

DOI: <https://doi.org/10.36885/nzdpm.2023.39.67-76>

УДК 581.526:581.524

Кияк В.Г.

ВЗАЄМОВПЛИВ І СПРЯЖЕНІСТЬ МІЖ ПОПУЛЯЦІЯМИ АЛЬПІЙСЬКИХ ФІТОЦЕНОЗІВ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Подано результати досліджень асоційованості і взаємовпливу між популяціями видів рослин найбільш поширених альпійських фітоценозів Українських Карпат. Об'єктами досліджень були: *Calamagrostis villosa*, *Campylopus alpina*, *Carex curvula*, *C. sempervirens*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca airoides*, *Helictotrichon versicolor*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Juncus trifidus*, *Leontodon croceus*, *Ligusticum mutellina*, *Loiseleuria procumbens*, *Nardus stricta*, *Potentilla aurea*, *Rhododendron myrtifolium*, *Sesleria coerulea*, *Soldanella hungarica*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*. Досліджено типові альпійські угруповання, що розташовані на найвищому гірському хребті Українських Карпат – Чорногорі в діапазоні висот від 1750 м н.р.м. до вершин понад 2000 м. Застосовано спосіб вивчення взаємовідносин на основі визначення спряженого трапляння і асоційованості у взаємному розташуванні видів. Навколо особин діючого виду обліковували особини усіх сусідів. Отримані дані порівнювали зі щільністю популяцій цих видів в контурах площі досліджуваних фітоценозів. За нейтральної взаємодії між видами, відсоткове співвідношення особин популяцій, встановлене за сусідством, повинно відповідати їх відсотковому співвідношенню, встановленому за середньою щільністю у фітоценозі. Суттєві відхилення свідчать про взаємовплив або асоційованість між видами. Виявлено наявність активного взаємовпливу між більшістю видів рослин альпійського поясу. Домінанти альпійських фітоценозів виявляють нейтральний або слабо виражений характер взаємодії між собою. Асектаторні види є менш конкурентоздатними, проте більш пластичними у освоєнні вільних екологічних ніш. Між домінантами і асектаторами часто виявляється негативна взаємодія. Характер стосунків між одними й тими ж видами може змінюватися у різних ценозах. Наявність видів рослин, котрі є позитивними сусідами, у значній мірі створюють передумови для колонізації площ. Для відновлення фітоценозів альпійського поясу, на яких дерновий покрив зазнав порушення, у травосумішах доцільно використовувати окрім домінантів, зокрема, *Helictotrichon versicolor*, який успішно освоює незадерновані ділянки і має позитивний зв'язок з багатьма видами.

Ключові слова: взаємовплив між рослинами, популяції, високогір'я Карпат.

Вивчення взаємного розташування популяцій у фітоценозах дає можливість виявити взаємостосунки між ними. У поглибленому вивченні взаємодій між видами полягають перспективи пізнання і розкриття природи явищ і процесів, що відбуваються у екосистемах (Дідух, 1998). Проте такі дослідження проводяться здебільшого у спрощених лабораторних і експериментальних умовах (Falińska, 2002), агрофітоценозах (Wettberg, Weiner, 2004), або мають надто загальний характер (Begon, 1997). Особливо проблематичною є кількісна оцінка взаємин між видами рослин у природних умовах. Це пов'язане з багатьма об'єктивними причинами, як от: значна відмінність величини горизонтальних і вертикальних проекцій у видів рослин різних життєвих форм і на різних вікових стадіях; неоднорідність напруженості фітогенного поля в контурах особин; відсутність чітких меж їхніх фітогенних полів; певна умовність розмежування особин у вегетативно рухливих видів і неявнополіцентричних біоморф; висока сезонна динамічність різних видів; складна конфігурація кореневих систем тощо. Водночас, якомога повніше виявлення стосунків між видами є істотним атрибутом екологічних досліджень, спрямованих на розкриття механізмів і закономірностей формування й

функціонування популяцій і фітоценозів загалом, і популяцій рідкісних видів, зокрема (Злобин, Скляр, Клименко, 2013; Кияк, 2007, 2008, 2013; Fischer, 1998).

Взаємодія між видами належить до одного з головних механізмів підтримки видового різноманіття у природних фітоценозах (Chesson, 2000). Позитивна взаємодія між видами сприяє збереженню біорізноманіття, зокрема, в альпійських фітоценозах в умовах кліматичних змін (Cavieres et al., 2014). Прикметно, що позитивні взаємодії між альпійськими видами рослин посилюються зі стесом (Callaway et al., 2002; He, 2013). Баланс між позитивною взаємодією і конкуренцією визначає співвідношення між фітомасою і щільністю особин у популяціях (Chu et al., 2008).

Одним із способів вивчення взаємовідносин є визначення спряженого трапляння і асоційованості у взаємному розташуванні видів. Загальним недоліком більшості методів з визначення асоційованості між видами на основі пробних ділянок і безділянкових методів є те, що облік часто проводиться на надто великих відстанях між рослинами, на яких взаємодія між ними відсутня або вона незначна.

