

## Зміни видового різноманіття і стану популяцій трав'яних багаторічників в ізольованому угрупованні *Ulmarietum centaureosum* при демутаціях рослинності в Чорногорі (Карпати)

ГЕННАДІЙ ГЕОРГІЙОВИЧ ЖИЛЯЄВ

ZHILYAEV G.G. (2021). **Changes in species diversity and state of populations of herbaceous perennials in the plant community *Ulmarietum centaureosum* during vegetation demutations in Chornohora (Carpathians).** *Chornomors'k. bot. z.*, 17 (3): 218–231. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-3-2

The data are presented on the structure, quantity and stock of phytomass of the autotrophic block in the biogeocenosis of *Ulmarietum centaureosum*. A conclusion is made that main characteristics of the community as a whole are determined by 8–10 populations composing its phytocenotic core. They are characterized by regular seed and vegetative renewal, full-member and temporarily nonfull-member age spectrum and are qualified as populations of the normal type. The existence of the invasive and regressive populations in the structure of the community is explained by an accidental drift of seeds from other cenoses and by periodic character of this phenomenon. Back to top in 1974, there were eight full-members (*Centaurea marmarosiensis*, *Filipendula ulmaria*, *Hypericum prinatum*, *Myosotis sylvatica*, *Primula poloninensis*, *Soldanella hungarica*, *Stellaria nemorum*, *Symphytum cordatum*) and ten temporarily nonfull-member (*Canthrisla*, *Canthrisis*, *neglectros*, *Geranium alpestre*, *Dentaria glandulosa*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Senecio nemorensis*, *Thalictrum aquilegifolium*, *Allium victorialis*) populations of normal type. The rest of the populations were represented by invasive, invasive-regressive and regressive populations: *Aconitum variegation*, *Carex sylvatica*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Heracleum carpaticum*, *Doronicum carpaticum*, *Lilium martagon*, *Ranunculus carpaticus*, *Anemonoides nemorosa*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*. In 2019–2020, the author repeated these studies in full after forty-six years. They showed that the demutational processes that are now taking place in subalpine meadows violated the isolation of the *Ulmarietum centaureosum* community and opened the way for the invasion of secondary species of herbaceous perennials. And this negatively affected the state of aboriginal populations. Due to the invasion of *Vaccinium myrtillus*, *Pulmonaria rubra*, *Petasites kablikianus* and *Caltha palustris*, the total number of species in the community has increased to 30. At the same time, populations of such aboriginal species as *Chaerophyllum aromaticum* i *Carex sylvatica* have disappeared from its composition. The author states that the consequences of demutational transformations pose a threat to the preservation of the unique species diversity of *Ulmarietum centaureosum*. And if the isolation of this plant community persists and in the future its species composition will not change. But violation of this condition will cause negative changes in the population structure in the components of the *Ulmarietum centaureosum* community. In this case, the ontogenetic structure of their population becomes regressive. This does not give them the opportunity to maintain an optimal balance of generational renewal. The author concludes that the species diversity of *Ulmarietum centaureosum* is highly susceptible to isolation disturbances. Studies have confirmed the hypothesis that, when invasive processes are activated, it destroys life prospects for native plant species. The author proposes to use the results of these studies when carrying out work on the conservation of biodiversity in the natural ecosystems of the Carpathians.



© Zhilyaev G.G.  
Institute of Ecology of the Carpathians, 4, Kozelnytska Str., Lviv, 79026, Ukraine  
e-mail: ggz.lviv@gmail.com  
Submitted 8 June 2021

Recommended by V. Shapoval

Published 30 December 2021

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

Жиляєв Г.Г. (2021). **Зміни видового різноманіття і стану популяцій трав'яних багаторічників в ізолюваному угрупованні *Ulmarietum centaureosum* при демутаціях рослинності в Чорногорі (Карпати).** *Чорноморськ. бот. ж.*, **17** (3): 218–231. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-3-2

В субальпійському поясі Чорногорі (Карпати) проведено популяційний аналіз трав'яних багаторічників в ізолюваному рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum*. В статті обговорюються закономірності природних трансформацій їх популяційно-онтогенетичної і популяційно-віталітетної структури, як наслідок загальної демутації рослинності в Чорногорі. Стаціонарні дослідження склалися з двох етапів: початкового (1974–1980 роках) і заключного (2019–2020 роках). Їх результати дозволили обґрунтувати і узагальнити характерні зміни спектрів онтогенетичних (вікових) станів і віталітетного складу трав'яних компонентів угруповання *Ulmarietum centaureosum* за різних умов. Зроблено висновок, що навіть за глибокої пасовищної деградації лучних угідь, які відбувалися на цій території в минулому, унікальний видовий склад *Ulmarietum centaureosum* зберігся саме завдяки ізоляції від них. В 1974 році в *Ulmarietum centaureosum* налічувалося 28 видів трав'яних багаторічників. Деякі з них відносяться до рідкісних, ендемічних або реліктових видів Карпат. Флористичне ядро *Ulmarietum centaureosum* сформовано 8–10 популяціями. І до нинішнього часу їх склад практично не змінився. Формально, видове різноманіття майже не змінилося, а навіть підвищилося до 30 видів. Втім, хоча аборигенні популяції і донині не втратили своєї життєздатності, але за ознаками віталітетно-онтогенетичної структури, їх стан помітно погіршився. За результатними популяційного аналізу автор негативно оцінює перспективу подальшого збереження унікального видового складу в угрупованні *Ulmarietum centaureosum*. Зроблено висновок, що демутаційні зміни сприяли активізації насінневого відновлення та інвазійного потоку насіння з оточуючих угруповань, призвели до погіршення стану популяцій аборигенних видів в угрупованні *Ulmarietum centaureosum*. Внаслідок порушення його природної ізоляції, з його складу вже зникло два таких види, а в більшості інших виявлені ознаки деградації популяційної структури. Натомість, за час спостережень сюди вселилося чотири вторинних види трав'яних багаторічників. За думкою автора, саме це становить реальну загрозу для збереження життєздатності і природного складу популяцій аборигенних видів в рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum*.

