

ТРАНСФОРМАЦІЙНІ ПРОЦЕСИ В АЛЬПІЙСЬКИХ ФІТОЦЕНОЗАХ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ ЗА УМОВ ЗАПОВІДАННЯ ТА КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

В. Княк¹, В. Штупун²

¹Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

e-mail: vlodkokujak@ukr.net; volodymyr.kujak@lnu.edu.ua

Досліджено типові альпійські фітоценози Українських Карпат: лежачекостричники, зігнутоосочники, трироздільноситничники, лохинники, рододендронники і сеслерієвники, а також відкриті хіонофільні угруповання. Унаслідок порівняльних досліджень протягом 1982–2021 рр. серед альпійських фітоценозів найменші зміни структури, рясності й ценозоутворюючих позицій видів встановлено в угрупованнях із домінуванням *Juncus trifidus*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron myrtifolium* і *Sesleria coerulans*, зокрема, в угрупованнях *Juncetum cetrario-myrtillosum*, *Uliginetum cetrariosum*, *Rhodoretum calamagrostiosum* і *Seslerietum cariceto-festucosum*. Водночас у лежачекостричниках і зігнутоосочниках значно знизилася 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 перебутовування зігнутоосочників. На відміну від вирішального впливу постпасторальних демультиплікаційних процесів на деградацію лежачекостричників, зміни фітоценозів осокі зігнутої зумовлені передусім кліматогенно.

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

Швидка позитивна динаміка протягом останніх десяти років таких мезохіонофільних видів, як *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum*, *Soldanella hungarica*, *Luzula spadicosa* і, водночас, негативні зміни популяцій облігатних хіонофілів *Cerastium cerastoides* і *Saxifraga carpatica* вказують на трансформаційні процеси всередині угруповань, приурочених до площ під тривалим і глибоким сніговим покривом. Ці процеси свідчать про швидкі сукцесійні зміни під впливом збільшення вегетаційного періоду внаслідок скорочення тривалості залягання снігового покриву на території хіонофільних фітоценозів, що зумовлене сучасними змінами клімату, насамперед потеплінням.

Ключові слова: кліматичні зміни, фітоценоз, популяції рослин, високогір'я, Українські Карпати

Завдяки попереднім дослідженням встановлено, що на заповідних територіях демультиплікаційні постпасторальні сукцесії, які тривають понад 30–40 років, зумовлюють істотну загрозу для численних рідкісних видів і фітоценозів альпійського поясу Українських Карпат унаслідок колонізації чагарниками і виолентними видами трав. Ці процеси підсилюються кліматогенними змінами [5]. Таку динаміку проілюстровано на численних прикладах раритетної фітобіоти [5, 6, 11]. Однак є потреба дослідити зміни, які відбуваються у найбільш поширених альпійських угрупованнях.

Рослинність високогір'я Українських Карпат, зокрема, альпійські асоціації й угруповання, їхню фітоценотичну, екологічну і географічну характеристики найґрунтовніше дослідив К. А. Малиновський [12, 13]. У 80-х роках ХХ ст. вивчення охоплено структуру і динаміку ценопопуляцій рослин у найбільш поширених фітоценозах альпійського поясу в 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 coeruleans* Friv. за умов заповідання і під впливом антропогенних чинників [2, 3, 8].

Проводили вивчення впливу режиму заповідності на відновлення корінної рослинності й суцесійної трансформації корінних трав'яних фітоценоз у високогір'ї Карпат [7, 9].

Відтак, на популяційному рівні було досліджено вплив заповідання і кліматичних змін на окремі, здебільшого рідкісні види у різних ценозах [1, 4, 11, 14–19]. Детальні дослідження проведено у хіонофільних угрупованнях, які приурочені до місць тривалого залягання снігу і розташовані у діапазоні висот 1700–2000 м н. р. м., тобто у межах альпійського поясу [20].

