

ВПЛИВ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН НА ПОПУЛЯЦІЇ ВИДІВ ТРАВ'ЯНИХ РОСЛИН У СУЧАСНИХ УМОВАХ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Р. Дмитрах

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: ecotusika@gmail.com*

Установлено, що природні популяції рослин в Українських Карпатах протягом останніх років зазнали значних змін унаслідок впливу кліматичних чинників і зростання активності сукцесійно-демутаційних процесів. На фоні поступового відновлення корінної рослинності в гірських екосистемах відбуваються характерні зміни у структурній і просторовій організації популяцій багатьох видів трав'яних рослин, зміщення їхньої висотної поясності та збільшення участі у процесі сукцесій чагарників і адвентивних представників високогір'я. Це зумовлює неоднакові можливості адаптації та функціонування популяцій видів трав'яних рослин високогір'я у змінених умовах середовища. Тривалий моніторинг у популяціях видів, які належать до різних рослинних угруповань у різних еколого-ценотичних умовах і приурочені до різних гіпсометричних рівнів високогір'я, показав, що в одних випадках зростає участь видів, які вирізняються активною стратегією відновлення та її спрямуванням на подальше розширення меж, а в інших – мають протилежний характер, що пов'язано з неспроможністю адаптуватися й вижити у змінених умовах. Установлено, що вегетаційний розвиток популяцій видів трав'яних рослин тісно пов'язаний із режимом температурних умов високогір'я, який впливає на характер проходження фенофаз, динаміку чисельності особин і ритміку їхнього цвітіння. Зростання температурних показників стимулює активацію генерування популяцій і їхню здатність до відновлення. З пришвидшенням темпів фенологічного розвитку спостерігаються зміни, які зумовлюють збільшення відсотка квітучих особин, їхньої насінневої продуктивності й поширення на значно вищих гіпсометричних рівнях високогір'я. Виявлено, що розселення та поява нових популяційних локусів у популяціях видів трав'яних рослин є характерною для відкритих із достатньою інсоляцією ділянок і відсутністю заростей деревно-чагарникової рослинності. У разі негативного впливу затінення та заростання популяції набувають ознак деградації, що призводить до зниження їхніх просторово-демографічних показників і репродуктивної здатності. Основною причиною змін у структурі популяцій є неспроможність конкурувати в умовах інвазії видів деревно-чагарникового ярусу й адаптуватися до змінених умов середовища. Відповідно, у відновленні популяцій видів спостерігаються процеси, пов'язані як із висхідним їхнім поширенням на різних гіпсометричних рівнях, так і з посиленням позицій популяцій видів, характерних для нижчих висот. В одних випадках динамічні тенденції в популяціях супроводжуються збільшенням чисельності особин і розширенням їхніх меж, а в інших зміни мають протилежний характер, що пов'язано зі зменшенням чисельності та їхньою фрагментацією.

Ключові слова: кліматичні зміни, фенологія цвітіння, генеративна здатність, динамічні тенденції, відновлення популяцій

У високогір'ї Українських Карпат протягом останнього десятиліття спостерігається активне відновлення рослинного покриву та, зокрема, на заповідних територіях, які в умовах сучасних кліматичних змін і прискорення демутаційних процесів зазнають значних

трансформацій. Дослідження впливу цих чинників на популяції трав'яних видів рослин є особливо актуальними в гірських екосистемах, що зумовлює різні можливості їхнього функціонування та здатність до відновлення [3, 14, 29, 32, 35]. На тлі природно-відновних процесів відбуваються характерні зміни у структурі популяцій багатьох гірських видів, зміщення їхньої висотної поясності, перебудови ценозів і збільшення участі в процесі сукцесій чагарників, адвентивних представників високотрав'я й дерновинних злаків [28, 37].