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

Жиляєв Г.Г. (2021). **Изменения видового разнообразия и состояния популяций травянистых многолетников в растительном сообществе *Ulmarietum centaureosum* при демутациях растительности в Черногоре (Карпаты).** *Черноморск. бот. ж.*, **17** (3): 218–231. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-3-2

Исследования проведены в субальпийском поясе Черногоры (Карпаты). Они были начаты в 1974 году и продолжаются до настоящего времени. Учитывались изменения видового состава и состояния популяций (численность особей, онтогенетическая (возрастная) и виталитетная структура) травяных многолетних растений в изолированном растительном сообществе *Ulmarietum centaureosum*. Это одно из немногих коренных сообществ, которое благодаря своей изоляции не деградировало под пастбищной нагрузкой и сохраняет уникальный видовой состав. На момент начала исследований в 1974 году, он насчитывал 28 видов сосудистых растений. Некоторые из них относятся к редким и реликтовым видам Карпат. Но флористическое ядро *Ulmarietum centaureosum* сформировали популяции 8–10 видов. И за все годы исследований, они сохраняли свою жизнеспособность и устойчивый баланс замещения поколений. Прекращение хозяйственной деятельности вызвали масштабную демутацию растительности на всей территории Черногоры. Чтобы оценить ее последствия для изолированного сообщества *Ulmarietum centaureosum*,

спустя сорок шість лет, в 2019–2020 годах автор в полном объеме повторил здесь свои исследования. По их результатам дана оценка современного состояния и определены главные тренды естественной популяционно-видовой динамики в изолированном сообществе *Ulmarietum centaureosum*. Сделан вывод, что при условии изоляции от других растительных сообществ, независимо от особенностей хозяйственной деятельности на окружающей территории, в *Ulmarietum centaureosum* гарантировано сохраняется стабильность видового разнообразия и популяционных позиций его компонентов. Восстановление растительности на субальпийских лугах Карпат нарушает это условие и приводит к разрушению изоляционных барьеров вследствие активной инвазии вторичных видов в *Ulmarietum centaureosum*. В этом плане, к особенно нежелательным последствиям ведет формирование здесь популяции *Vaccinium myrtillus*. Сделано заключение, что развитие этих тенденций несет реальную угрозу дальнейшей деградации популяций аборигенных видов и их вытеснения из состава сообщества *Ulmarietum centaureosum*.

*Ключевые слова:* онтогенетический спектр, природная популяция, популяционно-онтогенетический анализ, виталитетный состав, биоразнообразие, растительное сообщество.

Однією з важливих задач природокористування є не тільки адекватна оцінка наслідків антропогенної діяльності, а й ефектів які виникають внаслідок її припинення. Останні поки що вивчені менше, але є факти, що демутація рослинності викликає інвазії, а відтак сприяє локальному заміщенню аборигенних видів і руйнуванню корінних рослинних угруповань. Вперше цю проблему підняли на зустрічі сторін Конвенції про біологічне різноманіття в Ріо-де-Жанейро (1992). Ще раніше [MACARTHUR, WILSON, 1967] на моделях було показано, що кількість видів в ізольованих екосистемах залишається постійною лише за умови рівноваги між швидкістю їх зникнення і заселення іммігрантами. А в разі збільшення інвазійного притоку, ризику вимирання первинних видів підвищуються по експоненті. З цього випливає, що активізація інвазійних процесів є реальною загрозою деградації первинного видового складу ізольованих екосистем. Притому, що їх видове різноманіття (загальна кількість видів) може залишатися незмінною. Пригнічення інвазійними аборигенних видів, більш адаптованих до локальних екологічних умов, відоме як явище інвазійного парадоксу. Його першими ознаками є погіршення ознак життєздатності в аборигенних популяцій. Оскільки в більшості випадків інвазії викликані господарською діяльністю, то і в подальшому будуть посилюватися і ставати незворотними.

Вже нині, деградація природних екосистем впритул дійшла до незворотної межі, за якою їх природне відновлення виглядає малоімовірним. А для їх штучного відновлення вочевидь необхідно знати, яким був їх видовий склад і популяційна структура саме в незмінених, первинних екосистемах. Їх залишається все менше, але власне вони можуть стати еталонними об'єктами для ефективної реконструкції після деградації. Такі первинні угруповання, ще досі зберіглися і в Карпатах. За звичай вони є більш-менш ізольованими і займають невеликі території. Їм притаманний унікальний видовий склад і механізми самозбереження [MALINOVSKY, 1980].

Наші дослідження проведено в ізольованому рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum*. Розпочалися вони у 1974 році в Чорногорі (Карпати). Після заповідання цієї території і масштабної демутації рослинності, ми знову повторили їх в 2019-2020 роках за тою ж самою програмою і методиками. Метою роботи була оцінка характерних трансформацій віталитетно-онтогенетичної структури популяцій аборигенних видів, стану и перспектив первинного угруповання *Ulmarietum centaureosum* під впливом інвазійних процесів.

### Матеріали і методи досліджень

Загальний період наших досліджень становив сорок сім років (1974–2020 роки). Стационарні спостереження проведено в два етапи: початковий (1974–1980 роки) і заключний (2019–2020 роки). Поза цим щорічно виконували контрольні маршрутні обліки. В усіх випадках дослідження ґрунтувалися на ідеях популяційно-онтогенетичного [RABOTNOV, 1950a, 1960] і популяційно-віталітетного аналізів [ZLOBYN, 1989; ZHILYAYEV, 2005a, b]. Враховували чисельність особин, онтогенетичний (віковий) і віталітетний склад популяцій трав'яних багаторічників в угрупованні *Ulmarietum centaureosum*. На території Чорногори (Карпати) це одно з небагатьох угруповань з неушкодженими видовим складом. Саме про нього окремо згадував проф. К.А. Малиновський в своїй фундаментальній монографії [MALINOVSKY, 1980].

*Ulmarietum centaureosum* знаходиться на південному схилі льодовикового кару гори Брескул (гірський хребет Чорногора серед криволісся сосни гірської *Pinus mugo* Turra (1650 м над р. м.). Це сприяло його ізоляції, виключило можливість природної взаємодії з іншими рослинними угрупованнями і пасовищних впливів. Притому що синантропізація супроводжувалася знищенням або критичною деградацією популяційної структури в рослинних угрупованнях на пасовищних ділянках [MALINOVSKY, 1980], Відтак унікальний видовий склад *Ulmarietum centaureosum* майже не змінювався ані в той час, ані зараз, при заповіданні, коли в Чорногорі спостерігається повсюдне природне відновлення (демутація) рослинності.