Вплив кліматичних змін на хіонофільні угруповання вивчали у багатьох європейських країнах. Дослідження в Альпах [25] вказують на важливість впливу тривалості залягання снігу на рослинні угруповання і дають змогу прогнозувати вплив кліматичних змін на поширення окремих видів. Зазначається, що через втрату сприятливого середовища існування внаслідок зменшення тривалості залягання снігу найбільшого негативного впливу будуть зазнавати облігатні хіонофіли. А завдяки більш ранньому початку вегетації та підвищенню температури повітря відбудеться зміна хіонофільних угруповань на угруповання з домінуванням видів альпійських лук. Так, у Піренеях [22] дослідження вказують на тенденцію до зменшення частоти трапляння облігатних хіонофілів (*Cerastium cerastoides* (L.) Britton, *Veronica alpina* L., *Gnaphalium supinum* L. тощо) і до появи в їхньому складі та збільшення частоти трапляння видів високогірних лук (*Poa alpina* L., *Nardus stricta* L., *Carex curvula* тощо). Ці зміни пов'язують із помітним порушенням теплового та дощового режимів у цей період. Схожу ситуацію спостерігаємо і в Карпатах [23, 24], де відзначено зменшення частоти трапляння видів-хіонофілів, а натомість – збільшення участі чагарників і трав'яних видів-конкурентів із навколишніх угруповань.

Метою статті є проаналізувати сучасні трансформаційні процеси в альпійських фітоценозах Українських Карпат за умов заповідання та кліматичних змін.

Матеріали та методи

Досліджено типові альпійські фітоценози: лежачекостричники, зігнутоосочники, трироздільноситничники, лохинники, рододендронники і сеслерієвники, а також відкриті хіонофільні угруповання з перевагою *Poa deyllii* Chrtek I. Jirásek, *Luzula spadicea* (All.) DC. і *Cerastium cerastoides*. У типових фітоценозах порівняльні дослідження проведено на основі 40-річних спостережень (1982–2001 рр.), у хіонофільних – протягом 2008–2019 рр.

Унаслідок запровадження заповідного режиму у 80-ті роки ХХ ст. 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.

Дослідження проективного покриття і щільності ценопопуляцій проводили на стаціонарних ділянках, розділених на 40 квадратів $0,5 \times 0,5$ м, загальною площею 10 м^2 , закладених більш-менш рівномірно по всій досліджуваній території. Проективне покриття визначали за допомогою методики квадрат-сітки [21] розміром $0,5 \times 0,5$ м, розділеної на дрібніші квадрати 10×10 см. Щільність визначали за чисельністю особин на квадратний метр у межах дослідних ділянок. Вікову структуру і життєвість визначали традиційними методами [17].

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

Назви видів подано за Ю.Й. Кобівим [10].

Результати і їхнє обговорення

Рясність видів у фітоценозах протягом початкового періоду досліджень (1982–88 рр.) змінювалася неістотно. Однак унаслідок порівняльних досліджень встановлено, що протягом останнього часу відбувся значний перерозподіл їхніх ценозоутворюючих позицій (табл. 1). Найменших змін зазнали трироздільноситничники, лохинники, рододендронники і сеслерієвники. Водночас у лежачекостричниках і зігнутоосочниках значно знизилася позиція домінантів. Найбільш лабільними виявилися лежачекостричники, які зазнають розпаду і заміни іншими фітоценозами.

Унаслідок порівняння змін рясності видів у різних фітоценозах встановлено неоднороззначну динаміку – як позитивну, так і негативну лише у *Campanula alpina* Jacq., *Potentilla aurea* L., *Vaccinium myrtillus* L. Односпрямована виразна негативна динаміка притаманна видам *Festuca airoides*, *Carex curvula*, *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk. Натомість істотно збільшилася рясність видів *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 лохині, чорниці, брусниці й рододендрону миртолистому, тобто чагарничковим видам. 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 зростає частка молодих і середньовікових особин. Останніми роками відзначається стабільно висока насіннева продуктивність популяцій.

Висхідна висотна позитивна динаміка властива чорниці та брусниці. Якщо у чорниці в період 1982–87 рр. у лежачекостричниках, сеслерієвниках і зігнутоосочниках плоди не зав'язувались 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 кілька десятків плодів із розрахунку на квадратний метр, які переважно не досягали стиглості, а в 2018–21 рр. на висотах 1770–1820 м н. р. м. урожай сягав 0,2 тис. зрілих плодів на квадратний метр у трироздільноситничниках і 1,6 тис. у лохинниках.

