокостричниках основну частину ценопопуляцій становлять особини підросту (ювенільні й іматурні). У дорослій частині вікового спектру переважають віргінільні особини, а

генеративні – не формуються з огляду на екстремальні абіотичні чинники. Група субсенільних і сенільних особин малочисельна і поповнюється за рахунок старіння і деградації прегенеративних особин. За умов потепління висотна межа поширення цих ценопопуляцій *Vaccinium myrtillus* поступово піднімається. Така структура притаманна протягом багатьох десятиліть. Тобто ці популяції насправді не є молодими інвазійного типу, а їхня структура є наслідком тривалої адаптації до песимального середовища існування.

Подібна псевдоомолоджена структура притаманна також для ценопопуляцій *Picea abies* вище верхньої межі лісу, починаючи від висот 1600-1700 м н.р.м., тобто за умов, де підріст виживає і частково реалізується у віргінільні особини, однак генерального стану не досягає. Щільність таких ценопопуляцій в субальпійському поясі набуває навіть вищих показників, ніж у лісових угрупованнях на менших гіпсометричних рівнях. Однак життєвість цих неповночленних ценопопуляцій істотно менша. У нижній частині субальпійського поясу притаманні угруповання деревно-чагарникової рослинності з переважанням *Picea abies*, *Pinus mugo*, *Juniperus alpina*, *Alnus viridis*. Найвищої щільності досягають ценопопуляції *Picea abies* серед ялівечників, у яких вона становить 26-28 прегенеративних особин (ювенільні, іматурні, віргінільні) на 100 м². На висотах біля 1800 м, тобто на контакт з альпійським поясом, в чагарникових, чагарничкових і трав'яних угрупованнях (ялівечниках, чорничниках, лохинниках, куничниках, трироздільноситничниках, приземкуватокостричниках) щільність істотно менша – в середньому 5-6 особини підросту (ювенільні, іматурні) на 100 м². Дорослі особини за цих умов уже не формуються.

Таким чином, важливо розрізняти поняття “омолодження” і “псевдоомолодження” популяції. “Омолодження” – це процес збільшення частки молодих особин у структурі популяції за умови збереження або збільшення її загальної чисельності й життєвості. Натомість “псевдоомолодження” означає процес збільшення відсотка молодих особин у популяції, однак з одночасним зменшенням її загальної чисельності або/і життєвості.

Ознака омолодження популяції є проявом позитивного спрямування її динаміки. На противагу цьому, псевдоомолодження є індикатором негативних екзо- або ендегенних змін і характерне під час деградації популяції або за несприятливих умов її існування.

Внаслідок дії антропогенних чинників, які полягають у вилученні частини особин популяції, псевдоомолодження також полягає в тому, що пік чисельності особин зміщується на підростову групу з одночасним зниженням чисельності дорослих особин. Зі структури популяції

випадають найважливіші їхні складові – популяційні локуси відтворення з найвищою щільністю й життєвістю дорослих і репродуктивних особин.

Для рідкісних видів рослин Карпат прикладами несприятливих природних чинників, що зумовлюють псевдоомолодження їхніх популяцій, є, передусім, сучасні кліматогенні зміни і демутаційні сукцесії.

РОЗДІЛ 4.
ТЕНДЕНЦІЇ ЗМІН ПРОСТОРОВОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ
DAPHNIA OBTVSA* KURZ, 1874, *MIXODIAPTOMUS TATRICUS
(WIERZEJSKI, 1883), *CHYDORUS SPHAERICUS* (O.F. MÜLLER, 1776)
Й *ACANTHOCYCLOPS VERNALIS* FISHER (1853) У ВИСОКОГІР'Ї
МАСИВУ ЧОРНОГОРА

Нижня висотна межа високогір'я в Українських Карпатах є умовною і залежить від верхньої межі лісу на територіях різних гірських масивів (Малиновський, 1980). Для розподілу лентичних водойм на високогірні й середньогірні приймаємо ізолінію 1200 м н.р.м. Таким чином, до високогірних водойм потрапляють усі досліджені планктоценози, які розташовані вище межі лісу на висотах від 1200 м н.р.м. У масивах, де на цьому гіпсометричному рівні переважають лісові площі (Чорногора, Чивчини), до градації “високогірні” потрапляють водойми, розташовані вище межі лісу чи на її верхній границі. У будь-якому випадку, в лісових ценозах трапляється невелика кількість лентичних планктоценозів, біорізноманіття яких є незначним, порівняно з водоймами відкритих лучних угруповань. Лісові водні оселища не відіграють вагомої роль у просторовій структурі популяцій ракоподібних.

Представників *Cladocera* й *Copepoda* досліджували загальноприйнятими в гідроекології методами (Арсан, Давидов, Дяченко та ін., 2006; Боруцкий, Степанова, Кос, 1991; Мануйлова, 1964; Методические рекомендации..., 1983, 1984; Монченко, 1974).

На сучасному етапі вивчення у високогір'ї Українських Карпат відомо 40 видів гіллястовусих ракоподібних та циклопід з каланоїдами (веслоногі ракоподібні). Загальне їхнє різноманіття на цій гірській території сягає близько сотні видів (Mykitchak, 2016). З-поміж них більшість притаманна для планктону, хоча окремі види віддають перевагу бентосним ценозами чи гіпогейним водам.

Найбільш різноманітна фауна гіллястовусих і веслоногих ракоподібних є у водоймах високогір'я Чорногори та Свидовця – по 29 видів. Це зумовлене значною кількістю лентичних водойм на цих масивах (льодовикові озера й озерця, болітця, калюжі, чаші джерел). У водоймах інших масивів видове різноманіття набагато менше (табл. 4.1). Загалом досліджено 210 високогірних лентичних водойм: близько сотні – у високогір'ї Чорногори, 49 – Свидовця, 24 – Чивчин, 10 – Мармаросів і, в значно меншій кількості, на інших масивах. Високогірні озера розташовані лише на масивах Чорногора (шість), Свидовець (9) та Мармароси (2). Озерця (одне-два) трапляються також і на масивах Чивчин, Гриняв, Боржави і Пішконі.

Фауна ракоподібних астатичних водойм є подібною по всіх високогірних масивах. Основою угруповань, переважно, є чотири види: *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, ендемік гір і тундрової зони Європи, *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883), ендемік високогір'я південно-східної Європи, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) й *Acanthocyclops vernalis* Fisher (1853) – види, широко поширені на рівнинних і гірських територіях України. Частота трапляння у високогірних водоймах Українських Карпат для *Chydorus sphaericus* сягає 67% (відсоток заселених видом оселищ від загальної кількості досліджених), *Acanthocyclops vernalis* – 52%, *Daphnia obtusa* – 38%, *Mixodiaptomus tatricus* – 21%.

Таблиця 4.1

Загальне видове різноманіття гіллястовусих і веслоногих (циклопоїди, каланоїди) ракоподібних та присутність фонових видів

Високогір'я масивів:	N видів заг. (Clad/Cop)	Присутність у водоймах			
		<i>Daphnia obtusa</i> Kurz, 1874	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	<i>Acanthocyclops vernalis</i> Fisher (1853)	<i>Mixodiaptomus tatricus</i> (Wierzejski, 1883)
Чорногора	29 (17/12)	+	+	+	+
Свидовець	29 (16/13)	+	+	+	+
Мармароси	10 (7/3)	+	+	+	+
Чивчини	8 (5/3)	+	+	+	+
Гриняви	5 (3/2)	+	+	+	+
Боржава	3 (2/1)	+	+	-	+
Руна	3 (2/1)	+	+	-	+
Бескиди	2 (2/0)	+	+	-	-
Пішконя	2 (1/1)	+	+	-	-

Фауна як масивів, так й окремих озер, озерець чи болотних водойм є більш специфічною.

Упродовж 2001-2020 рр. щороку проводили дослідження високогірних планктоценозів масиву Чорногора на відтинку між горами Говерла й Туркул. За результатами цих досліджень після 2015 р. кількість оселищ високогірних видів ракоподібних значно скоротилася (див. вкладку, рис. 4.1).

Загалом особини *Mixodiaptomus tatricus* на цій площі було відзначено у 12 водоймах, після 2015 р. – у шести. Таким чином, кількість оселищ субпопуляцій виду зменшилась на цій території на 50%.

Daphnia obtusa була відзначена загалом у 17 водоймах, після 2015 р. – у чотирьох. Кількість оселищ скоротилася на 76%.

Chydorus sphaericus відзначали у 45 водоймах, після 2015 р. – у 22. Кількість оселищ скоротилася на 51%.

Acanthocyclops vernalis заселяв 49 водойм, після 2015 р. – 19. Кількість оселищ скоротилася також на 51%.

Значну частину астатичних водойм (10-12 калюж) втрачено на узбіччях ґрунтових доріг біля турбази “Заросляк” і на полонині Пожижевська. Більшість з них останніми роками зневоднена впродовж вегетаційного сезону, частину штучно осушено для полегшення проходження пішохідного маршруту (полонина) чи засипано для створення нових стоянок автомобілів (турбаза).

Більшість оселищ цих видів втрачено унаслідок повного висихання малих калюж або наповнення їх водою на короткі проміжки часу (до місяця), за які особини не встигають дати наступне покоління. Десятки невеликих калюж з чистим землистим дном в останні роки заростають лучною рослинністю.

Для розуміння нерівноцінності популяційних оселищ планктонних ракоподібних у високогір’ї варто розділити їх на чотири основні категорії: 1. Оселища материнських популяцій існують впродовж вегетаційного періоду щороку. Їм властиві самовідновлення, повночленна структура (наявність у різні періоди року самок і самців та їх оптимальне співвідношення для кожного окремого виду, ювенільних особин, безстатевого і статевого розмноження), оптимальні показники для популяцій індивідуальної й популяційної плодючості та висока чисельність особин. Це, переважно, озера, озерця, великі калюжі. Їх кількість змінилась найменше; 2. Дочірні популяції (субпопуляції) – групи особин, для яких притаманні ті ж риси, що й для материнських, проте в певні роки чи періоди року вони можуть зникати й поновлюються алохтонним генетичним матеріалом з сусідніх оселищ. Формуються у мілких озерцях, калюжах, гідрологія яких істотно залежить від кліматичних умов та інших факторів; 3. Популяційні локуси – тимчасові сезонні водойми (калюжі, перезволожені території). Заселяються особинами чи діапauзними стадіями періодично з інших оселищ. Особини дають у них щонайменше одну генерацію впродовж року; 4. Групи особин непопуляційного рангу, які можуть заселяти різноманітні водойми, проте, через невідповідність умов оселища до екологічних вимог виду, там не розмножуються.

Унаслідок різних темпів і можливостей виду до розселення, флуктуація оселищ субпопуляцій і популяційних локусів неоднаково впливає на надпопуляційну просторову структуру різних видів.

За 20 років особини *Mixodiptomus tatricus* на модельній території масиву Чорногора між вершинами Говерла та Туркул відзначали в озерах Верхнє Озірне, Несамовите й Брескул, п’яти озерцях та чотирьох калюжах. Після 2015 р. вид знайдено лише у Верхньому Озірному, чотирьох озерцях і субальпійській калюжі г. Данціж (після 2020 р. тут вид уже не відзначали). Несамовите було для виду материнськими оселищем. Очевидно, з них

M. tatricus був витіснений видом конкурентом *Eudiaptomus transylvanicus* (Daday, 1891). Оскільки *Mixodiaptomus tatricus* не заселяє короткотривалі калюжі чи перезволожені території, його просторова структура значно порушилась через втрату половини оселищ існування.

Материнські популяції *Daphnia obtusa* збереглися у субальпійській калюжі г. Данціж й озерці Осоковому. Після 2015 р. вид заселив озерце Болотне Око, де раніше не відзначався. Втрачено велику кількість його оселищ, але це переважно мілкі калюжі й озерце, де існували дочірні популяції чи популяційні локуси. Із відновленням таких проміжних оселищ прогнозуємо їх повторне заселення. В оз. Брескул вид також не відзначено з 2015 р., натомість тут успішно розвивається *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1776). Очевидно, також має місце конкурентне витіснення.

Хоча половина оселищ *Acanthocyclops vernalis* та *Chydorus sphaericus* переважно зневоднена, зберігаються численні материнські й дочірні популяції цих видів в озерах, озерцях, частині калюж. Обидва види швидко утворюють нові популяційні локуси. В останні роки *A. vernalis* не відзначали у заниженнях болота Цибульник, в заболочених калюжах плато нижче Несамовитого й подібних оселищах, де він регулярно траплявся раніше. Це зумовлене тривалим підсиханням поверхневого шару сфагнових мохів на цих площах упродовж вегетаційного періоду.

Зникнення чи зміна умов в оселищах (зменшення глибини та тривалості обводнення калюж) має істотний вплив на просторову популяційну структуру досліджуваних видів. *Mixodiaptomus tatricus*, *Daphnia obtusa*, *Chydorus sphaericus* й *Acanthocyclops vernalis* на Чорногорі представлені метапопуляціями. Для розуміння шляхів розселення планктонних ракоподібних у високогір'ї та взаємозв'язку між окремими субпопуляціями та популяційними локусами проведено низку експериментів зі створенням штучних водойм.

На полонині Пожижевській в 2005-2010 рр. було створено 6 штучних мікроедойм (пластикові пляшки об'ємом 0,5 л) поблизу русла струмка нижче від існуючого оселища виду (дорожні калюжі). Головними умовами розташування мікроедойм були можливість їх затоплення у повноводні періоди й відсутність води біля них у посушливі. Також у цей час створено ще шість водойм на одному рівні з дорожніми калюжами. У 2015 р. створено штучні заглибини до рівня води на відстані 10-50 м навколо озерця Болотне Око (урочище Озірне). У 2019 р. викопано експериментальну водойму (копанка) розмірами 2 на 1 м і глибиною 30-40 см (див. вкладку, рис. 4.2а). У цей же час навколо оз. Несамовитого створено 9 експериментальних водойм об'ємом 5 л (пластикові бутлі) у трьох напрямках – три вздовж туристичної стежки на плато зі східної сторони г. Туркул, три у східному напрямку, три вверх по схилу у південно-західному напрямку. Відстань між штучними водоймами й береговою

лінією озера складала 20, 60 і 100 м у кожному напрямку. Приклади цих водойм показано на рис. 4.2б (див. вкладку). Заселення водойм № 1-3 свідчило б про шлях перенесення діаспор рекреантами, заселення № 4-6 – шляхом вітрового перенесення діаспор, № 7-9 – про інші шляхи заселення. Проте до кінця експерименту збереглися лише вкопані пляшки у східному та південно-західному напрямку. Інші були знищені туристами. У 2019 р. при створенні штучних водойм було виключено можливість перенесення особин чи їх діаспор поверхневими водами (бортики пляшок розташовані вище рівня ґрунту, навколо копанки і вище неї не було обводнених водойм упродовж останніх років). Під час експерименту штучні водойми заселили чотири види. Результати заселення цих водойм показано в табл. 4.2.

Таблиця 4.2

Заселення планктонними ракоподібними штучних водойм на масиві Чорногора

Таксони	Експериментальні водойми				
	Струмок Пожижевська	Дорога Пожижевська	Болотне Око	Копанка Пожижевська	Несамовите
<i>Daphnia obtusa</i> Kurz, 1874	-	-	-	1 рік*	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	-	2 місяці	-	4 місяці	3 місяці
<i>Acanthocyclops vernalis</i> Fisher (1853)	1-2 місяці	1-2 місяці	1 місяць	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	1-2 місяці	1-2 місяці	-	4 місяці	-

* - час після створення водойми, через який відзначено розмноження цих видів

Під час дослідження розселення *Acanthocyclops vernalis* у Чорногорі виявлено, що він успішно розселяється за допомогою струмків та стічних дощових вод, шляхом міграції в обводненій сфагновій товщі, проте у штучних водоймах, де можливе тільки вітрове перенесення діаспор (чи з допомогою зоохорії), вид був відсутній. Подібні способи розселення властиві і для *Eudiaptomus serrulatus*.

Chydorus sphaericus успішно розселяється як шляхом вітрового перенесення (чи також зоохорії, що мало ймовірно в умовах високогір'я), так і стічними водами; швидко утворює нові генерації у тимчасових малих водоймах, які обводнені не менше одного місяця.

Daphnia obtusa також успішно розселяється вітровим перенесенням діаспор, проте нові генерації утворює у водоймах з тривалим існуванням, не менше кількох місяців упродовж вегетативного сезону і з глибинами,

більшими за 0,15 м. Ймовірно, що у копанку ефіпії виду були перенесені з найближчого відомого на цей час оселища – субальпійської калюжі на г. Данціж, яка розташована на відстані 1810 м. Проте, не виключаємо і можливість появи першої генерації з ефіпіїв, які тут зберігалися у ґрунті, адже вид траплявся у калюжах полонини Пожижевської 15 років тому.

Усі дослідні водойми були розташовані на значних віддальх від сучасних оселищ *Mixodiptomus tatricus*, тому його відсутність у штучних водоймах не приймалась до уваги.

Багаторічні дослідження на масиві Чорногори показують, що більшість видів планктонних ракоподібних представлені метапопуляціями. Між окремими популяціями й субпопуляціями існують періодичні чи постійні взаємозв'язки, що підтверджується результатами експериментів зі штучними водоймами. Унаслідок висихання мілких невеликих калюж та болітець у високогір'ї Українських Карпат, ці взаємозв'язки порушуються. Види зберігаються лише у постійних водоймах, а проміжні ланки розселення між ними (популяційні локуси) зникають. Екосистеми існуючих водойм через часте їхнє обміління, меншу тривалість існування впродовж року, антропогенне знищення, штучну евтрофікацію, порушення ґрунтового покриву та засмічення зазнають негативних змін, що призводить до трансформації водних оселищ.

Найбільш істотно такі зміни впливають на просторову структуру маломобільних до розселення видів, наприклад ендеміка високогір'я Європи, *Mixodiptomus tatricus*. Типовий монтанний вид, *Daphnia obtusa*, теж зазнає істотних змін, хоча є більш адаптованим до заселення нових оселищ завдяки вітровому перенесенню діаспор. *Chydorus sphaericus* і *Acanthocyclops vernalis* є більш мобільними до розселення й часто конкурують з типовими монтанними видами за, насамперед, теплі ресурси.

Зменшення глибини водойм, їх засмічення, зміна температурного режиму, знесення змитого ґрунту призводять до пришвидшення темпів їхньої евтрофікації. Для озер Несамовите, Бребенескул і Доґяска відзначено значне підвищення сапробного статусу вод за останні два десятиліття. У середньому ці показники збільшились на 0,3-0,6 бали індексу сапробності з 1,7 до 2 – для вод Несамовитого, з 1,4 до 2,0 – Бребенескула. Саме на ці високогірні водойми чиниться найбільш інтенсивний вплив рекреації, яка у їхніх басейнах фактично є неконтрольованою. Кореляція між кількістю місць під вогнищами, яка щороку збільшується у басейнах цих озер, і ступенем сапробності їх вод є тісною і позитивною: для Несамовитого – 0,992, для Бребенескула – 0,740 при $p > 95$. Басейн Брескула більше сотні років перебуває під впливом регулярного випасання й істотних змін у сапробному статусі озера не відзначено. Для озера Верхнього Озірного

властива широка амплітуда коливань значень індексу сапробності, проте тенденції до збільшення цих показників не відзначено (Микітчак, 2017).