Наші дослідження розпочалися ще до того, як цю територія вилучили з господарського обігу і надали статус заповідної. Стационарні спостереження на постійних пробних площах ми чергували з періодичними маршрутними обліками. Результати популяційно-видового аналізу на початковому етапі (1974–1980 роки) були опубліковані [ZHILYAYEV, 1984, 1986]. Нагадаємо, що саме завдяки своєму розташуванню угруповання *Ulmarietum centaureosum* практично ніколи не відчувало безпосередніх пасовищних навантажень. Лише в останні роки його ізоляція почала порушуватися, але і нині в ньому зберіглося немало аборигенні популяції унікальних і рідкісних видів трав'яних багаторічників. До цього обговорення цих фактів ми повернемося нижче.

Для того, щоби побачити зміни які відбулися за час демутації і оцінити перспективи подальшого збереження видового складу, в 2019–2020 рр. ми в знову в повному обсязі повторили дослідження 1974–1980 рр. Вони проводилися за загальновідомими класичними методиками популяційного аналізу, які не потребують детального обговорення [RABOTNOV, 1950a; MALINOVSKY, RABOTNOV, 1974: SENOPULATION OF PLANTS, 1976; FALIŃSKA, 2002]. Враховували показники чисельності, онтогенетичного (вікового) і віталітетного складу всіх популяцій трав'яних багаторічників в складі *Ulmarietum centaureosum*, які порівнювали з аналогічними показниками 1974–1980 років.

За співвідношеннями різновікових особин, всі популяції інтерпретували в категоріях нестабілізованих інвазійних (І), регресивних (Р), інвазійно-регресивних (ІР) або стабілізованих нормальних повночленних (ПН) і нормальних неповночленних (НН) [URANOV, SMIRNOVA, 1969; RYSIN, KAZANTSEVA, 1975; SENOPULATION OF PLANTS, 1976]. Ми використали цю традиційну класифікацію, хоча власне сама назва інвазійні або інвазійно-регресивні популяції щодо ізольованого угруповання не є зовсім вдалою. Адже більшість рослинних компонентів *Ulmarietum centaureosum* відсутні на суміжних територіях. І навіть в силу лише цих обставин, вони ніяк не можуть підтримуватися інвазіями діаспор від популяцій з зовнішнього контуру. Тому традиційна диференціація популяцій на інвазійні, регресивні і інвазійно-регресивні популяції зроблена виключно за критеріями їх онтогенетичного складу. В них переважають дорепродуктивні, післярепродуктивні, дорепродуктивні плюс післярепродуктивні особини відповідно.

Але в усіх цих випадках, особини репродуктивної фракції відсутні або представлені поодинокими особинами.

Онтогенетичну (вікову) гетерогенність особин позначали стандартними індексами: насіння (**se**), сходи (**p**), ювенільні (**j**), іматурні (**im**), віргінільні (**v**), молоді генеративні (**g<sub>1</sub>**), зрілі (середньовікові) генеративні (**g<sub>2</sub>**), старі генеративні (**g<sub>3</sub>**), субсенільні (**ss**), сенільні (**s**).

Для більш коректного порівняння результатів за весь період досліджень, ми свідомо не використовували більш сучасних прийомів віталітетно-онтогенетичного аналізу. і не змінювали ані методів, ані інтерпретації основних понять (життєвість, життєздатність, онтогенетичний стан, тип популяцій та ін.), за якими розпочинали дослідження в 1974 році. Тому віталітетну градацію визначали за габітуальними ознаками і позначали як: висока (**Ж-1**), середня (**Ж-2**) і низька (**Ж-3**) життєвість [RAVOTNOV, 1950B; URANOV, 1960]. За співвідношенням особин різної життєвості (**Q**-індексу) популяції диференціювали на процвітаючі (**ПП**), рівноважні (**ПР**) і депресивні (**ПД**) [ZLOVYN, 1989].

### Результати досліджень та їх обговорення

Як зазначалося, рослинне угруповання *Ulmarietum centaureosum* знаходиться на відкритій ділянці, обмеженої суцільними заростами *Pinus mugo* Turra. Це угруповання займає невелику територію (близько 0,4 га) у вигляді овалу, витягнутого по схилу. Взимку тут акумулюються значні маси снігу, який повністю зникає лише в середині – кінці червня. Відповідно затримується і початок весняної вегетації рослин, що обумовлює їх генетичну ізоляцію [MALYNOVSKY et al., 1988].

На початковому етапі досліджень в складі *Ulmarietum centaureosum* нараховувалося 28 видів трав'яних багаторічників, з яких 92 % первинних (аборигенних). Але на той час чотири з них (*Aconitum, variegatum* L., *Lilium martagon* L., *Chaerophyllum aromaticum* L., *Doronicum carpathicum* (Griseb. et Schenk) Nym.) за ознаками онтогенетичного і віталітетного складу фактично не були повноцінними життєздатними популяціям, а скоріше популяційними уламками або залишками [SMIRNOVA, 1987].

Одним з наслідків демутації стала активізація насіннєвого поновлення в рослинних популяціях в оточуючих рослинних угрупованнях [MALINOVSKY et al., 1984]. Відповідно це сприяло інвазії насіння від них і появи в складі *Ulmarietum centaureosum* чотирьох нових видів: *Vaccinium myrtillus* L., *Pulmonaria rubra* Schott, *Petasites kablikianus* Tausch. і *Caltha palustris* L. Притому, що за той самий час з його складу зникли популяції двох аборигенних видів – *Chaerophyllum aromaticum* і *Carex sylvatica* Huds. Таким чином, хоча площа угруповання залишилася незмінною, кількість видів в ньому навіть підвищилася до 30. Формально цей факт можна було б розцінити як позитивне збільшення видового різноманіття. Але з огляду на зміни популяційні складу, які зараз спостерігаються в популяціях багатьох аборигенних компонентів, це не здається очевидним.

Негативні наслідки перебудови онтогенетичної (вікової) структури виглядають особливо помітними в нестабілізованих інвазійних, регресивних та інвазійно-регресивних популяціях [CENOPULATION OF PLANTS, 1975; RYSIN, KAZANTSEVA, 1975] (Табл. 1).

Можна бачити (Табл. 1), що в 1974–1980 рр. в угрупованні налічувалося таких популяцій. Зараз їх кількість зменшилася до 8, притому, що загальна кількість видів в ньому, збільшилася. Разом з тим, деякі з таких популяцій (*Aconitum variegatum*, *Heraclium carpathicum* Roge. та ін.) за роки спостережень цілком відновили і покращили свою онтогенетичну структуру до рівня повноцінних популяцій нормального типу.

