

Демутаційні зміни популяційної структури і видового складу рослинного угруповання *Festucetum supinae* в альпійському поясі Українських Карпат

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

ZHILYAEV G.G. (2022). **Demutational changes in the population structure and species composition of the *Festucetum supinae* plant community in the alpine belt of the Ukrainian Carpathians.** *Chornomors'k. bot. z.*, **18** (2): 156–169. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2022-18-2-3

The article discusses the results of population analysis and changes in the species diversity of herbaceous perennials from the *Festucetum supinae* plant group, which occur during vegetation demutations in the Alpine belt of the Chernogorsky Range (Ukrainian Carpathians). Until 1975, this grouping was under grazing conditions. From the time when this territory became part of the Carpathian Nature Park, it was withdrawn from economic circulation. The author sums up the results of long-term (1974–2021) population studies and draws conclusions about general trends, prospects for restoring the primary species composition and optimizing the population structure of the herbal components of *Festucetum supinae*. Data are presented on the characteristic changes in the species composition of this community and the patterns of structural transformations of populations of herbaceous perennial plants (number of individuals, ontogenetic and vitality structure). It has been established that the main changes in the species composition of *Festucetum supinae* occur quickly and are completed already in the first 4–7 years after conservation. On the other hand, further optimization of their population structure requires a long time and has not yet been completed even now. It is concluded that sheep grazing promotes invasions of diaspores from other phytocenoses and activates the vegetative reproduction of herbaceous perennials by mechanical particulation. Periodic counts of the species composition in this phytocenosis showed that formally (quantitatively) it almost did not change (19 species in pastures, against 20 species of herbaceous plants in protected areas). But the demutation caused its significant qualitative renewal (for more than 50% of the species composition of *Festucetum supinae*). Interestingly, none of the new species is adventitious for this area. On the contrary, these are native species inherent in the primary composition of alpine meadows in the Carpathians. That is, unlike some plant groups studied by the author in the subalpine belt, the demutation of the pasqual (pasture) group *Festuceta supinae* caused unambiguously positive changes. We are talking not only about the transformation of the population structure of herbal components, but also about the formation of new populations by typical alpine plants from neighboring groups. Thus, there is a gradual restoration of the primary species composition of the *Festuceta supinae* plant community. This is facilitated by the low invasiveness of this group, which hinders the introduction of alien species into it. At the same time, almost all herbaceous perennials have undergone fundamental changes in the ontogenetic, vitamin structure and number of individuals. If, according to the ontogenetic type, unstable invasive or invasive-regressive populations prevail in pasture areas, now they have been replaced by stable populations of the normal type. Similar changes occurred in their vitality composition. Now, in the community of *Festucetum supinae*, instead of depressive, vitally incomplete populations, vitality-full-membered populations of equilibrium or prosperous types already predominate. These results are indisputable evidence of the positive impact of demutation processes on the restoration of the natural species diversity of degraded plant groups in the alpine belt of the Carpathians. Based on the results of the research, it was concluded that, unlike the subalpine meadow groups, changes in the species composition and population structure of the grass components of the groups in the Alpine belt occur without successional changes



© Zhilyaev G.G.

Institute of Ecology of the Carpathians, Kozelnytska Str., 4, Lviv, Ukraine, 79026

e-mail: ggz.lviv@gmail.com

Submitted 20 March 2022

Recommended by R. Melnyk

Published 12 September 2022

in the dominant, which the *Festuca supina* Schur population has always remained. In all cases, it remained stable in terms of its ontogenetic or vitality structure and in terms of the stability of the flow of generational replacement. The author concludes that although the moderate grazing of agricultural animals does not formally change the species diversity of the *Festucetum supinae* plant community, it contributes to the destabilization and regression of the structure of most of its components. Further development of such trends creates a real threat of complete extinction of populations of a number of native species in *Festucetum supinae*. According to the results of observations (1974–2021), during demutation in this phytocenosis, an increase in the size (vitality) of individuals and the total projective cover (60% to 80%) was noted. It is also interesting that all these changes took place not only without the expected successional change of the dominant, but even without weakening its population positions. The author concludes that during demutations, the general recovery process is determined by the typical types of alpine flora inherent in alpine meadow communities in the Carpathians.

Keywords: vitality, ontogenetic spectrum, natural population, population-ontogenetic analysis, vitality composition, biodiversity, plant community

Жиляєв Г.Г. (2022). Демутаційні зміни популяційної структури і видового складу рослинного угруповання *Festucetum supinae* в альпійському поясі Українських Карпат. *Чорноморськ. бот. ж.*, **18** (2): 156–169. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2022-18-2-3

В статті обговорюються результати популяційного аналізу і змін видового різноманіття трав'яних багаторічників, рослинного угруповання *Festucetum supinae*, внаслідок демутацій рослинності в альпійському поясі Чорногорського хребта (Українські Карпати). До 1975 року, це угруповання знаходилося в умовах пасовищного навантаження. Від цього часу, коли ця територія увійшла до складу Карпатського національного парку, її вилучили з господарського обігу. Автор підсумовує результати тривалих (1974–2021 роки) популяційних досліджень і робить висновки щодо загальних тенденцій і перспектив відновлення первинного видового складу і оптимізації популяційної структури трав'яних компонентів *Festucetum supinae*. Наводяться дані щодо характерних змін видового складу *Festucetum supinae*, закономірностей структурних трансформацій в популяціях трав'яних багаторічних рослин (чисельність особин, онтогенетична та віталітетна структура). Виявлено, що основні зміни видового складу *Festucetum supinae* відбуваються швидко і завершилася в перші 4–7 років після заповідання. Натомість подальша оптимізація їх популяційної структури, потребує довшого часу і не завершилася навіть нині. Зроблено висновок, що випас овець сприяє інвазіям діаспор з інших фітоценозів, та активізує вегетативне розмноження трав'яних багаторічників шляхом механічної партикуляції. Періодичні обліки видового складу в цьому ценозі показали, що формально (кількісно) воно майже не змінилося (19 видів на пасовищах, проти 20 видів трав'яних рослин, на заповідних ділянках). Але демутація спричинила його суттєве якісне оновлення (більш як на 50% видового складу *Festucetum supinae*). Цікаво, що жоден з нових видів не є адвентивним для даної території. Навпаки, це аборигенні види, що притаманні первинному складу альпійських лук в Карпатах. Тобто, на відміну від деяких рослинних угруповань в субальпійському поясі, демутація пасовищного (пасовищного) угруповання *Festucetum supinae* призвела до однозначно позитивних змін. Це не тільки трансформації популяційної структури трав'яних компонентів, але і формування нових популяцій типовими альпійськими рослинами з сусідніх угруповань. Відтак, за своїм видовим складом в рослинному угрупованні *Festucetum supinae* відбувається поступове відновлення первинного складу. Цьому сприяє низька інвазійність цього угруповання, яка стримує проникнення сюди чужорідних видів. Разом цим майже в усіх трав'яних багаторічників відбулися принципові зміни онтогенетичної, віталітетної структури і в чисельності особин. Якщо за онтогенетичним типом на пасовищних ділянках переважали нестійкі інвазійні або інвазійно-регресивні популяції, то зараз їх змінили стійкі популяції нормального типу. Аналогічні зміни відбулися і в віталітетному складі популяцій. Зараз в угрупованні *Festucetum supinae* замість депресивних віталітетно неповночлених популяцій переважають віталітетно повночлені популяції рівноважного або процвітаючого типів. Ці результати є безумовним доказом позитивного впливу демутаційних процесів на відновлення природного видового