Зважаючи на посилення активності кліматично-демутаційних процесів у рослинних угрупованнях високогір'я важливою є оцінка сучасного стану популяцій видів, їхніх динамічних тенденцій і особливостей поведінки в екологічно змінених умовах. Попередніми дослідженнями доведено, що популяції високогірних видів мають неоднакову здатність до самовідновлення під дією різних чинників зовнішнього середовища та збереження на необхідному рівні комплексу структурно-функціональних ознак [7, 15, 16]. Будь-яка зміна еколого-ценотичних умов існування популяцій визначає індивідуальний характер їхньої поведінки, адаптації та виживання [1, 12, 17, 22, 30]. За умов трансформації середовища значних змін зазнає структурна організація популяцій видів і специфіка їхнього функціонування в неоднорідних умовах навколишнього середовища.

Відтак, метою роботи є встановлення характерних змін у популяціях видів трав'яних рослин високогір'я, зокрема, їхньої реакції на зміну умов середовища, особливостей прояву динамічних тенденцій і здатності до відновлення унаслідок посилення впливу кліматичних чинників і активації сукцесійно-демутаційних процесів. Поведінкові ознаки популяцій видів, зокрема, фенологічні (тривалість і темпи проходження фенофаз, ритміка цвітіння), демографічні (чисельність, щільність, просторова диференціація), репродуктивні (генеративне розмноження, насіннева продуктивність, приживання насінневих проростків) тощо дають можливість з'ясувати їхні адаптаційні можливості та здатність до існування в неоднорідних умовах високогір'я. Отримані результати є важливими у вирішенні низки практичних завдань, спрямованих на збереження й охорону рідкісних та ендемічних видів високогір'я Українських Карпат.

Матеріали та методи

З метою встановлення змін у структурній організації популяцій високогірних видів і у їхній здатності до відновлення на різних етапах сукцесійно-демутаційних процесів використано загальноприйняті стаціонарні й маршрутно-польові методи досліджень [2, 13, 21, 31]. Вихідними ознаками діагностики стану популяцій є їхня здатність до відновлення й особливостей прояву динамічних тенденцій у змінених умовах середовища [9, 10, 18, 23]. З цією метою застосовано довготривалі багаторічні спостереження в різних типах оселищ популяцій, що передбачає облік основних параметрів і ознак на постійних пробних площах [4, 8, 20]. Динамічні тенденції й адаптацію популяцій оцінено з урахуванням індивідуальних показників їхньої репродуктивної здатності, зокрема, генеративної як важливої індикаційної ознаки, якою забезпечується відновлення та самопідтримання [5, 6, 23–25]. Хід сезонного розвитку популяцій і характер проходження фенофаз, зокрема, ритміки їхнього цвітіння, відображають зміну чисельності особин та залежність цього показника від метеоумов [19, 27, 32, 36]. Фенологічні спостереження є одним із комплексних досліджень змін клімату щодо циклічності біоритмів у видів і закономірностей проходження вегетації [11, 26, 33, 34, 38]. З цією метою використано дані кліматичних показників сніголавинної метеостанції “Пожижевська” (1450 м н. р. м.) Івано-Франківського центру з гідрометеорології Державної служби з надзвичайних ситуацій у Чорногірському масиві Українських Карпат. Враховано й проаналізовано показники середньомісячної температури повітря,

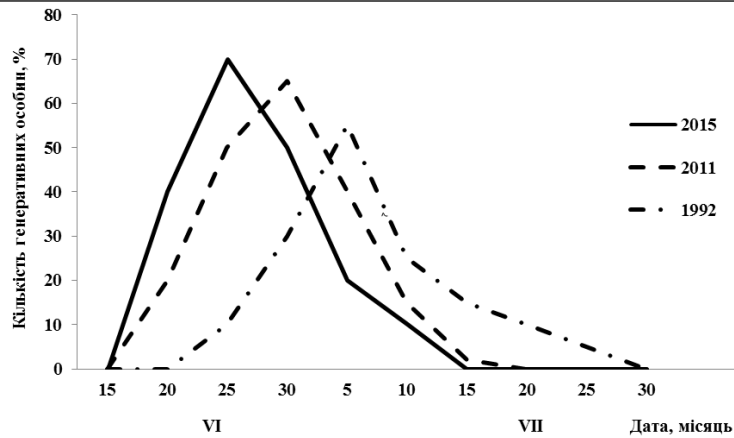
сумарної кількості атмосферних опадів, тривалості сонячної інсоляції та інші показники упродовж різних періодів вегетації.