Водночас, зміна кліматичних й антропогенних чинників викликає зміну внутрішньопопуляційних параметрів – чисельності, плодючості, статеві та вікової структур, та їх сезонної динаміки. Детальніше про тенденції змін цих показників мова йшла у наших попередніх працях (Микітчак, 2014, 2017, 2018а, б), тому лише коротко ознайомимо з ними.

Зі збільшенням температур, що має місце в період липень-серпень за останні два десятиліття, в особин *Daphnia obtusa* високогірних популяцій Чорногори істотно зменшується довжина хвостової голки відносно довжини тіла, довжина й ширина голови відносно довжини й ширини тіла, проте дещо зростає довжина голови відносно її ширини й ширина тіла відносно його довжини. Такі морфометричні зміни особин призводять до зменшення загальних лінійних розмірів зі збереженням об'єму їхнього тіла. Таким чином, зберігаючи вагу, особини стають “коротшими” і мають кращу можливість пересуватись у прошарку води, глибиною 0,2-0,3 м й успішно функціонувати в таких умовах.

Для виду відзначено високий негативний коефіцієнт кореляції між популяційною плодючістю і чисельністю особин виду ($r = -0,6848$, $p > 90$). Це дозволяє популяціям виду успішно функціонувати в мінливих абіотичних умовах високогір'я з обмеженими трофічними й просторовими ресурсами. Несприятливі, часто екстремальні умови навколишнього середовища (висихання, промерзання водойм, різкі зміни температурного режиму) вид переживає завдяки утворенню великої кількості міктичних яєць. Цьому сприяє своєчасна поява в популяції достатньої частки самців. Ембріональна детермінація статі у дафніїд лімітується перш за все збільшенням ультрафіолетового випромінювання, що зростає зі зменшенням глибини водойм (перед висиханням), та водночас збільшенням чи зниженням температури води (Алескеев, 1991). Така адаптація дозволяє виду конкурувати з еврибіонтами у високогірних планктоценозах. В оселищах нижче 1000 м н.р.м. вплив ультрафіолету не є визначальним, зміна глибини водойми часто зумовлена гідрологічними режимами потоків і рік, якими живиться більшість водойм на цих висотах, а також антропогенним втручанням, а коливання температур не є настільки різким, завдяки збільшенню проточності водних оселищ. У таких умовах частка самців зростає, притому не завжди виправдано для успішного самовідновлення популяцій.

Найбільш ефективний початковий розвиток популяцій *D. obtusa* відбувається за низьких весняних температур і невеликої кількості опадів у цей період, що було типовим кліматичним режимом для високогірних районів Карпат. Така кліматична ситуація лімітує стрімкий весняний

розвиток циклопів-хижаків і фільтраторів-конкурентів, що позитивно впливає на розвиток популяцій дафній.

Водночас, масовий розвиток дафній на початку літа лімітує розвиток личинкових стадій фільтраторів-діаптомід. Порівняння початкового розвитку популяцій *Mixodiaptomus tatricus* проводили у тих же водоймах, що й для *Daphnia obtusa*, оскільки екологічні преференції цих двох монтанних видів є подібними. Найбільш стрімке збільшення початкової чисельності міксодіаптомуса відзначено у роки з найбільшою середньою температурою повітря за квітень-червень (більше 8,1 °C). Якщо залежність між чисельністю популяцій виду й добовою чи середньомісячною температурою є слабкою, то залежність між чисельністю і середньою температурою за квітень-червень – позитивна й висока ($r\ 0,982$ при $p\ 0,99$). Таку ж залежність спостерігаємо й між значеннями популяційної плодючості й середньої температури за квітень-червень ($r\ 0,867$ при $p\ 0,99$). Отже, на розвиток популяції на початку вегетаційного сезону найбільший вплив мають середні значення температур за весняний період, а не конкретні значення за короткі відтинки часу. При збільшенні весняних температур спостерігаємо зменшення кількості опадів за цей період.

Забруднення водойм рекреантами, збільшення їх каламутності через витоптування призводить до зміни хімізму води. Рідкісні види високогір'я є чутливими до лужно-кислотного балансу вод своїх оселищ. Наприклад, при збільшенні значень рН у статевій структурі *Mixodiaptomus tatricus* починають переважати самці ($r\ 0,450$, $p\ 0,91$) і знижуються показники плодючості ($r\ -0,359$, $p\ 0,90$), що істотно порушує оптимальну динаміку популяційної статевої структури виду.

Для популяцій *Chydorus sphaericus*, *Eudiaptomus serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis* водойм Чорногори характерною є пластична динаміка популяційних параметрів, яка істотно змінюється у різних за типологією водоймах.

Оскільки планктонні ракоподібні є важливою трофічною ланкою водних екосистем, від стабільного функціонування їх популяцій залежить існування десятків інших груп водних тварин. На загрозу збіднення біорізноманіття лентичних водойм високогір'я вказують наступні структурні показники популяцій планктонних ракоподібних високогірних водойм.

1. Відсоток заселених типових оселищ. Збільшення оселищ *Chydorus sphaericus* й *Acanthocyclops vernalis*, а також їх зменшення для *Daphnia obtusa* й *Mixodiaptomus tatricus*.

2. Частота трапляння у пробах *Chydorus sphaericus* й *Acanthocyclops vernalis*, *Daphnia obtusa* й *Mixodiaptomus tatricus*. Її збільшення для перших двох видів і зменшення для двох інших свідчить про втрату рідкісних оселищ високогірної гідрофауни.

3. Чисельність часткових популяцій монтанних видів. Менша чисельність, ніж 20 тис. ос./м³ у липні для *Daphnia obtusa*, і менша, ніж 3 тис. ос./м³ у червні для *Mixodiptomus tatricus* в оптимальних для них оселищах свідчить про надмірний рівень антропопресії.

4. Статева структура часткових популяцій *Daphnia obtusa*. Зменшення частки від загальної чисельності ефіпіальних самок у липні й вересні понад 10%, зменшення частки самок з аміктичними яйцями понад 2%, зменшення показника популяційної плодючості понад 0,2 яй./самка у червні.

5. Статева структура часткових популяцій *Mixodiptomus tatricus*. Зменшення частки яйценосних самок від загальної чисельності у липні й вересні понад 20% свідчить про надмірний рівень антропопресії у водних екосистемах. Збільшення частки самців понад 50% вказує на залуження водойм (переважна причина – вплив рекреації).

Упродовж двох останніх десятиліть високогірні водні оселища Карпат зазнають істотних негативних змін внаслідок впливу кліматичних чинників (підвищення середньорічних температур, тривалі періоди з малою кількістю опадів) та інтенсифікації туризму (засмічення водойм, порушення ґрунтового покриву в акваторіях та площах водозбору внаслідок пішого, авто- та мототуризму). Оскільки більшість високогірних водойм, особливо калюж, розташовані на узбіччі чи поблизу стежок і ґрунтових доріг, неконтрольований туризм завдає істотної шкоди їх біорізноманіттю.

Сукупність цих факторів щороку призводить до елімінації оселищ субпопуляцій і популяційних локусів багатьох видів, насамперед типових для високогір'я, змін у надпопуляційній і внутрішньопопуляційній просторових струкутурах, порушення статевої, вікової структур, зміни динаміки чисельності та плодючості. Такі зміни у популяціях планктонних ракоподібних високогір'я зумовлюють збіднення біорізноманіття водних екосистем, оскільки ця екологічна група є важливою ланкою, насамперед, трофічних зв'язків у гідробіоценозах.

РОЗДІЛ 5. ЗАГРОЗИ ВТРАТ ПОПУЛЯЦІЙ ЗЕМНОВОДНИХ У ВИСОКОГІР'І КАРПАТ

Опрацювання тематичної літератури за напрямом досліджень вказує на брак даних, а відтак і необхідність активного вивчення популяцій раритетних видів земноводних як у регіоні Українських Карпат, так і в межах інших гірських систем Європи з акцентом на особливості впливу наслідків кліматичних змін, демутаційних сукцесій, інтенсивної рекреації тощо (Denoel, Duguet, Dzukic, Kalezic, Mazzotti, 2001; Perret, Pradel, Miaud, Grolet, Joly, 2003; Гаврилюк, 2009; Попельницька, 2012). Відповідно, об'єктами дослідження обрана низка видів земноводних Червоної книги України, зокрема тритон карпатський *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1880), тритон альпійський *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) і кумка гірська *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758).

Для досліджень вибрані різні типи водойм у регіоні Українських Карпат і Передкарпаття. Вони розташовані у межах різних ландшафтів і з різним характером й ступенем демутаційної та рекреаційної трансформації. До них належать низка невеликих астатичних водойм неподалік автостоянки спортивної бази “Заросляк”, де протягом щонайменше останнього десятиліття відзначаємо істотне зростання рівня рекреаційного впливу, яке на сьогодні сягнуло значного рівня. Мережа дрібних астатичних водойм неподалік високогірного біологічного стаціонару “Пожижевська” імені Костянтина Малиновського є ще однією ділянкою, де вже понад 20 років спостерігаємо за популяціями раритетних земноводних і, відзначаючи порівняно незначний рівень рекреаційного впливу, натомість, відслідковуємо значну демутаційну трансформацію. Озеро Несамовите – чергова стаціонарна дослідна ділянка, де простежується рекреаційний вплив середньої інтенсивності, який до певної міри стимулює і з сезону в сезон підсилює сукцесійні зміни у гідроценозі. Єдиною дослідною територією поза межами Українських Карпат було обране Бібрко-Стільське горбогір'я, в межах якого представлені водойми різного типу (астатичні і постійні), які, будучи різними за рівнем рекреаційного навантаження оселищами досліджуваних видів – від незначного до помірного, – представляють собою ізольований від Карпат ареал. Саме ця територія досліджується нами вперше у контексті популяційного різноманіття раритетних видів земноводних.

Під час досліджень застосовували загальноприйняті батрахологічні методи (Измерение и мониторинг..., 2003; Щербак, Щербань, 1980) і методи популяційних досліджень земноводних (Шляхтин, Голикова, 1986; Fahrig, Pedlar, Pope..., 1995). Окрім цього, для визначення віку тварин користувались аналітичним методом номограм (Гончаренко, 1979, 1988), а

для визначення статі застосовували метод встановлення статевої належності за шлюбними мозолями у випадку безхвостих земноводних, і за кольором клоаки у хвостатих земноводних (Juszczuk, 1987). Визначення кумки гірської базується на характеристиці черевного рисунка, а саме на кількості видоспецифічних сполучень абдомінальних плям (Hofman, Szymura, 1998). Задля безпомилкового встановлення виду брали до уваги біоакустичні особливості самців, форму зіниці та оселищні преференції кумки гірської (Gollman, 1987; Решетило, 2000, 2001a). Просторова структура популяцій земноводних, їх міграційна активність та поведінкові особливості досліджувалися згідно з модифікованими методами стеження за переміщенням особин у темну пору доби за допомогою штучного джерела світла, особливостей шлюбної поведінки в період розмноження, а також шляхом встановлення переважних напрямків і відстаней міграції особин від репродуктивної водойми (Perret, Pradel, Miaud, Grolet, Joly, 2003; Elmberg, Lundberg, 1988).

Наші спостереження протягом останніх років вказують на негативну тенденцію змін середовища існування досліджуваних раритетних видів земноводних, а також на цілковиту втрату деяких оселищ видів. У зв'язку з цим, власне, й досліджували популяційні основи уникнення втрат різноманіття земноводних. З цією метою було обстежено 47 водойм у Бібрко-Стільському горбогір'ї, лише 6 з яких були заселені карпатським і альпійським тритонами (калюжа антропогенного походження, що утворилась біля приватного ставка поряд із с. Підтемне Пустомитівського р-ну; канал вздовж дороги у с. Бориничі (Миколаївський р-н), автомобільна колія у буково-грабовому лісі с. Бориницькі Дачі і неподалік с. Поляна (обидва Миколаївський р-н), невеличке озерце в лісі в околицях с. Ілів (Миколаївський р-н), болотиста заплава р. Колодниця у с. Дуброва (Миколаївський р-н)). Оскільки у цьому регіоні нами виявлено оселища гірських видів тритонів (від кількох до кількох десятків особин обох видів), у контексті аналізу літературних даних (Федонюк, 2006; Wojdan, 2005; Rabijan, Rozej, Bonk, 2009; Смирнов, 2011, 2013) маємо право висловити думку про рефугіум цих видів у досліджуваному регіоні після відступу льодовика (Osieva, Reshetylo, Yanchukov, 2018).

Результати, одержані з території Бібрко-Стільського горбогір'я протягом 2018-22 рр., вказують на незначну чисельність і щільність популяцій досліджуваних видів тритонів порівняно з Чорногірським регіоном Українських Карпат (Решетило, 2013). Підтвердженням цьому є невисока щільність особин у водоймах (близько 3 ос./м², що є вдвічі нижчим показником порівняно з високогірними популяціями в аналогічних оселищах – астатичні водойми). Статеву структуру цього популяційного локусу карпатського тритона становить 1:1, що цілком відповідає середньому значенню цього показника у високогір'ї Чорногори (Решетило,

2013; Зміни структури..., 2018). Окрім цього, більшість з виявлених оселищ гірських тритонів є нестабільними у часовому контексті – часто виявляються порожніми в силу різних причин: тотальне руйнування лісовозами (лісова калюжа антропогенного походження, що утворилась в автомобільній колії поряд із с. Підтемне Пустомитівського р-ну), відсутність води у водоймах протягом сезону (канал вздовж дороги у с. Бориничі Миколаївського р-ну, автомобільна колія у с. Бориницькі Дачі Миколаївського р-ну, невеличке озерце в лісі в околицях с. Ілів Миколаївського р-ну, калюжа на узліссі неподалік с. Залісся Пустомитівського р-ну), а також істотне зниження рівня води (болотиста заплава р. Колодниця у с. Дуброва Миколаївського р-ну). Це може свідчити про нестабільність їхніх популяцій, яка, головним чином, пов'язана з нестабільністю існування їхніх оселищ (нетипові температурні й гідрологічні показники та їх коливання протягом сезону активності видів), відсутністю дієвого заповідного режиму території і антропогенною діяльністю, яка локально має значний трансформаційний вплив на оселища досліджуваних видів (інтенсивна лісозаготівля), та й, зрештою, відносною рідкісністю на цій території обраних для дослідження видів тритонів.

Кумки гірської, незважаючи на літературну згадку про її наявність у Бібрко-Стільському горбогір'ї (Горбань, Шайтан, 1993), виявити не вдалося, хоча збір матеріалу в межах цієї території засвідчив наявність гібридних особин кумок. Загалом було обстежено 30 потенційно придатних для кумок водойм; у 15 з них виявлено близько 50 особин кумки звичайної *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761). З огляду на те, що європейські види кумок пристосовані до різних типів оселищ (*B. bombina* розмножується у відносно чистих ставах, старицях і заплавах, *B. variegata* – у калюжах і ровах), то до уваги брали різні типи репродуктивних водойм. В результаті проведеної роботи можна стверджувати, що основний вид цієї території – кумка звичайна – населяє переважно озера, стави, але трапляється також і в калюжах та меліоративних ровах. Гібриди кумок, яких було виявлено лише кілька особин, населяють такі оселища, які за своїми параметрами і характеристиками більше подібні до оселищ кумки гірської (наприклад, калюжі в автомобільних коліях, калюжі з каламутною водою тощо) (Решетило, 2001а). Було встановлено також, що частота вокалізації самців *B. bombina* становить $20 \pm 2,6$ за хв., а гібридів – понад 30, що цілком узгоджується з літературними даними і особистими спостереженнями попередніх років (Решетило, 2001б). Ці ж таксономічні групи різнилися також і за формою зіниці: звичайна кумка має її майже округлу (зіничний індекс практично рівний 1,0), у той час як гібриди – більш вирізану (серцеподібну) з відповідним значенням індексу (0,7-0,8) (Решетило, 2000).

Таким чином, згідно з результатами нашого дослідження, можна зробити висновок про відсутність кумки гірської в регіоні Бібрко-Стільського горбогір'я і наявність гібридних форм кумок у Кугаєві Пустомитівського р-

ну (невеликий рів вздовж паркана приватної будівлі), Підтемному Пустомитівського р-ну (зарослий рів вздовж дороги, калюжа антропогенного походження неподалік ставка, заплавне пасовище на березі р. Зубра), Товщові Пустомитівського р-ну (калюжа в автомобільній колії на польовій дорозі) і Великих Глібовичах Перемишлянського р-ну (досить велике заросле озеро, калюжі в автомобільних коліях на пасовищі, приватний ставок). Враховуючи це, можемо висловити припущення, що гібридна зона кумок в цьому регіоні може мати мозаїчну структуру, подібно до тієї, яку свого часу було встановлено у Хорватії (McCallum et al., 1998).

Отже, одним з наших припущень щодо популяцій раритетних гірських видів амфібій на території Бібрко-Стільського горбогір'я, яке, щоправда, потребуватиме подальшого підтвердження, є метапопуляційна їх структура, причому метапопуляції, очевидно, мають флуктуаційний характер, що добре пояснює описану вище ситуацію, яку спостерігаємо протягом останніх років досліджень на цій території.

На стаціонарній модельній ділянці поблизу спортивної бази “Заросляк” у Чорногорі за останніх п'ять років зафіксували незмінну тенденцію до істотного зменшення кількості астатичних водойм (калюж), яка вказує на значне погіршення ситуації порівняно з попередніми роками (Решетило, 2013; Зміни структури..., 2018). Головною причиною цього є антропогенний чинник – щоденне масове паркування автотранспорту рекреантів упродовж сезону, які відвідують Говерлу і Несамовите на ділянках, які традиційно не використовувалися для цього раніше. Такий вплив докорінно змінює оселище, яке стає непридатним для раритетних видів амфібій, що веде до їх локального зникнення. Мова йде, перш за все, про кумку гірську, для якої ця територія тривалий час (з початку 2000-х рр. до 2015-18 рр.) була популяційним осередком із найвищою чисельністю з-поміж кількох досліджених ділянок Чорногори. Ті ж калюжі, які не постраждали від автотранспорту внаслідок їхньої недосяжності або непридатності для паркування, заселені всього кількома особинами цього виду. Таким чином, хоч ці водойми і продовжують виконувати свою оселищну функцію, проте, жодні наслідки ефективного розмноження (ікра, личинки, метаморфи) не простежуються.