різноманіття деградованих рослинних угруповань в альпійському поясі Карпат. За результатами досліджень зроблено висновок, що на відміну від субальпійських лучних угруповань, зміни видового складу та популяційної структури трав'яних компонентів угруповань в альпійському поясі відбуваються без суцесійних змін домінанту, яким залишається популяція *Festuca supina* Schur. В усіх випадках, вона була стабільною за онтогенетичною або віталітетною структурою і за стійкістю потоку заміщення поколінь. Автор робить висновок, що хоча помірний випас сільськогосподарських тварин формально не змінює видового різноманіття в угрупованні *Festucetum supinae*, але сприяє дестабілізації і регресу структури більшості з його компонентів. Розвиток тенденцій їх подальшої деградації створює реальну загрозу остаточного зникнення популяцій аборигенних видів з складу *Festucetum supinae*. За результатами спостережень (1974–2021 роки) в цьому фітоценозі було помічено збільшення розмірів (життєвості) особин та загального проективного покриття (60% до 80%). Цікавим видається і той факт, що всі ці зміни пройшли без очікуваних суцесійних змін домінанта, а, навіть, без послаблення його популяційних позицій. Автор робить висновок, що при демутаціях загальний процес відновлення визначають типові види альпійської флори, які звичайно домінують в альпійському поясі Карпат.

Ключові слова: життєвість, онтогенетичний спектр, природна популяція, популяційно-онтогенетичний аналіз, віталітетний склад, біорізноманіття, рослинне угруповання

Вивчення можливості та засад відновлення популяційного складу високогірних ценозів становлять науковий інтерес і є безумовною практичною необхідністю [WILLARD, MARR, 1971]. За звичай, наслідками дії антропогенних факторів є порушення регулярного оновлення поколінь, неспроможність до формування власного насіння і припинення його притоку з інших угруповань. Відтак збереження популяційного різноманіття природних екосистем знаходиться серед пріоритетів екології. Одним з реальних шляхів до її вирішення є вивчення найбільш уразливих угруповань, засад їх відновленням та розробка прийомів їх подальшого збереження і відновлення.

Слід сказати, що бурхливий розвиток теоретичних уявлень про засади співіснування видів та підтримки їх різноманіття, випереджає темпи накопичення емпіричних даних про функціонування конкретних угруповань [BEEFTINK, 1979; GIGON, LEUTERT, 1996], Хоча на потребу сама таких, стаціонарних довготривалих спостережень за процесами відновлення (демутаційними змінами) дослідники звертали увагу давно [FRANK, DEL MORTAL 1986; TSUYUZAKI, 1991]. Без цього, заповідання залишається останньою і єдиною лінією захисту біоконсервації генетичного та видового біорізноманіття природних екосистем [TISHKOV, 2005].

Специфічна рослинність альпійського поясу Карпат, втім, як і інших гірських систем, сформувалася за вкрай несприятливих для біоти зовнішніх факторах – екстремально низьких температурах, з великими добовими та сезонними амплітудами, нетривалим сезоном вегетації, швидким стоком атмосферних опадів, рівнем інсоляції та ін. Це стримує розвиток та омолодження (поток заміщення поколінь) в популяціях. В кінцевому результаті в альпійському поясі сформувалися фітоценози, специфічні за своїм видовим і вкрай вразливим популяційним складом. Притому, вони відрізняються відносним багатством ендемічних видів [SHIFFERS, 1953].

Останнє ствердження є вірним, якщо йдеться про склад первинних (корінних) угруповань. А саме їх в Карпат майже не залишилося. Це наслідок неконтрольованого пасовищного впливу, саме який, вже першу половину минулого сторіччя, призвів до катастрофічного збіднення видового різноманіття і тотальної деградації природних популяцій рослин.

За більш сприятливих екологічних умов на субальпійських луках, популяційним деградаціям первинних видів сприяє інвазія адвентивних видів, які розповсюджуються по міграційним коридорам, які виникли завдяки випасу сільськогосподарських тварин.

В угрупованнях альпійського поясу, ситуація дещо інша. Для них більшу небезпеку становить не інвазійне забруднення адвентивними видами, а втрата життєздатності і деградація популяцій первинних видів внаслідок їх вразливості до пасовищних навантажень.

Але за всіх випадків повстає питання про зворотність таких депресивних процесів і можливість самовідновлення за відновлення природних умов. Вірогідно, що як при регресі, так і самовідновленні популяцій, універсальних реакцій у трав'яних багаторічників не буде. Об'єктивним критерієм їх прогресу ми вважаємо наявність позитивних змін онтогенетичного та віталітетного складу популяцій.

В цій статті узагальнено результати наших спостережень за природними змінами стану та трендами самовідновлення життєздатності в деградованих популяціях трав'яних багаторічних рослин в альпійському угрупованні лежачекостричника *Festucetum supinae* за майже п'ятдесят років після заповідання цієї території Чорногори (Карпати). Такий тривалий період спостережень дозволив більш ясно побачити характерні зміни популяційної структури, які відбулися в трав'яних багаторічників внаслідок демутації. Їх узагальнення дають аргументи для використання результатів наших досліджень в практиці природоохорони і відновлення біорізноманіття природних екосистем.