Таблиця 1

Зміни онтогенетичної структури популяцій і видового складу в угрупованні *Ulmarietum centaureosum* при демутаціях рослинності в Чорногорі

Table 1

Changes in the ontogenetic structure of populations and species composition in the *Ulmarietum centaureosum* community during vegetation demutation in Chornogora

Популяції	1974 -1980 роки								
	2019-2020 роки								
	Чисельність, екз/м <sup>2</sup>		Спектри онтогенетичних станів,%						Тип популяцій
p-im	v-ss	V	g1	g2	g3	ss	s		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Aconitum, variegatum</i> L.	-/ 0,3	0,1/1,3	-/27	-/20	-/-	100/44	-/7	-/2	<b>IP/HH</b>
<i>Allium victorialis</i> L.	0,7/1,2	13,2/7,8	79/57	3/-	11/5	-/24	6/10	1/4	<b>HH/PH</b>
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	0,6/-	13,3/8,1	92/-	-/-	-/-	-/68	4/27	4/5	<b>IP/P</b>
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	6,6/24,0	1,7/1,5	81/69	9/24	10/7	-	-	-	<b>HH/HH</b>
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F. Gmel.	-/-	27,6/28,1	75/77	1/1	-/2	2/3	14/15	8/2	<b>HH/HH</b>
<i>Caltha palustris</i> L.	-/5,9	-/1,9	-/24	-/28	-/45	-/3	-/-	-/-	<b>-/HH</b>
<i>Cardaminopsis neglecta</i> (Schult.) Hayek	0,1/	66.1/68,1	46/57	46/23	3/1	-/6	3/9	1/4	<b>HH/PH</b>
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	-/-	0,3/-	25/-	-/-	-/-	-/-	75/-	-/-	<b>IP/-</b>
<i>Centaurea marmarosiensis</i> (Jav.) Czer.	-/-	54,9/48,7	45/37	14/22	25/10	5/29	7/1	4/1	<b>PH/PH</b>
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.	0,2/-	0,2/-	50/-	-/-	-/-	-/-	-/-	50/-	<b>IP/-</b>
<i>Cirsium waldsteinii</i> Rony	1,7/23,2	1,4/2,7	61/22	6/23	17/43	5/12	11/-	-/-	<b>HH/HH</b>
<i>Dactylis glomerata</i> L.	0,1/-	13,3/16,2	74/83	-/2	-/	-/	16/12	10/3	<b>IP/IP</b>
<i>Dentaria glandulosa</i> Waldst. et Kit.	-/1,2	1,5/ 4,1	63/24	-/11	32/50	5/12	-/2	-/1	<b>HH/PH</b>
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	0,2	0,5	50/93	-/1	-/-	-/-	17/3	33/4	<b>I-P/I</b>
<i>Doronicum carpathicum</i> (Griseb. et Schenk) Nym.	-/3,2	0.1/4,8	-/29	-/-	100/-	-/21	-/38	-/12	<b>P/IP</b>
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	120.0/ 197,4	34.4/49,1	49/47	10/17	19/8	5/24	9/3	8/1	<b>PH/PH</b>
<i>Geranium alpestre</i> Schur	-/2,1	1,2/6,0	89/39	-/16	4/25	4/6	3/2	-/2	<b>HH/PH</b>

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

Інші (*Carex sylvatica*, *Chaerophyllum aromaticum*) навпаки, деградували і остаточно зникли з складу угруповання. На тлі цих змін група інвазійних популяцій поповнилася двома новими видами – *Petasites kablikianus* і *Pulmonaria rubra*. В кожному з таких випадків об'єктивний аналіз причин і вірогідних наслідків цих змін, потребує окремого розгляду. Адже вони не мають універсального характеру. В одних (*Aconitum variegatum* та ін.), це відбувається через зміну варіантів синонтогенезу в бік активного насінневого поновлення і глибокого вегетативного омолодження раметів. В інших (*Carex sylvatica* та ін.), навпаки, є результатом низької ефективності заміщення поколінь в синонтогенезі, яке здійснюється на випадкових або нерегулярних засадах.

Оскільки інвазійні, інвазійно-регресивні і регресивні популяції вже за визначенням не є структурно стабілізованими, вірогідно, що зміни їх демографічних і віталітетних параметрів є тривіальним фоновим процесом. Але на відміну від більшості інших лучних угруповань, пул таких популяцій в *Ulmarietum centaureosum* завжди був досить великим. Зараз це 27 % від загального складу – *Doronicum carpathicum*, *Lilium martagon*, *Ranunculus carpathicus* Herbach, *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub, *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Petasites kablikianus* і *Pulmonaria rubra*. Хоча це і дещо менше ніж було в 1974 році, коли ця цифра становила 36 %. В цьому

переліку були *Aconitum variegatum*, *Carex sylvatica*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Heracleum carpaticum*, *Doronicum carpaticum*, *Lilium martagon*, *Ranunculus carpaticus*, *Anemonoides nemorosa*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*.

Натомість можна бачити, що видовий склад групи інвазійних, інвазійно-регресивних і регресивних популяцій помітно (на 40 %) змінився.

Тепер звернімося до стабілізованих популяцій, які за критеріями свого онтогенетичного складу є нормальними (повночленними або неповночленними). За функціональною роллю більшість з них є стабілізуючими або визначальними популяціями фітоценотичного ядра угруповання *Ulmarietum centaureosum* [ZHILYAYEV, TSARYK, 1993]. На початок 1974 року серед них налічувалося вісім повночленних (*Centaurea marmarosiensis* (Jav.) Czer., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Hypericum prinatum* Boiss. et Bal., *Myosotis sylvatica* Ehrh. ex Hoffm., *Primula poloninensis* (Domin.) Fed., *Soldanella hungarica* Simonk., *Stellaria nemorum* L., *Symphytum cordatum*, Waldst. ex Willd.) і десять тимчасово неповночленних (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hayek, *Calamagrostis villosa* (Chaix) J. F. Gmel., *Cirsium waldsteinii* Rony, *Geranium alpestre* Schur, *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit., *Leucanthemum waldsteinii* (Sch. Bip.) Pouzar, *Senecio nemorensis* L., *Thalictrum aquilegifolium* L., *Allium victorialis* L.) популяцій нормального типу (Табл. 1).