Загалом найменші зміни рясності й ценозоутворюючих позицій видів встановлено в угрупованнях *Juncetum cetrario-myrtillosum*, *Uliginetum cetrariosum*, *Rhodoretum calamagrostiosum* і *Seslerietum cariceto-festucosum* (табл. 1). Площа і конфігурація угруповань за тридцятирічний період не змінилася. Така висока стабільність структури фітоценозів за мінливих умов середовища пояснюється їхньою первинністю і виробленістю протягом тривалого історичного розвитку. Сучасну загрозу для них становить прогресуюче поширення та проникнення у фітоценози чагарників – *Alnus viridis* і *Juniperus communis* subsp. *alpina*.

Таблиця 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 caricetofestucosum, Ребра, 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 caespitosa</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

Найістотніші зміни, які зумовлені постпасторальною демураційною сукцесією, відбулися в угрупованні *Festucetum airoidi*. Дослідне угруповання розташоване у центральній частині сідла між г. 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*. Унаслідок запровадження заповідного режиму початкові темпи демураційних змін мали невелику швидкість, що виявлялося передусім у стабільності чисельності й вікової структури ценопопуляції протягом щорічних досліджень у 1983–87 рр. [3]. Динаміка популяції ценозоутворюючих видів у цей період мала переважно флукуаційний характер. Однак із початком 2000-х років спостерігали виразні односпрямовані сукцесійні зміни фітоценозу, головною причиною яких було припинення випасання на початку 80-х років. Характерною ознакою того періоду був перехід від монодомінантної структури фітоценозу до його фрагментації

та формування мозаїки популяційних локусів із локальним домінуванням колишніх асектаторів – *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* L., *V. uliginosum* і *Calamagrostis villosa*. Однак на більшій частині площі фітоценозу домінують *Festuca airoides* ще зберігається. Прискорення розпаду фітоценозу відбувається в останнє десятиліття, що зумовлене підсиленням демуаційних 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 чагарників і конкурентного виду *Calamagrostis villosa*. Водночас витісняються менш конкурентні трави. В останні роки периферійна частина колишнього лежачекостричника уже повністю замінена мікрогрупованнями 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 тривають процеси розпаду.

Дослідний лежачекостричник належав до найбільших за площею монодомінантних угруповань *Festuca airoides* на Чорногорі. Менші за площею типові угруповання *Festucetum airoidis* деградує швидше. Загалом угруповання костриці лежачої були панівною формацією в альпійському поясі та займали понад половину його площі [12]. На даний час на тих заповідних територіях, де припинено випасання 30–40 років тому, внаслідок тривалих демуаційних змін лишилися тільки фрагменти типових лежачекостричників. Більшість монодомінантних лежачекостричників трансформувалася в 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 суббедифікаторні позиції, її роль знижується до асектаторної. Наприклад, на місці угруповання ситничника лежачекострицевого біля вершини г. Пожижевська на західному схилі [8] 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 широкий діапазон екологічної толерантності й що лежачекостричники поширені в Українських Карпатах у всіх високогірних масивах у субальпійському й альпійському поясах у широких висотних межах (від 1400–1500 до 2000 м н. р. м.) [12, 13], причиною їхньої сучасної деградації на заповідних територіях вирішальним є демуаційний чинник, а не кліматогенний. Адже сучасне кліматично зумовлене зміщення фітоценологічного оптимуму для фітоценозу, розташованого на висоті 1740 м, не призвело до його виходу за рамки екологічної валентності *Festuca airoides*.

Протягом останнього десятиліття тривають кардинальні перебудови зігнутоосочників. На відміну від вирішального впливу постпасторальних демуаційних процесів, що спричиняють деградацію лежачекостричників, зміни фітоценозів осоки зігнутої зумовлені передусім кліматогенно. Підтвердженням цього є найшвидша негативна динаміка популяції *Carex curvula* на нижній висотній межі свого поширення. Нами проведено багаторічні спостереження за динамікою популяції *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 характерні низькі температури повітря і ґрунту, а середньорічна температура повітря (згідно з висотним температурним коефіцієнтом) становить від 1 до 1,5 градуса нижче 0. Висока хмарність зумовлює велику кількість опадів – близько 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 вже в угруповання *Curvuletum loiseleuriosum*, у якому по всій площі йде заміщення наскельницею лежачою передусім *Carex curvula* і *Festuca airoides*. Відбувається зниження 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 та стрімкості. В субальпійському й альпійському поясі на висотах 1600–1900 м на опуклих ділянках, які обдуваються інтенсивними вітрами та мають мілкий сніговий покрив узимку, 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 та замінювалися фітоценозами з переважанням щільнодернинних видів, зокрема, *Festuca airoides*. Протягом 40-річного періоду заповідності такі порушені вторинні угруповання відновились у лохинники й рододендронники.

