

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2022.38.31-42>

УДК 581.524:58.072

Кияк В.Г.

## ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ *SENECIO CARPATICUS* HERBICH У ЧОРНОГОРІ (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

Проведено аналіз структурних і динамічних перетворень у популяціях *Senecio carpaticus* Herbich у Чорногірському масиві Українських Карпат, що відбуваються протягом останніх десятиліть під впливом кліматогенних і демутаційних змін. Порівняльний аналіз ценопопуляції *S. carpaticus* в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра (1950 м н.р.м.), проведеного протягом тривалого періоду (1982-2022 рр.), виявив високу її стабільність. Протягом усього періоду спостережень відзначено незначне зменшення щільності популяції без змін головних популяційних параметрів – просторової, вікової і віталітетної структур. Ця стабільність зумовлена майже однаковим антропогенним навантаженням у вигляді низької інтенсивності випасу і витоптування у ці десятиліття. Водночас популяції її угруповання верхньої смуги альпійського поясу ще не зазнали дестабілізуючого впливу чагарників і конкурентних видів трав. Фітоценози сеслерії голубуватої, які є первинними альпійськими, можуть слугувати прикладом найменшої динамічності за сучасних кліматогенних змін у високогір'ї Українських Карпат. Натомість на нижній висотній межі поширення останніми роками встановлено швидко негативну динаміку *Senecio carpaticus*, що спричинене високою вразливістю цього альпійського виду до затінення. Конкурентні види трав'яного компоненту альпійських фітоценозів, а саме, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis villosa*, а також *Festuca picta*, за умов їх високої життєвості й щільності витісняють цей геліофітний вид. Встановлено, що головною причиною цих процесів є кліматичні зміни, внаслідок яких фітоценотичний оптимум монтанних і субальпійських видів піднімається на вищі гіпсометричні рівні, де вони набувають вищої щільності й життєвості і витісняють низькорослі альпійські види-геліофіти. Виявлено високу швидкість цих процесів. Кошиця прогресуюча молода популяція *S. carpaticus* на г. Пожижевській (1760 м), якій була притаманна позитивна динаміка протягом декількох років (у 2011-2016 рр.), швидко деградує. Протягом останніх трьох років у локусах з високим затіненням проективне вкриття *S. carpaticus* редукується від 80-90% до 10-15%. Адаптивною реакцією *S. carpaticus* за цих умов є збільшення вегетативної рухливості, яка спрямована відцентрово від джерела затінення.

**Ключові слова:** рідкісні види рослин, популяції, *Senecio carpaticus*, Українські Карпати.

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

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

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

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

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

У 2011 р. було виявлено молоду малу ізольовану популяцію на північному пологому схилі г. Пожижевська перед сідлом Пожижевська-Брескул на висоті 1760 м н. р. м. у фітоценозі *Deschampsietum calamagrostidosum* (Кияк, 2013). Встановлено високу толерантність виду до випасу і витоптування, однак, зростання інтенсивності туризму у високогір'ї супроводжується інсуляризацією популяцій і зменшенням загальної їх чисельності (Кияк, 2013).

Попередніми дослідженнями (Кияк, Штупун, Білонога, 2016; Кияк, Штупун, Білонога, 2021; Зміни..., 2018; Кобів, 2009; Кобів, 2017; Куяк et al., 2015) показано вагомі загрози, які для рідкісних трав'яних видів полягають у витісненні їх деревно-чагарниковою рослинністю, яка швидко поширюється на щоразу вищі гіпсометричні рівні, що спричинене змінами клімату, а також внаслідок відновлення їхніх площ у межах верхньої границі лісу і субальпійського поясу, що зумовлене демутацією. Останнім часом пришвидшеними темпами відбувається витіснення геліофітних низькорослих трав не лише внаслідок захоплення лучних площ деревними (*Picea abies* (L.) Karsten) і чагарниковими (*Pinus mugo* Turta, *Juniperus comunnis* L. subsp. *alpina* (Suter) Celak., *Alnus viridis* (Chaix) DC) видами, а також високорослими трав'яними видами конкурентної стратегії, що притаманне для нижньої частини альпійського поясу. Лише на найвищих ділянках гір альпійського поясу центрального масиву Чорногори ці процеси ще не характерні. Для популяції *Senecio carpaticus* на г. Ребра позитивну динаміку протягом 2007-2017 рр. відзначав Ю. Й. Кобів (Кобів У. 2018). Останніми роками виявлено швидку деградацію популяції *S. carpaticus* на г. Пожижевській. Важливо розглянути ретроспективу її динаміки, яка протягом досліджень виявилася неоднозначною. Ще декілька років тому ця порівняно молода популяція, якій близько 40 років, відзначалася прогресивним розвитком.