Обмеження, а згодом остаточне припинення господарського використання, спричинили вторинні сукцесії і зміну домінантів в багатьох лучних угрупованнях субальпійського поясу Чорногорі. І найбільш суттєвий негативний вплив на всі популяції має *Vaccinium myrtillus*. Результати досліджень і висновки щодо руйнівного впливу цієї рослини на стан популяції інших компонентів, вже опубліковані [ZHILYAYEV, 2015]. Було з'ясовано, що *Vaccinium myrtillus* виявляє до них вкрай негативну спряженість. Відтак в випадках, коли вона починає домінувати в угрупованнях, ефективність насінневого і вегетативного відновлення більшості інших популяцій погіршується. Іноді, до неприйнятної рівня і повної деградації їх онтогенетичної і віталітетної структури.

Зараз в районі наших досліджень повсюдно збільшується саме площа чорницевих рослинних угруповань. Хоча катастрофічних наслідків і явної експансії *Vaccinium myrtillus* в угрупованні *Ulmarietum centaureosum* поки не відбулося, але тенденції до погіршення онтогенетично-віталітетного складу в багатьох популяцій є цілком очевидними.

Таким чином демутація рослинності на прилеглих територіях сприяла інвазії і порушило ізоляцію угруповання *Ulmarietum centaureosum*. Зараз тут активно формуються популяції вторинних видів – *Vaccinium myrtillus*, *Pulmonaria rubra*, *Petasites kablikianus* і *Caltha palustris* (Табл. 1). Але з них, лише *Vaccinium myrtillus* становить потенціальну загрозу його подальшому існуванню. Зараз вона ще не займає тут домінантних позицій. Але вже сформувала декілька потужних монодомінантних синузій. Саме з їх появою стала поступово збільшуватися кількість неповночленних популяцій. Хоча більшість з них і досі залишаються в межах нормального типу, але за критеріями чисельності репродуктивних особин і омолодженого потомства, вони поступово втрачають життєздатність і перспективи. Втім з 1974 році склад аборигенних видів фітоценотичного ядра не зазнав жодних змін. Натомість воно поповнилося *Vaccinium myrtillus* і *Caltha palustris*.

Відтак, на тлі порівняно невеликих варіацій власне видового складу *Ulmarietum centaureosum*, в більшості його компонентів відбулися помітні зміни популяційно-онтогенетичної структури (Рис. 1).



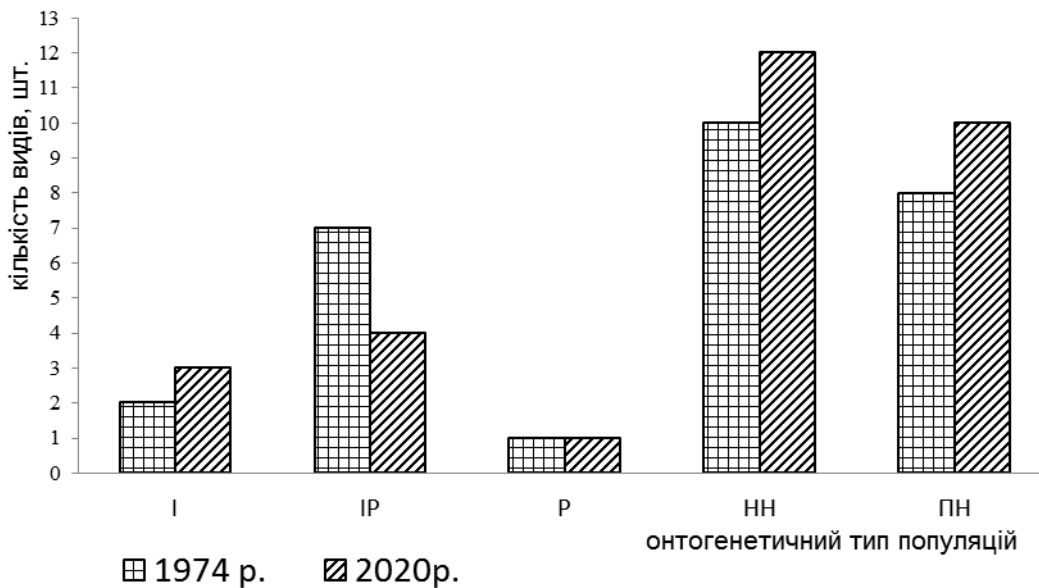


Рис. 1. Зміни онтогенетичних типів популяцій в складі рослинного угруповання *Ulmarietum centaureosum* в процесі демутації рослинності в Чорногорі. Онтогенетичний тип популяцій: I – інвазійний; IP – інвазійно-регресивний; P – регресивний; HH – тимчасово неповночленний; PH – нормальний повночленний.

Fig. 1. Changes in ontogenetic types of populations in the composition of the plant community *Ulmarietum centaureosum* in the process of vegetation demutation in Chornohora. Ontogenetic type of populations: I – Invasive; IP – invasive-regressive; P – regressive; HH – temporary incomplete; PH – normal full-term.

На даний момент трансформації онтогенетичного складу популяцій ще не виглядають незворотними. Скорше вони нагадують звичайні флуктуації, які не загрожують їх подальшому існуванню. Але цей висновок стає менш очевидними, якщо наслідки популяційних трансформацій онтогенетичного складу оцінювати з урахуванням змін віталітетної структури (Табл. 2).

За віталітетними критеріями в 1974–1980 роках в *Ulmarietum centaureosum* більшість популяцій відносилися до процвітаючого або рівноважного типів. Зараз ситуація принципово змінилася. Пріоритетними стають депресивні популяції, де переважають особини низької життєвості. Участь саме таких популяцій в угрупованні збільшилася в декілька разів. В 1974 році їх було лише 7 %, а нині, майже 37 % (Рис. 2). Хоча зміна віталітетного типу популяцій на депресивний є беззастережною ознакою руйнування механізмів збереження їх життєздатності лише в випадках аналогічної деградації онтогенетичної структури [ZHILYAYEV, 2005a]. Але вона (зміна віталітетного типу на депресивний) завжди обмежує їх здатність до поліваріантного розвитку, а відтак і ефективність оновлення поколінь [ZHILYAYEV, 2018].

Втім значно більша небезпека ніж зміна віталітетного типу на депресивний, виникає в разі неповночленності віталітетного складу популяцій. Відтак, внаслідок повного зникнення одної чи двох груп життєвості, здатність популяцій до поліваріантного розвитку, відповідно звужується до двох або одного базових варіантів.