На даний час у високогір'ї Українських Карпат продовжує збільшуватися площа популяцій *Picea abies*, *Pinus mugo* Turta, *Alnus viridis*, *Juniperus communis* subsp. *alpina*. У межах альпійського поясу ці процеси відбуваються особливо швидко в 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 [6], позначаються як на загальному проєктивному покритті рослинного покриву, так і на окремих видах. У ході спостережень на пн.-сх. схилі г. Бербенеска на висоті 1930 м н. р. м. за останнє десятиріччя спостерігаємо істотні зміни в оселищах хіонофільних видів рослин, які приурочені до місць тривалого залягання снігового покриву – довгосніжних улоговин або сніжників. Унаслідок поступового танення снігу цей вплив виявляється неоднорідно, тому оселище, в якому проводили дослідження, було поділене на три частини: периферійну – на якій сніг танув найшвидше (червень); центральну – в якій снігонакопичення було найбільше, а остаточне танення снігу припадало на серпень; середню – проміжну між периферійною і центральною частинами.

За результатами досліджень встановлено, що зменшення проєктивного покриття таких видів Червоної книги, як *Cerastium cerastoides*, відбулося на всій площі, а *Saxifraga carpatica* Sternb. – в середній частині та на периферії (табл. 2). Незначне збільшення проєктивного покриття *S. carpatica* відбулося тільки в центральній частині оселища. Для цих видів характерне зниження показників життєвості (розміру особин, площі листової пластинки тощо), проте у популяції *S. carpatica* майже втричі зростає щільність особин з 2008 р. (21,7 ос/м²) до 2017 р. (57,3 ос/м²) і знижується до 42,7 ос/м² у 2019 р. (рис. 1) на фоні неістотного зростання його проєктивного покриття у центральній частині оселища з 1,4 % у 2009 р. до 1,7 % у 2019 р.

Таблиця 2

Проєктивне покриття видів в оселищі хіонофільних угруповань
на пн.-сх. схилі г. Бербенеска, 1930 м н. р. м.

Вид	Рік	Частина оселища			Загалом
		Центральна	Середня	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 deyllii</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 %); - – особини виду відсутні

Відзначено постійне збільшення проєктивного покриття *Poa deyllii* у центральній частині оселища та загалом і водночас зменшення його в середній частині й на периферії в останній рік спостереження (табл. 2). У дернинах *P. deyllii* з'являються прогалини, які займають інші види рослин: *Luzula spadicosa*, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Soldanella hungarica* тощо. Схожа ситуація притаманна популяції *Veronica alpina* – загальне збільшення проєктивного покриття супроводжується його поступовим зменшенням на периферії та стрімким зростанням у середній частині оселища. У центральній частині цей вид не трапляється взагалі.

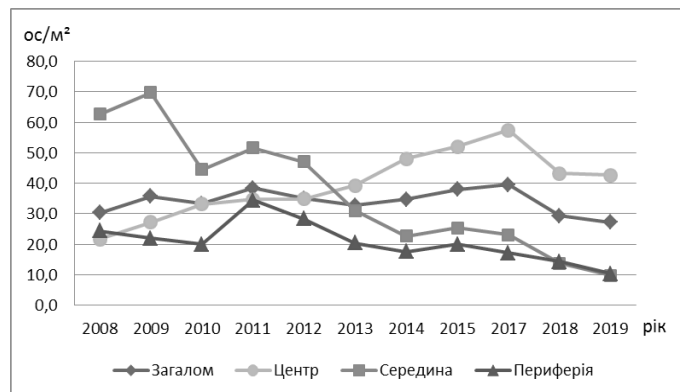


Рис. 1. Зміна щільності популяції *Saxifraga carpatica* (пн.-сх. схил г. Бербенеска, 1930 м н. р. м.)