Матеріали та методи дослідження

В Карпатах, рослинні угруповання угруповання лежачекостричника (*Festucetum supinae*) звичайно формуються на вирівняних ділянках пенепленізованих вершин хребтів та схилах різної експозиції. Вони є надзвичайно цікавими об'єктами для з'ясування питань популяційного життя рослин в екстремальних умовах, але як і багато інших рослинних угруповань альпійського поясу, є менш вивченими ніж рослинність інших рослинних поясів Карпат.

Наші дослідження здійснені на базі Карпатського біологічного стаціонару НАН України ім. К.А. Малиновського, і були пов'язані з панамима науково-дослідних робіт відділу популяційної екології Інституту екології Карпат НАН України. Ми розпочали їх в 1974 році в альпійському поясі Чорногорського хребта (Карпати) на ділянці від гори Говерли до гори Туркул. Тоді був проведений популяційний аналіз трав'яних багаторічних рослин, які входили до складу рослинного угруповання *Festucetum supinae*. До того часу, його декілька десятиріч використовували як пасовище для овець. В подальшому, коли ця територія увійшла до складу Карпатського національного парку, вона була оголошена заповідною. Через декілька років (1980–1981 роки), вже за умов заповідання, ми повторили ці дослідження і виявили тут перші демутаційні зміни видового складу і популяційної структури трав'яних компонентів [ЗНІЛУАУЄВ, 1984].

Ще через сорок років (у 2020–2021 роках) ми в черговий раз провели тут популяційний аналіз. Доцільно підкреслити, що хоча з часом, деякі його методи розширювалися і модифікувалися, в повторних дослідженнях вони залишалися незмінними від 1974 року.

На загал, вони базуються на класичній ідеології популяційного аналізу Т.О. Работнова. Трансекти для багаторічних спостережень були розташовані на північному макросхилі хребту Чорногори в межах висот 1800–1850 м н.р.м. по лінії гірських вершин Пожижевська – Брескул.

Ми намагалися виявити характерні закономірності в змінах видового складу і популяційної структури в деградованому рослинному угрупованні *Festucetum supinae* та оцінити його подальші перспективи відновлення при демутації. Враховували показники вікової (онтогенетичної) структури, чисельності особин та віталітетного складу популяцій трав'яних багаторічників. Спостереження проводили на постійних

трансектах розташованих упоперек схилу. Площа кожного, становила 25 м². Аби відобразити всі варіанти видового складу *Festucetum supinae* місця для трансект вибиралися суб'єктивно [RABOTNOV, 1960; MALYNOVSKY, RABOTNOV, 1974].

В наших дослідженнях ми спиралися на концепцію дискретного опису життєвого циклу (онтогенезу, синонтогенезу) рослин. Вона дозволяє формалізувати процеси їх розвитку і поновлення в категоріях вікових (онтогенетичних) станів [RABOTNOV, 1950a] та рівнів життєвості (віталітету) [URANOV, 1960; ZLOBYN, 1989a, b]. Відповідно, в кожний момент часу індивідуум характеризується певним рівнем життєвості (віталітету) і віковим (онтогенетичним) станом (етапом онтогенезу).

Приналежність особин до конкретного вікового стану визначалася відповідно до класифікації вікових станів Т.А. Работнова [RABOTNOV, 1950]. Ці стани позначали відповідними індексами: сходи (**p**), ювенильні (**j**), іматурні (**im**), віргінільні (**v**), молоді генеративні (**g1**), зрілі генеративні (**g2**), старі генеративні (**g3**), субсенільні (**ss**) та сенільні (**s**) [URANOV, 1973]. За співвідношеннями онтогенетичних груп диференціювали популяції інвазійного, нормального, регресивного [RABOTNOV, 1950] та інвазійно-регресивного типів [RYSIN, KAZANTSEVA, 1975]. Залежно від кількості віргінільних, молодих, зрілих та старих генеративних особин, популяції нормального типу, поділяли на молоді, зрілі та старіючі, а за повнотою їх набору – на повночленні або неповночленні [URANOV, SMIRNOVA, 1969]. З огляду на високу сезонну динаміку підросту (**p**, **j**, **im**) в обґрунтування варіантів нормальних популяцій його не враховували.

Відповідно до геометрії розміщення особин вегетативного походження (рамет) та зміни цих показників в онтогенезі виділяли біоморфи трьох типів: I – моноцентричну, II – явнополіцентричну, III – неявнополіцентричну [SENOROPULATION OF PLANTS, 1976]. В підрахунках чисельності ми використовували центричну одиницю обліку, яка не завжди є синонімом поняття особини, як морфологічно та фізіологічно відокремленого організму. Інтенсивність вегетативного розмноження визначали за підрахунками кількості рамет кожної материнської особи (генети) в площині трансекту.

Що стосується життєвості, то це поняття має багато інтерпретацій [URANOV, 1960; SENOROPULATION OF PLANTS, 1976; ZLOBYN, 1989a, b]. Хоча в своїх нинішніх дослідженнях ми спираємося на іншу концепцію життєвості [ZHILYAYEV, 2005], але саме в цьому конкретному випадку, ми залишили методика визначення життєвості за якою розпочинали спостереження ще в 1974 році [ZLOBYN, 1989b].

Відтак в цій роботі, життєвість (віталітет) розуміли як комплекс кількісних ознак, що відображають перебіг зростання, рівень продуктивності та формоутворення особин. За цими критеріями, вибірки даних будували в варіаційний ряд, який ділили на три рівні частини. Відповідно виділяли три рівні життєвості: високий (**Ж-1**), середній (**Ж-2**), низький (**Ж-3**). а за їх співвідношеннями, диференціювали віталітетні типи популяцій: процвітаючі, рівноважні та депресивні [ZLOBYN, 1989a].

Результати досліджень

Хребет Чорногора, має протяжність понад 40 км і включає вищі точки Українських Карпат, в тому числі і Говерлу (2061 м н.р.м.). Він має згладжений рельєф, хоча є і досить круті схили та осипи. Пояс альпійських лук займає незначні площі у вигляді окремих островків від висот 1800–1850 м н.р.м. Більш-менш суцільний масив альпійських лук сформувався саме в районі наших досліджень між вершинами гір Говерли і Туркула. Тут можна бачити типові альпійські угруповання, в яких домінують костриця лежача (*Festuca supina* Schur), осока зігнута (*Carex curvula* All.) і вічнозелена (*Carex sempervirens* Vill.), ситник трироздільний (*Juncus trifidus* L.).