Принагідно нагадаємо, що кількість таких віталітетно неповночленних популяцій в цьому угрупованні завжди була досить високою. На початку досліджень їх було тринадцять, а в 2020 р – дванадцять видів. Але в більшості цих випадків йдеться лише про тимчасову неповночленність віталітетного складу. І лише п'ять популяцій – *Anthriscus sylvestris*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Pulmonaria rubra*, *Soldanella hungarica* весь цей час залишалися неповночленними. За своїми позиціями в угрупованні вони є нестійкими, другорядними (доповнюючими) популяціями [ZHILYAYEV, TSARYK, 1993].

Таблиця 2

Зміни віталітетного складу популяцій в угрупованні *Ulmarietum centaureosum* при демутаціях рослинності в Чорногорі

Table 2

Changes in the vitality composition of populations in the plant community *Ulmarietum centaureosum* during vegetation demutations in Chornogora

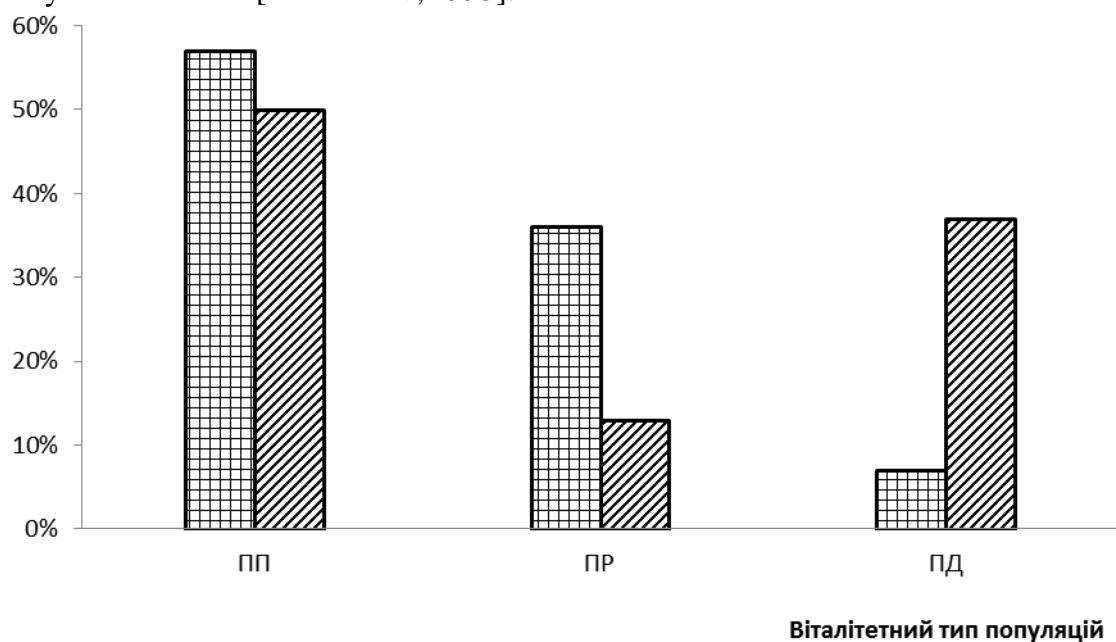
Популяції	1974-1980 роки			віталітетний тип популяцій
	2019-2020 роки			
	віталітетний склад, %			
	Ж-1	Ж-2	Ж-3	
<i>Aconitum, variegatum</i> L.	-/25	-/51	100/24	ПД/ПП
<i>Allium victorialis</i> L.	15/7	70/64	15/29	ПП/ПР
<i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	81/-	16/23	3/77	ПП/ПД
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	18/3	82/-	-/97	ПП/ПД
<i>Calamagrostis villosa</i> (Chaix) J. F. Gmel.	24/-	67/24	9/76	ПП/ПД
<i>Caltha palustris</i> L.	-/66	-/44	-/-	-/ПП
<i>Cardaminopsis neglecta</i> (Schult.) Hayek	44/-	37/64	19/36	ПП/ПР
<i>Carex sylvatica</i> Huds.	33/50	41/40	26/10	ПР/ПП
<i>Centaurea marmarosiensis</i> (Jav.) Czer.	45/77	55/10	-/13	ПП/ПП
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.	-/-	97/-	3/-	ПР/-
<i>Cirsium waldsteinii</i> Rony	52/52	37/22	11/26	ПП/ПП
<i>Dactylis glomerata</i> L.	87/-	9/2	4/98	ПП/ПД
<i>Dentaria glandulosa</i> Waldst. et Kit.	41/29	46/30	13/41	ПР/ПД
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	5/-	67/23	28/77	ПР/ПД
<i>Doronicum carpaticum</i> (Griseb. et Schenk) Nym.	1/1	81/29	18/70	ПР/ПД
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	79/77	21/8	-/15	ПП/ПП
<i>Geranium alpestre</i> Schur	55/69	24/35	21/4	ПП/ПП
<i>Heracleum carpaticum</i> Porc.	78/41	22/53	-/6	ПП/ВН
<i>Hypericum prinatum</i> Boiss. et Bal.	62/63	27/14	11/23	ПП/ПП
<i>Leucanthemum waldsteinii</i> (Sch. Bip.) Pouzar	39/56	49/27	12/17	ПР/ПП
<i>Lilium martagon</i> L.	75/12	13/33	12/55	ПП/ПД
<i>Myosotis sylvatica</i> Ehrh. ex Hoffm.	37/11	51/33	12/56	ПР/ПД
<i>Petasites kablikianus</i> Tausch.	-/94	-/6	-/-	-/ПП
<i>Primula poloninensis</i> (Domin.) Fed.	14/52	67/32	19/16	ПР/ПП
<i>Pulmonaria rubra</i> Schott	-/65	-/35	-/-	-/ПП
<i>Ranunculus carpaticus</i> Herbich	29/73	51/15	20/12	ПР/ПП
<i>Senecio nemorensis</i> L.	59/41	41/57	-/2	ПП/ПР
<i>Soldanella hungarica</i> Simonk.	-/-	48/49	52/51	ПД/ПД
<i>Stellaria nemorum</i> L.	90/67	10/24	-/9	ПП/ПП
<i>Symphytum cordatum</i> Waldst. ex Willd.	-/59	83/29	17/12	ПР/ПП
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	57/12	36/29	7/59	ПП/ПД
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	-/23	-/77	-/-	-/ПР

Таким чином, результати наших досліджень свідчать, що демутаційні процеси які розпочалися на субальпійських луках внаслідок їх заповідання, призвели до порушення ізоляції і викликали негативні зміни популяційної структури трав'яних

компонентів в угрупованні *Ulmarietum centaureosum*. Але ці реакції не виглядають загальною тенденцією, а можуть суттєво відрізнятися за інтенсивністю, масштабами та векторами.