У перші роки спостережень (з 2008 р.) *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 р. стрімко зростає кількість цих видів, особливо за рахунок периферійної частини, де на 2019 рік щільність *G. supinum* сягає 16,4 ос/м² (рис. 2), а *S. hungarica* – 21,2 ос/м² (рис. 3). Зростання щільності відображається і на проєктивному покритті, яке постійно збільшується (табл. 2). Зростання показників щільності й проєктивного покриття цих видів зумовлене передусім збільшенням вегетаційного періоду внаслідок скорочення тривалості залягання снігу.

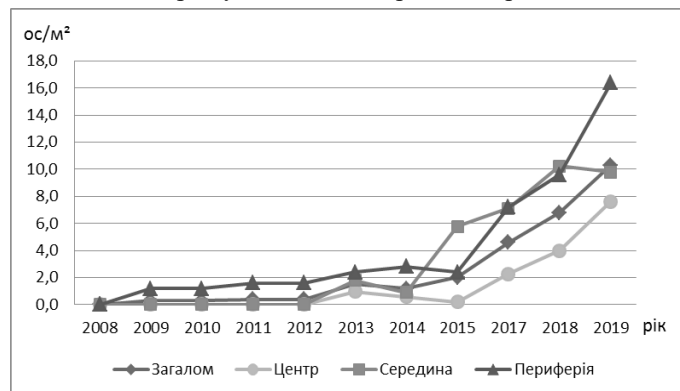


Рис. 2. Зміна щільності популяції *Gnaphalium supinum* (пн.-сх. схил г. Бербенеска, 1930 м н. р. м.)

Збільшення проєктивного покриття у центральній і середній зонах оселища видів *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum*, *Soldanella hungarica*, *Luzula spadicosa* вказує на швидкі трансформаційні процеси усередині хіонофільних угруповань, які на даний час

сприятливі для видів, що виживають і є конкурентоздатними за збільшеного вегетаційного періоду, і несприятливі для облигатних хіонофілів, що приурочені до площ під тривалим і глибоким сніговим покривом, – *Cerastium cerastoides* і *Saxifraga carpatica*.

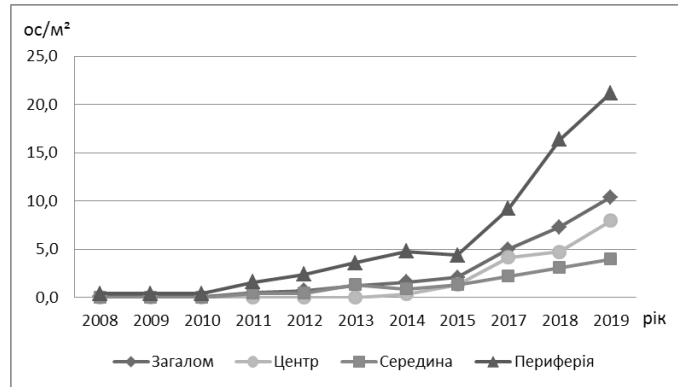


Рис. 3. Зміна щільності популяції *Soldanella hungarica* (пн.-сх. схил г. Бербенеска, 1930 м н. р. м.)

Унаслідок порівняльних досліджень протягом 1982–2021 рр. серед альпійських фітоценозів найменші зміни структури, рясності й ценозоутворюючих позицій видів встановлено в угрупованнях із 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 знизилася позиція домінантів. Лежачекостричники зазнають розпаду й 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 зумовлені передусім кліматогенно. 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.

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

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Білонога В., Гинда Л., Данилик І. та ін. Механізми самовідновлення популяцій / за ред. Й. Царика. Львів: Сполом, 2014. 216 с.
2. Кияк В. Г. Структура популяцій рослин в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* в Українських Карпатах // Укр. ботан. журнал. 1985. Т. 42. № 3. С. 10–13.
3. Кияк В. Г. Структура ценопопуляцій рослин в альпійських сообществах Карпат: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія». Днепропетровск, 1989. 16 с.