Альпійський і карпатський тритони, які також населяють цю ділянку, зазнають подібного негативного антропогенного тиску на свої оселища. Упродовж 2020-22 рр. вони теж перестали траплятися там, де щільність і площа паркування автомобілів зросли. Ті ж калюжі, у яких вони продовжують існувати, відчутно забруднені побутовим сміттям, що, однак, не перешкоджає карпатському тритону підтримувати певний рівень популяційного відтворення виду. Щоправда, цей рівень є у десятки разів нижчим, порівняно з рівнями відтворення популяції у цій же водоймі

попередніми роками (Решетило, 2013; Зміни структури..., 2018; Кууак et al., 2019).

Там же, де має місце стихійне паркування автотранспорту рекреантів, репродуктивні водойми астатичного типу настільки зруйновані, забруднені й видозмінені, що перспектив успішного завершення метаморфозу земноводних практично немає, адже більшість личинок і метаморфів навіть екологічно пластичних (евритопних) видів, які там також представлені (ропуха сіра *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) і жаба трав'яна *Rana temporaria* Linnaeus, 1758), гинуть, навіть не встигнувши покинути водойму.

Така тенденція загалом вказує на поглиблення проблеми антропогенної трансформації і руйнування оселищ земноводних в околицях спортивної бази “Заросляк” (див. вкладку, рис. 5.1), що викликає значне занепокоєння, особливо з огляду неодноразового висвітлення цієї проблеми у публікаціях (Популяційне різноманіття рідкісних..., 2013; Зміни структури..., 2018; Кууак et al., 2019; Кууак, Mykitchak, Reshetylo, 2021).

На підставі викладеного, стверджуємо істотне погіршення ситуації у цьому оселищі, адже протягом досліджень, зокрема за останніх п'ять років, тут практично зникли представники двох видів амфібій: тритона карпатського і жаби трав'яної. Простежується постійне погіршення стану цього оселища з року в рік. Ці водойми настільки непридатні для існування й розвитку земноводних, що навіть теоретичних перспектив успішного розмноження амфібій у них немає і, як видається, ближчим часом не буде, якщо не здійснювати кардинальних заходів, спрямованих на покращення стану їхніх популяцій.

Результати тривалих досліджень, проведені на модельній ділянці неподалік високогірного біологічного стаціонару “Пожижевська” імені Костянтина Малиновського, дають змогу констатувати, що загальна кількість астатичних водойм і рівень води у них за останні роки (2018-22) дещо знизилися порівняно з аналогічним періодом попередніх років (травень-вересень), що, звісно ж, негативно впливає на популяції земноводних, які тут існують. Причиною цього, окрім кліматичних змін (Зміни структури..., 2018), є деяке посилення рекреаційного навантаження, зокрема ріст інтенсивності туристичних потоків на маршруті до озера Несамовитого, який, власне, й пролягає через цю дослідну ділянку. Рекреаційне навантаження, яке проявляється тут у вигляді масового пішого руху туристів протягом цілого сезону активності земноводних у безпосередній близькості до їхніх репродуктивних водойм, становить 1-1,5 тисячі осіб за добу у період найвищої їх сезонної активності (влітку). Наслідком цього є ущільнення ґрунту, витоптування водяної і навколоводяної рослинності, постійна видозміна структури калюж і турбування тварин у них. Окрім раритетних видів амфібій, які були у

фокусі наших досліджень, тут виявили також інших земноводних, зокрема трав'яну жабу і ропуху сіру.

Таким чином, низка астатичних водойм на траверсній дорозі неподалік будівлі стаціонару продовжує деградувати – міліти й заростати стійкою до впливу витоптування рослинністю. Деякі з колишніх калюж видозмінилися настільки, що зараз практично вже їх не нагадують: повністю сухі зі щільною дерниною на дні (див. вкладку, рис. 5.2).

Місцями, зрідка, на цій дослідній ділянці фіксували поодиноких личинок тритона карпатського, які мали незвично малі розміри, що пов'язуємо з несприятливими умовами розвитку (недостатній рівень води, істотне затінення й відсутність достатньої кормової бази). Ще один вагомий висновок наших досліджень за останні п'ять років – цілковита відсутність дорослих особин гірських видів тритонів, які зазвичай траплялися тут щосезону попередніми роками. Такі процеси, зумовлені не лише рекреаційним навантаженням, а й демутаційними змінами, які трансформуючи оселища досліджуваних раритетних видів земноводних, поступово ведуть до цілковитого зникнення їх популяцій в околицях стаціонару. Це дуже тривожна тенденція, адже, зважаючи на те, що інших осередків популяцій досліджуваних видів поблизу немає, то, фактично, можемо прогнозувати їх цілковитий занепад вже у найближчому майбутньому.

Порівнюючи результати досліджень за описаними вище двома негативними чинниками впливу на стан астатичних водойм (рекреація та демутація), все ж, основним з них на цій ділянці високогір'я Чорногори визнаємо демутаційні зміни, які призводять до поступового їх заростання, затінення й обміління. Деякі з них за останні десять років настільки видозмінилися, що, практично, вже не нагадують колишніх водойм (Решетило, 2013; Білонога, Гинда та ін., 2014; Екосистеми..., 2014).

Зважаючи на таку критичну ситуацію зі згаданими оселищами земноводних, була зроблена спроба простежити ймовірність заселення ними штучних водойм такого ж типу на цій ділянці (див. вкладку, рис. 5.3). Проте, в результаті цього експерименту ми змушені визнати практично цілковиту відсутність досліджуваних видів раритетної складової батрахофауни високогір'я у них (лише поодинокі личинки тритона карпатського). Натомість, було зафіксовано близько тисячі личинок ропухи сірої, які вперше з'явилися у такій штучній водоймі на другому році її існування (2020 р.). Такі експериментальні водойми підтверджують свою потенційну користь для популяцій земноводних у високогір'ї загалом, а от щодо їх ефективності саме для раритетних видів батрахофауни, то підтвердження цьому ми дати не можемо – очевидно, необхідне подальше проведення цього експерименту. Таким чином, станом на сьогодні констатуємо сталу негативну тенденцію до збіднення батрахоценозів

високогір'я Чорногори, головним чином, внаслідок демутаційних змін середовища їхнього існування.

Озеро Несамовите протягом тривалого часу наших досліджень (з початку 2000-х рр.) було і залишається оселищем кількох видів земноводних, включно з раритетними видами хвостатих земноводних високогір'я (карпатський і альпійський тритони). Проте, станом на сьогодні воно є продуктивною водоймою практично лише для жаби трав'яної, репродуктивний успіх популяції якої виявляється у значній кількості метаморфів (3-5 ос./м²) (див. вкладку, рис. 5.4). Чисельна перевага молоді цього евритопного виду над личинками раритетних видів тритонів у десятки разів (50:1), вказує на повне домінування популяції цього виду в оселищі, а відтак і на занепад локальних популяцій карпатського і альпійського тритонів у високогір'ї Чорногори. Ймовірно, основною причиною такого занепаду може бути наслідок ценотичної взаємодії – міжвидова конкуренція, яка проявляється у значній перевазі менш екологічно вибагливої жаби трав'яної над стенотопним ендемічним тритоном карпатським за поживу і місця гібернації навколо озера. Таким чином, зафіксована протягом останніх п'яти років тенденція негативних популяційних змін раритетних видів у цьому оселищі, на нашу думку, зберігатиметься й надалі.

З огляду на біотичні причини міжвидової взаємодії земноводних у о. Несамовитому – чи не єдиному придатному оселищі популяції тритона карпатського і жаби трав'яної у цьому районі високогір'я Чорногори, можемо констатувати очевидну конкурентну перевагу останнього виду. Це підтверджується, зокрема, й фактичним зникненням з озера тритона альпійського, окремих особини якого фіксували в озері лише декілька разів протягом 2018-22 рр. Саме така істотна перевага одного з видів цього батрахоценозу робить її найскладнішою проблемою з природоохоронної точки зору, оскільки на неї неможливо запропонувати швидку і чітку відповідь. Ця ситуація потребує подальшого моніторингу і прийняття відповідних виважених системних рішень.

Підсумовуючи слід зазначити, що в межах усіх трьох дослідних ділянок високогір'я Українських Карпат простежується занепад популяцій раритетних видів земноводних, обраних для дослідження. На це вказують не лише ознаки зникнення низки придатних репродуктивних оселищ, а й зниження чисельності особин земноводних у тих із них, які ще, бодай частково, виконують цю функцію. Таким чином, безпосередніми причинами деградації популяцій раритетних видів амфібій у високогір'ї є різні екологічні чинники: Несамовите – біотичні, Пожижевська – кліматичні, резерватогенні і рекреаційні, Заросляк – транспортно-рекреаційні та кліматичні.

РОЗДІЛ 6.

НОВІТНІ ПРОБЛЕМИ ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОТИЧНОГО І ЛАНДШАФТНОГО РІЗНОМАНІТТЯ У ВИСОКОГІР'І УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Раритетна біота високогір'я зазнає істотних негативних змін під дією низки природних і антропогенних чинників – кліматичних змін, демутаційних сукцесій, рекреації та заготівлі ужиткових видів. Відтак, внаслідок трансформації високогірних екосистем, під загрозою деградації й відмирання опинилася велика кількість популяцій та угруповань рідкісних видів (Царик, Жилияєв та ін., 2004; Царик, Жилияєв та ін., 2009; Кууак et al., 2015; Кобів, 2017; Зміни., 2018). Останніми роками ці проблеми загострюються і пришвидшуються, а також появляються нові загрози. Це і зумовлює актуальність їх сучасного огляду і акцентування уваги природоохоронних установ на їх вирішенні.

Кліматичні зміни.

Серед природних чинників дедалі більший вплив на високогірну біоту спричиняють кліматичні зміни. Вони полягають передусім у потеплінні. Внаслідок збільшення тривалості вегетаційного періоду, збільшення суми ефективних температур, швидшого танення снігу, зменшення кількості опадів взимку, а відтак, зменшення вологи ґрунту, – відбувається трансформація оселищ і біотопів, і як наслідок, – зміщення еколого-фітоценотичних оптимумів, ущільнення екологічних ніш, що призводить до збільшення міжвидової конкуренції, інвазії чагарникових видів, віолентних тривіальних видів трав й, у підсумку, – до витіснення рідкісних малоконкурентних геліофітних видів (Зміни., 2018).

Кліматичні зміни, особливо різкий сезонний розподіл кількості опадів, призводять до порушення гідрологічного режиму малих водойм (високогірні озера, озерця, калюжі, болота й болітця, заболочені й перезволожені території, джерела та інші виходи підземних вод). Для стенобіонтних видів безхребетних гідробіонтів малих водойм з глибинами до 1 м в останні роки у високогір'ї погіршилися умови для успішного щорічного відтворення їхніх популяцій. За останні 20 років різко скоротилася кількість оселищ *Mixodiaptomus tatricus* у високогір'ї Чорногори. Якщо на початку 21 століття тут відзначено близько сотні постійних оселищ метапопуляції цього виду на масиві, то за останні п'ять років цей діаптомус відзначений лише у третині його попередньо стабільних оселищ.

В останнє десятиліття кліматичні зміни призвели до різких негативних змін життєздатності, а часом і до елімінації популяцій раритетних видів.

Демутаційні сукцесії.

Іншим природним чинником загрози для популяцій рідкісних видів є вплив демутаційних сукцесій на їхніх заключних етапах. Якщо протягом перших 10-20 років демутації мають переважно позитивний вплив і спричиняють відновлення структури та віталітету популяцій більшості раритетних видів, зокрема малоконкурентних низькорослих геліофітів, то демутації тривалістю 30-40 років зумовлюють часто їх негативну динаміку. Ці зміни здебільшого супроводжуються збільшенням конкуренції внаслідок затінення й ущільнення рослинного покриву внаслідок поширення висококонкурентних видів. У результаті, низькорослі рідкісні види зазнають витіснення (Зміни.., 2018).

Заростання акваторії малих водойм і їхніх берегів високотравною рослинністю та чагарниками, насамперед *Alnus viridis*, призводить до затінення водного плеса, що унеможлиблює розвиток фітопланктону й фітоперифітону – основної ланки трофічних ланцюгів високірних гідроекосистем.

Антропогенний вплив.

Високір'я належить до особливо привабливих територій з рекреаційного огляду. Тут розташовані найвищі вершини і хребти, високірні озера і скельні відслонення, які неповторною мальовничістю ландшафтів манять тисячі туристів. Інтенсивність відвідування Чорногори, Свидовця та інших високірних масивів щороку збільшується. Нестримні потоки рекреантів безконтрольно заповнили уже заповідні території, порушуючи існуючі природоохоронні режими і регламенти.

Високе рекреаційне навантаження у високір'ї спричиняє дигресивні зміни численних угруповань, які розташовані вздовж туристичних шляхів на підходах до високірних хребтів, по гребенях головних хребтів і на їхніх вершинах, а також навколо високірних озер і малих водойм (Зміни.., 2018).

Є декілька особливо привабливих і, водночас, вразливих об'єктів високірних ландшафтів. Це, передусім, Говерла. Щороку збільшується і розширюється мережа стежок від її підніжжя до вершини. Пік Говерли і підходи до нього катастрофічно швидко деградують внаслідок надмірного витоупування.

По заповідній території КНПП від спортбази “Заросляк” до озера Несамовитого влітку щоденно мандрують сотні рекреантів, багато з яких таборуються і розкладають ватри по берегах озера і його околицях на верхній межі лісу. Внаслідок стихійного відвідування заповідний режим зазнає систематичного порушення.

На вершині г. Туркул у Чорногорі внаслідок чинників рекреації, зокрема, порушення дернового покриву і оголення ґрунту під час влаштування “тура” з навколишнього каміння, а також надмірне

витоптування, – спричинили повну деградацію структури єдиної для України популяції *Oreochloa disticha* (див. вкладку, рис. 6.1). Вона перебуває на межі відмирання (Кияк, 2013; Зміни.., 2018).

Істотну загрозу становить збирання лікарських і декоративних видів: *Rhodiola rosea*, *Gentiana lutea*, *G. punctata*, *Leontopodium alpinum*, *Cetraria islandica* (L.) Ach. та ін.

Заготівля *Rhodiola rosea* поширена у високогір'ї Чорногори і Свидовця. Внаслідок надмірних зборів популяції цього виду Червоної книги України деградовані, з порушеною віковою, просторовою і віталітетною структурою. У більшості оселищ вони представлені лише залишками груп особин у найбільш недоступних місцях. Однак заготівля триває. На ринках у містах і селах Гуцульщини повсюдно пропонуються, поряд з популярними тривіальними лікарськими травами, також кореневища родіоли рожевої. Подібна ситуація притаманна щодо видів народної фітотерапії – тирлича жовтого і крапчастого, які також належать до Червоної книги. Остаточної деградації внаслідок збирання зазнають усі популяції рідкісного декоративного виду *Leontopodium alpinum*.

У 2021-22 роках загрозливих масштабів набули браконьєрські заготівлі *Cetraria islandica*, які відбувалися переважно на територіях КБЗ по Чорногірському хребту. Відзначено численні випадки збору цього лишайника на великих площах на ділянках хребта між вершинами Петрос – Говерла, Брескул – Пожижевська – Данцер – Туркул, Бербенеска – Мунчел – Дземброня (див. вкладку, рис. 6.2). З огляду на те, що цетрарія ісландська є одним з головних компонентів альпійських фітоценозів, її видалення призведе до деградації трироздільноситничників, лохинників, зігнутоосочників та інших первинних угруповань.

Ще одним негативним антропогенним чинником є заготівля чорниці. У 2021 р. вона набула “новітньої” форми. Заготівельні осередки приймають не лише достиглі, але й цілком зелені плоди. Це спричинило навалу збирачів, які спустошують чорничники як на площах господарського використання, так і на заповідних територіях.

Різні форми рекреації представляють загрозу для екосистем високогір'я Свидовця. В районі відпочинкового комплексу на г. Драгобрат відбуваються регулярні транспортні екскурсії по Свидовецькому хребту, зокрема до озера Герешаска. Тут прогресує антропогенна деградація екосистеми озера, його околиць і, зокрема, унікальних петрофітних і гігрофітних фітоценозів г. Герешаска, у яких рекреантами знищуються рідкісні види рослин. У 2021 р. мото-, квадроцикли і джипи “освоїли” озеро Апшинець. Щороку збільшується мережа і ширина доріг внаслідок “дикого” джипінгу по Центральному Свидовці (див. вкладку, рис. 6.3).

З-поміж сучасних антропогенних загроз природному функціонуванню водних екосистем високогір'я Українських Карпат

осовною є порушення рослинного покриву їхніх водозбірних басейнів та дна водойм. Неконтрольоване збільшення потоку рекреантів за останні 3-5 років у високогір'ї призвело до набагато більших масштабів руйнувань високогірних гідроекосистем, ніж за попередні 3-4 десятиліття. Басейни високогірних озер Несамовите, Бребенеска (Бребенескул), Герешаска (Догяска), Апшинець, системи озер Ворожеска, багатьох озерець та боліт належать до найбільш популярних туристичних об'єктів Українських Карпат. Збільшення потоку рекреантів на цих водних об'єктах супроводжується масовим витоптуванням і знищенням рослинного покриву. І масштаби такого руйнування не залежать від природоохоронного статусу водойм. З початку 21 століття до сьогодні площі повністю знищеного рослинного покриву на берегах високогірних озер та на місці масового таборування в їхніх басейнах сягають сотень і тисяч квадратних метрів. Особливо показовим є підрахунок місць під вогнищами в басейнах льодовикових озер. Наприклад, для озера Несамовитого (Карпатський національний природний парк) кількість місць під вогнищами у 2001 році сягала семи, а в 2020 році – більше ста двадцяти, в басейні озера Бребенеска (Карпатський біосферний заповідник) – від чотирьох у 2001 році до 65 у 2020 році.

Різкі темпи зростання антропогенного впливу, які зумовлюють деградацію природних високогірних гідроекосистем, пов'язані насамперед з новітніми видами рекреаційної діяльності. До них належать джипінг, квадроциклінг і мотокросинг. Ці види відпочинку у високогір'ї, з використанням транспортних засобів, приурочені до осьових ділянок хребтів, де також розташовані різноманітні льодовикові водойми та оселища рідкісних видів аркто-альпійських рослин. Проїзд басейнами високогірних водойм відбувається завдяки стихійним та організованим виїздам приватного авто- й мототранспорту, організованим місцевими мешканцями екскурсіям автозасобами, проїздом вантажівок та позашляховиків з метою збору ягід та ісландського моху, масовим сходженням, які організовуються виконавчими органами влади. Також створюються нові лісові дороги, як, наприклад, шлях на високогір'я Чорногори із закарпатського боку.

Використання авто- й мотозасобів для рекреації зумовлює цілу низку факторів турбування для птахів і ссавців високогірних угруповань. Особливо небезпечним є шумове забруднення. Шум двигунів квадроциклів і мотоциклів є значно більшим, ніж шум двигунів “джипів”. Використання таких автозасобів перешкоджає процесам розмноження і розвитку тварин.

РОЗДІЛ 7.

ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДЛЯ УНИКНЕННЯ ВТРАТ БІОРІЗНОМАНІТТЯ У ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

7.1. ІНДИКАЦІЯ СТАНУ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН ЗА РІЗНИХ УМОВ ІСНУВАННЯ

Встановлено особливості негативної динаміки популяцій під час їхньої деградації внаслідок несприятливих умов існування на прикладі рідкісних і поширених видів рослин високогір'я Українських Карпат за впливу антропогенних, демутаційних і кліматогенних чинників. Цей процес супроводжується характерними змінами обсягів популяцій, параметрів вікової, онтогенетичної, віталітетної структур і репродукції. Виділено індикаторні ознаки трьох етапів динаміки популяцій, що означають сприятливу, несприятливу і критичну стадії у їхньому життєвому циклі.

Порівняльні індикаторні ознаки стану популяцій в оптимумі й на межі екологічної толерантності наступні.

Сприятливі умови: висока чисельність і щільність як підросту, так і дорослих особин; загальна чисельність популяції становить не менше декількох сотень дорослих особин; ефективна чисельність – не менше декількох десятків особин; повночленний лівосторонній віковий спектр з піком чисельності на групі підросту, а в дорослій частині спектру – на віргінільній групі; коефіцієнт генерування популяції істотний; наявні генеративні середньовікові особини високої життєвості; життєвість популяції висока, кількість балів оцінки життєвості – максимальна.

Несприятливі умови: істотне (кратне) зменшення чисельності й щільності популяції; неповночленний двовершинний віковий спектр – відсутні генеративні середньовікові особини; коефіцієнт генерування популяції низький; піки чисельності припадають на віргінільні й субсенільні особини; старіння популяції; життєвість особин і популяцій низька – кількість балів істотно (кратно) менша.

Критичні умови: подальше різке зменшення чисельності й щільності популяції; загальна чисельність становить менше кількох сотень дорослих особин; генеративні особини відсутні; лівосторонній віковий спектр з піком на підростовій групі; притаманний ефект псевдоомолодження популяції; життєвість особин і популяцій мінімальна. За умов відсутності регенераційної ніші – продовження старіння популяції без псевдоомолодження, віковий спектр правосторонній з піком на постгенеративній групі.

Найбільш типові зміни структури популяцій унаслідок песимізації умов існування мають здебільшого таку послідовність: спрощення

просторової структури, зменшення життєвості особин і популяційних локусів; зменшення ефективності самопідтримання і розмноження; переважання смертності над народжуваністю, старіння популяції; зменшення площі, чисельності й щільності; припинення формування генеративних особин; спрощення і скорочення онтогенезу особин; псевдоомолодження популяції; припинення поповнення підросту; редукція вегетативного розмноження; втрачання життєздатності популяції.

Механізми гомеостазу за несприятливих впливів і на межі екологічної толерантності полягають передусім: 1) у компенсаторних адаптивних реакціях-відповідях в онтогенезі особин популяцій, а також 2) інерції життєвості репродуктивних особин, або 3) активації вегетативної рухливості за умов пригнічення генерування і звуження регенераційної ніші. Онтогенетичні реакції полягають насамперед у перебуванні особин групи підросту в ювенільній та іматурній фазі за несприятливих умов протягом значно тривалішого часу, ніж за сприятливих умов розвитку. Це зумовлене ефектом збільшення тривалості підростових фаз онтогенезу під час несприятливих змін середовища існування. Відтак, за умови настання сприятливих змін у середовищі їхнього існування, особини групи підросту забезпечують самовідновлення популяції шляхом реалізації ними повного онтогенезу – досягнення дорослих фаз розвитку, реалізації репродукції і самовідтворення. Окрім цього, внаслідок вираженої інерції життєвості, яка найбільше притаманна для середньовікових, а також старих репродуктивних особин високої життєвості, у популяції тривалий час після погіршення умов існування ще зберігається репродуктивна активність, що дозволяє певний час забезпечувати самовідтворення популяції за несприятливих умов. Однак за умов, несприятливих для функціонування репродуктивної ніші, тобто припинення генерування і відсутності умов для приживлення і розвитку підросту, відбувається активація вегетативної рухливості та вегетативного розмноження за рахунок послаблення генеративних репродуктивних процесів. Це забезпечує певний час існування популяцій вегетативно активних видів (*Gentiana acaulis*, *Senecio carpaticus*) на низькому рівні життєвості.

Виявлені ознаки можна застосовувати як маркерні для встановлення стану і перспектив розвитку популяцій раритетних видів рослин. Ці діагностичні параметри мають прикладне значення для встановлення міри загрози і прийняття відповідних заходів для відновлення їхньої життєздатності.

7.2. РЕГУЛЬОВАНЕ ВИПАСАННЯ ЯК ЗАХІД АКТИВНОЇ ОХОРОНИ ВИСОКОГІРНИХ ХОЛОДОЛЮБНИХ ВИДІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ НА ПРИКЛАДІ *SALIX HERBACEA* L.

Масштабні зміни рослинного покриву, що відбуваються в Українських Карпатах упродовж останніх десятиліть, мають виразний негативний вплив на високогірні холодолюбні види. Витіснення низькорослих спеціалізованих кріофілів, спричинене експансією більш термофільних і конкурентних видів, пов'язане не лише з кліматогенною, тобто первинною сукцесією. На цей процес накладається також вплив іншої сукцесії, а саме демутації, тобто відновлення корінної рослинності унаслідок припинення чи послаблення господарської діяльності, насамперед випасання. Вплив цих двох рушійних чинників сукцесійних змін є синергічним, тобто взаємно підсилювальним (Kobiv 2017, 2018).

У зв'язку з цим, особливий інтерес становить виявлення можливостей протидії згаданим змінам, які спричиняють вимирання найбільш спеціалізованих рідкісних холодолюбних видів, що відбувається у карпатському високогір'ї.

Задля з'ясування можливості призупинення чи сповільнення сукцесійних змін, у 2011 р. розпочато експеримент з імітації впливу випасання як чинника, що стримує регресування холодолюбних видів. З цією метою на ділянці хіонофільного угруповання із союзу *Salicion herbaceae*, розташованій на Чорногірському хребті (1885 м н.р.м.), поряд із контрольною частиною трансекти (що не зазнавала втручання) протягом 2011–2021 років під час кожного сезону вегетації проводилося дворазове зрізання травостою на висоті 1,5–2 см (Ларин и др., 1990), що імітує випасання помірної інтенсивності. Наслідки експерименту вказують на ефективність цього заходу, оскільки скорочення площі куртин *S. herbacea* майже припинилося. Швидкість відступання цього виду протягом 10-річного періоду становила лише $18,3 \pm 1,6$ мм, що у 3,7 рази повільніше, ніж на контрольній частині дослідної площі. Це свідчить про істотне сповільнення витіснення *S. herbacea* конкурентними граміноїдами (*Poa deylii*, *Luzula alpinopilosa*, *Festuca picturata*). Вилучення надземної фітомаси у ході експерименту більшою мірою вплинуло на перелічені трав'яні види через пригнічення вегетативного розростання їхніх дернин та зниження урожаю насіння унаслідок відчуження генеративних пагонів. Позитивну роль випасання як чинника, що нівелює спричинені потеплінням втрати фіторізноманіття, було відзначено й у інших гірських системах (Klein et al., 2004).

Таким чином, відновлення випасання помірної інтенсивності у високогірних оселищах низькорослих (а отже малоконкурентних) рідкісних видів може протидіяти регресуванню їхніх популяцій унаслідок несприятливих для них кліматогенних та постантропогенних сукцесійних змін рослинності. Це стосується високогірних хіонофільних, прискельних і прихребтових оселищ, а також дрібнозлакових альпійських лук. Прикметно, що на ділянках, де продовжує проводитися випасання помірної

інтенсивності, зокрема на Свидовці, негативні сукцесійні зміни рослинності призупинені або значно сповільнені, що сприятливо впливає на стан популяцій низки рідкісних високогірних видів, які сформувалися в умовах багатовікового пасовищного навантаження.

Тому на високогірних ділянках, які є цінними осередками фіторізноманіття – на Чорногорі, Свидовці, Горганах, Боржаві, Мармароських і Чивчинських горах – слід зберегти або відновити помірне випасання, у тому числі й на природоохоронних територіях. Відповідно, при прийнятті рішень про застосування режиму абсолютної заповідності або припинення випасання в оселищах рідкісних видів на території Українських Карпат слід враховувати можливі майбутні негативні наслідки щодо їх популяцій.

7.3. ЗАПОБІГАННЯ ДЕМОГРАФІЧНИМ ВТРАТАМ У ПОПУЛЯЦІЙ *PINUS CEMBRA* L. І *DACTYLIS SLOVENICA* (DOMIN) DOMIN

Для запобігання демографічним втратам сосни кедрової європейської в межах локалітетів у Чорногірському гірському масиві важливим є забезпечення відповідних умов для поширення і розвитку підросту. Зокрема, важливим є збереження відкритих площ з домінуванням трав'яного та чагарничкового рослинного покриву на прилеглий до існуючої “материнської” популяції *Pinus cembra* території. Цього можна досягнути шляхом організації контрольованого поміркованого випасу у субальпійському та верхній межі лісового поясу. Власне такі площі є привабливими для кедрівки (*Nucifraga caryocatactes* L.) – основного агента у поширенні насіння сосни кедрової. Оскільки даний представник орнітофауни уникає зімкнутих деревостанів, поширенню *P. cembra* можуть сприяти збереження існуючих або створення штучних вікон у суцільних масивах ялини звичайної і сосни гірської, як у межах існуючих локалітетів сосни кедрової європейської, так і на площах, перспективних для розвитку даного виду. Це кам'янисті стрімкі схили, ділянки з екстремальним температурним і вітровим режимом. В умовах, сприятливих для розвитку ялини звичайної та сосни гірської, молоді особини *P. cembra* поступаються їм темпами розвитку. Відтак, доцільним може бути проведення лісгосподарських заходів, спрямованих на елімінацію конкурентних деревних порід навколо підросту сосни кедрової. З огляду на відносно невеликі розміри локалітетів у Чорногірському масиві та періодичність плодоношення, дієвим методом відновлення популяції *P. cembra* є штучне висаджування насіння у периферійних зонах існуючих оселищ, а також в локалітетах, де сосна кедрова була знищена у минулому. При цьому слід

використовувати виключно місцевий насіннєвий матеріал. Враховуючи особливості закладання насіння кедрівкою своєрідними кластерами (по кілька – кільканадцять насінин), доцільно рекомендувати розсаджувати їх у віці сіянців 3-5 років. Це дозволить знизити конкуренцію між особинами та підвищити їх життєвість.

Для вищих судинних рослин у субальпійському поясі, популяції яких поширені виключно в оселищах зі специфічними властивостями субстрату, уникнення втрат чи відновлення оптимальної демографічної структури визначається значною мірою розмірами таких оселищ. Відсутність можливості поширюватись за межі ділянок з відповідними фізико-хімічними параметрами ґрунту, робить їх особливо вразливими на будь-які екологічні чи ценотичні зміни. Приуроченість *Dactylis slovenica* до вологих добре дренованих насичених і перегнійно-глейових ґрунтів з нейтральною або лужною реакцією (рН 5,0-6,0), робить її вразливою до демутаційних процесів чи кліматичних змін. До переліку головних загроз існування малих ізольованих популяцій *D. slovenica* належить збільшення проективного вкриття субальпійського криволісся вільхи зеленої чи сосни гірської. З метою запобігання деградації таких популяцій, які займають площу від кількох десятків до кількох сотень м², доцільним є суцільне вилучення чагарникового ярусу в межах оселища і його периферії. Це сприятиме збереженню оптимальної ценотичної структури угруповання, режиму освітлення, регулярного вегетативного і генеративного поновлення. У популяціях, які займають територію від 1000 м² і більше, дієвим способом уникнення демографічних втрат грястиці словенської є контроль за динамікою чагарникового ярусу. За допомогою рубок обмежується розростання існуючих чи виникнення нових локусів стелюхів, які потенційно могли б спричинитись до деградації популяції *D. slovenica*. Вільху зелену чи сосну гірську доцільно залишати у місцях, загрожених поверхневою ерозією, ґрунтовими зсувами, сніговими лавинами. Кліматичні зміни, які своїм наслідком мають зниження інтенсивності міграції ґрунтових і міжпластових вод, збагачених сполуками з нейтральною або лужною реакцією, також є істотною загрозою для існування низки популяцій *D. slovenica* у Карпатах. Зокрема встановлено, що підкислення ґрунту є причиною деградації і відмирання окремих локусів *D. slovenica* на дослідних ділянках на г. Брескулець. З метою їх збереження доцільним є запровадження моніторингу фізико-хімічних параметрів ґрунту і, за потреби, корегування значення рН ґрунту до оптимальних значень шляхом внесення відповідних сполук.

7.4. ЗАХОДИ З УНИКНЕННЯ ВТРАТ ПОПУЛЯЦІЙ *RHODIOLA ROSEA* L.

Серед видів, які потребують абсолютного режиму охорони та ефективних заходів збереження для уникнення втрат різноманіття популяцій, є *Rhodiola rosea* L. Під дією низки природних й антропогенних чинників (кліматичних змін, демутаційних процесів, рекреації), популяції виду зазнають істотних змін і перебувають під загрозою деградації. Кліматичні зміни й надалі є визначальними чинниками впливу на стан популяцій *R. rosea*, що вимагає застосування заходів щодо запобігання їх деградації внаслідок змін середовища існування та прогнозу їх розвитку на перспективу. Створення мережі стаціонарних моніторингових досліджень в межах природних локалітетів дає можливість прогнозувати подальший тренд змін та є важливою інформацією щодо обґрунтування спеціальних заходів з оптимізації популяцій виду та уникнення втрат їх різноманіття. В першу чергу, слід виділити популяції, які перебувають в межах найбільшого ризику й вирізняються ознаками деградації. До цієї групи віднесено популяції привершинних ділянок скельних угруповань з низьким рівнем природного поновлення, в яких упродовж останніх десяти років різко зменшилася чисельність популяцій та їх площа. Найменш чисельними є оселища, які знаходяться на привершинних схилах гір Петроса, Говерли, Брескула, Бребенески, Гутим-Томнатика, Ребер, Шпиць, Туркула, в Чорногорі, а також гір Близниці, Драгобрата, Герешаски та ін. на Свидовці. За умов подальшого впливу кліматичних змін і антропогенних навантажень, необхідною умовою безпосереднього контролю за станом популяцій виду є організація регіонального моніторингу з метою довготривалих досліджень в їх природних оселищах.

Суттєвою перешкодою в репродуктивному розвитку популяцій *R. rosea* як геліофітного виду, що тяжіє до угруповань відкритих скельних комплексів, є посилення у високогір'ї демутаційних процесів, які зумовлюють ущільнення рослинного покриву та зниження інсоляції в їх оселищах. Для природного поновлення популяцій виду загрозливим є заростання чагарниковими видами. За таких умов слід застосовувати заходи, які протидіють їх репродукції. Поліпшення стану популяцій є можливим шляхом вилучення небажаних видів-конкурентів. З метою екологічної стабілізації та ценотичної активності популяцій виду, необхідним заходом є застосування біотехнічних методів з використанням прорідження чагарникового ярусу. Найбільших змін зазнають популяції, які належать до лучних угруповань субальпійського й частково альпійського поясів. Експерименти, проведені на дослідних ділянках з метою визначення впливу заростання на популяції з різною інтенсивністю освітлення, показали, що в умовах щільного загушення чагарниками (*Alnus viridis* (Chaix) Opiz, *Pinus mugo* Turra, *Salix silesiaca* Willd., *Juniperus sibirica* Bungs), знижується репродуктивний потенціал особин, а в крайніх

випадках відбувається їх повна елімінація. За високої ценотичної конкуренції створюються несприятливі умови для проростання насіння та розвитку їх особин. Окремі локуси популяцій *Rhodiola rosea* внаслідок загущення чагарниками в субальпійському поясі деградували на схилах гір Брескула (1580 м н.р.м.), Шпиць (1640 м н.р.м.), Ребер (1700 м н.р.м.), Бребенески (1780 м н.р.м.), Гутим-Томнатика (1650 м н.р.м.), Петроса (1760 м н.р.м.) та ін.

За умов антропогенного навантаження, зокрема, інтенсивної рекреації та заготівлі кореневищ як лікарської сировини, причиною загрози є механічне руйнування природних оселищ та відчуження фітомаси особин. Внаслідок руйнації популяцій вичерпуються енергетичні ресурси, що впливає на розвиток особин. Рекреаційне навантаження у високогірних популяціях спричиняє дигресивні зміни, зокрема, на ділянках, розташованих поруч з туристичними маршрутами. Найвразливішими є ізольовані ділянки популяцій з невеликою площею та чисельністю, які доступні для відвідування туристами. Критичне значення має незначна кількість або відсутність генеративних особин і, зокрема, жіночих, за рахунок яких відбувається насіннєве поновлення популяцій. В місцях найбільшої деградації оселищ доцільним є організація біогенетичних резерватів з метою збереження цінного генофонду популяцій, що дасть можливість забезпечення в них мікроеволюційних процесів.

Необхідною умовою збереження популяцій є врегулювання та оптимізація інтенсивності рекреаційної діяльності з обмеженням доступу й відведенням стежок за межі популяцій. В зв'язку з цим, необхідно забезпечити повну й надійну охорону природних локалітетів, а на заповідних територіях дотримання діючого режиму їх заповідності. Важливим є подальше розширення заповідних територій та оптимізації екологічної ситуації на схилах гір Петроса, Шпиць, Бребенески, Мунчела, Піп-Івана в Чорногорі, гір Герешаски, Ворожески, Драгобрата, Ребра в Свидовецькому масиві.

Оскільки популяції виду знаходяться під загрозою деградації, слід розробити і впровадити заходи щодо їх природного поновлення. Доцільним є застосування методів реінтродукції, що пов'язані з підсівом насінням на ділянках, які відповідають еколого-ценотичним умовам виду з послабленим режимом ценотичної зімнутості. Проведені експерименти показали, що вид є достатньо пластичним щодо відновлення деградованих ділянок популяцій.

У зв'язку з існуючою загрозою деградації виду, доцільним є також його культивування з використанням як вегетативного, так і насіннєвого способу розмноження. Заходи по збереженню популяцій виду зумовлюють необхідність застосування його культивування в близьких до природних умовах.

Загалом, враховуючи сучасний стан популяцій та необхідність збереження й уникнення втрат їх різноманіття, важливими є такі заходи:

1) проведення моніторингу за основними параметрами популяцій, які детермінують їх здатність до відновлення та дають можливість контролювати їх життєвий стан;

2) проведення контролю за демутаційними процесами, а за необхідності застосування заходів з розрідження чагарникового ярусу;

3) усунення надмірного антропогенного навантаження в зв'язку з інтенсивністю рекреації, що є можливим внаслідок коригування туристичних маршрутів та дотримання діючого режиму заповідання;

4) створення біогенетичних резерватів в місцях найбільшої деградації популяцій з метою збереження унікального генофонду;

5) застосування методів реінтродукції популяцій в критично загрожених оселищах;

6) долучення ботанічних садів, еколого-натуралістичних центрів та інших установ з метою пропагування культивування й застосування необхідних методів інтродукції.