Результати досліджень призводять до висновку, що негативні зміни в угрупованні *Ulmarietum centaureosum* виникли виключно внаслідок порушення ізоляції і посилення інвазії сюди вторинних видів, а в першу чергу, *Vaccinium myrtillus*.

Повертаючись до обговорення цього аспекту наших досліджень нагадаємо що демутаційні процеси на субальпійських луках повсюдно супроводжуються розвитком чагарничкових угруповань. В таких випадках життєздатність багатьох рослинних популяцій погіршується до критичного рівня. Саме така ситуація обговорювалася на прикладі субальпійських лучних угруповань де популяції *Vaccinium myrtillus* вже домінують повністю [ZHILYAYEV, 1993].



▣ - 1974 р. ▨ - 2020 р.

Рис. 2. Зміни віталітетних типів популяцій в складі рослинного угруповання *Ulmarietum centaureosum* при демутаціях рослинності в Чорногорі. Віталітетний тип популяцій: ПП – процвітаючий; ПР – рівноважний; ПД – депресивний.

Fig. 2. Changes in the vitality types of populations in the composition of the plant community *Ulmarietum centaureosum* during vegetation demutation in Chornohora. Vitality type of populations: ПП – thriving; ПР – equilibrium; ПД – depressive.

Слід нагадати, що ця рослина є звичайним компонентом на луках субальпійського поясу Карпат. Але при їх пасовищному використанні популяції *Vaccinium myrtillus* не формують такого суцільного покриття, як нині. В свою чергу, рясне плодоношення *Vaccinium myrtillus* приваблює великі зграї дроздів-горобинників (*Turdus pilaris* L.). Наситившись ці птахи часто відпочивають в гірськососновому криволіссі поблизу від *Ulmarietum centaureosum*. Саме це відкрило шлях для швидкої інвазії *Vaccinium myrtillus* і призвело до порушення ізоляції цього угруповання. В нинішній час її популяція ще не сформувалася остаточно, а відтак не має повного впливу на аборигенні популяції. Але вона динамічно розвивається і вже утворила декілька досить потужних локусів поблизу від верхньої межі угруповання *Ulmarietum centaureosum*. Втім, з огляду на постійне збільшення притоку насіння *Vaccinium myrtillus* (майже в три рази за чотири останні роки) слід очікувати експансії *Vaccinium*

*myrtillus* на всю територію угруповання. І саме це являє найбільш реальну загрозу для подальшого існування аборигенних видів в рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum*.

Втім, на момент останніх спостережень в 2020 році, більшість з них зберігали свій склад, позиції і здатність до самовідновлення. Вони і досі знаходяться в режимі флюктуативної динаміки, яка не загрожує їм втратою життєздатності. Але вже в двох таких популяціях – *Anemonoides nemorosa* і *Lilium martagon*, ці параметри знизилися до небезпечного рівня. За тих самих обставин популяція *Aconitum variegatum* зміцнила свої позиції. З інвазійно-регресивної і віталітетно-депресивної вона стала нормальною тимчасово неповночленною і процвітаючою.

Можна констатувати, що наслідки демутаційних трансформацій рослинності, які зараз відбуваються на заповідних територіях в Карпатах неможна однозначно визнати позитивними або негативними. Вони становлять реальну небезпеку саме для таких унікальних за видовим складом угруповань як *Ulmarietum centaureosum*, які зберіглися лише завдяки своїй ізоляції. Втім слід визнати, що в більшості інших випадків демутації рослинності сприяють частковому відновленню популяцій аборигенних видів, хоча і з великим вмістом вторинних видів (квазінатуральні рослинні угруповання) [ЗНІЛҀАҀЄҀ, 2005а].

За умови подальшої ізоляції, незалежно від господарського використання і процесів, що протікають в оточуючих рослинних угрупованнях, видовий склад *Ulmarietum centaureosum* не зазнає суттєвих змін. Але в разі порушення цієї умови, демутації рослинності викликають негативні трансформації популяційної структури трав'яних компонентів *Ulmarietum centaureosum*. Онтогенетична структура їх популяцій змінюється на регресивну, яка не дозволяє підтримувати позитивний баланс і регулярність оновлення поколінь.

На момент останніх обліків в 2020 році, з угруповання вже зникло два види - *Chaerophyllum aromaticum* і *Carex sylvatica*. А для популяцій *Anemonoides nemorosa*, *Lilium martagon*, *Anthriscus sylvestris*, *Calamagrostis villosa*, *Dactylis glomerata*, *Dentaria glandulosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Doronicum carpaticum*, *Myosotis sylvatica*, *Symphytum cordatum*, *Stellaria nemorum* така загроза повстала цілком реально. І це не просто результат загального порушення ізоляції, а саме інвазія в склад угруповання *Ulmarietum centaureosum* популяції *Vaccinium myrtillus*. Цей факт потребує особливої уваги, адже *Ulmarietum centaureosum* є унікальним первинним угрупованням, який можна розглядати як еталон, в якому збереглися аборигенні і рідкісні для цього регіону Карпат види трав'яних багаторічників.

На загал наші дослідження не підтвердили висновку про зростання видового різноманіття і стабільності угруповань на шляху до клімаксу [ODUM, 1971; TILMAN, DOWNING, 1994]. Абсолютизація цього правила може стати причиною теоретично обґрунтованих помилок.

Зрозуміло, що результати вони не можуть охопити всі сторони інвазійних процесів на території Карпат. Наші маршрутні дослідження і спостереження на постійних пробних площах тривають. В найближчій перспективі ми плануємо завершити аналогічний популяційний аналіз деградованих в минулому пасторальних угруповань альпійського поясу. Вірогідно, що порівняння цих результатів дозволить більш об'єктивно позиціонувати наслідки демутаційних змін в рядах відновлення первинної рослинності Карпат.