4. Кияк В. Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2013. 248 с.
5. 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 / [Кияк В., Кобів Ю., Жилиєв Г., та ін.]; за ред. В. Кияка. Львів: Вид-во ННБК «АТБ», 2018. С. 103–126.
6. Кияк В. Г., Штупун В. П., Білонога В. М. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2016. Вип. 74. С. 104–115.
7. Климишин О. С. Сукцесійна трансформація корінних трав'яних фітоценозів високогір'я Українських Карпат // Вісн. Прикарпат. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 9. С. 15–23.
8. Климишин О. С., Кияк В. Г. Структура ценопопуляцій рослин в угрупованні *Juncetum festucosum supinae* // Укр. ботан. журнал. 1985. Т. 42. № 5. С. 18–20.
9. Климишин О. С., Малиновський К. А., Попадюк Р. В. Вплив режиму заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат // Укр. ботан. журнал. 1987. Т. 43. № 3. С. 62–66.
10. Кобів Ю. Й. Словник українських наукових і народних назв судинних рослин. К.: Наук. думка, 2004. 800 с.
11. Кобів Ю. Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журнал. 2009. 66. № 4. С. 451–465.
12. Малиновський К. А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1980. 278 с.
13. Малиновський К. А., Крічфалушій В. В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород, 2002. 244 с.
14. 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.
15. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2002. 76 с.
16. Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат: зб. наук. праць / за ред. К. А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1993. 179 с.
17. Царик Й. В., Жилиєв Г. Г., Кияк В. Г. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
18. Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В. та ін. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Меркатор, 2009. 172 с.
19. Царик Й., Малиновський К., Жилиєв Г. та ін. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / за ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: ЄвроСвіт, 2001. 160 с.
20. Штупун В. П. Вікова структура та щільність популяцій рослин у хіонофільних угрупованнях Українських Карпат // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. 2018. Т. 9(16). № 1. С. 107–115.
21. Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.: Просвещение, 1969. 200 с.
22. Illa E., Lluent A., Carrillo E. Resposta de la vegetació de les congegteres al canvi climatic // 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. P. 203–211.
23. Kobiv Y. Trends in population size of rare plant species in the alpine habitats of the Ukrainian Carpathians under climate change // Diversity. 2018. 10(3). P. 62.

24. 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. P. 318–335.
25. 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. P. 91–104.

Стаття надійшла до редакції 21.10.21

доопрацьована 25.11.21

прийнята до друку 29.11.21

TRANSFORMATION PROCESSES IN ALPINE PHYTOCOENOSES OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS UNDER RESERVATION AND CLIMATE CHANGES

V. Kyiak¹, V. Shtupun²

¹Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine

²Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine

e-mail: vlodkokyjak@ukr.net; volodymyr.kyjak@lnu.edu.ua

Typical alpine phytocoenoses of Ukrainian Carpathians with dominant species *Festuca supina*, *Carex curvula*, *Juncus trifidus*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron myrtifolium*, *Sesleria coerulens* and open chionophilous communities were investigated. As a result of comparative studies during 1982–2021, among alpine phytocoenoses, the smallest changes in the structure, abundance and coenose-forming positions of species were found in communities dominated by *Juncus trifidus*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron myrtifolium* and *Sesleria coerulans*, in particular in the Juncetum cetrario-myrtillosum, Uliginetum cetrariosum, Rhodoretum calamagrostiosum and Seslerietum cariceto-festucosum communities. During the same period in communities with dominant *Festuca supina* and *Carex curvula*, the position of the dominants decreased significantly. The *Festuca supina*-communities undergo desintegration and replacement by other phytocoenoses with dominance *Juniperus alpina*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum* and *Calamagrostis villosa*. Over the last decade, radical changes have taken place in *Carex curvula*-communities. In contrast to the decisive influence of postpastoral demutation processes on the degradation of *Festuca supina*-communities, changes in the phytocoenoses of *Carex curvula* are primarily climatogenically caused.

It is established that in the alpine zone *Festuca supina*-communities do not belong to the indigenous primary phytocoenoses, but are secondary pastorally conditioned derivative succession stages of primary communities of other associations.

Rapid positive dynamics over the last ten years of such mesochionophilous species as *Veronica alpina*, *Gnaphalium supinum*, *Soldanella hungarica*, *Luzula spadiacea* and, at the same time, negative changes in populations of obligate chionophiles *Cerastium ceras-toides* and *Saxifraga carpatica* indicate transformation processes within the communities connected to the areas under long and deep snow cover.

These processes indicate rapid successional changes under the influence of increasing vegetation period due to the reduction of the duration of snow cover in the territory of chionophilous phytocoenoses, which is due to modern climate changes, primarily warming.

Keywords: climate changes, phytocoenosis, plant populations, high mountain zone, Ukrainian Carpathians