7.5. ЗБЕРЕЖЕННЯ МОНТАННИХ ВИДІВ У РІВНИННИХ ОСЕЛИЩАХ НА ПРИКЛАДІ *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST. ET KIT. EX WILLD.

Symphytum cordatum – карпатський субендемичний вид, трапляється в Українських Карпатах в усіх рослинних поясах, однак в альпійському – дуже рідко.

Ізольовані оселища виду розташовані також у рівнинних регіонах України на північний схід від Карпат, куди вид поширюється на відстань до 310 км від цього гірського пасма. На рівнинних територіях *S. cordatum* перебуває на межі свого ареалу. Чим далі від Карпат, тим рідше трапляються оселища виду, які становлять ексклави, відмежовані один від одного та від основного ареалу значними гіатусами (Кобів, 2007б). Відомі ізольовані рівнинні місцевиростання живокосту серцелистого в Івано-Франківській, Львівській, Чернівецькій, Тернопільській, Хмельницькій і Житомирській областях (Тихоненко, Орлов, 2018).

Зокрема, нами було виявлено популяцію *S. cordatum* біля м. Полонне (Хмельницької обл.), яка є однією з крайніх північно-східних точок поширення виду (Кобів, 2007а). Про знахідку двох інших локалітетів виду неподалік повідомляла Л. С. Юглічек (2003).

Нам не вдалося підтвердити деякі дані щодо поширення *S. cordatum*, наведені у 1850–1960-х роках, що ймовірно пояснюється зникненням живокосту серцелистого з цих оселищ протягом часу, що минув. Це дає

підстави вважати, що принаймні у частині своїх рівнинних осередків *S. cordatum* зазнає поступового вимирання.

Інтенсивний антропогенний вплив також призводить до значного погіршення індивідуально-групових показників популяцій *S. cordatum* (наприклад, у Львові), що може призвести до їх зникнення.

Найвразливішими до антропопресії є малі за площею та чисельністю рівнинні популяції живокосту серцелистого, які перебувають у несприятливих еколого-ценотичних умовах.

До ознак-маркерів загрозливого стану популяцій *S. cordatum* у гірському і рівнинному субареалах належать: низька участь генеративної групи або її відсутність, зниження розмірів і чисельності клонів, значне зменшення площі популяції, істотне зниження щільності рамет і їх невисокі біометричні показники, а також пригнічення вегетативного розростання.

Для таких рівнинних популяцій монтанних видів як *S. cordatum*, потрібно застосовувати біотопну охорону, яка передбачає запобігання порушенню невеликих вразливих оселищ виду. Цього можна досягти шляхом створення резерватів місцевого значення.

Охорона монтанних видів у рівнинному субареалі сприятиме збереженню регіонального біорізноманіття та генофонду цих видів на межі їх поширення, оскільки генофонд давно ізольованих популяцій є унікальним і втрату генетично відмінних популяцій можна порівнювати із зникненням цілого виду (Ehrlich, 1988).

7.6. ЗАХОДИ УНИКНЕННЯ ВТРАТ ХІОНОФІЛЬНИХ УГРУПОВАНЬ

З метою розробки рекомендацій з уникнення втрат біорізноманіття популяцій хіонофільних угруповань внаслідок змін середовища існування, були застосовані польові експерименти: імітація випасання та підсів насіння в межах оселища виду. Питанням реінтродукції, репатріації і реставрації популяцій присвячено ряд публікації (IUCN, 1998; Тихонова, 2002; Горбунов, 2008; Дорогина, 2014; Кагало, 2022), де описано відмінності їхнього застосування. Для нашого експерименту більше підходив термін реставрація, що узгоджується з визначенням IUCN (1998), де цей термін (Re-inforcement/Supplementation) вживається в контексті посилення або доповнення існуючої популяції.

Як уже зазначалося, коливання глибини снігового покриву в зимовий період в оселищах хіонофільних угруповань є чинником, що спричиняє флуктуації популяційних параметрів окремих видів, а не фактором загроз їхньому існуванню. Деякі види не витримують надто потужного шару снігу і в багатосніжні зими частково відмирають, створюючи умови для

колонізації іншими видами. Проте, багато видів, зокрема й такі представники Червоної книги, як *Cerastium cerastoides* та *Saxifraga carpatica*, не здатні або обмежено здатні заселяти звільнені площі (вони поступово зникають на периферійній і проміжній частині оселища), що може бути пов'язано як з нездатністю витримати конкуренцію у разі проростання наявного насіннєвого матеріалу, так і з відсутністю життєздатного насіння у ґрунті. Зважаючи на такі динамічні процеси, в цьому оселищі було проведено експеримент з підсіву насіння червонокнижних видів *Cerastium cerastoides* та *Saxifraga carpatica*. Відсутній або нежиттєздатний насіннєвий матеріал у ґрунті поповнювали шляхом підсіву насіння, зібраного в межах цього ж оселища – з центральної його частини на периферію, а з метою зменшення конкуренції було проведено імітацію випасання. Для *C. cerastoides* не було виявлено належного результату, а для *S. carpatica* отримали позитивний результат – на третій рік експерименту спостерігали триразове збільшення кількості як генеративних, так і прегенеративних особин. Другий експеримент полягав у перевірці схожості насіння (*Cerastium cerastoides*, *Gnaphalium supinum*, *Luzula alpinopilosa*, *Poa deylii*, *S. carpatica*, *Soldanella hungarica*, *Veronica alpina*), яке перебувало на тривалому зберіганні в паперових пакетах у сухому приміщенні більше 10 років (збір 2009 року). За основу були взяті результати проведених у 2010 році досліджень (Штупун, 2012) схожості насіння. На жаль експеримент не дав належного результату – насіння усіх видів лишилося непророслим.

Отже, в окремих випадках для підтримання функціонування популяцій з метою уникнення втрат біорізноманіття внаслідок природних сукцесійних змін оселищ хіонофільних видів, шляхом зменшення впливу видів-конкурентів, рекомендовано проводити регульований випас і підсів насіння з тих частин оселища, які на цей час є сприятливими для їхнього розвитку.

7.7. ЗБЕРЕЖЕННЯ ОСЕЛИЩ РІДКІСНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ГІДРОБІОНТІВ ТА ЇХ УГРУПОВАНЬ

Для відстеження популяційних основ уникнення втрат гідробіонтів у високогір'ї Українських Карпат внаслідок змін середовища існування, необхідно щорічно чи періодично проводити низку заходів.

Станом на сьогодні існує ціла низка високогірних водних оселищ, які можуть зникнути через дію як природних, так і антропогенних чинників.

Для стічних чи протічних озер і озерець високогір'я масивів Чорногора, Свидовець, Боржава властиве руйнування морен та кам'янистих природних загат унаслідок розмивання через природний стік. Еволюційно ці водойми через таке розмивання зменшують площу своїх акваторій і глибину. Для збереження оселищ рідкісних популяцій гідробіонтів та їх угруповань необхідно проводити активні методи охорони щодо укріплення загат місцевим камінням і валунами. Для Чорногори це стосується, насамперед, озера Марічейка та озерця Рудишина (Данціж). Для Свидовця – двох озер Ворожеска та озера Євгенії. Озеро Догяска (Герешаска) у 2017 році було штучно додатково загачене громадськими активістами, що зупинило його стік і зменшення площі акваторії та глибини. Наразі гідрологічна ситуація на Догясці стабілізувалась. На Боржаві озерце Боржава 1 (витік річки Боржава) є дуже мілководним і стік через кам'яну загату збільшується щороку. Подібні, але менш виражені, проблеми з руйнацією природних загат існують і для низки інших високогірних озер та озерець.

Ще більш критична ситуація склалася для астатичних водойм високогір'я. Більшість з них розташована на узбіччі основних туристичних маршрутів. Задля уникнення заболочення стежок з боку калюж рекреантами прориваються стічні канавки. Калюжі зневоднюються повністю.

Унаслідок неконтрольованого засмічення, витоптування й вирубування деревно-чагарникової рослинності відбувається швидка штучна евтрофікація, що навіть упродовж року, за умови короткого вегетаційного періоду у високогір'ї, призводить до різких змін гомеостазу водойм і їхньої буферної здатності до самоочищення. Сукупність кліматичних й антропогенних чинників призводять до зневоднення інших астатичних водойм.

Ще одним істотним антропогенним чинником є автотуризм, який на високогірних дорогах є несанкціонованим. Проїзд авто- й мототранспорту через калюжі, болітця, озерця й мілкі частини озерних акваторій призводить до швидких порушень функціонування природних гідроекосистем.

Усі ці, як природні, так й антропогенні чинники, спричиняють збіднення природного біорізноманіття гідрофауни високогір'я через різку зміну фізико-географічних та біотичних чинників в оселищах гідробіонтів (глибина, розмір плеса, рельєф дна, каламутність, гідрохімічний склад водойм, рослинний покрив берегів, басейнів, акваторій, інвазія чужорідних видів, зміна конкурентних взаємовідносин в угрупованнях).

У наш час у високогір'ї збереглися лише декілька високогірних водойм, які досі не піддавались істотному прямому антропогенному впливу і в яких збереглися угруповання гідробіонтів високогір'я, що відповідають природному стану. Насамперед, це озеро Верхнє Озірне (Чорногора). Необхідно перекрити новостворені стежки до басейну цього озера та до сусідніх озерець (Болотне Око, Довге та інші), по яких на ці водозбірні території в останнє десятиліття переганяється худоба та проходять рекреанти.

Працівникам природоохоронних державних інституцій (Карпатський національний природний парк, Карпатський біосферний заповідник) та органів самоврядування, які відповідають за охорону певного гідрологічного об'єкту високогір'я, необхідно щороку здійснювати низку спостережень і заходів, які виявлять і ліквідують негативні зміни в оселищах гідробіонтів на найвищих гіпсометричних рівнях України. Вихідні дані для порівнянь стану високогірних водойм містяться у наших попередніх працях (Екосистеми..., 2014; Микітчак, 2016; Микітчак, 2017; Микітчак, 2022).

7.8. ЗБЕРЕЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ РАРИТЕТНИХ ВИДІВ ЗЕМНОВОДНИХ

З метою збереження популяцій видів Червоної книги України, які були досліджені на території Бібрко-Стільського горбогір'я слід підвищити природоохоронний статус цієї території, обмежити лісозаготівельну діяльність на ній, а в локалізованих оселищах карпатського і альпійського тритонів додатково створити умови для успішного проходження їхнього метаморфозу: очищення і поглиблення існуючих репродуктивних водойм цих видів, збільшення кількості таких водойм шляхом відновлення придатного стану тих, які вже не використовуються земноводними і, за можливості, формування нових неподалік. Таким чином, підтримавши репродуктивний популяційний потенціал цих видів, можна уникнути ймовірних втрат раритетного біорізноманіття у регіоні внаслідок негативних змін середовища їхнього існування.

У зв'язку з істотним погіршенням стану оселищ раритетних видів амфібій у місцях стихійного паркування автотранспорту в околицях і на території спортивної бази “Заросляк”, вбачаємо першочергову необхідність у реорганізації руху й паркування автомобілів рекреантів. Це, на наш погляд, повинно зупинити подальшу деградацію оселищ земноводних і безпосередню загибель тварин, їхньої ікри чи личинок під колесами численних автомобілів протягом сезону їхньої активності. Сподіваємося, що такий захід матиме швидкий ефект і позитивно відіб'ється не лише на чисельності популяцій земноводних, які населяють цю територію, а й впорядкує і полегшить можливість доступу туристів до цивілізованої якісної послуги з паркування їхнього автотранспорту.

З метою уникнення втрат різноманіття земноводних на верхній межі лісу у Чорногорі (околиці високогірного біологічного стаціонару “Пожижевська” імені Костянтина Малиновського) доцільно, з одного боку, обмежити негативний рекреаційний вплив туристів на репродуктивні оселища, який проявляється головним чином у вигляді інтенсивного витоуптування оселищ, а з іншого боку, запроваджувати дозволені на заповідній території способи локального обмеження або стримування їх заростання, яке веде до зниження різноманіття не лише земноводних, а й багатьох інших таксономічних груп тварин чи рослинних угруповань.

Одним з можливих варіантів вирішення проблеми тотального домінування популяції жаби трав'яної у озері Несамовитому може бути вилучення кладок ікри цього виду навесні з метою зниження приросту популяції. Це мало б зменшити конкурентний тиск на популяції раритетних видів тритонів у цій унікальній репродуктивній водоймі і збільшити їхні шанси на відновлення своєї оптимальної чисельності.

SUMMARY

Until recently, the main factors of threat to biodiversity in the Ukrainian Carpathians were traditional forms of land use – timber-cutting, grazing, and hay-making. However, massive transformations of the biota have been occurring in the mountain regions during the last decades due to the decline of animal farming. Restoration successions, which once were common only to the nature reserves, encompass the whole mountain massifs now. Another important factor that affects mostly high-mountain zone is the climate change, which results in the upward shift of the vegetation belts. The inflow of vacationers that has been increasing lately in the high-mountain zone causes habitat fragmentation and destructive changes in the populations of many species. The biota of the Ukrainian Carpathians undergoes considerable negative changes under the impact of the mentioned natural and anthropogenic factors. Consequently, a large number of populations and habitats of rare flora and fauna became threatened.

The monograph presents the results of studies on the characteristics of the structure, dynamics, reproduction, performance, and other properties in populations of rare species of flora and fauna in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians under unfavorable living conditions. Transformational changes in the high-mountain communities were described. In particular, the dynamics of communities in the alpine belt during the 40-year period was analyzed. The factors of threat to the subalpine community *Ulmarietum centaureosum* under conditions of restoration succession were revealed.

The causes and consequences of the negative population dynamics were discovered. The impact of current environmental change on populations of the high-mountain plant species in the Ukrainian Carpathians was shown in the case studies on the species (*Geum montanum*, *Senecio carpathicus*, *Pedicularis verticillata*, *Salix herbacea*) occurring in different types of habitats – grasslands, hygrophilous and chionophilous communities. The dynamics of a tall-herb species as a case study on *Achillea lingulata* was described. The impact of frostbite on populations of rare plant species was studied. Current status and prospects of plant populations in the subalpine belt were determined in the case studies on *Pinus cembra* and *Dactylis slovenica* under conditions of the restoration succession. Indicative parameters for the populations of *Rhodiola rosea* under unfavorable environmental change were revealed. The seed reproduction of *Achillea lingulata* and *Centaurea kotschyana* and its limitation factors were studied. Population dynamics of *Symphytum cordatum* at the upper and northeastern distribution limits were described. Climate-induced threats to populations in the chionophilous communities were defined.

Aut- and demecological properties of rare plant species in pessimal developmental conditions were revealed. In particular, the developmental pace

and vitality of individuals in populations under optimal and pessimal conditions were defined. The effect of pseudo-rejuvenation as an indicator of negative changes in the populations was discovered.

Trends in the spatial structure changes of *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), and *Acanthocyclops vernalis* Fisher (1853) populations in the high-mountain zone of the Chornohora massif were determined.

Current threats of loss of the populations of amphibians from the Red Data Book of Ukraine – *Lissotriton montandoni* (Boulenger, 1860), *Ichthyosaura alpestris* (Laurenti, 1768) and *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758) – were revealed.

Measures for passive and active conservation of populations to avoid biodiversity loss under current natural and anthropogenic changes in the habitat environment were developed.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Алексеев В.Р. (1990). Дипауза ракообразных: эколого-физиологические аспекты. Москва: Наука, 144 с.
- Антонова З.П., Скалабан В.Д., Сичилкина Л.Т. Определение содержания в почвах гумуса. *Почвоведение*. 1984. №11: 130-133.
- Арсан О.М., Давидов О.Я., Дяченко Т.М., та ін. (2006). Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. Київ: Логос, 408 с.
- Балабух В.О., Лук'янець О.І. Зміна клімату та його наслідки у Рахівському районі Закарпатської області. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2015. Т. 2 (37): 132-148.
- Білонога В., Гинда Л., Данилик І. та ін. (2014). Механізми самовідновлення популяцій. За ред. Й. Царика. Львів: Сполом, 216 с.
- Білонога В., Козловський В., Кияк В. Поширення і структура популяцій *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* в Українських Карпатах. *Матеріали всеукраїнської наукової конференції "Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій", присвяченої 100 річниці від дня народження К.А.Тамаринова*, Львів-Шацьк, 9-12 вересня 2021 р. Львів: СПОЛОМ. 2021: 37-38.
- Білонога В.М. Онтогенез та популяційна структура *Adenostyles allariae* (Gouan) A. Kerner (Asteraceae) в Українських Карпатах. *Вісник Львівського ун-ту, Серія біологічна*. 2002. Вип. 29: 69-76.
- Білонога В.М. Трансформація субальпійських деревостанів *Pinus cembra* L. в Чорногорі в умовах глобальних кліматичних змін. *Матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 100-річчю від дня народження проф. Костянтина Малиновського*. Львів, 14-15 травня 2020 р. 2020: 75-77.
- Білонога В.М. Штупун В.П. Особливості демографічної структури популяції *Pinus cembra* L. в Чорногорі (Українські Карпати). Роль природно-заповідних територій у збереженні природних і етнокультурних цінностей та у впровадженні цілей сталого розвитку. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції*. – Великий Березний, 2-3 жовтня 2019 р. 2022: 76-78.
- Борисова И.В. Фенологические типы растений (феноритмотипы). *Полевая геоботаника*. Л.: Наука. 1972. Т. 4: С. 7-11.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. (1991). Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука, 504 с.
- Брадїс Є.М., Зап'ятова О.О. Високогірна рослинність. *Рослинність Закарпатської області УРСР*. К.: Вид-во АН УРСР. 1954: 137-210.
- Волошук М. Зміни лучної рослинності під впливом традиційного господарювання в Карпатському біосферному заповіднику. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2016. 72: 101-109.
- Вынаев Г.В., Третьяков Д.И. О классификации антропофитов и новых для флоры БССР интродуцированных видов растений. *Ботаника*. Минск, 1979. Вып. 21: 62-74.
- Гаврилюк О.В. Екотопічна приуроченість хвостатих земноводних роду *Triturus* (Rafinesque, 1815) у Чорногорі (Українські Карпати). *Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол.* 2009. 49: 97-103.
- Гончаренко А.Е. Зависимость размеров некоторых земноводных от их возраста. *Вестн. зоол.* 1979. 4: 79-82.
- Гончаренко А.Е. Методика определения возраста бесхвостых земноводных. *Вестн. зоол.* 1988. 1: 82-85.
- Горбань Л.И., Шайтан С.В. (1993). Батрахофауна Бибрко-Стильского холмогорья. Минск, 16 с.
- Горбунов Ю.Н., Дзыбов Д.С., Кузьмин З.Е., Смирнов И.А. (2008). Методические рекомендации по реинтродукции редких и исчезающих видов растений (для ботанических садов). Тула, 56 с.
- Гродзінський А. М. (1973). Основи хімічної взаємодії рослин. К.: Наук. думка, 208 с.