Таблиця 1

Зміни онтогенетичної структури популяцій трав'яних багаторічників рослинного угруповання *Festucetum supinae* в процесі демутації рослинності в альпійському поясі Чорногори (1974–2021 роки)

Table 1

Changes in the ontogenetic structure of populations of herbaceous perennials of the plant group *Festucetum supinae* in the process of demutation of vegetation in the alpine zone of Chornogora (1974–2021)

Види трав'яних багаторічних рослин в угрупованні <i>Festucetum supinae</i>	Роки обліків	Кількість одиниць обліку (особин) экз./м ²	Онтогенетичний склад популяцій, %						Онтогенетичний тип популяцій
			v	g1	g2	g3	ss	s	
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	1974	21	46,0	3,6	17,9	3,6	2,5	-	НП
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	3	-	-	-	22,5	71,1	6,9	ТН
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	1974	-	-	-	-	-	-	-	-
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	>1	59,2	20,3	20,5	-	-	-	ВН
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	1974	3	75,0	-	-	-	25,0	-	ІР
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Anthoxanthum alpinum</i> A. et D. Love	1974	4	100,0	-	-	-	-	-	І
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	47	18,2	35,1	27,2	11,3	6,2	2,0	НП
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F. Gmel.	1974	-	-	-	-	-	-	-	-
	1981	24	31,5	-	-	-	12,9	5,6	ТН
	2021	160	70,7	5,3	16,0	7,1	0,9	-	НП
<i>Carex sempervirens</i> Vili	1974	-	-	-	-	-	-	-	-
	1981	34	69,0	2,4	7,1	2,4	14,3	4,8	НП
	2021	36	27,1	14,8	33,8	13,1	8,1	3,1	НП
<i>Festuca picta</i> Kit	1974	157	77,0	0,5	2,0	0,5	15,3	0,5	НП
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	29	4,5	19,5	60,7	9,0	6,0	0,3	НП
<i>Festuca supina</i> Schur	1974	1507	69,2	3,8	5,2	2,9	12,5	6,4	НП
	1981	1517	81,3	1,1	2,4	2,3	10,2	2,7	НП
	2021	478	19,4	11,9	44,1	17,8	6,8	-	НП
<i>Gentiana acaulis</i> L.	1974	7	100,0	-	-	-	-	-	І
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	1	46,2	-	39,1	14,7	-	-	ТН

Види трав'яних багаторічних рослин в угрупованні Festucetum supinae	Роки обліків	Кількість одиниць обліку (особин) экз, м ²	Онтогенетичний склад популяцій, %						Онтогенетичний тип популяцій
			v	g1	g2	g3	ss	s	
<i>Gentiana laciniata</i> Kit. ex Kanitz	1974	60	89,2	1,4	-	-	-	9,5	IP
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gentiana punctata</i> L.	1974	3	100,0	-	-	-	-	-	I
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Helictotrichon versicolor</i> (Vili.) Pilg.	1974	127	91,3	0,7	0,2	0,7	6,7	4,7	НП
	1981	43	92,2	0,2	0,5	-	6,2	0,9	ТН
	2021	67	65,9	4,9	29,3	-	-	-	ТН
<i>Hieracium alpinum</i> L.	1974	-	-	-	-	-	-	-	-
	1981	380	75,2	5,7	8,8	4,9	3,8	1,6	НП
	2021	54	55,8	16,9	7,3	14,9	4,3	0,8	НП
<i>Homogyne alpina</i> (L.) Cass.	1974	66	73,5	1,2	1,2	1,2	19,3	3,6	НП
	1981	85	93,5	-	0,7	2,0	2,9	0,9	ТН
	2021	37	67,9	13,7	14,8	-	3,6	-	ТН
<i>Hypericum alpigenum</i> Kit.	1974	52	83,1	3,1	1,5	1,5	9,2	1,5	НП
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	68	20,6	18,0	40,5	14,2	3,8	2,9	НП
<i>Juncus trifidus</i> L.	1974	-	-	-	-	-	-	-	-
	1981	28	1,8	42,2	26,9	22,7	4,6	1,8	НП
	2021	206	45,9	32,8	11,0	9,6	0,5	0,2	НП
<i>Leontodon croceus</i> Haenke	1974	1	92,3	7,7	-	-	-	-	I
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	5	18,9	23,9	27,2	29,1	0,9	-	ТН
<i>Ligusticum mutellina</i> (L.) Crantz	1974	384	90,0	0,2	0,6	0,2	5,8	3,1	НП
	1981	7	91,0	-	6,0	-	3,0	-	ТН
	2021	32	66,1	5,3	12,0	10,8	4,1	1,7	НП
<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy et Wilmott	1974	10	37,5	12,5	12,5	12,5	12,5	12,5	НП
	1981	16	79,6	1,9	3,8	2,5	6,4	5,8	НП
	2021	5	45,2	11,1	13,7	25,5	4,5	-	ТН
<i>Potentilla aurea</i> L.	1974	101	72,2	4,8	7,1	0,8	13,5	1,6	НП
	1981	7	95,7	-	-	-	2,9	1,4	IP
	2021	10	29,9	39,1	20,0	38,5	2,1	0,3	НП

Види трав'яних багаторічних рослин в угрупованні <i>Festucetum supinae</i>	Роки обліків	Кількість одиниць обліку (особин) екз.м ²	Онтогенетичний склад популяцій, %						Онтогенетичний тип популяцій
			v	g1	g2	g3	ss	s	
<i>Pulsatilla alba</i> Reichenb.	1974	-	-	-	-	-	-	-	-
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	1	19,9	47,7	24,5	2,8	4,1	1,0	ТН
<i>Soldanella hungarica</i> Simonk.	1974	146	77,0	2,2	6,6	6,0	7,7	0,5	НП
	1981	6	15,6	10,2	25,0	36,7	9,4	3,1	НП
	2021	13	21,0	19,0	44,1	11,3	3,6	1,0	НП
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	1974	334	65,7	-	-	-	23,5	10,8	ІР
	1981	133	67,1	-	-	-	23,7	9,2	ІР
	2021	169	41,1	14,1	33,3	11,5	-	-	ТН
<i>V. uliginosum</i> L.	1974	1	100,0	-	-	-	-	-	І
	1981	-	-	-	-	-	-	-	-
	2021	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. vitis-idaea</i> L.	1974	370	83,5	-	-	-	14,0	2,5	ІР
	1981	25	76,9	-	-	-	16,7	6,4	ІР
	2021	31	59,9	24,1	16,0	-	-	-	ТН

* Тут і на рисунках, онтогенетичні типи популяцій: **І** – інвазійний; **ІР** – інвазійно-регресивний; **НП** – нормальний повночленний; **ТН** – нормальний тимчасово неповночленний.