Об'єктами досліджень є популяції високогірних трав'яних видів, які трапляються в різних рослинних угрупованнях і перебувають на різних гіпсометричних рівнях високогір'я (*Achillea carpatica* Bloki ex Dubovik, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Astrantia major* L., *Dianthus carpaticus* Wołoszcz., *D. compactus* Kit., *Doronicum carpaticum* (Griseb. et Schenk) Nym., *Euphorbia carniolica* Jacq., *Hieracium aurantiacum* L., *Hypericum alpigenum* Kit., *Knautia dipsacifolia* (Host) Gren. et Godr.), *Laserpitium krapfii* Crantz, *Leucanthemum rotundifolium* (Waldst et Kit ex Willd.) DC, *Silene dioica* (L.) Clairv., *Ptarmica lingulata* (Willd. et Kit.) DC, *Rumex carpaticus* Zapal., *Senecio subalpinus* Koch, *Solidago alpestris* Waldst. Et Kit, *Thymus alpestris* Tausch, *Valeriana transsilvanica* Schur, *V. tripteris* L., *V. simplicifolia* (Reichenb.) Kabath та ін.). За особливостями просторового поширення переважна більшість із них є локальними та ізольованими популяціями верхнього лісового, субальпійського й альпійського поясів. Основні дослідження проведено в Черногірському та Свидовецькому масивах як на заповідних територіях, так і поза ними.

Результати і їхнє обговорення

Сучасні кліматичні зміни, які спостерігаються у високогір'ї за останній період досліджень, активно впливають на процеси відновлення популяцій багатьох видів рослин. Вплив тепла і, зокрема, збільшення температурних показників зумовлюють різні можливості їхньої адаптації та виживання в сучасних умовах високогір'я. Багаторічні спостереження, проведені в популяціях трав'яних видів, показали, що в сезонній динаміці їхнього розвитку відбуваються зміни, тісно пов'язані з режимом температурних умов упродовж різних періодів вегетації. На основі аналізу метеоданих установлено, що в річних циклах вегетаційного розвитку за останні десятиліття зросла тенденція до підняття температурних показників повітря і, зокрема, максимальної в липні-серпні, що сягнули позначок понад 25 °С. Порівняння метеорологічних даних попередніх років (1985–1999 рр.) з періодом сучасних (2000–2017 рр.) показали, що середньомісячна температура повітря за вегетаційні сезони (травень–вересень) збільшилася на 1,4 °С, температурний максимум місяця липня – на 3,5 °С, сумарна кількість опадів – на 114,9 мм, а тривалість сонячного сйва – на 166,2 год. Кількість опадів суттєво не змінилася, однак вони частішали та зросла їхня інтенсивність. Переважаючи раніше у високогір'ї північно-західні румби вітрів змінилися на різновекторні.

Веgetаційний розвиток популяцій починається в період, коли середньомісячні показники температури повітря перебувають у межах 7–10 °С. Початок цвітіння спостерігається зі збільшенням середньодобової температури повітря вище 10 °С. Дослідження, проведені в популяціях видів трав'яних рослин, показали, що з потеплінням, ініційованим підвищенням температури повітря, у фенологічному розвитку спостерігаються зміни, які зумовлюють пришвидшення темпів цвітіння та зміщення їхніх фаз на більш ранні періоди вегетації. За таких умов зростає рясність цвітіння, інтенсивність проходження фенофаз і скорочення їхньої тривалості в середньому на 10–15 днів. Хід сезонного розвитку популяцій відображає їхню адаптацію до сучасних умов і проявляється в характері циклічних змін чисельності особин і активації їхнього генерування. Сезонна динаміка цвітіння та ритм розвитку генеративних особин представлені на прикладі популяцій *Rumex carpaticus* (рис. 1). Криві цвітіння генеративних особин за вегетаційні періоди 1992, 2011 і 2015 рр. показали, що найбільші зміни в чисельності та зміщенні ритмів їхнього цвітіння спостерігались у 2011 і 2015 рр., коли середньомісячна температура повітря порівняно з 1992 р. зросла з 9,8 °С до 12,2 °С.