- Гродзинский А.М. (1991). Аллелопатия растений и почвоутомление: Избр. тр. К.: Наук. думка, 432 с.
- Дідух Я.П. Екологічні аспекти глобальних змін клімату: причини, наслідки, дії. *Вісник НАН України*. 2009. 2: 34-44.
- Дмитрах Р. Збереження популяцій різностатевих видів. *Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат. Наукові рекомендації*. Ред. Й. Царик. Львів: Меркатор. 2009: 27-31.
- Дмитрах Р.І. Генеративне розмноження високогірних видів рослин та особливості насіннєвого поновлення їх популяцій в Українських Карпатах. *Наук. вісник НЛТУ України*. Львів. 2010. Вип. 20, 9: 45-51.
- Дмитрах Р.І. Завдання і методи досліджень статевої диференціації популяцій трав'яних видів рослин. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. Львів. 2013а. Вип. 4 (11), № 1: 21-28.
- Дмитрах Р.І. Внутрішньопопуляційна організація та перспективи збереження популяцій різностатевих видів рослин в Українських Карпатах. *Біол. Студії*. 2013б. Вип. 7, 3: 21-28.
- Дорогина О.В., Елисафенко Т.В., Нечепуренко С.Б., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б. Опыт реставрации популяций *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в Горном Алтае. *Раст. мир Азиатской России*. 2014. No 3: 81-86
- Екосистеми лентичних водойм Чорногори (Українські Карпати) (2014). Микітчак Т., Решетило О., Костюк А. та ін. Львів: ЗУКЦ, 288 с.
- Жиляєв Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. та *Homogyne alpine* (L.) Cass. в фітоценозах льодовикових котлів Чорногори. *Укр. бот. журн.* 1984. 41, №1: 20-23.
- Жиляєв Г.Г. Ценопопуляції компонентів соообщества *Ulmarietum centaureosum* в Карпатах. *Бот. журн.* 1985. Т. 70, № 3: 378-382.
- Жиляєв Г.Г. Популяції автотрофного блоку *Ulmarietum cetrariosum* в Карпатах. *Укр. бот. журн.* 1986. Т. 43, № 6: 39-43.
- Жиляєв Г.Г. (2005а). Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАНУ, 304 с.
- Жиляєв Г.Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників. *Укр. бот. журн.* 2005б. Т.62, №5: 687-698.
- Жиляєв Г.Г. Роль віталітетної диференціації в насіннєвому поновленні популяції *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) на субальпійському лузі Чорногори (Карпати). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2015. Т. 11, No 2: 165-177.
- Жиляєв Г.Г. Зміни видового різноманіття і стану популяцій трав'яних багаторічників в ізольованому угрупованні *Ulmarietum centaureosum* при демутаціях рослинності в Чорногорі (Карпати). *Чорноморськ. бот. ж.* 2021. 17 (3): 122-136.
- Жиляєв Г.Г. Демутаційні зміни популяційної структури і видового складу рослинного угруповання *Festucetum supinae* в альпійському поясі Українських Карпат. *Чорноморськ. бот. ж.* 2022. 18 (2): 156-169.
- Жиляєв Г.Г. Гіссовський В.Б. Механізми саморегуляції розвитку природних популяцій *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) в Карпатах. *Чорноморськ. бот. ж.* 2020. 16 (1): 62-73.
- Жиляєв Г.Г., Царик Й.В. Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат. *Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат*. К.: Наук. думка. 1993: 39-49.
- Жукова Л.А., Зубкова Е.В. Демографический поход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность развития растений. *Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология*. 2016. 4: 169-183.
- Збереження біотичного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат (2009). За ред. Й.В. Царика. Львів: Меркатор, 52 с.
- Злаки Украины. (1977). Киев: Наук. думка, 518 с.
- Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. *Бот. журн.* 1989. Т. 74, № 6: 769-784.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. (2013). Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 439 с.

Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження. (2018). За ред. В. Кияка. Львів: Вид-во ННВК «АТБ», 280 с.

Измерение и мониторинг биологического разнообразия: стандартные методы для земноводных (2003). М.: КМК, 380 с.

Кагало О.О., Сичак Н.М., Омельчук О.С. Репатріація та реінтродукція охоронюваних видів рослин – чи не вистелена “добрими” намірами дорога до пекла? *Український ботанічний журнал*. 2022. 79(2): 114-119.

Кияк В.Г. Структура популяцій рослин в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* в Українських Карпатах. *Укр. ботан. журн.* 1985. Т. 42, №3: 10-13.

Кияк В.Г. (1989). Структура ценопопуляцій растений в альпийских сообществах Карпат: автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук: спец. 03.00.16 “Экология”. Днепропетровск, 16 с.

Кияк В.Г. Структура і динаміка популяцій *Leontopodium alpinum* Cass. в Українських Карпатах. Загроза зникнення. *Зб. наук.-техн. праць*. Львів: УкрДЛТУ. 1999. Вип. 9.9: 194-201.

Кияк В.Г. Методи досліджень. *Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат*. За ред. М. Голубця і К. Малиновського. Львів: Поллі, 2004: 31-38.

Кияк В.Г. Ценозоутворювальне значення аркто-альпійських видів у сукцесійних фітоценозах високогір'я Українських Карпат / В. Г. Кияк, В. М. Білонога, А. К. Малиновський. *Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України. Збірник науково-технічних праць*. Львів. 2007. Вип. 17, 3: 42-47.

Кияк В.Г. Методичні аспекти дослідження малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Карпат. *Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки. Біологічні науки*. 2008а. № 3: 298-303.

Кияк В.Г. Алгоритм життєвого циклу і динаміка екологічної ніші популяції рослин. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2008б. Вип. 46: 109-118.

Кияк В.Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. Львів: Інститут екології Карпат НАНУ. 2012. Т. 3(10), № 1: 77-92.

Кияк В.Г. (2013). Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 248 с.

Кияк В.Г. Життєвість (віталітет) як інтегральний показник стану популяції у рослин. *Біологічні студії*. 2014. Т. 8, № 3-4: 273-284.

Кияк В.Г., Білонога В.М. Сучасні структурні зміни популяцій рослин високогір'я Українських Карпатах. *Наук. зап. Держ. природозн. музею*. 2016. 32: 39-48.

Кияк В.Г., Білонога В.М., Штупун В.П. Кліматогенні зміни популяцій і фітоценозів. *Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження*. За ред. Кияка В. Львів: Вид-во ННВК «АТБ», 2018: 103-126.

Кияк В.Г., Штупун В.П., Білонога В. М. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Вісник Львівського Національного університету. Серія біологічна*. 2016. Вип. 74: 104-115.

Кияк В., Штупун В. Трансформаційні процеси в альпійських фітоценозах Українських Карпат за умов заповідання та кліматичних змін. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2021. Випуск 85: 59–69.

Климишин О.С. Сукцесійна трансформація корінних трав'яних фітоценозів високогір'я Українських Карпат. *Вісник Прикарпатськ. ун-ту. Серія біол.* 2008. Вип. 9: 15-23.

Климишин О.С., Кияк В.Г. Структура ценопопуляцій рослин в угрупованні *Juncetum festucosum supinae*. *Укр. ботан. журн.* 1985. Т. 42, №5: 18-20.

Климишин О.С., Малиновський К.А., Попадюк Р.В. Вплив режиму заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат. *Укр. ботан. журн.* 1987. Т. 43, №3: 62-66.

Кобів В.М. Особливості *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. на північно-східній межі ареалу. *Актуальні проблеми ботаніки та екології: Міжнар. конф. молодих учених-ботаніків: матеріали*. Київ. 2007а: 145-146.

Кобів В.М. Поширення та індивідуально-групові параметри *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. в умовах рівнини заходу України. *Наук. зап. Держ. природозн. музею*. 2007б. Вип. 23: 137-144.

Кобів Ю.Й. Екологія та популяційно-онтогенетичні особливості *Arnica montana* L. (Asteraceae) в Українських Карпатах. *Укр. ботан. журн.* 1992. Т. 49(3): 46-51.

Кобів Ю.Й. Популяційно-онтогенетичні показники і поведінка *Geum montanum* L. (Rosaceae) в Українських. *Укр. ботан. журн.* 1998. Т. 55(3): 244-248.

Кобів Ю.Й. (2004). Словник українських наукових і народних назв судинних рослин. К.: Наук. думка, 800 с.

Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат. *Укр. ботан. журн.* 2009. 66, № 4: 451-465.

Кобів Ю.Й. Типи і причини раритетності на прикладі видів рослин Українських Карпат. *Укр. ботан. журн.* 2010. Т. 67, № 6: 832-844.

Кобів Ю.Й. Сучасна динаміка популяцій рідкісного високотравного виду *Achillea lingulata* в Українських Карпатах. *Матеріали Міжнар. наук. конф. "Проблеми уникнення втрат біорізноманіття Українських Карпат", присвяченої 100-річчю від дня народження професора Костянтина Малиновського, 14-15 трав. 2020 р.* Львів. 2020: 95-98.

Кобів Ю., Прокопів А., Гелеш М., Борсукевич Л. Поширення, стан популяцій та характеристика оселищ рідкісних і загрожених видів рослин у північній частині Свидовця (Українські Карпати). *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2009. Вип. 49: 63-82.

Коваленко І.М. Віталітетна структура популяцій вегетативно-рухомих рослин в лісових екосистемах. *Вісник Черкаського університету. Серія "Біологічні науки"*. 2016. №1: 51-58.

Козурак А.В., Антосяк Т.М., Волощук М.І. Регіонально рідкісні види рослин та оселища Карпатського біосферного заповідника. *Природа Карпат*. 2017. № 1 (2): 17-27.

Комендар В.І., Скунець П.М., Гнатюк М.Ю. (1985). Зелені перлини Карпат. Ужгород: Карпати, 88 с.

Куркин К.А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов. *Естественные кормовые угодья СССР* / отв. ред. Т. А. Работнов. М., 1966: 98-116.

Лапач С.Н., Чубенко А.В., Бабич П.Н. (2001). Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. К.: Морион, 408 с.

Ларин И.В., Иванов А.Ф., Бегучеев П.Л. и др. (1990). Луговое хозяйство и пастбищное хозяйство: учеб. пос. Л.: Агропромиздат, 600 с.

Леонова Т.В. Механизмы адаптации *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. к различным экологическим факторам. *Modern Phytomorphology*. 2013. 4: 143-146.

Ловеліус О.Л., Стойко С.М. *Rhodiola roaea* L. в Українських Карпатах. *Укр. ботан. журн.* 1990. Т. 47, № 1: 90-93.

Мала гірнича енциклопедія. (2004). В 3-х т. За ред. В. С. Білецького. Донецьк: «Донбас».

Малиновский К.А., Царик И.В., Жилиев Г.Г. О границах природных популяций растений. *Журн. общ. биол.* 1988. Т. 49, № 1: 5-12.

Малиновский К.А., Царик И.В., Коржинский Я.В. и др. (1984). Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. К.: Наук. думка, 208 с.

Малиновський К.А. (1980). Рослинність високогір'я Українських Карпат. К.: Наук. думка, 277 с.

Малиновський А. К., Кияк В.Г., Білонога В.М. Екологічна ніша в природних та антропогенно змінених фітоценозах. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. 2004. Т. 19: 83-96.

- Малиновський А.К., Білонога В.М. Кореляції морфометричних параметрів рослин на популяційному рівні. *Наукові записки держ. природознавчого музею*. Львів. 2003. 18: 157-168.
- Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. (2002). Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород, 244 с.
- Малиновський К.А., Царик Й.В., Жиляєв Г.Г., та ін. (1998). Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. За ред. К. А. Малиновського. К.: Наук. думка, 176 с.
- Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. (2002). Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 76 с.
- Мануйлова Е.Ф. (1964). Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. Москва-Ленинград: Наука, 328 с.
- Маренчук Ю.А., Дударь Ю.А. (2007). Антропофиты Ставрополя (проблема, кадастр, понятийный аппарат). Ставрополь: Изд-во СГУ, 198 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. (1984). Ленинград: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 33 с.
- Микітчак Т.І. Планктонні ракоподібні (Cladocera, Copepoda). *Екосистеми лентичних водоем Чорногори (Українські Карпати)*. Львів: ЗУКЦ, 2014: 128-193.
- Микітчак Т.І. Антропогенні зміни популяцій тварин. Нижчі ракоподібні. *Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження*. Львів. 2018а: 231-235.
- Микітчак Т.І. Природні зміни популяцій тварин. Нижчі ракоподібні. *Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження*. Львів. 2018б: 155-177.
- Микітчак Т.І. Трансформація екосистем льодовикових озер Українських Карпат. *Екологія та ноосферологія*. 2017. 28, 3-4: 28-36.
- Минеев В.Г., Сычев В.Г., Амелянчик О.А. и др.. (2001). Практикум по агрохимии: Учеб. пособие. - 2-е изд., перераб. и доп./ Под ред. академика РАСХН В.Г.Минеева. М.: Изд-во МГУ, 689 с.
- Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности. *Итоги науки и техники. Ботаника. Геоботаника*. М.: «ВИНИТИ», 1984. Т. 5: 139-208.
- Мінарченко В.М. Життєва стратегія сировинно значущих видів лікарських рослин України та її реалізація в умовах трансформованого навколишнього середовища. *Укр. ботан. журн*. 2007. Т. 64, № 5: 667-675.
- Монченко В.І. (1974). Щелепнороті циклопоподібні, циклопи (Cyclopidae). Фауна України. Київ: Наукова Думка. Т. 27. Вип. 3, 452 с.
- Національний каталог біотопів України. (2018). За ред. А.А. Куземко, Я.П. Дідуха, В.А. Онищенко, Я. Шеффера. К.: ФОП Клименко Ю.Я., 442 с.
- Никитин Б.А. Определение содержания гумуса в почве. *Агрохимия*. 1972. №3: 123-125.
- Олейникова Е.М. (2014). Онторморфогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Воронеж: ВГАУ, 366 с.
- Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання). (2012). Укладачі: Т.Л. Андрієнко, М.М. Перегрим. Київ: Альтерпрес, 148 с.
- Попельницька О.В. Морфометрична структура популяцій хвостатих земноводних в екосистемах високогір'я Чорногори (Українські Карпати). *Biol. Stud*. 2012. 6(3): 161-172.
- Популяційне різноманіття рідкісних видів високогір'я Українських Карпат: Збереження та управління (2013). За ред. Й.В. Царика і М.П. Козловського. Львів: Карти і Атласи, 96 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Тр. БИН АН СССР. Геоботаника*. М., Л.: АН СССР. 1950а. Сер.3, вып.6: 7-204.
- Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. *Проблемы ботаники*. М.: Наука. 1950б. Вып.1: 465-483.

- Решетило О. Екологічна характеристика водойм – місць існування кумок (*Bombina*) в Українських Карпатах. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2001а. 27: 113-123.
- Решетило О. (2001б). Екологічні особливості та структура популяцій кумок (*Bombina*) в регіоні Українських Карпат. Автореф. дис... канд. біол. наук.: 03.00.16 / Дніпр. нац. ун-т. Дніпропетровськ, 19 с.
- Решетило О. Механізми самовідновлення популяцій земноводних у високогір'ї Українських Карпат. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2013. 62: 152-159.
- Решетило О. Мінливість знічного індексу кумок (*Bombina*). *Вісн. зоол.* 2000. 14: 62-64.
- Романюк В.В. *Rhodiola rosea* L. в Українських Карпатах (еколого-ценотичні особливості, охорона та раціональне використання). (2002). Автореф. канд. біолог. наук., К.: Націон. ботан. сад ім. М.М. Гришка НАН України, 19 с.
- Рысин Л.П., Казанцева Т.Н. Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях. *Бот. журн.* 1975. Т. 60, № 2: 199-209.
- Серебряков И.Г. (1962). Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 378 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. *Полевая геоботаника*. М.-Л. 1964. Т.3: 146-205.
- Сіренко О.Г. Поширення та регресивні зміни ареалу сосни кедрової європейської (*Pinus cembra* L.) в Українських Карпатах. *Інтродукція рослин*. 2005. № 1: 11-16.
- Сіренко О.Г. (2008). Сосна кедрова європейська (*Pinus cembra* L. В Україні: хорологія, структура популяцій та охорона. Автореферат дисертації на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук. Київ. 23 с.
- Скиба С., Скиба М., Позняк С. Ґрунти північно-західної частини Чорногірського масиву Українських Карпат. *Екологія та неосферологія*. 2006. 17 (1-2): 105-112.
- Смирнов Н.А. Анализ распространения альпийского тритона, *Ichthyosaura alpestris* (Caudata, Salamandridae) в Украине. *Праці Укр. герпетол. т-ва*. 2013. 4: 156-164.
- Смирнов Н.А. Современное состояние популяций карпатского тритона *Lissotriton montandoni* (Caudata; Salamandridae) в Украине. *Праці Укр. герпетол. т-ва*. 2011. 3: 169-185.
- Смирнова О.В. (1987). Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 208 с.
- Стойко С.М. Вплив глобальних змін клімату на динамічні тенденції вегетаційних ступенів Українських Карпат. *Укр. ботан. журн.* 2012. Т. 69 (1): 3-16.
- Стоянов, Н. & Б. Китанов. (1966). Високопланинските растения в България. София: Наука и изкуство, 280 с.
- Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. (1993). Збірник наукових праць. За ред. К.А. Малиновского. К.: Наук. думка, 179 с.
- Тихоненко Ю.Я., Орлов О.О. Поширення *Pucciniastrum symphyti* (*Pucciniales*) в Україні. *Укр. ботан. журн.* 2018. Т. 75, № 5: 441-445.
- Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н. Реинтродукция дикорастущих травянистых растений: состояние проблемы и перспективы. *Бюллетень Главного ботанического сада*. 2002. 183: 90-106
- Туганаев В.В., Пузырев А.Н. (1988). Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 128 с.
- Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. *Тез. докл. V делегатского съезда ВБО (Киев, авг. 1973)*. Киев: Наук. думка, 1973: 217-219.
- Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. *Бюл. МОИП, отд. биол.* 1960. Т. 67, вып.3: 77-92.
- Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений. *Бюл. МОИП, отд. биол.* 1969. 74, вып. 1: 119-134.
- Федонюк О.В. (2006). Земноводні та плазуни заходу України. Львів: Сполом, 32 с.
- Царик Й.В., Жилияев Г.Г., Кияк В.Г. та ін. (2004). Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. Львів: Поллі, 198 с.

- Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В. та ін. (2009). Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. Львів : «Меркатор», 172 с.
- Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їх життєздатності. *Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна*. 2004. Вип. 36: 50-56.
- Царик Й., Малиновський К., Жилиєв Г., та ін. (2001). Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат. За ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євросвіт, 160 с.
- Ценопопуляції растений (основные понятия и структура). (1976). М.: Наука, 216 с.
- Ценопопуляції растений (очерки популяционной биологии). (1988). М.: Наука, 184 с.
- Червона книга України. Рослинний світ. (2009). За ред. Я.П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 900 с.
- Чопик В.І. (1976). Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наук. думка, 270 с.
- Шляхтин Г.В., Голикова В.Л. (1986). Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 76 с.
- Штупун В.П. Вікова структура та щільність популяцій рослин у хіонофільних угрупованнях Українських Карпат. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2018. Том 9(16), № 1: 107-115.
- Штупун В.П. Лабораторна схожість насіння видів хіонофільних угруповань Українських Карпат. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності: Матеріали одинадцятої наукової конференції молодих учених (Львів, 24-25 травня 2012 року)*. Львів. 2012: 113-114.
- Щербак Н.Н., Щербань М.И. (1980). Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. К.: Наук. думка, 268 с.
- Юглічек Л.С. Рідкісні центральноєвропейські види судинних рослин у східній частині Малого Полісся. *Укр. ботан. журн.* 2003. Т. 60, № 1: 41-47.
- Ярошенко П.Д. (1969). Геоботаника. М.: Просвещение, 200 с.
- Baltisberger M. Botanische Notizen und zytologische Untersuchungen an einigen Pflanzen (insbesondere aus den Gattungen *Ranunculus* und *Achillea*) aus dem albanisch-jugoslawischen Grenzgebiet (Korab, Sar Planina). *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel*. 1992. 58: 192-211.
- Baltisberger M. Cytological investigations on Bulgarian phanerogams. *Willdenowia*. 2006. 36 (Special Issue): 205-216.
- Baltisberger M., Widmer A. Chromosome numbers and karyotypes within the genus *Achillea* (Asteraceae: Anthemideae). *Willdenowia*. 2016. Vol. 46 (1): 121-135.
- Barbeito, I., Dawes, M.A., Rixen, C., Senn, J., Bebi, P. Factors driving mortality and growth at treeline: A 30-year experiment of 92 000 conifers. *Ecology*. 2012. 93 (2): 389-401.
- Beniston M., Diaz H.F., Bradley R.S. Climatic changes at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*. 1997. Vol. 36, Issue 3-4: 233-251.
- Berrisford M.S. Evidence for enhanced mechanical weathering associated with seasonally late-lying and perennial snow patches, Jotunheimen, Norway. *Permafrost and periglacial processes*. 1991. 2: 331-340.
- Billings W.D., Bliss L.C. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology*. 1959. 40: 388-397.
- Blada I. *Pinus cembra* distribution in the Romanian Carpathians. *Annals of forest research*. 2008. 51: 115-132.
- Blažkova, D. & Březina S. Secondary succession in abandoned “poloniny” meadows, Bukovské vrchy Mts., Eastern Carpathians, Slovakia. *Thaiszia – Journal of Botany*. 2003. 13: 159-207.
- Boden S., Pyttel P., Eastaugh C.S. Impacts of climate change on the establishment, distribution, growth and mortality of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.). *iForest - Biogeosciences and Forestry*. 2010. Vol. 3, Issue 4: 82-85.
- Braun-Blanquet J (1932) Plant Sociology: the Study of Plant Communities. McGraw-Hill Book Company, New York, 439 p.

- Buček J. Příspěvek ku květeně Země Podkarpatoruské a Slovenské. *Sborn. Klubu přírodovědeckého v Brně*. 1932. Vol. 14: 79-102.
- Chatterjee S. Extinction risk, ecological stress and climate change: how species respond to changes in global biodiversity. *hal-00868902*, version 1 - 2. 2013. 11 p.
- Czortek P., Kapfer J., Delimat A., Eycott A.E., Grytnes J.-A., Orczewska A., Ratyńska H., Zięba A., Jaroszewicz B. Plant species composition shifts in the Tatra Mts as a response to environmental change: A resurvey study after 90 years. *Folia Geobot.* 2018. Vol. 52: 1-16.
- Demek J. (1987). *Obecná geomorfologie*. Praha: Academia, 476 s.
- Denoël M., Duguet R., Džukić G., Kalezić M.L., Mazzotti S. Biogeography and ecology of paedomorphosis in *Triturus alpestris* (Amphibia, Caudata). *J. Biogeogr.* 2001; 28: 1271-1280.
- Deyl M. Locality zajímavějších roslin na Podkarpatské Rusi. *Věda přírodní*. 1935. 16: 165.
- Deyl M. Plants, soil and climate of Pop Ivan. Synecological study from Carpathian Ukraine. *Opera Botan. Čech*. 1940. 2: 1-290.
- Dmytrakh R. Impact of natural factors on populations changes of herbaceous plants species and assessment of their state in present high-mountain conditions of the Ukrainian Carpathians. *Biol. Stud.* 2021. 51 (1): 67-78.
- Domin K. Additamenta ad cognitionem florae Rossiae Subcarpaticae. *Acta Bot. Bohem.* 1929. Vol. 8: 26-43.
- Domin K. Vrcholová Květena Velke Bliznice ve Svidovci. *Věda přírodní*. 1930. 11: 180-190.
- Dorken M.E., Freckleton R.P., Pannell J.R. Small-scale and regional spatial dynamics of an annual plant with contrasting sexual systems. *J. Ecol.* 2017. Vol. 105(4): 1044-1057.
- Doroszewska, A. A comparative study on *Dactylis slovenica* Dom. and *D. glomerata* L. *Acta societatis botanicorum poloniense*. 1961. XXX, 3-4: 775-802.
- Ehrlich P.R. The loss of diversity: causes and consequences. *Biodiversity* / ed. E.O. Wilson. Washington: National Academy Press. 1988: 21-27.
- Ellenberg H., Leuschner C. (2010). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 6. Auflage. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 716 s.
- Elmberg J., Lundberg P. Navigation in breeding-migrating common frogs *Rana temporaria*: a simple translocation experiment. *Amphibia-Reptilia*. 1988. 9 (2): 169-173.
- Erschbamer B., Virtanen R., Nagy L. The impacts of vertebrate grazers on vegetation in European high mountains / Eds. L. Nagy, G. Grabherr, Ch. Körner, D.B.A. Thompson. (2003). *Alpine biodiversity in Europe*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 510 p.
- Fahrig L. Effect of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2003. Vol. 34: 487-515.
- Fahrig L., Pedlar J.H., Pope Sh.E., Taylor P.D., Wegner J.F. Effect of road traffic on amphibian density. *Biol. Conserv.* 1995. 73: 177-182.
- Falińska K. (1996). *Ekologia roślin*. Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 453 p.
- Falińska K. (2002). *Przewodnik do badań biologii populacji roślin*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 587 s.
- Freckleton R.P., Watkinson A.R. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *J. Ecol.* 2002. Vol. 90: 419-434.
- Galambosi B., Galambosi Zs., Uusitalo M., Heinonen A., Effects of plant sex on the biomass production and secondary metabolines in roseroot (*Rhodiola rosea* L.) from the aspect of cultivation. *Journal of Medicinal and Spice Plants*. 2009. 14 (3): 114-121.
- Gehrig-Fasel J., Guisan A. & Zimmermann N.E. Tree line shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*. 2007. Vol. 18: 571-582.
- Giammarchi F., Vacchiano G., Bertagnolli A., Ventura M., Panzacchi P., Cherubini P., Tonon G. Effects of the lack of forest management on spatiotemporal dynamics of a subalpine *Pinus cembra* forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2017. Vol. 32, Issue 2: 142-153.
- Gjærevoll, O. (1956) *The plant communities of the Scandinavian alpine snow-beds*. Trondheim: I Kommision Hos F. Bruns Bokhandel, 405 p.

- Gollman G. Möglichkeiten der Frielanddiagnose von Hybriden der Rotbauch- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (Linnaeus, 1761) und *Bombina variegata* (Linnaeus, 1758). *Salamandra*. 1987. 23(1): 43-51.
- Gonzalez-Varo J., Arroyo J., Aparicio A. Effects of fragmentation on pollinator assemblage, pollen limitation and seed production of Mediterranean myrtle (*Myrtus communis*). *Biological Conservation*. 2009. Vol. 142: 1058-1065.
- Gyorgy L., Ladnyi M., Redryc A. Genetic survey of *Rhodiola rosea* L. populations from the Swiss Alps based on SSR markers. *Biochemical, Systematics and Ecology*. 2014. 54: 137-143.
- Harshberger J.W. Preliminary notes on American Snow patches and their plants. *Ecology* 1929. 10: 275-281.
- Harvey A.J. Snow patch vegetation of Mount Hotham, Victoria. *Honours thesis, School of Ecology and Environment, Deakin University*. Burwood, Melbourne. 2003, 88 p.
- Heinze B., Holzer K. A review of research on *Pinus cembra* in Austria, with special reference to the conservation of genetic resources. *5th Symposium for Research in Protected Areas, 10 to 12 June 2013*. Mittersill. 2013: 279-283.
- Helm D. Multivariate analysis of alpine snow-patch vegetation cover near Milner Pass, Rocky Mountain National Park, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*. 1982. vol. 14: 87-95.
- Hofman S., Szymura J.M. Rozmieszczenie kumaków, *Bombina* Oken, 1868 w Polsce. *Przegl. Zool.* 1998. 42(3-4): 171-185.
- Holtmeier F.-K., Broll G. Subalpine forest and treeline ecotone under the influence of disturbances: a review. *Journal of Environmental Protection*. 2018. 9: 815-845.
- Illa E., Lluent A., Carrillo E. Resposta de la vegetació de les congesteres al canvi climàtic. *La investigació al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici: XI Jornades sobre Recerca al Parc Nacional d'Aigüestortes i Estany de Sant Maurici: Departament de Territori i Sostenibilitat*. Generalitat de Catalunya. 2019: 203-211.
- IUCN. 1998. IUCN Guidelines for re-introductions. Gland, Switzerland; Cambridge, UK: IUCN/SSC Re-introduction Specialist Group, 10 pp.
- Jogan, J. (2002). Systematics and horology of cocksfoot group (*Dactylis glomerata* agg.) in Slovenia (in Slovenian). Slovenia: Ljubljana, 149 p.
- Juszczak W. (1987). Płazy i gady krajowe. Warszawa, 240 s.
- Klásterký J. Ad floram Carpatorossicam additamenta critica II. *Preslia*. 1930. Vol. 9: 5-21.
- Klein J.A., Harte J., Zhao X.Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecol. Lett.* 2004. Vol. 7: 1170-1179.
- Klymenko H.O., Kovalenko I.M. Basic approaches to determining stability of populations of rare plant species. *Біологічні студії*. 2016. Т. 10, №2: 123-132.
- Kobiv Y. Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians. *Folia Geobot.* 2017. 52, N 2: 217-226.
- Kobiv Y. Trends in population size of rare plant species in the alpine habitats of the Ukrainian Carpathians under climate change. *Diversity*. 2018. Vol. 10 (3):1-12.
- Kobiv Y., Kobiv V. Impact of environmental change on a rare high-mountain tall-herb species: a case study on *Achillea lingulata* in the Ukrainian Carpathians. *Botany Letters*. 2020. Vol. 167, № 2: 232-240.
- Kohler F., Gillet F., Gobat J.M., Buttler A. Effect of cattle activities on gap colonization in mountain pastures. *Folia Geobot.* 2006. Vol. 41(3): 289-304.
- Kricsfalussy V. Flora and vegetation of the Ukrainian Upper Tisza basin: aspects of biodiversity conservation. *The Upper Tisza Valley*. – Hamar J., Sarkany-Kiss A. – Tisza Nymda. – 1999: 273-292.
- Kricsfalussy V., Budnikov G., Lesio I. Rare and protected plant species of the Uzhansky National Nature Park (Transcarpathia, Ukraine). *Thaiszia - J. Bot.*, Košice. 2010. 20: 115-125.
- Kwiatkowski, P. Rośliny naczyniowe Karkonoszy i Pogórza Karkonoskiego (in Polish). In B.Grams (Eds.). *Przyroda Sudetów*. 2008. 11: 3-42.

Kyyak V. Dispersal of Plants in Remote Arctic-Alpine Habitats. Modes and Time-Scales for Colonization. *Jan Mayen Island in Scientific Focus*; Edited by S.Skreslet. – Dordrecht / Boston / London : Kluwer Academic Publishers, 2004. NATO Science Series IV: Earth and Environmental Sciences. Vol. 45: 195-206.

Kyyak V., Bilonoha V., Dmytrakh R., Gynda L., Nesteruk Y., Shtupun V. Trends in plant population pattern changes under natural and man induced ecosystem transformation of the high mountain zone in the Ukrainian Carpathians. *Біологічні студії*. 2015. 9, №2: 169-180.

Kyyak V., Kobiv Y., Zhilyaev G., Bilonoha V., Dmytrakh R., Mykitchak T., Kobiv V., Nesteruk Y., Shtupun V., Gynda L. Changes in population structure of rare species in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians and problems of their conservation. *Acta Biol. Univ. Daugavp.* 2019. 19(1): 77-85.

Kyyak V., Mykitchak T., Reshetylo O. Problems of biotic and landscape diversity conservation in the Ukrainian Carpathians highlands. *Biol. Stud.* 2021. 15(4): 59-70.

Lasky J. R., Keitt T. H. Reserve Size and Fragmentation Alter Community Assembly, Diversity, and Dynamics. *The American Naturalist*. 2013. Vol. 182, № 5: 142-160.

Loranger H., Zotz G., Bader M.Y. Competitor or facilitator? The ambiguous role of alpine grassland for the early establishment of tree seedling at treeline. *Jicos*. 2017. 126 (11): 1625-1636.

MacArthur R. H., Wilson, E. O. (1967). The theory of island biogeography. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 203 p.

Maglocký Š. Zoznam vyhynutých, endemických a ohrozených taxonů vyšších rastlín flóry Slovenska. *Biológia* (Bratislava). 1983. Vol. 38, № 9: 825-852.

Manning P., Houston K., Evans T. Shifts in seed size across experimental nitrogen enrichment and plant density gradients. *Basic and Applied Ecology*. 2009. V. 10, Issue 4: 300-308.

Margittai A. Květena Podkarpatské Rusi. *Podkarpatská Rus*. 1936. Vol. 6: 249-260.

Margittai A.A. Korosmezei (Jaszinaí) Pietrosz-havas flórája. *Bot. Közlemények*. 1935. Vol. 32: 1-6.

Matthies B. The genetic and demographic consequences of habitat fragmentation for plants: examples from declining grassland species. *Bundesamt fuer Naturschutz, Bonn. Schriftenr. Vegetationskunde*. 2000. H. 32: 129-140.

Mayer R., Erschbamer B. Seedling recruitment and seed-/microsite limitation in traditionally grazed plant communities of the alpine zone. *Basic and Applied Ecol.* 2011. Vol. 12: 10-20.

McCallum C.J., Nürnberger B., Barton N.H., Szymura J.M. Habitat preference in the *Bombina* hybrid zone in Croatia. *Evolution*. 1998. 52(1): 227-239.

McDougall K. (1982) The Alpine Vegetation of the Bogong High Plains. Ministry of Conservation, Environmental Studies Publication No. 357, Melbourne, Victoria.

Meusel H., Jäger E., S Rauschert R., E Weinert E. (1978). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. – Bd. II. – Jena: G. Fischer Verlag, 418 s.

Meusel H., Jager E.J. (1992). Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. – Bd. III. – Jena-Stuttgart- New York: G. Fischer Verlag, 650 s.

Micu D. Snow pack in the Romanian Carpathians under changing climatic conditions. *Meteorol. Atmos. Phys.* 2009. Vol. 105: 1-16.

Mizianty M. Biosystematic studies on *Dactylis*. 2. Original research. 2.1. Morphological differentiation and occurrence of representatives of the genus *Dactylis* in Poland. 2.1.2. Distribution of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Dom.) Dom. In Poland and adjacent regions. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1988. 57: 623-636.

Mizianty M. Biosystematic studies on *Dactylis*. 3. Conclusions. *Fragmenta Floristica et Geobotanica*, Kraków. 1991. 36(2): 321-338.

Mizianty M., Wilk L. *Dactylis glomerata* L. subsp. *slovenica* (Dom.) Dom., a new taxon to Caucasus. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2003. 72(3): 231-234.

Mykitchak T. Checklist and distribution of Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) from the Ukrainian Carpathians. *Wetlands Biodiversity*. 2016. 6: 109-121.

- Nagy L. European high mountain (alpine) vegetation and its suitability for indicating climate change impacts. *Proc. R. Ir. Acad. B.* 2006. Vol. 106: 335-341.
- Novaković J., Zlatković B., Marin P.D. et al. Distribution and variability of *Centaurea kotschyana* Heuffel ex Koch from Central Balkans. *12 Symposium on the Flora of Southeastern Serbia and Neighboring Regions, Kopaonik Mt.* 2016: 24.
- Oberhuber, W., Bendler, U., Gamper, V., Geier, J., Hölzl, A., Kofler, W., Krismer, H., Waldböth, B., Wieser, G. Growth trends of coniferous species along elevational transects in the Central European Alps indicate decreasing sensitivity to climate warming. *Forests*. 2020. 11, 132: 1-13.
- Oberhuber, W., Geisler, T.A., Bernich, F., Wieser, G. Weak apical control of swiss stone pine (*Pinus cembra* L.). *Forests*. 2019. 10 (744):1-8.
- Ogren E. Premature dehardening in *Vaccinium myrtillus* during a mild winter: a cause for winter dieback? *Funct. Ecol.* 1996. Vol. 10: 724-732.
- Ohba H. *Rhodiola*. Illustrated handbook of succulend plants: Crassulaceae. – Berlin, Heidelberg; New York: Springer, 2005: 210-227.
- Osiyeva A.-A., Reshetylo O., Yanchukov O. Pilot genetic assessment of the eastern most populations of Carpathian endemic Montandon's newt *Lissotriton montandoni* within Bibrka- Stilsko Hill ridge (Lviv region, Ukraine). *Mater. 5th Ecology and Evolutionary Biology Symposium, İzmir, Turkey*, 18-20 July 2018: 36-37.
- Pabijan M., Rożej E., Bonk M. An isolated locality of the alpine newt (*Mesotriton alpestris* Laurenti, 1768) in central Poland. *Herpetology Notes*. 2009. 2: 23-26.
- Palaj A., Kollár J. Changes in snowbed vegetation in the Western Carpathians under changing climatic conditions and land use in the last decades. *Ekológia (Bratislava)*. 2019. Vol. 38, No. 4: 318-335.
- Pawlowski, B. (1972). Zespoły wysokogorskie W: Szafer W., Za- rzycki K. (red.). Szata roślinna Polski Tom 1 - PWN, Warszawa. 1972: 366-382.
- Perret N., Pradel R., Miaud C., Grolet O., Joly P. Transience, dispersal and survival rates in newt patchy populations. *J. Animal Ecol.* 2003. 72(4): 567-575.
- Prodan I., Nyárády E.I. *Achillea* L. *Flora Republicii Populare Romîne*. Bucureşti: Edit. Acad. RPR. 1964. Vol. 9: 362-408.
- Ramula S., Dinnétz P., Lehtilä K. Spatial data replacing temporal data in population viability analyses: An empirical investigation for plants. *Basic and Applied Ecology*. 2009. 10 (5): 401-410.
- Red Data Book. Lists of threatened plants and animals of the Carpathian National Parks and Reserves (1996). Ed. I. Vološčuk. Tatranska Lomnica: ACNAP, 86 p.
- Richardson I. B. K. *Achillea* // Eds Tutin T., Heywood V. H., Burges N. A., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. *Flora europaea*. Cambridge: Cambridge University Press. 1976. Vol. 4: 159-165.
- Risch A. C., Schütz M., Krüsi B. O., F. Kienast, Wildi O., Bugmann H. Detecting successional changes in long-term empirical data from subalpine conifer forests. *Plant Ecology*. 2004. 172: 95-105.
- Rixen C., Schwoerer C., Wipf S. Winter climate change at different temporal scales in *Vaccinium myrtillus*, an Arctic and alpine dwarf shrub. *Polar Research*. 2010. Vol. 29(1): 85-94.
- Rumph S.B., Hülber K., Zimmermann N.E., Dullinger S. Elevational rear edges shifted at least as much as leading edges over the last century. *Global Ecol. Biogeogr.* 2019. Vol. 28: 533-543.
- Schöb C., Kammer P. M., Choler P., Veit H. Small-scale plant species distribution in snowbeds and its sensitivity to climate change. *Plant*. 2009. 200: 91-104.
- Sitko I., Troll M. Timberline changes in relation to summer farming in the Western Chornohora (Ukrainian Carpathians). *Mountain Research and Development*. 2008. Vol. 28(3): 263-271.
- Środoń A. Rozmieszczenie limby w polskich Karpatach i jej ochrona. *Ochrona Przyrody*. 1937. 17: 22-42.
- Szafer W. Limba (*Pinus cembra* L.) u źródeł Łomnicy. *Sylvan*. 1914. T. 32, №. 6: 212-217.