Серед них, найбільш поширеними є саме лежачекостричникові луки. У їх складі чимало альпійських ендеміків, закономірності популяційних трансформацій яких, становлять беззаперечний інтерес. Аналіз їх довготривалих змін внаслідок демутацій рослинності весь час залишався в центрі нашої уваги.

На момент припинення випасу в угрупованні налічувалося дев'ятнадцять видів трав'яних багаторічників. Слід визнати, що для пасторальних угруповань в альпійському поясі це досить високий показник. Значною мірою він склався завдяки епізодичних інвазій насіння вівцями. Відтак, багато популяцій (*Anthoxanthum alpinum*, *Gentiana acaulis*, *Gentiana punctata*, *Leontodon croceus*, *Vaccinium uliginosum*) мають вкрай низьку чисельність особин та неповний онтогенетичний склад. Тому їх позиції в складі ценозу є нестабільними, а онтогенетичний тип популяцій, інвазійним, вкрай залежним від зовнішнього припливу насіння. Однак, серед них є декілька облігатно неповночленних популяцій, в складі яких наявні як віргінільні, так субсенільні особини. Саме така онтогенетична структура притаманна популяціям які поповнюються інвазійним насінням не регулярно, а з періодичністю 4–5 і більше років [ZHILYAYEV, 2015].

В результаті формуються інвазійно-регресивні популяції (*Anemonoides nemorosa* і *Gentiana laciniata*). Їх віргінільні особини не переходять до генеративного стану, а відтак не формують власних діаспор. Вони безпосередньо переходять в післярепродуктивну групу. Відповідно в таких популяціях онтогенез є скороченим і не дає можливості для їх самостійного омолодження і відновлення. Схожу онтогенетичну структуру виявлено також і в популяціях *Vaccinium myrtillus* і *Vaccinium vitis-idaea*.

Як можна бачити, що і після заповідання, онтогенетична структура таких рослин тривалий час залишалася незмінною (табл. 1).

Безумовно, онтогенетичну структуру, де повністю відсутні генеративні особини, важко вважати оптимальною. Тим не менше, вона дозволила популяціям *Vaccinium myrtillus* та *Vaccinium vitis-idaea* зберегтися в угруповання *Festuceta supinae* як під час пасовищної дигресії, так і процесі демутації альпійських лук. Це дозволяє вважати їх популяції псевдорегресивними (неправдиво старими) [URANOV, SMIRNOVA, 1969].

Але в більшості випадків, після припинення випасу у популяції трав'яних багаторічників відбулися безумовні позитивні зміни онтогенетичної структури (табл. 1). Саме таким прикладом є популяція *Soldanella hungarica*. Хоча в усіх випадках вона стабільно зберігала повночленність онтогенетичної структури і залишалася в межах своїх базових спектрів [ZHILYAYEV, 1985]. Однак, після припинення випасу, максимум у спектрах онтогенетичних станів почав швидко (ще до 1981 року) зміщатися на фракцію генеративних особин. Це сталося в результаті відповідної модифікації синонтогенезу та позитивних змін ефективності насінневого відновлення в популяції *Soldanella hungarica*.

Слід згадати і ще одну, досить велику групу трав'яних багаторічників, які завжди, а навіть за умов пасовищних навантажень, зберігали високу чисельність генеративних особин, а відтак і свій потенціал до насінневого відновлення. Однак на пасовищах, більшість (до 97%) їх генеративних пагонів відчужувалася вівцями, а 40–80% особин залишаються тимчасово нецвітучими, або в стані вимушеного спокою. За нашою думкою, в цьому причина вкрай незначного рівня реального насінневого відновлення, яке притаманне більшості популяцій трав'яних компонентів *Festuceta supinae*. Винятком з цього списку є лише щільнодерновинні злаки, у яких вегетативне і насінневе омолодження на пасовищних ділянках навіть зростає, завдяки механічній партикуляції та заглибленню насіння копитами овець (табл. 1).

Загалом на високогірних пасовищах Карпат вегетативне омолодження залишається пріоритетними шляхом для оновлення поколінь у популяціях трав'яних рослин. Більше того, внаслідок відповідної перебудови синонтогенезу, інтенсивність вегетативного омолодження в популяціях *Helictotrichon versicolor*, *Ligusticum mutellina*, *Potentilla aurea*, *Soldanella hungarica*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* в перші роки заповідання помітно знизилася: в 2.7; 15.3; 8.9; 12.0; 1.9, 3,2 рази, відповідно. Але ця реакція не є універсальною. Наприклад, у популяціях *Homogyne alpina*, *Luzula luzuloides* та ін., вона має цілком протилежну спрямованість.

Оскільки в наступні роки ці тенденції не змінювалися, нині (2021 рік) популяційна структура більшості компонентів угруповання *Festuceta supinae* вже суттєво відрізняється від показників в 1981 року. Відповідно змінився і видовий склад угруповання. На цьому етапі (1981 рік) кількість видів трав'яних багаторічних рослин в ньому зменшилася на 37% (з 19 до 12). А лише сім з них (*Festuca supina*, *Helictotrichon versicolor*, *Ligusticum mutellina*, *Luzula luzuloides*, *Potentilla aurea*, *Soldanella hungarica*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) залишилася і в 1981 році.

Натомість з угруповання зникли популяції дев'яти видів – *Agrostis tenuis*, *Anemonoides nemorosa*, *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca picta*, *Gentiana acaulis*, *Gentiana laciniata*, *Gentiana punctata*, *Hypericum alpigenum*, *Leontodon croceus*. Переважно їх популяції були інвазійними, залежними від інвазійного притоку діаспор ззовні, без якого швидко деградували.