Попередніми нашими дослідженнями встановлено деяку специфіку взаємовпливу і асоційованості між популяціями рослин в умовах високогір'я Карпат, яка полягає, насамперед, у вищій стабільності характеру цих зв'язків, порівняно з лучними угрупованнями в рівнинних умовах (Куркин, 1998; Работнов, 1992).

З'ясування способів відновлення рослинного покриву високогір'я має істотне прикладне значення. Адже дернинний покрив тут особливо вразливий, зокрема в альпійському поясі на висотах понад 1750-1800 м. н. р. м., де порушені ділянки відновлюються повільно – десятиліттями (Кууак, 2004). Очевидно, відомості про взаємовідносини між видами альпійських фітоценозів можуть бути застосовані під час їхньої реставрації.

Метою цієї статті є підсумувати результати досліджень асоційованості і взаємовпливу між популяціями видів рослин фітоценотичного ядра найбільш поширених альпійських угруповань Українських Карпат.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктами досліджень взаємовпливу і асоційованості були ценопопуляції широко розповсюджених у високогір'ї видів: *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmelin, *Campanula alpina* Jacq., *Carex curvula* All., *C. sempervirens* Vill., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Festuca airoides* Lam., *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilger, *Hieracium alpinum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Juncus trifidus* L., *Leontodon croceus* Haenke, *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Nardus stricta* L., *Potentilla aurea* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Sesleria coeruleans* Friv., *Soldanella hungarica* Simonk., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.

Досліджено типові альпійські фітоценози Українських Карпат: зігнутоосочники, трироздільноситничники, лохинники, рододендронники і сеслерієвники, що розташовані на найвищому гірському хребті Українських Карпат – Чорногорі в діапазоні висот від 1750 м н.р.м. до вершин понад 2000 м.

Конкретними дослідними фітоценозами були: *Juncetum cetrario-myrtillosum* г. Пожижевська, 1770 м, пн., *Uliginetum cetrariosum* г. Пожижевська, 1800 м, сх.; *Rhodoretum calamagrostiosum* г. Пожижевська, 1750 м, сх.; і *Seslerietum caricetofestucosum*, г. Ребра, 1950 м, пд. і *Curvuletum cetrariosum* на г. Бербенеска, 1970 м, зх.

Перший етап досліджень полягав у тому, що навколо особин діючого виду в радіусі горизонтальної проекції найбільших особин (5-15 см) обліковували особини усіх сусідів, центр горизонтальних проекцій котрих був у межах таких відстаней.

Встановлення кількісних показників взаємовпливу чи асоційованості між видами у повному діапазоні зв'язків: позитивних-нейтральних-негативних потребує великої вибірки (Кияк, 1993). Повторність обліку була такою, щоб подальше її збільшення суттєво не впливало на відсоткове співвідношення частоти трапляння підлеглих видів у сусідстві з діючим видом.

Під час визначення взаємодії між рослинами важливо враховувати їхню щільність (Zhang, 2020). Відзначено, що найбільш позитивна взаємодія переважно притаманна за проміжної щільності видів-сусідів. Отримані дані порівнювали зі щільністю ценопопуляцій цих видів в контурах площ досліджуваних фітоценозів. Виходили з того, що щільність популяцій у фітоценозі – величина стала, яка не залежить від розміру облікових ділянок. Якщо припустити, що види не взаємодіють (або взаємодіють нейтрально), то в результаті їх обліку на ділянках малих розмірів, у центрі яких розміщені особини діючого виду, отримаємо ту ж щільність підлеглих видів, яка притаманна для даного фітоценозу. Отже, при нейтральній взаємодії між видами, відсоткове співвідношення особин ценопопуляцій, встановлене за сусідством, повинно відповідати їх відсотковому співвідношенню, встановленому за середньою щільністю у фітоценозі. Суттєві відхилення свідчать про активний взаємовплив або асоційованість між видами. Багаторазові різниці співвідношень свідчили про значно виражений позитивний або негативний взаємовплив чи асоційованість. Позитивний вплив діючого виду на підлеглий (знак «+») засвідчує переважання відсоткової участі підлеглого виду, встановленої за сусідством з діючим видом, над його відсотковою участю, встановленою за щільністю у фітоценозі. За негативного впливу (знак «-») спостерігається обернене співвідношення. Наявність знаків «+» і «-» при зміні підлеглості видів свідчить про двозначність або односторонність впливу. У неоднорідних едафотобах констатували лише асоційованість між видами, а не взаємовплив між ними.

Під час обліку враховували вікові стани і життєвість особин діючого виду, а у випадку чіткої їх диференціації – також і у підлеглих видів. Повніший спектр стосунків отримано на постійних картованих ділянках під час багаторічних обліків таких сусідств на мічених особинах з урахуванням їхнього онтогенетичного розвитку. Таким чином було вивчено динаміку цих стосунків, а внаслідок порівняльних досліджень популяцій з різних оселищ – встановлено міру постійності стосунків видів у різних фітоценотичних умовах.