Рис. 1. Сезонна динаміка цвітіння генеративних особин у популяціях *Rumex carpaticus* Zapa.

Відтак, активація генерування популяцій видів зумовлена їхньою реакцією на зміну температурних умов упродовж різних періодів вегетації. Про істотний вплив потепління на процеси сезонного розвитку популяцій і рясність їхнього цвітіння свідчить збільшення чисельності генеративних особин, частка яких зросла у 2-3 рази. Це позитивно вплинуло на розселення та розширення популяційних меж значної низки різнотравно-лучних видів високогір'я. Динаміка чисельності генеративних особин показана на прикладі популяцій *Valeriana tripteris*, *V. simplicifolia*, *Thymus alpestris*, *Antennaria dioica* (рис. 2). Характерною ознакою є поява нових популяційних локусів, насамперед на відкритих ділянках високогір'я з достатньою інсоляцією та відсутністю чагарниково-деревних заростей. Формування новоутворених локусів зумовлено ефективним розселенням насіння та його проростанням у сприятливих мікрооселищах на значно вищих гіпсометричних рівнях високогір'я (1600–2000 м н. р. м.).

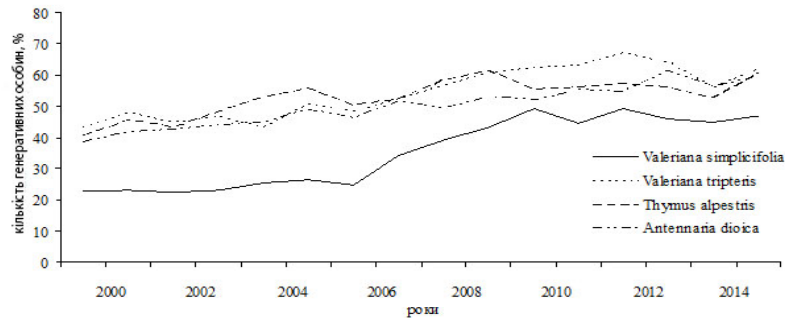


Рис. 2. Динаміка чисельності генеративних особин у популяціях різнотравно-лучних видів

Поява нових популяційних осередків відображає позитивну тенденцію відновлення популяцій, спрямовану на розширення їхніх площ. Дослідженнями, проведеними на моніторингових ділянках, виявлено значне зростання ефективності приживання насінневих проростків. Зокрема, в популяціях *Valeriana simplicifolia*, *V. tripteris*, *V. transsilvanica*, *Rumex carpaticus*, *Thymus alpestris*, *Euphorbia carniolica*, *Laserpitium krapfii*, *Silene dioica* упродовж останнього періоду досліджень (2013–2018 рр.) їхня чисельність зросла від 10 (15) екз./м² до 35 (40) екз./м². Важливою рисою активного відновлення популяцій є розвиток їхніх локальних осередків на верхніх рослинних поясах високогір'я. Наприклад, новоутво-

рені оселища популяції *Valeriana simplicifolia*, які зазвичай трапляються в нижніх гірських котлах (1200–1340 м н. р. м.), виявлено на значно вищих рівнях високогір'я (1400–1500 м н. р. м.) в урочищах гір Данцера, Пожижевської, Брескула та ін. Чорногірського масиву. Динаміка розвитку одного з таких локусів в урочищі Брескул-Пожижевська представлена на рис. 3. Багаторічні спостереження новоутвореного в 2010 р. локусу площею 3,6 м² показали позитивну динаміку чисельності генеративних особин і поступове розширення меж за рахунок їхнього відцентрового розростання. Рясність цвітіння генеративних особин характеризується найбільшим піком у 2013 р., трохи меншим – у 2012 і 2016 рр. Відтак, динаміка флуктуаційних змін у чисельності особин чітко скорельована з показниками температурного режиму в різні сезони вегетації. Активність їхнього розвитку зумовлена кількістю бруньок відновлення, які закладаються восени попереднього сезону, зокрема, в період, коли середньомісячна температура повітря у 2012 р. піднялася до 12,7 °С, а максимальна липня – до 26,0 °С.