Метою цієї статті є аналіз структурних і динамічних перетворень у чорногірських популяціях *S. carpaticus*, що відбуваються протягом останніх десятиліть під впливом кліматогенних і демутаційних змін.

### Матеріал і методика досліджень

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

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

Для багаторічного порівняльного аналізу застосовано картування популяційних локусів у масштабах 1:1 і 1:10. Для картування малої популяції на г. Пожижевській у її повних межах застосовано масштаб 1:20. Взаємовплив або асоційованість між видами досліджували на основі співвідношення їхнього трапляння за щільністю і за сусідством (Кияк, 2004).

Під час досліджень застосовано неушкоджуючі методи і пасивні експерименти (Кияк, 2008).

Головним джерелом інформації для порівняльного аналізу структури і динаміки виступали популяції *S. carpaticus* в угрупованнях *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра (1950 м, пд.-зх.) і *Deschampsietum calamagrostidosum* на г. Пожижевській (1760 м, пн.). На г. Ребра стаціонарні щорічні дослідження проводили протягом 1982-1988 рр. з використанням моніторингового трансекта 20x0,5 м і додаткових дослідних ділянок, загальною площею 10 м<sup>2</sup>. У період 1989-2022 рр. у цій ценопопуляції проводили маршрутні обліки тенденцій її динаміки. На г. Пожижевській стаціонарні щорічні дослідження *S. carpaticus* проводили протягом 2011-2022 рр. на усій площі популяції.

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

Наукові назви видів рослин подано за Ю.Й. Кобівим (Кобів, 2004).

### Результати досліджень

Доцільно порівняти особливості онтогенезу особин *S. carpaticus* за різної фітоценотичної ситуації, а також співставити головні прикметні структурні відмінності ізольованих популяцій цього виду на різних гіпсометричних рівнях.

Під час онтогенезу вікові зміни особин відбуваються здебільшого за наступною схемою. Під час вегетативного розмноження, яке домінує у самопідтриманні, омолодження відбувається до іматурного стану. Іматурна особина через 1-3 роки переходить у віргінільний стан, у якому перебуває переважно 2-4 роки (до 12 років). З кожним наступним роком життєвість віргінільної особини за незмінних умов існування збільшується, що проявляється в її укрупненні.

У особин високої життєвості у віргінільному і генеративному віковому станах відбувається галуження. При цьому особини найвищої життєвості галузяться 2-3 роки підряд. У особин дещо нижчої життєвості після галуження настає перерва до набуття ними знову достатнього рівня життєвості, тобто певного рівня фітомаси і потужності надземних пагонів.

У подальшому ході онтогенезу можна виділити два типові варіанти. Частина особин приступає у цій фазі до цвітіння і плодоношення. Однак у переважній більшості особин віргінільного вікового стану високої життєвості активується вегетативне розростання – галуження, внаслідок якого формуються нові фітоценотичні облікові одиниці іматурного і віргінільного вікового стану. У тих особин, які зацвіли, наступного року здебільшого настає перерва у цвітінні, однак відбувається галуження з утворенням іматурних і віргінільних парціалей.

Нові пагони нарастають з бруньок, що розташовані у пазухах листків. Активна зона з бруньками, які можуть давати початок новим пагонам протягом усього подальшого онтогенезу, розташовуються у місцях вкорінення наземно-повзучого пагона. Пагін нарастає щорічно на 3-17 см. Вкорінення відбувається на початку нового вегетаційного сезону. На пагоні зона вкорінення займає по довжині 0,5-1,5 см і утворює своєрідний вузол вкорінення. Ця зона залишається потенційним центром розгалуження пагона. При поляганні пагін може вкорінюватися окремими додатковими коренями також і на інших своїх ділянках.