Важче пояснити, чому в цьому списку є деякі нормальні повночленні або тимчасово неповночленні популяції, які не потребували насінневих інвазій і були цілком самовідновними (*Agrostis tenuis*, *Festuca picta*, *Hypericum alpigenum* та ін.). Можна припустити, що така ситуація є тимчасовою. Просто ці рослини завершили природний цикл свого популяційного життя – "велику хвилю відновлення популяції",

за Л.А. Жуковою [СЕНОПОПУЛАЦІОНАЛЬНІСТЬ РАДИКАЛЬНИХ РОСЛИН, 1976], але залишаються в ценозі у вигляді прихованих популяцій; ґрунтового банку насіння, бруньок відновлення, окремих особин в стані глибокого спокою (популяції, що спочивають). На користь такої версії свідчить той факт, що в 2021 році всі ці види знову сформували в угрупованні повноцінні популяції (табл. 1). Більше того, з початком демутаційних процесів вже в 1981 році в його видовому складі з'явилося ряд нових, типових для альпійських лук видів (*Calamagrostis villosa*, *Carex sempervirens*, *Hieracium alpinum*, *Juncus trifidus*). І надалі в онтогенетичній структурі їх популяцій не спостерігалось жодних принципових змін.

На загал, після припинення випасу, вже за відносно недовгий термін відбулися беззаперечні позитивні зміни популяційної структури та видового складу угруповання *Festuceta supinae*. За результатами останнього обліку (2021 рік) зараз тут продовжуються

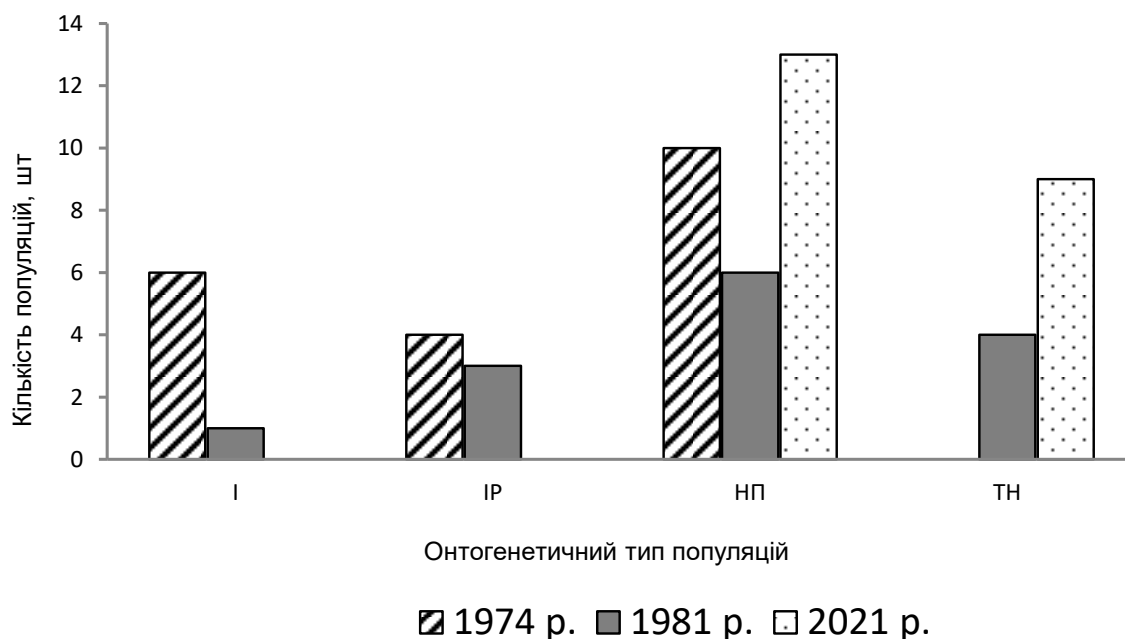


Рис. 1. Зміни типів онтогенетичної структури в популяції трав'яних багаторічників в рослинному угрупованні *Festuceta supinae* при демутації рослинності. Позначки онтогенетичних типів наведені в таблиці 1

Fig. 1. Changes in the types of ontogenetic structure in populations of herbaceous perennials in the plant community *Festuceta supinae* during vegetation demutation. Labels of ontogenetic types are shown in table. 1

формуватися популяції нормального типу з таких рідкісних для Карпат видів як *Pulsatilla alba* Reichenb та *Anemone narcissiflora* L. Незважаючи на те що вони і досі не відрізняються високою чисельністю, за параметрами онтогенетичного складу популяції вже цілком життєздатні (табл.1).

До нинішнього часу склад угруповання оновився майже наполовину (з 19 видів в 1974 р., нині зберіглося 9), але оскільки це відбувалося одночасно з появою нових видів, формальне видове різноманіття майже не змінилося (20 видів).

Цікаво, що за все роки спостережень, не спостерігалось жодного випадку крайньої деградації онтогенетичної структури інвазійно-регресивних популяцій до стану регресивних. Відтак, вони зберігали здатність до самовідновлення. Слід сказати, що вміст таких популяцій, був досить значним як в часи випасу (1974 рік), так і в перші роки (1981 рік) заповідання – 21% і 23% відповідно. Нині популяцій цього онтогенетичного типу в угрупованні вже немає (рис. 1), а їх структура наближується до нормального типу.

Так само і в інвазійних популяціях. Хоча декі з них зараз вже зникли з складу ценозу, але в більшості випадків, їх онтогенетична структура, так само як і в попередньому випадку, змінилася і відповідає нормальному типу. Це є ще одним свідченням позитивних змін стану рослинних популяцій і видового складу в угрупованні *Festuceta supinae*.

Так само, після припинення випасу аналогічні трансформації можна бачити і в віталітетному складі популяцій. Зниження рівня життєвості особин вважається типовою популяційною реакцією популяцій в екстремальних умовах [MIRKIN, NAUMOVA, 1997]. Нагадаємо, згідно до традиційної методики, диференціація рівнів життєвості в цій статті проведена нами виключно за кількісними (розмірними) ознаками. Тому підвищення розмірів і маси особин (життєвості) часто супроводжується суттєвим зменшенням їх чисельності (табл. 1).