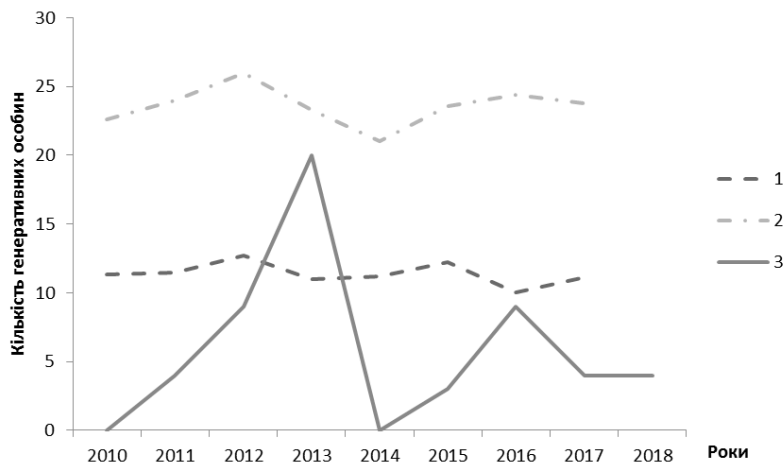


Рис. 3. Динаміка чисельності генеративних особин в новоутвореному локусі *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath.: 1 – середньомісячна температура повітря, °С; 2 – максимальна температура повітря (липень), °С; 3 – кількість генеративних особин

Подібна тенденція до появи нових популяційних осередків та їхнього поширення у високогір'ї на різних ділянках висотного профілю є характерною для популяцій *Astrantia major*, *Silene dioica*, *Senecio subalpinus*, *Rumex carpaticus*, *Valeriana transsilvanica*, *V. tripteris*, *Doronicum carpaticum*, *Cardamine amara* L., *Epilobium hirsutum* L. та ін. Зокрема, деякі локуси популяцій *Silene dioica* і *Astrantia major* виявлено на раніше не заселених ними ділянках лучних угруповань верхнього субальпійського поясу (1500–1600 м н. р. м.), а у видів приджерельних угруповань *Valeriana transsilvanica*, *Doronicum carpaticum*, *Cardamine amara* L., *Epilobium hirsutum* та ін. – на верхній межі альпійського поясу (1800–1900 м н. р. м.).

Однак із пришвидшенням відновних процесів, що підсилюються кліматичними змінами у високогір'ї, зростає активність поширення й деревно-чагарникової рослинності (*Alnus viridis* (Chaix) Opiz, *Pinus mugo* Turra, *Salix silesiaca* Willd., *Juniperus sibirica* Bungs., *Picea abies* (L.) Karst. тощо), чагарничків (*Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Rubus idaeus* L.) й адвентивних представників високотрав'я. Відтак, в оселищах популяцій багатьох видів трав'яних рослин і, зокрема, в субальпійському поясі та на верхній межі лісового мають місце значні процеси заростання, внаслідок яких відбувається поступове

витіснення видів, характерних для лучних угруповань. Зміна еколого-ценотичних умов у різних рослинних угрупованнях уздовж висотного градієнта високогір'я зумовлюють різну специфіку існування популяцій видів трав'яних рослин і їхню неоднакову просторову диференціацію. Наприклад, у популяціях *Valeriana transsilvanica*, *V. tripteris*, *V. simplicifolia*, *Doronicum carpaticum*, *Euphorbia carniolica*, *Rumex carpaticus* та ін., які за сприятливих еколого-ценотичних умов (зокрема, за достатньої вологості й інсоляції) відзначалися високою щільністю особин через активне заростання *Alnus viridis*, зазнали значних змін. Чисельність і щільність особин порівняно з попередніми роками (1992–2000) зменшилась у два рази. Унаслідок зростання фітоценотичної ролі конкурентних видів і погіршення умов існування видів значно знизилася показники репродуктивної здатності популяцій і посилюється тенденція до їхньої просторової фрагментації. Через щільне заростання оселищ деревно-чагарниковою рослинністю і зменшення інсоляції найбільших змін зазнає генеративна сфера. Диференціація популяційних локусів і чисельність генеративних особин у різних еколого-ценотичних умовах та на різних гіпсометричних рівнях високогір'я показані на прикладі *Valeriana transsilvanica* (див. таблицю).