Товщина пагона повільно збільшується протягом онтогенезу. В іматурному стані вона становить до 1 мм, у віргінільному – від 1 до 1,2 мм у особин низької життєвості та до 2 мм – у особин високої життєвості. У генеративній стадії товщина пагона – 1,2-2 мм.

На пагоні протягом усього онтогенезу залишаються луски, що є залишками черешків відмерлих листків. Вони вкривають пагін з частотою 0,3-0,8 см.

Іматурна особина прикметна невеликою висотою надземної невикоріненої частини – 3-4 см, меншими, ніж у дорослих особин, розмірами як листків, так і їхніх часток. Кількість листків – 4-6. Віргінільна особина характерна крупнішими розмірами – висота надземної ортотропної частини – 4-7 см. Олиштування густіше. У генеративних особин пагони мають висоту 5-15 см.

За сприятливих умов існування субсенільні і сенільні особини не формуються, а клональний розвиток відбувається невизначено тривалий час.

Таким є типовий варіант онтогенезу *S. carpaticus* за умов існування в центрі чорногірського ареалу виду в популяції на г. Ребра, 1950 м н.р.м., пд.-зх. у сеслерієвнику осоково-кострицевому. Головними відмінностями від описаного ходу онтогенезу, які виявляються в інших популяціях, є переважно відмінності у ритмі й частоті галуження з вегетативним розростанням і розмноженням – з одного боку, і частоті генерування – з іншого. У тих популяціях або популяційних локусах, де вегетативне розростання пригнічене внаслідок природних чи антропогенних чинників, – формується більше генеративних особин. Це притаманне для популяцій на г. Петрос і Шпиці, де ґрунт більш кам'янистий, що утруднює вегетативну активність. Значно частіше формуються генеративні особини також на ділянках ущільнення ґрунту від витоштування. Такі локуси найбільше поширені вздовж стежок і на вершинах, тобто у локаціях інтенсивного відвідування рекреантами, зокрема на г. Піп-Іван.

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

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

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

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

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

Очевидно, на даний час еколого-фітоценотичний оптимум виду розташований на висотах, приближених до 2000 м н.р.м.

Таблиця

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

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

Натомість на менших гіпсометричних рівнях, зокрема на нижній висотній межі альпійського поясу, на г. Пожижевській (1760 м н.р.м.), притаманна негативна динаміка популяції цього високогірного альпійського виду.

На початку спостережень – у 2011 р. популяція *S. carpaticus* на г. Пожижевській охоплювала площу 13 м<sup>2</sup> і мала наступну вікову структуру: 27 ім, 39 в, 14 г<sub>1</sub>, 10 г<sub>2</sub>, 12 г<sub>3</sub>, 6 ss, 4 s. Чисельність генеративних фітоценотичних облікових одиниць становила 132 особини.

Під час наступного періоду спостерігався ріст популяції і збільшення її життєвості. У 2012 р. сформувалося 340 генеративних особин. По периметру популяція розросталася завдяки вегетативній активності. Домінуючий вектор росту спостерігався у північному напрямку, де освітленість була достатньо високою серед низькорослих і розріджених особин *Juncus trifidus*, *Festuca airoides* Lam., *F. picta* Kit, *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Hypericum alpigenum* Kit, *Anthoxanthum alpinum* A & D. Love.

Встановлено, що позитивними видами-сусідами у *Senecio carpaticus* є *Deschampsia cespitosa* L. Beauv. у прегенеративних вікових станах, *Homogyne alpina*, *Festuca airoides*, *F. picta*, *Calamagrostis villosa* (Chaix) J.F.Gmelin у прегенеративних вікових станах, *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, *Hieracium alpinum* L., *Soldanella hungarica*

Simonkai та *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott. Однак виявлено зміну впливу на *Senecio carpathicus* з боку *Deschampsia caespitosa* і *Calamagrostis villosa* – з позитивного, який притаманний для особин прегенеративних вікових станів, на негативний – у особин генеративного вікового стану, коли вони набувають високої життєвості, зникаються, формують суцільне проективне вкриття і створюють високе затінення.