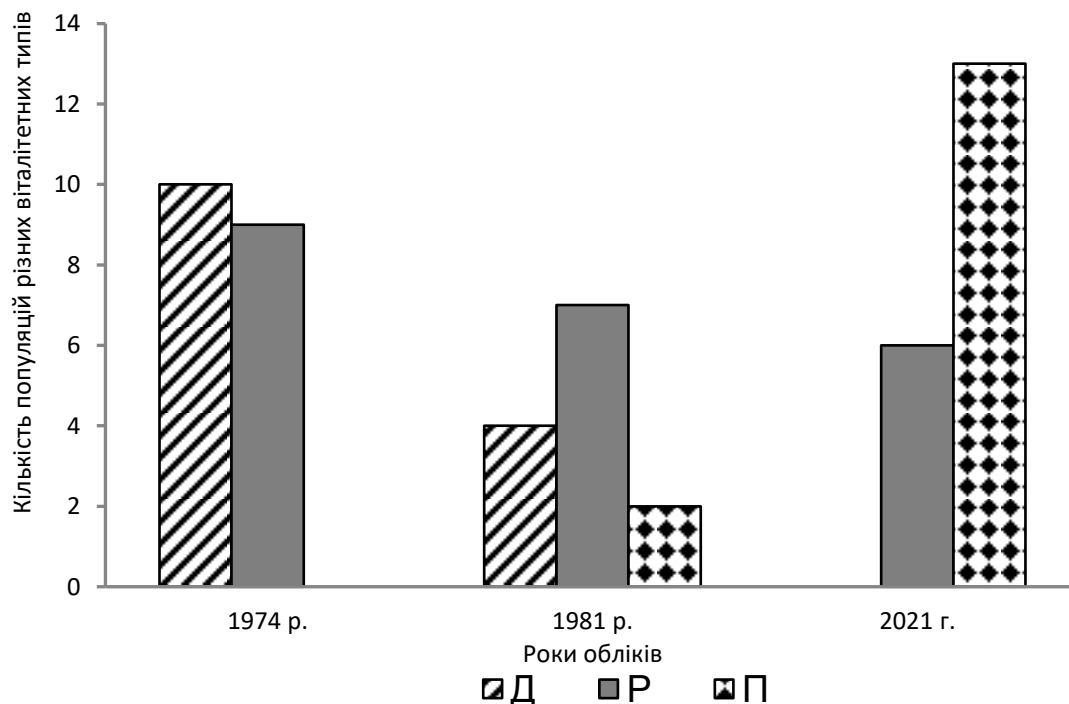


Рис. 2. Зміни типів віталітетної структури в популяціях трав'яних багаторічників в угрупованні *Festuceta supinae* при демутації рослинності. Віталітетні типи популяцій: Д – депресивний; Р – рівноважний; П – процвітаючий.

Fig. 2. Changes in types of vitality structure in populations of herbaceous perennials in the *Festuceta supinae* group during vegetation demutation. Vital types of populations: Д – depressed; Р – equilibrium; П – prosperous.

Можна бачити (рис. 2), що за часів випасу в складі угруповання переважали особини низької життєвості (Ж-3). А багатьох популяціях, групи високої (Ж-1), а навіть і середньої (Ж-2) життєвості, були відсутні.

Принагідно зауважимо, що саме такі, віталітетно неповночленні популяції, за звичай формуються в екстремальних екологічних умовах і є звичайними в рослинних угрупованнях альпійського поясу Карпат [ZHILYAYEV, 2005]. У 1974 році серед них були популяції *Agrostis tenuis*, *Anemonoides nemorosa*, *Gentiana acaulis*, *Gentiana punctata*, *Homogyne alpina*, *Hypericum alpigenum*, *Leontodon croceus*, *Soldanella hungarica*, *Vaccinium uliginosum*. Натомість далеко не в усіх випадках це є ознакою втрати життєздатності, хоча відповідним чином звучує варіантність модифікацій синонтогенезу і можливості до адекватної авторегуляції популяцій [ZHILYAYEV, 2018].

Більше того, саме в пасовищних умовах деякі віталітетно неповночленні популяції відрізняються більш високою чисельністю особин (центрів впливу на середу

– пагонів, особин, рамет та ін.). І навпаки, як згадувалося вище, поліпшення віталітетного складу, супроводжується часто зменшенням чисельності особин (табл. 1).

Можна бачити, що після припинення пасовищного навантаження, кількість віталітетно неповночлених популяцій в складі угруповання стала швидко скорочуватися. Вже на початку демутації (до 1981 рік) серед них з'явилися перші популяції процвітаючого віталітетного типу. А зараз (2021 рік) в складі рослинного угруповання *Festuceta supinae* вже немає віталітетно неповночлених, або депресивних популяцій.

Наші дослідження показали, що популяційні реакції трав'яних компонентів *Festuceta supinae* на припинення випасу та зміну екологічних умов в ході демутацій не мають загального характеру. Але в цілому, з початком демутаційних процесів після припинення пасовищного використання в цьому альпійському угрупованні відбулися безумовні позитивні зміни видового складу і популяційної структури рослинних компонентів. Притому, що з його складу зникло декілька видів трав'яних багаторічників, проте відбулося їх заміщення іншими представниками альпійської флори. Хоча формально сумарна кількість трав'яних багаторічних компонентів в *Festuceta supinae* залишилася майже незмінною, за видовим складом, ці зміни були суттєвими. Цікаво, що жоден з цих видів не є адвентивним для даної території. Навпаки, це аборигенні види, що були притаманні первинному складу альпійських лук в Карпатах [MALINOVSKY, 1980]. Тобто, на відміну від деяких рослинних угруповань в субальпійському поясі [ZHILYAYEV, 2021], демутація пасквального (пасовищного) угруповання *Festuceta supinae* призвела до однозначно позитивних змін. Це не тільки трансформації популяційної структури трав'яних компонентів, але і формування нових популяцій типових альпійських видів рослин з сусідніх угруповань. Відтак, за своїм видовим складом в рослинному угрупованні *Festuceta supinae* відбувається поступове відновлення первинного складу. Цьому сприяє низька інвазійність [LONSDALE, 1999] цього угруповання, яка стримує впровадження сюди чужорідних видів

Так само демутація сприяла покращенню онтогенетичного та віталітетного складу популяцій трав'яних багаторічників. Цікаво, що найбільш суттєві зміни завершилися вже в перші 5–7 років заповідання. А надалі вони лише стабілізувалися в межах, що перешкоджають загибелі популяцій. За час спостережень (1974–2021 роки) прослідковувалася і стійка тенденція до збільшення розмірів (життєвості) особин, а загальне проективне покриття в ценозі виросло з 60% до 80%.