- Szafer W. Tatrzański Park Narodowy (1962). Praca zbiorowa pod red. W. Szafera. Polska Akademia Nauk. Kraków. wyd.2, 675 s.
- Szeląg Z., Kobiv Y. Typification of *Senecio carpathicus* (ASTERACEAE). *Polish Botanical Journal*. 2016. 61(1): 187-188.
- Tołpa S. Z badań nad wysokogórkimi torfowiskami Czarnohory. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 1928. Vol 3: 221-245.
- Tomback D.F., Holtmeier F.-K., Mattes H., Carsey K.S., Powell M.L. Tree Clusters and Growth Form Distribution in *Pinus cembra*, a Bird-dispersed Pine. *Arctic and Alpine Research*. 1993. 25, 4: 374-381.
- Tsaliki M., Diekmann M. Fitness and survival in fragmented populations of *Narthecium ossifragum* at the species' range margin. *Acta Oecologica*. 2009. vol. 35: 415-421.
- Viard-Crétat F., de Bello F., Eriksson O., Colace M.-P., Lavorel S. Filtering of seed traits revealed by convergence and divergence patterns in subalpine grasslands. *Basic and Applied Ecology*. 2011. Volume 12, Issue 5: 423-431.
- Wierdak S. Nieco o rozsiedleniu limby w Karpatach Wschodnich. *Sylvan*. 1927. T. 45: 201-207.
- Wilczyński T. Roślinność pasma Czarnohory. *Krajobrazy Roślinne Polski*. 1930. 17: 1-32.
- Wojdan D. Vertical ranges of amphibians (Amphibia) in the Świętokrzyski National Park (Central Poland). *Acta Biol. Univ. Daugavp*. 2005. 5(1): 41-45.
- Wołoszczak E. Drugi przyczynek do flory Pokucia. *Spraw. Kom. Fizjogr*. 1888. Vol. 22: 184-220.
- Zapałowicz H. Conspectus florae Galiciae criticus. Kraków: Akad. Umiejętności. 1906. T. 1, 296 s.; 1908. T. 2, 311 s.; 1911. T. 3, 246 s
- Zapałowicz H. Roślinna szata Gór Pokucko-Marmaroskich. *Spraw. Komis. Fizjogr*. 1889. Vol. 24: 1-390.
- Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W., Szeląg Z., Wołek J., Korzeniak U. (2002). Ecological indicator values of vascular plants of Poland. Kraków: Polish Academy of Sciences, 183 p.
- Zhilyaev G. G. Changes in the Population Structure of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (Asteraceae) on Carpathian Subalpine Meadows during the Demutation of Plant Communities. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015. Vol. 8, No. 6: 715-721.
- Zhilyaev G.G. Population and Subpopulation Dynamics of *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) in Spruce Forests of Carpathians. *Contemporary Problems of Ecology*. 2011. 4, 3: 334-338.
- Zięba A, Różański W., Szwagrzyk J. Structure of Dominance among Tree Species in Relic Swiss Stone Pine (*Pinus cembra* L.) Forests in Tatra Mountains. *Polish Journal of Ecology*. 2020. 68 (2): 159-171.

До розділу 2.1. Вплив сучасних змін довкілля на популяції рідкісних високогірних видів рослин в Українських Карпатах



Рис. 2.2. Популяція *Geum montanum* L. у високогірному післяснєжниковому оселищі у Чорногорі (популяція I у тексті, на рис. 2.1 і в таблиці 2.1)



Рис. 2.3. Популяція *Geum montanum* L. у льодовиковому котлі у Чорногорі (популяція III у тексті, на рис. 2.1 і в таблиці 2.1)



Рис. 2.5. Зверху – пригнічена популяція I *Salix herbacea* L. на нижній межі поширення виду; знизу – прихребтова популяція II в оптимальних умовах у Чорногорі.

До розділу 2.3. Вплив морозобою на популяції рідкісних високогірних видів рослин



Рис. 2.9. Прогалина, що утворилася внаслідок пошкодження морозобоєм куртин *Vaccinium myrtillus* L. і *V. vitis-idaea* L. у Чорногорі



Рис. 2.10. Розвиток підросту *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Salix herbacea* L. і *Campanula alpina* Jacq. на оголених внаслідок морозобою ділянках на г. Піп Іван Чорногірський



Рис. 2.11. Пошкоджений морозом клон *Gentiana punctata* L. на Свидовці.



Рис. 2.12. Пошкоджений морозом клон *Sempervivum montanum* L.

До розділу 2.6. Індикаторні параметри популяцій *Rhodiola rosea* L. за несприятливих змін середовища існування



1

2

Рис. 2.17. *Rhodiola rosea* L.: 1 – особини чоловічої статі; 2 – особини жіночої статі.

До розділу 2.7. Насіннєве розмноження *Achillea lingulata* Waldst. et Kit. і *Centaurea kotschyana* Neuffel ex Koch і фактори, які його лімітують



Рис. 2.20. Підріст *Achillea lingulata* Waldst. et Kit.

До розділу 2.8. Динаміка популяцій *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. на верхній і північно-східній межах поширення



Рис. 2.21. *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. у м. Львів (2005 р.).



Рис. 2.22. *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. у м. Львів (2022 р.).

До розділу 2.9. Кліматогенні загрози популяціям хіонофільних
фітоценозів

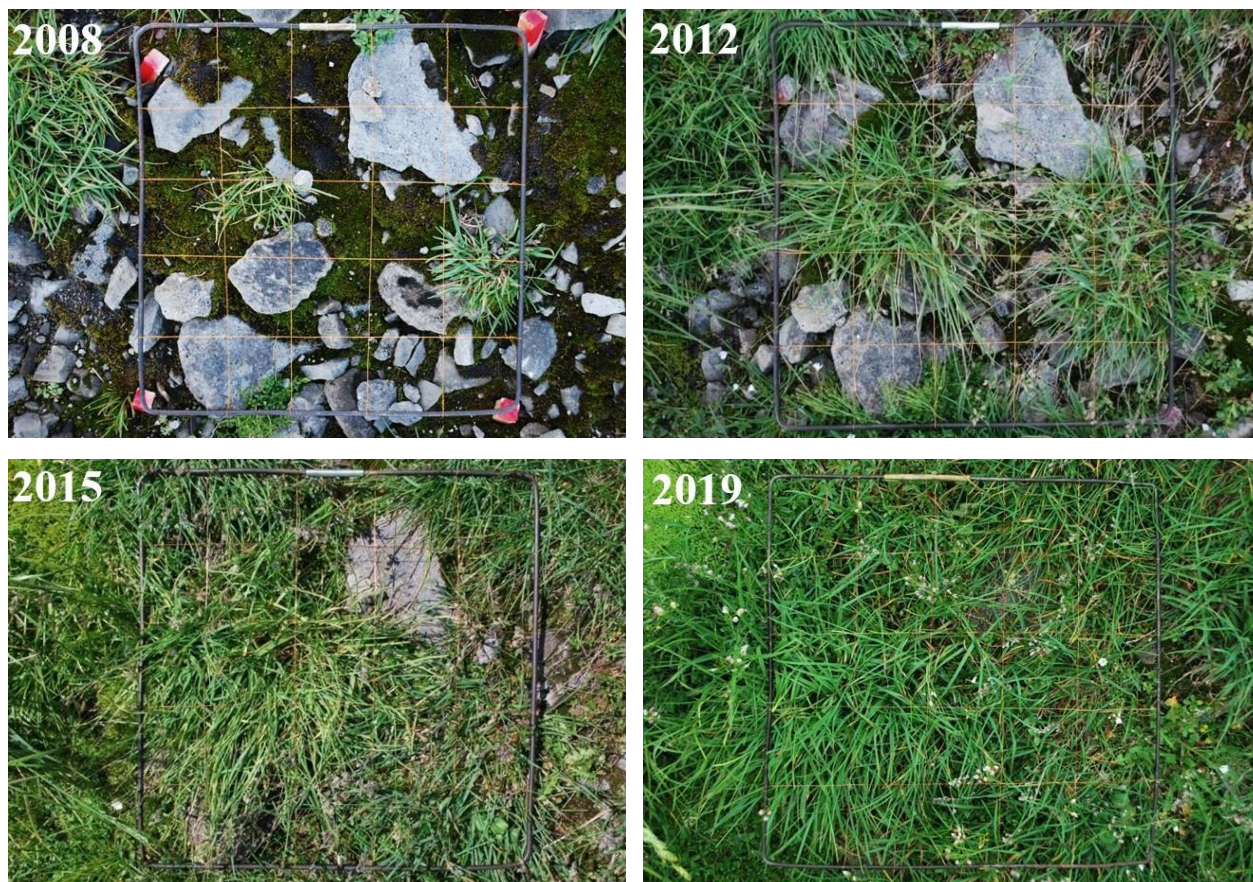


Рис. 2.26. Динаміка проєктивного покриття *Poa deylii* Chrtk I. Jirásek
(пн.-сх. схил г. Бребенескул, 1930 м н.р.м.).

До розділу 4. Тенденції змін просторової структури популяцій *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) й *Acanthocyclops vernalis* Fisher (1853) у високогір'ї масиву Чорногора

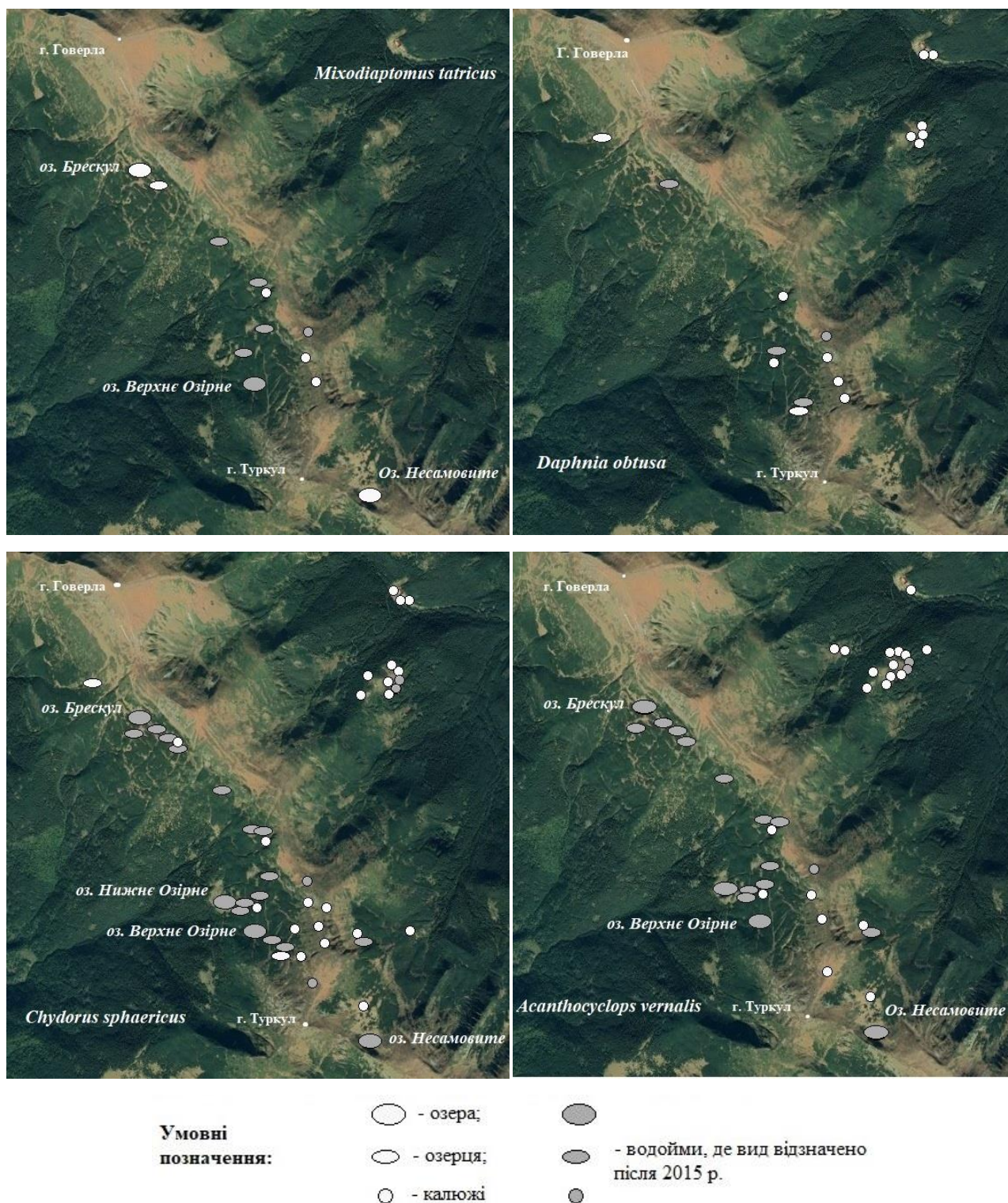


Рис. 4.1. Оселища *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883), *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) й *Acanthocyclops vernalis* Fisher (1853) на масиві Чорногора між вершинами Говерли й Туркула (2001-2020 рр.).



а



б

Рис. 4.2. Експериментальні штучні водойми на масиві Чорногора.

До розділу 5. Загрози втрат популяцій земноводних у високогір'ї Карпат



Рис. 5.1. Повністю зруйнована паркуванням автомобілів й іншою господарською діяльністю колишня репродуктивна водойма кумки гірської і тритона карпатського неподалік спортивної бази “Заросляк”.

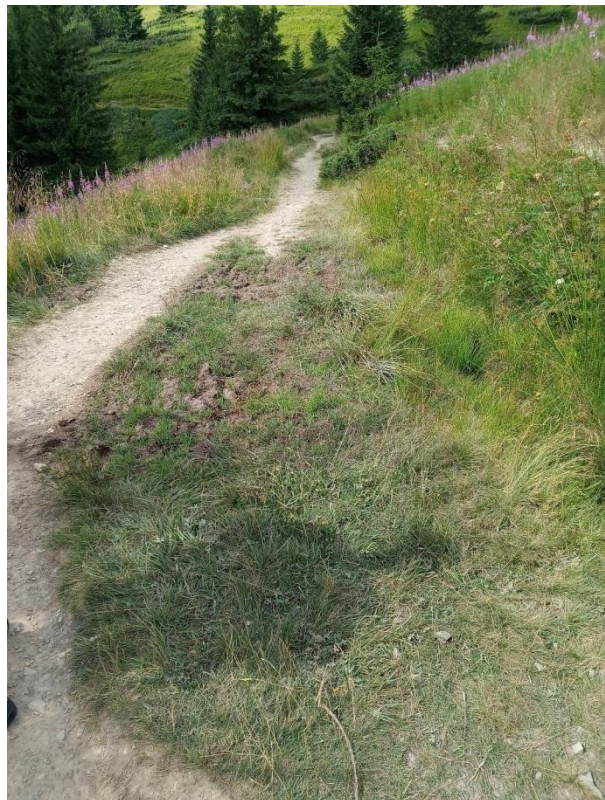


Рис. 5.2. Зникнення астатичних водойм – одна з причин деградації популяцій раритетних видів земноводних у високогір'ї Чорногори.



Рис. 5.3. Експериментальна водойма, використана для дослідження процесів заселення і відтворення популяцій земноводних високогір'я (пн.-сх. схили г. Пожижевської).



Рис. 5.4. Озеро Несамовите – найбільший популяційний центр відтворення жаби трав'яної у високогір'ї Чорногори.

До розділу 6. Новітні проблеми збереження біотичного і ландшафтного різноманіття у високогір'ї Українських Карпат



Рис. 6.1. На вершині г. Туркул порушення дернового покриву і оголення ґрунту під час влаштування “тура” спричинило деградацію єдиної для України популяції *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link.



Рис. 6.2. Браконьєрська заготівля *Cetraria islandica* (L.) Ach. на г. Брескул, пд.-сх., 1800 м н.р.м.



Рис. 6.3. Високопрохідні автомобілі у високогір'ї масиву Центрального Свидовця.

Наукове видання

Володимир Григорович КИЯК, Юрій Йосифович КОБІВ,
Генадій Георгійович ЖИЛЯЄВ, Володимир Михайлович БІЛОНОГА,
Ростислава Ігорівна ДМИТРАХ, Остап Степанович РЕШЕТИЛО,
Тарас Ігорович МИКІТЧАК, Валентина Миколаївна КОБІВ,
Віталій Петрович ШТУПУН

ПОПУЛЯЦІЙНІ ОСНОВИ УНИКНЕННЯ ВТРАТ БІОРІЗНОМАНІТТЯ У ВИСОКОГІР'І УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Монографія

Авторська редакція

Комп'ютерний набір та верстка:
В.П. Штупун

Обкладинка:
автор світлини – В.Г. Кияк;
дизайн – В.П. Штупун

Оригінал-макет виготовлено
В Інституті екології Карпат НАН України
79026, Львів, вул. Козельницька, 4

Підписано до друку 12.12.2022 р.
Формат 60×84/16. Папір офсетний.
Ум.-друк. арк. 9,64.
Наклад 300 прим.

Друк ТзОВ “Простір-М”
79000, м.Львів, вул. Чайковського, 8
Тел.: (032) 261-09-05, e-mail: prostir.druk@gmail.com
Свідоцтво суб'єкта видавничої діяльності
Серія ДК № 5068 від 22.03.2016 р.