У 2014 розширення популяції найбільше відбулося у північно-західному напрямку. Порівняно з 2011 р. популяція поширилася на 1,1 м. У північному напрямку – на 0,5 м. Сформувалося 180 генеративних пагонів. Наявність генеративних квітучих особин притаманне по всій площі популяції, яка становить уже 19 м<sup>2</sup>, тобто збільшилася порівняно з 2011 р. на 46%.

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

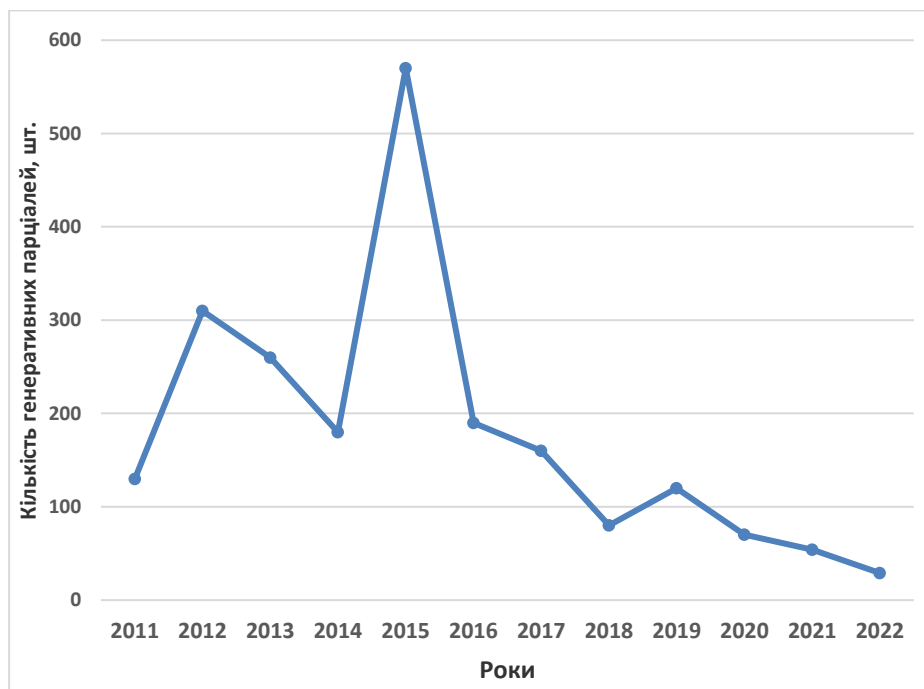


Рис. Динаміка чисельності квітучих генеративних парціальей у популяції *Senecio carpathicus* Herbich на г. Пожижевська (1760 м, пн.).

Однак у наступні роки відбувся спад чисельності квітучих особин. У 2016 р. в популяції налічувалося 190 квітучих парціальей. Відзначено сповільнення вегетативного розростання популяції, проте її життєвість ще продовжувала збільшуватися за рахунок ущільнення особин, яке відбувалося у межах минулорічних контурів популяційного ареалу. У західному і південному локусах сформувалося суцільне проективне вкриття особин.

У 2017 р. сформувалося 160 генеративних особин. Протягом 2015-17 рр. відзначено вегетативне розростання популяції переважно у східному (на 20-30 см) і південно-східному векторі (на 20-40 см). Найвища життєвість генеративних особин відзначена у південно-західному локусі, де утворилося суцільне проективне вкриття виду.

У 2018 р. квітучих парціалей – 80. Притаманне збільшення щільності популяції за рахунок внутрішнього вегетативного розростання. За зовнішні межі попереднього року поширення не спостерігалось.

У 2019 р. утворилося 120 квітучих особин. А у 2020-2022 рр. їхня чисельність щорічно знижується відповідно від 70 до 29, кожного наступного року досягаючи дванадцятирічних мінімумів.

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

Швидкі негативні зміни популяції *Senecio carpaticus* на г. Пожижевській, які полягають у прогресивному відмиранні значної її частини, є прикладом деградації рідкісних малоконкурентних геліофітних видів трав внаслідок прогресуючої динаміки тривіальних конкурентних трав під впливом демуаційних і кліматогенних змін.

Центральний, південний і західний популяційні локуси *S. carpaticus* майже повністю відмерли, за винятком поодиноких особин. Це спричинене високим затіненням генеративними особинами *Deschampsia cespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa*, а також більш низькорослою, однак високої щільності *Festuca picta*, особини яких досягли високої щільності й життєвості на сучасному етапі демутаційно-кліматогенної сукцесії. Протягом періоду досліджень збереглося лише від 10 до 15% особин популяції у східному і північно-східному локусах за сусідства низькорослих видів.