### Висновки

Інвазія і формування в рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum* популяції *Vaccinium myrtillus*, супроводжується посиленням деградації його видового складу. Цей процес викликають *Turdus pilaris*, які є головними розповсюджувачами

насіння *Vaccinium myrtillus*.

Розташування рослинного угруповання в суцільних заростах *Pinus mugo*, зменшує негативні наслідки від інвазії сюди вторинних видів і сприяє подальшому збереженню життєздатності більшості аборигенних популяцій.

Проведені дослідження дозволяють зробити висновок, що склад рослинного угруповання *Ulmarietum centaureosum* є вкрай вразливими до порушення ізоляції при демутаціях і інвазії сюди вторинних видів. Дослідження підтвердили теоретичні припущення Мак-Артура і Вілсона, згідно до яких активізація інвазійних процесів зменшує ймовірність збереження аборигенних видів. Саме це являє реальну загрозу подальшої деградації аборигенних популяцій в складі первинних екосистем.

Дослідження видового різноманіття первинних рослинних угруповань є основою для розробки рекомендацій з збереження біорізноманіття на природоохоронних територіях Карпат.

Нинішній видовий склад *Ulmarietum centaureosum* сформувався в результаті складних внутрішніх (ценотичних) і зовнішніх до угруповання процесів. Незважаючи на вторинні сукцесії на оточуючих субальпійських луках, саме ізоляція забезпечує подальше збереження унікального видового складу в рослинному угрупованні *Ulmarietum centaureosum*.

#### References

- CENOPOPULATION of plants (basic concepts and structure) (1976). Uranov A.A., Serebryakova T.Y. (Ed). Moscow: Nauka, 216 p. (in Russian)
- FALIŃSKA K. (2002). *Przewodnik do badań biologii populacji roślin*. Warszawa: PWN, 588 p.
- MACARTHUR R.H., WILSON E.O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press, 203 p.
- MALINOVSKY K.A. (1980) *Vegetation of the highlands of the Ukrainian Carpathians*. Kiev: Naukova Dumka, 280 p. (in Ukrainian)
- MALINOVSKY K.A. (1986). Population biology of plants: its goals, objectives and methods. *Ukr. Bot. J.*, **50** (2): 5–12. (in Ukrainian)
- MALYNOVSKYY K.A., RABOTNOV T.A. (1974). *Study of meadow biogeocenoses*. In: Program and method of biogeocenological research. Moscow: Nauka, 318–331. (in Russian)
- MALINOVSKY K.A., KOLISCHUK V.G., ZHILYAEV G.G., KHARAMBURA Y.I., ZUBENKO A.A., TSARIK Y.V., KLIMISHIN A.S., PASHUK K.T., KORZHINSKY Y.V., RUDYSHIN M.P., SERGIENKO M.I. (1984). *Digression of the biogeocenotic cover at the contact of the forest and subalpine belts in Chornohora*. Kiev: Naukova Dumka, 208 p. (in Ukrainian)
- MALYNOVSKY K.A., TSARYK Y.V., ZHILYAYEV G.G. (1988). About the boundaries of natural plant populations. *J. Gen. Biol.*, **49** (1): 5–12. (in Russian)
- ODUM E.P. (1971). *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: W.B. Saunders Co., 574 p.
- SMIRNOVA O.V. (1987). *The structure of grass cover of deciduous forests*. Moscow: Nauka, 208 p. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1950a). *Issues of studying the composition of populations for the purposes of phytocenology*. In: Problems of Botany. Moscow: Nauka, 465–483. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1950b). *Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenosis*. In: Geobotany, **3**. Moscow, Leningrad: AN SSSR, 7–204. (in Russian)
- RABOTNOV T.A. (1960). *Methods for determining the age and life span of herbaceous plants*. In: Field Geobotany, **2**, Moscow, Leningrad: AN SSSR, 249–278. (in Russian)
- RYSIN L.P., KAZANTSEVA T.N. (1975). Method of coenopopulation analysis in geobotanical studies. *Bot. J.*, **60** (2): 199–207 (in Russian)
- TILMAN D., DOWNING J (1994). Biodiversity and Stability in Grasslands. *Nature*, **367** (6461): 363–365. doi: 10.1038/367363a0
- URANOV A.A. (1960). The life status of the species in the plant community. *Byul. MOIP, Dep. byol.*, **67** (3): 77–92. (in Russian)
- URANOV A.A. (1973). *Large life cycle and age range of cenopopulations of flowering plants*. In: Abstracts of the report of the fifth delegate congress of the All-Union Botanical Society. Kiev: Naukova. dumka. 217–219. (in Ukrainian)
- URANOV A.A., SMIRNOVA O.V. (1969). Classification and main features of the development of populations of perennial plants. *Byul. MOIP. Dep.biol.*, **74** (1): 119–134. (in Russian)

- ZHILYAYEV G.G. (1984). Coenopopulations of components of the *Ulmarietum centaureosum* block in the Carpathians. *Bot. J.*, **70** (3): 378–383. (in Russian)
- ZHILYAYEV G.G. (1986). Populations of the autotrophic block *Ulmarietum centaureosum* in the Carpathians. *Ukr. Bot. J.*, **43** (6): 39–42. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2005a). *Viability of populations of plants*. Lvov: DPM NANU, 304 p. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2005b). Identification of vitality levels in the ontomorphogenesis of herbal perennials. *Ukr. Bot. J.*, **62** (5): 687–698. (in Ukrainian)
- ZHILYAYEV G.G. (2015). Changes in the Population Structure of *Homogyne alpina* (L.) Cass. (*Asteraceae*) on Carpathian Subalpine Meadows during the Demutation of Plant Communities. *Contemporary Problems of Ecology*, **8** (6): 715–721. doi: 10.1134/S1995425515060165
- ZHILYAYEV G.G. (2018). Vitalitative differentiation as a prerequisite for the polyalternativeness of development in natural populations *Homogyne alpina* (*Asteraceae*) of Chernogora (Carpathians). *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (3): 227–239. doi: 10.14255/2308-9628/18.143/3
- ZHILYAYEV G.G., TSARYK Y.V. (1993). Structural and functional organization of phytocenoses of the Carpathians. In: *Structure of high-mountainous phytocenoses of the Ukrainian Carpathians*. Kiev: Nauk. dumka, 39–49. (in Ukrainian)
- ZLOBYN YU.A. (1989). Theory and practice of assessing the vital composition of plant coenopopulations. *Bot. J.*, **74** (6): 769–784. (in Russian)