Цікавим видається той факт, що всі ці зміни пройшли без властивих демутаціям змін домінанту *Festuca supina*, а навіть, будь-якого послаблення позицій його популяції. В цілому, відновлювальний процес при демутаціях визначають види, які звичайно домінують в трав'яних ценозах альпійського поясу Карпат [MALINOVSKY, 1980], але їх роль і участь в них змінюється.

Безумовно, що проведені дослідження не висвітлюють усіх боків функціонування і відновлювання популяцій у рослинних угрупованнях альпійського поясу Карпат, але в межах завдань, які були поставлені у цій статті, дозволяють зробити деякі висновки.

Висновки

Демутаційні зміни, що виникають в разі припинення господарського використання в альпійському угрупованні *Festuceta supinae* в Карпатах, супроводжуються дрібномасштабними змінами його видового складу.

У ході демутації не спостерігається інвазій адвентивних видів, невластивих для альпійських рослинних угруповань Карпат. Нові види трав'яних багаторічників рослин, які зараз продовжують формувати популяції в складі *Festuceta supinae*, є аборигенними для альпійських угруповань Карпат.

Для базових змін складу та стану популяцій рослинних компонентів достатньо декілька років, проте надалі цей процес уповільнюється і не супроводжується кардинальними змінами популяційних ознак. Хоча на нинішній час, через п'ятдесят років заповідання, остаточного відновлення популяційного складу до їх природного стану не відбулося, з високою вірогідністю це може відбутися в подальшому.

References

- BEEFTINK W. G. (1979). Vegetation dynamics in retrospect and prospect introduction to the proceedings of the second Symposium of The Working Group on Succession Research on Permanent Plots. *Plant Ecology*, **40** (2): 101–105. doi:10.1007/BF00055839
- CENOPOPULATION OF PLANTS (basic concepts and structure). (1976). Uranov A.A., Serebryakova T.Y. (Ed). Moscow: Nauka, 216 p. (in Russian)
- FRANK D. A., DEL MORTAL R. (1986). Thirty-five years of secondary succession in a *Festuca viridula* - *Lupinus latifolius* dominated meadow at Sunrise. *Canadian Journal of Botany*, **64** (6): 1232–1236. doi: 10.1139/b86-169
- GIGON A., LEUTERT A. (1996). The dynamic keyhole-key model of co-existence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **7**: 29–40.
- LONSDALE W.M. (1999). Global patterns of plant invasions, and the concept of invisibility. *Ecology*, **80**: 1522–1536.
- MALINOVSKY K.A. (1980). *Vegetation of the highlands of the Ukrainian Carpathians*. Kiev: Naukova Dumka, 280 p. (in Ukrainian)
- MALYNOVSKYY K.A., RABOTNOV T.A. (1974). *Study of meadow biogeocenoses*. Program and method of biogeocenological research. Moscow: Nauka, 318–331. (in Russian)
- MIRKIN B. M., NAUMOVA L. G. (1997). The concept of phytocenosis: the history of discussions and the current state. *Journal of General Biology*, **58** (2); 106–116. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1950). *Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenosis*. Geobotany, **3**. Moscow, Leningrad: AN USSR, 7–204. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1960). *Methods for determining the age and life span of herbaceous plants*. Field Geobotan, **2**, Moscow, Leningrad: AN USSR, 249–278. (in Russian)
- RYSIN L.P., KAZANTSEVA T.N. (1975). Method of coenopopulation analysis in geobotanical studies. *Bot. J.*, **60** (2): 199–207 (in Russian)
- SHIFFERS E. V. (1953). *Vegetation of the North Caucasus and its natural fodder lands*. Moscow-Leningrad: Publ. House of the Academy of Sciences of the USSR, 400 p. (in Russian)
- TISHKOV A.A. (2005). *Biospheric functions of natural ecosystems in Russia*. M.: Nauka, 309 p. (in Russian)
- TSUYUZAKI S. (1991) Species turnover and diversity during early stages of vegetation recovery on the volcano Usu, northern Japan. *J. Veg. Sci.* **2**: 301–306.
- URANOV A.A. (1960). The life status of the species in the plant community. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **67** (3): 77–92. (in Russian)
- URANOV A.A. (1973). *Large life cycle and age range of cenopopulations of flowering plants*. In: Abstracts of the report of the fifth delegate congress of the All-Union Botanical Society. Kiev: Naukova. dumka. 217–219. (in Ukrainian)
- URANOV A.A., SMIRNOVA O.V. (1969). Classification and main features of the development of populations of perennial plants. *Byul. MOIP. Dep.biol.*, **74** (1): 119–134. (in Russian)
- WILLARD B.E., MARR J.W. (1971). Recovery of alpine tundra under protection after damage by human activities in the rocky mountains of Colorado. *Biological Conservation*, **3**: 181–190. (in English)
- ZHILYAEV G.G. (1984). The structure of cenopopulations in Festucetum supinae community as by reservation condition and grazing. *Bot. journal* **69** (4): 506–511. (in Russian)
- ZHILYAYEV G.G. (1985). Cenopopulations of *Soldanella hungarica* Simonk. of the Chornogory mountain range. *Ukr. Bot. J.*, **62** (5): 687–698. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2005). *Viability of populations of plants*. Lvov: DPM NANU, 304 p. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2015). Changes in the Population Structure of *Homogyne alpina* (L.) (*Asteraceae*) on Carpathian Subalpine Meadows during the Demutation of Plant Communities. *Contemporary Problems of Ecology*, 8(6): 715–721. doi: 10.1134/S1995425515060165
- ZHILYAYEV G.G. (2018). Vitalitative differentiation as a prerequisite for the polyalternativeness of development in natural populations *Homogyne alpina* (*Asteraceae*) of Chernogora (Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (3): 227–239. (in Ukrainian) doi: 10.14255/2308-9628/18.143/3.
- ZHILYAEV G.G. (2021). Changes in species diversity and state of populations of herbaceous perennials in the plant community *Ulmarietum centaureosum* during vegetation demutations in Chornohora (Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, **17** (3): 122–136. (in Ukrainian) doi:10.32999/ksu1990-553X/2021-17-2-2

- ZLOBYN YU.A. (1989a). Theory and practice of assessing the vital composition of plant coenopopulations. *Bot. J.*, **74** (6): 769–784. (in Russian)
- ZLOBYN YU.A. (1989b). *Principles and methods of studying coenotic plant populations*. Kazan: publ house of Kazan Univer.: 147 p. (in Russian)