### Висновки

У ценопопуляції *S. carpaticus* в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра (1950 м н.р.м.) протягом тривалого періоду досліджень (1982-2022 рр.) виявлено високу її стабільність, яка зумовлена майже незмінним антропогенним навантаженням у вигляді низької інтенсивності випасу і вигоптування, а також відсутністю дестабілізуючого впливу чагарників і конкурентних видів трав у верхній частині альпійського поясу. Водночас, у нижній його частині останніми роками встановлено швидко негативну динаміку *Senecio carpaticus*, що спричинене високою вразливістю цього рідкісного високогірного альпійського виду до затінення. Конкурентні види трав'яного компоненту альпійських фітоценозів, а саме, *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis villosa*, а також *Festuca picta*, за умови їх високої життєвості й щільності витісняють цей геліофітний вид. Встановлено, що головною причиною цих процесів є кліматичні зміни, внаслідок яких фітоценотичний оптимум монтанних і субальпійських видів піднімається на вищі гіпсометричні рівні, де вони набувають вищої щільності й життєвості і витісняють низькорослі альпійські види-геліофіти. Виявлено високу швидкість цих процесів. Колишня прогресуюча молода популяція *Senecio carpaticus* на г. Пожижевській (1760 м), якій була притаманна позитивна динаміка протягом декількох років (у 2011-2016 рр.), швидко деградує внаслідок збільшення життєвості й щільності *Deschampsia cespitosa*, *Calamagrostis villosa* і *Festuca picta*. Протягом останніх трьох років у локусах з високим затіненням проективне вкриття *Senecio carpaticus* редукується від 80-90% до 10-15%. Адаптивною реакцією *S. carpaticus* за цих умов є збільшення вегетативної рухливості, яка спрямована відцентрово від джерела затінення. Така адаптивна реакція, яка полягає у значній активації вегетативного розмноження за умов пригнічення генеративного, що притаманна також для інших вегетативно рухливих видів-геліофітів, забезпечує їм вищу буферність порівняно з вегетативно малоактивними або неактивними видами.

Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. 2004 [Царик Й., Жилиєв Г., Кобів Ю., Кияк В., Данилик І., Дмитрах Р., Сичак Н., Білонога В., Нестерук Ю.] За ред. М. Голубця, К. Малиновського. Львів : Поллі. 198 с.

Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. 2009 [Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В., Кобів Ю., Сичак Н., Данилик І., Білонога В., Решетило О., Микітчак Т., Нестерук Ю., Кобів В., Гинда Л.] За ред. Й. Царика. Львів : Меркатор. 172 с.

- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга. 439 с.
- Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження. 2018 [Кияк В., Кобів Ю., Жилияєв Г., Білонога В., Дмитрах Р., Микітчак Т., Решетило О., Кобів В., Нестерук Ю., Штупун В., Гинда Л.] За ред. В. Кияка. Львів : Вид-во ННВК «АТБ». 280 с.
- Кияк В.Г. 2004. Методи досліджень. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат [Царик Й.В., Жилияєв Г.Г., Кияк В.Г. та ін.] за ред. М. Голубця і К. Малиновського. Львів : Поллі, С. 31–38.
- Кияк В.Г. 2008. Методичні аспекти дослідження малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Карпат. *Науковий вісник Волинського національного університету імені Лесі Українки*. Біологічні науки. № 3. С. 298–303.
- Кияк В.Г. 2013. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес. 248 с.
- Кияк В.Г., Штупун В.П., Білонога В.М. 2016. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Вісник Львівського університету*. Сер. біол. Вип. 74. С. 104–115.
- Кияк В., Штупун В. 2021. Трансформаційні процеси в альпійських фітоценозах Українських Карпат за умов заповідання та кліматичних змін. *Вісник Львівського університету*. Серія біологія. Вип. 85. С. 59–69.
- Кобів Ю.Й. 2004. Словник українських наукових і народних назв судинних рослин. Київ : Наук. думка. 800 с.
- Кобів Ю.Й. 2009. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат. *Укр. ботан. журн.* 66, № 4. С. 451–465.
- Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. 2002. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород. 244 с.
- Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. 2004. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їхньої життєздатності. *Вісник Львівського університету*. Серія біологія. Вип. 36. С. 50–56.
- Червона книга України. Рослинний світ. 2009. За ред. Я.П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг. 900 с.
- Чопик В.І. 1976. Високогірна флора Українських Карпат. Київ : Наук. думка. 267 с.
- Baltisberger M. 1992. Botanische Notizen und zytologische Untersuchungen an einigen Pflanzen (insbesondere aus den Gattungen *Ranunculus* und *Achillea*) aus dem albanisch-jugoslawischen Grenzgebiet (Korab, Sar Planina). *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel*. 58. 192–211 p.
- Baltisberger M. 2006. Cytological investigations on Bulgarian phanerogams. *Willdenowia* 36 (Special Issue). 205–216 pp.
- Kobiv Y. 2017. Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians. *Folia Geobot.* 52, N 2. P. 217–226.
- Kobiv Y. 2018. Trends in Population Size of Rare Plant Species in the Alpine Habitats of the Ukrainian Carpathians under Climate Change. *Diversity*. 10 (3). 62 p.
- Kyyak V., Bilonoha V., Dmytrakh R., Gynda L., Nesteruk Y., Shtupun V. 2015. Trends in plant population pattern changes under natural and man induced ecosystem transformation of the high mountain zone in the Ukrainian Carpathians. *Біологічні Студії / Studia Biologica*. Т. 9 Is. 2. P. 169–180.

- Стоянов, Н. & Б. Китанов. 1966. Високопланинските растения в България. София. Наука и изкуство. 280 с.
- Szeląg Z., Kobiv Y. 2016. Typification of *Senecio carpathicus* (ASTERACEAE). *Polish Botanical Journal*. 61(1). P.187–188.

Інститут екології Карпат НАН України, Львів  
e-mail: vlodkocyjak@ukr.net

Кыуак V.H.

**Population dynamics of *Senecio carpathicus* Herbich in the Chornohora (Ukrainian Carpathians)**

*An analysis of the structural and dynamic transformations in the populations of Senecio carpathicus Herbich in the Chornohora range (the Ukrainian Carpathians), which have occurred during the last decades under the influence of climatogenic and demutational changes, was conducted. A comparative analysis of the population of S. sarpaticus in the Seslerietum cariceto-festucosum grouping on Rebra mountain (1950 m. above sea level), which had been conducted over a long period (1982-2022), revealed its high stability. During the entire period of observations, a slight decrease in the population density was noted without any changes among the main population parameters - spatial, age and vitality structures. This stability is caused by almost the same anthropogenic load in the form of low intensity of grazing and trampling during these decades. At the same time, the populations and groups of the upper zone of the alpine zone have not experienced the destabilizing influence of shrubs and competitive plant species yet. Phytocenoses of Sesleria coerulans, which are primary alpine, can serve as an example of the least dynamics under modern climate changes in the highlands of the Ukrainian Carpathians. On the other hand, the rapid negative dynamics of Senecio carpathicus has been detected at the lower altitudinal limit of spreading in recent years, which is caused by the high vulnerability of this alpine species to shading. Competitive species of the grass of alpine phytocenoses, to be specific, Deschampsia cespitosa, Calamagrostis villosa, as well as Festuca picta, on the condition of their high vitality and density displace this heliophytic species. It was established that the main cause of these processes is climate changes, as a result of which the phytocenotic optimum of montane and subalpine species rises to higher hypsometric levels, where they acquire higher density as well as vitality and displace shorter alpine heliophyte species. The high speed of these processes was revealed. The population of Senecio carpathicus, which used to be progressive and young on Pozhyzhevskya mountain (1760 m) and was characterized by positive dynamics for several years (in 2011-2016), is rapidly degrading. During the last three years the projective cover of S. carpathicus in locuses with high shading has been reducing from 80-90% to 10-15%. The adaptive response of S. carpathicus under these conditions is an increase in vegetative mobility, which is directed centrifugally from the source of shading.*

**Key words:** rare plant species, populations, *Senecio carpathicus*, Ukrainian Carpathians.