Зміна показників генеративної здатності
в локусах популяцій *Valeriana transsilvanica* Schur

Умови	Кількість генеративних особин, шт./м ²	Кількість квітів на особині, шт.	Насіннєва продуктивність, шт./ос.
Відкриті лучні ділянки (1700–1800 м н. р. м.)	9,8±0,5	244	105,3
Частково зарослі <i>Alnus viridis</i> лучні ділянки (1500–1600 м н. р. м.)	7,5±0,4	198	89,5
Зарості <i>Alnus viridis</i> (1300–1400 м н. р. м.)	3,0±0,2	160	62,0
Під наметом смерекового лісу (<i>Picea abies</i>), (1100–1200 м н. р. м.)	0,8±0,1	75	13,0

Найнижчі показники в популяціях *Valeriana transsilvanica* спостерігаються в умовах суцільних заростей *Alnus viridis* (1300–1400 м н. р. м.) та під наметом смерекового лісу (1000–1200 м н. р. м.). Зокрема, *Alnus viridis* активно вклинюється з лісового й нижнього субальпійського поясів у популяції лучних видів і проявляє тенденцію до розширення своїх площ. Характерною ознакою є активне заростання лучних угруповань високогір'я представниками більш конкурентоздатних високотравних видів (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub, *Senecio nemorensis* Moench, *Filipendula denudate* (L. et C. Presl) Fritsch, *Cirsium waldsteinii* Ronu, *Rumex alpinus* L., *Urtica dioica* L. та ін.). Назагал, така ситуація є особливо негативною для популяцій лучних геліофільних видів майже в усіх районах високогір'я, внаслідок якого посилюється просторова диференціація популяцій і поступова їхня деградація. Негативні тенденції зумовлюють поступове зникнення популяційних осередків в оселищах, що раніше слугували місцем їхнього трапляння. В умовах суцільних чагарникових заростей популяції видів втрачають здатність до генерування та подальшого відновлення. Характерною рисою є деградація популяцій видів трав'яних рослин, які мають вигляд фрагментів із незначною кількістю особин. Процеси заростання, зумовлені незакінченою відновною сукцесією у високогір'ї, є особливо характерними для заповідних територій після припинення випасу. Найбільше це стосується популяцій видів лучних фітоценозів, які містяться в нижніх рослинних поясах високогір'я та зазнають значних змін унаслідок заростання й збільшення щільності високотравних і чагарникових ценозів, що має безпосередній вплив на їхню демографічну й просторову структури та, в першу чергу, на здатність до розселення і відновлення.

Таким чином, встановлено, що сучасні трансформаційні процеси, які відбуваються в популяціях видів трав'яних рослин високогір'я, мають неоднозначний вплив на їхню здатність до відновлення та характер змін у структурній організації. У кожному конкретному випадку динаміку популяцій визначають вплив кліматично-демутаційних змін і їхня приуроченість до конкретних еколого-ценотичних умов існування вздовж висотного градієнта поясності високогір'я. Здатність популяцій до відновлення, ініційованого кліматичними змінами в умовах потепління, є можливою лише за умов перебування їхніх оселищ у сприятливих еколого-ценотичних умовах. За сприятливих еколого-ценотичних умов спостерігається позитивна динаміка популяцій, зумовлена збільшенням чисельності генеративних особин, інтенсивністю їхнього цвітіння та зростанням ролі насінневого розмноження у їхньому самопідтриманні. Пришвидження темпів фенологічного розвитку внаслідок потепління зумовлює в популяціях багатьох видів активацію генеративного розмноження та їхню здатність до розселення. Багаторічна динаміка чисельності генеративних особин характеризує сучасний стан популяцій і їхню залежність від метеоумов, що є важливим інформаційним показником змін умов існування. У відновленні популяцій видів спостерігаються процеси, пов'язані як із висхідним їхнім поширенням на різних гіпсометричних рівнях, так і з посиленням позицій популяцій видів, характерних для нижчих висот. В одних випадках динамічні тенденції в популяціях супроводжуються збільшенням чисельності особин і розширенням їхніх меж, а в інших зміни мають протилежний характер, що пов'язано зі зменшенням чисельності популяцій та їхньою фрагментацією.

Відтак, заходи охорони та збереження популяцій мають бути диференційованими залежно від приуроченості популяційних локалітетів до різних умов середовища існування. Для природного відновлення популяцій необхідно забезпечити збереження тих популяційних локусів, які перебувають у зоні ризику та вирізняються ознаками деградації. Заходами з оптимізації та регулювання стану популяцій могло би бути використання біотехнічних методів (викошування трав і розрідження деревно-чагарникового ярусу). Це дало би змогу покращити еколого-ценотичну ситуацію в їхніх оселищах і підвищити здатність до поновлення.

Матеріали містять результати досліджень грантової підтримки державного фонду фундаментальних досліджень за конкурсними проектами № Ф 76/81 – 2017 і № Ф76/9 – 2018.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Бигон Н. М., Харпер Дж., Траунсенд К.* Екологія. Особи, популяції, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 477 с.
2. *Грейг-Смит П.* Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
3. *Дідух Я. П.* Екологічні аспекти глобальних змін клімату: причини, наслідки, дії // Вісн. НАН України. 2009. № 2. С. 34–44.
4. Динаміка ценопопуляцій трав'янистих рослин: сб. науч. тр. / К.А. Малиновский (отв. ред.) и др. К.: Наук. думка, 1987. 128 с.
5. *Дмитрах Р. І.* Завдання і методи досліджень статеві диференціації популяцій трав'яних видів рослин // Наукові основи збереження біотичної різноманітності: наук. щорічн. зб. ін-ту екології Карпат НАН України. Львів. 2003. Т. 4 (11). № 1. С. 21–28.
6. *Дмитрах Р. І.* Генеративне розмноження високогірних видів рослин та особливості насінневого відновлення їх популяцій в Українських Карпатах // Наук. вісн. НЛТУ України. 2009. Вип. 20. № 9. С. 45–51.

7. Дмитрах Р. І. Самовідновлення популяцій різностатевих видів рослин у мінливих умовах природного й антропогенного середовища // Наук. вісн. НЛТУ України. 2012. Вип. 22. № 13. С. 76–81.
8. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Казань: Казанский гос. ун-т, 1984. 146 с.
9. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
10. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 49 с.
11. Єремєєв В. М. Регіональні аспекти глобальної зміни клімату // Вісн. НАН України. 2003. № 2. С. 24–28.
12. Казначеев В. П. Современные аспекты адаптации. Новороссийск: Наука, 1980. 192 с.
13. Клейн Р. М., Клейн Д. Г. Методы исследований растений. М.: Колос, 1974. С. 190–192.
14. Кобів Ю. Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журнал. 2009. Т. 60. № 4. С. 451–465.
15. Малиновський К. А., Царик Й. В., Жилиєв Г. Г. та ін. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / за ред. К.А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
16. Механізми самовідновлення популяцій / за ред. Й.В. Царика. Львів: СПОЛОМ, 2014. 216 с.
17. Миркин М. О. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 603–613.
18. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
19. Работнов Т. А. Изучение флуктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 95–136.
20. Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
21. Работнов Т. А. Экспериментальная фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1987. 160 с.
22. Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
23. Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
24. Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їх життєздатності // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2004. Вип. 36. С. 50–56.
25. Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В. та ін. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат / за ред. Й. Царика. Л.: Меркатор, 2009. 172 с.
26. Шульц Т. Э. Общая фитоценология. Л.: Наука, 1981. 188 с.
27. Baeten L., De Frenne P., Verheyen K. et al. Forest herbs in the face of global change: a single-species-threats approach for *Anemone nemorosa* // Plant Ecol. Evol. 2010. Vol. 143. N 1. P. 19–30.
28. Gynda L., Bilonoga V., Dmytrakh R. et al. Impact of climate of climate change on the biodiversity of rare and protected vascular plant occurring in high mountain areas of the Ukrainian Carpathians. Biogeography of the Carpathians: Ecological and evolutionary facets of biodiversity // Studia Universitatis Babeş-Bolyai (Romania). Biologia, 2017. Vol. 62 (LXII), Sp. Iss. P. 117–118.
29. Grubb G., Gottfried M., Pauli H. Climate effects on mountain plants // Nature. 1994. 369. P. 443–448.
30. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.

31. *Harper J. L.* Population biology of plants. L.; N. Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.
32. *Hedl R., Buřivalova L.* Alpínska vegetace v karech Popa Ivana. Liva, 2008. Vol. 56. P. 210–213.
33. *Herben T., Krahulec F., Hadinbcova V., Pecháčková S.* Climatic variability and grassland community composition over 10 years: separating effects on module biomass and number of modules // *Funct. Ecol.* 1995. Vol. 9. P. 767–773.
34. *Hughes L.* Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? // *Trends Ecol. Evol.* 2000. Vol. 15. P. 56–61.
35. *Kobiv Y.* Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians // *Folia Geobot.* 2017. Vol. 52. P. 217–226.
36. *Körner C.* Alpine plant life: functional ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin; Heidelberg, 2003. 344 p.
37. *Кычак В., Билонга В., Дмитрах Р.* et al. Trends in plant population pattern changes under natural and man-induced ecosystem transformations of the high mountain zone in the Ukrainian Carpathians // *Біологічні студії / Studia Biologica.* 2015. Т. 9. № 2. С. 169–180.
38. *Rees M., Kelly D., Bjornstand O. N.* Show tussocks, chaos and the evolution of mast seeding // *Am. Nat.* 2002. Vol. 160. N 1. P. 44–59.

Стаття: надійшла до редакції 26.02.19

доопрацьована 27.06.19

прийнята до друку 04.07.19

THE INFLUENCE OF CLIMATIC CHANGES ON HERBACEOUS PLANTS SPECIES' POPULATIONS IN CURRENT CONDITIONS OF HIGH-MOUNTAIN ZONE OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

R. Dmytrakh

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: ecotusika@gmail.com*

It has been established that natural plant populations in the Ukrainian Carpathians have undergone significant changes in recent years due to the influence of climatic factors and the growth of the activity of restorative processes. Investigation of the influence of these factors on the population of species of herbaceous plants is particularly relevant in mountain ecosystems and, in particular, in protected areas. As a result of the gradual regeneration of indigenous vegetation, mountain ecosystems undergo characteristic changes in the structural and spatial organization of populations of many types of herbaceous plants, their displacement of high-altitude zonation and increased participation in successions of shrubs and adventitious representatives of grassland. This leads to different possibilities of adaptation and functioning of populations of species of herbaceous plants in high mountains under changed environmental conditions and their ability to recover. Long-term monitoring in species populations has shown that, in some cases, the growing number of species characterized by an active recovery strategy and its direction for further expansion of borders, while in others, have the opposite character, which is associated with the inability to adapt and survive in changed conditions the environment. It has been established that the vegetative development of populations of species of herbal plants is closely related to the regime of temperature conditions in highlands, which affects the nature of the passage of phenophases,

the dynamics of the number of individuals and the rhythm of their flowering. The growth of temperature indices stimulates the activation of population generation and their ability to recover. With the acceleration of phenomenal development, there are changes that determine the increase in the percentage of flowering individuals, their seed productivity and distribution at significantly higher hypsometric levels of highlands. However, it has been found that the settlement and the emergence of new population loci in populations of herbaceous species are characteristic of open-plots with insolation and insects that are not overgrown with woody shrub species. In the case of a negative effect of shading and overgrown population, signs of degradation are acquired, which leads to a decrease in their spatial and demographic characteristics and the ability to recover. The main reason for the changes in the structure of the populations is the inability to compete in the conditions of invasion of the species of the shrub-tree, the adventitious representatives of the grassland and to adapt to changing environmental conditions. Accordingly, in the restoration of species populations there are processes that are associated with ascending their spread at different hypsometric levels, and with the strengthening of the positions of populations of species that are characteristic of lower heights. In some cases, the dynamic trends in populations are accompanied by an increase in the number of individuals and the expansion of their boundaries, while in others, the changes have the opposite character, which is associated with a decrease in the number and fragmentation.

Keywords: climatic changes, phenology of flowering, generative ability, dynamic trends, restore in populations