Результати досліджень

У рододендроннику кунічиному позитивний зв'язок відзначається у *Nardus stricta* з *Vaccinium uliginosum*; *Ligusticum mutellina* з *Rhododendron myrtifolium* і з *Vaccinium uliginosum* (табл. 1). Виразний негативний вплив спостерігається між багатьма видами: *Leontodon croceus* і *Nardus stricta*, *Calamagrostis villosa* і *Ligusticum mutellina*, *Potentilla aurea*, *Homogyne alpina*, *Leontodon croceus*; *Deschampsia cespitosa* і *Vaccinium myrtillus*, *Soldanella hungarica*, *Homogyne alpina* та ін. Односторонній негативний вплив спричиняє *Nardus stricta* і *Ligusticum mutellina* на *Soldanella hungarica*. Нейтральний характер взаємодії спостерігається у *Vaccinium myrtillus* з *Nardus stricta* і *Leontodon croceus*; у *Leontodon croceus* з *Deschampsia cespitosa*.

Таблиця 1

Трапляння і взаємодія між ценопопуляціями у рододендроннику кунічиному

Підлеглий вид	Діючий вид					
	<i>Rhododendron myrtifolium</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Soldanella hungarica</i>	<i>Nardus stricta</i>	<i>Leontodon croceus</i>
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	-	33/25 +	35/26 +	37/25 +	31/24 +	58/24 +
<i>Vaccinium uliginosum</i>	15/12 0+	-	12/10 +0	17/10 +	27/10 +	13/10 +
<i>Vaccinium myrtillus</i>	14/14 0	13/12 0	-	19/11 +	13/12 0	13/11 +0
<i>Soldanella hungarica</i>	5/9 -	7/8 0	6/8 -0	-	3/7 -	3/7 -
<i>Nardus stricta</i>	5/6 0	7/5 +	5/5 0	5/5 0	-	0/4 -
<i>Leontodon croceus</i>	4/3 0	2/3 -0	3/3 0	2/3 0	0/3 -	-
<i>Ligusticum mutellina</i>	10/5 +	8/4 +	5/4 0+	6/4 +	4/4 0	3/4 0
<i>Homogyne alpina</i>	9/10 0	1/9 -	8/9 0	2/9 -	1/8 -	0/8 -
<i>Potentilla aurea</i>	11/10 0	12/9 +	6/9 -	6/8 -	3/8 -	6/8 -
<i>Calamagrostis villosa</i>	16/25 -	8/21 -	14/21 -	6/20 -	13/20 -	0/20 -
<i>Deschampsia cespitosa</i>	4/6 0-	3/5 -	2/5 -	0/5 -	3/4 -0	1/4 -

Підлеглий вид	Діючий вид				
	<i>Ligusticum mutellina</i>	<i>Homogyne alpina</i>	<i>Potentilla aurea</i>	<i>Calamagrostis villosa</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	48/24 +	55/25 +	42/25 +	46/29 +	43/24 +
<i>Vaccinium uliginosum</i>	18/10 +	2/10 -	18/10 +	9/11 -	13/10 +
<i>Vaccinium myrtillus</i>	9/12 -	25/12 +	11/12 0	17/14 +	8/12 -
<i>Soldanella hungarica</i>	4/7 -	4/8 -	9/8 0	5/8 -	0/7 -
<i>Nardus stricta</i>	3/4 -0	4/4 0	1/4 -	6/5 0	8/4 +
<i>Leontodon croceus</i>	1/3 -	0/3 -	2/3 -	0/3 -	3/3 0
<i>Ligusticum mutellina</i>	-	0/4 -	3/4 -0	2/5 -	3/4 -0
<i>Homogyne alpina</i>	1/8 -	-	1/9 -	2/10 -	0/8 -
<i>Potentilla aurea</i>	3/8 -	4/9 -	-	4/10 -	7/8 0
<i>Calamagrostis villosa</i>	7/20 -	4/20 -	7/20 -	-	8/20 -
<i>Deschampsia cespitosa</i>	1/4 -	0/5 -	3/5 -	2/5 -	-

Примітки: у таблицях 1-5 над рискою – трапляння підлеглого виду за сусідством, у %; під рискою – трапляння підлеглого виду за щільністю, у %. Характер взаємодії визначає знак «+», «-» або «0».

У трироздільноситничнику цетрарієво-чорничному взаємонегазивний вплив виявлено у *Hieracium alpinum* і *Homogyne alpina* з *Festuca airoides* і *Vaccinium uliginosum* (табл. 2).

У лохиннику цетрарієвому яскраво виражений позитивний вплив на *Vaccinium uliginosum* виявляє *Cetraria islandica*. У фітоценозах верхньої частини альпійського поясу з плитким сніговим покривом взимку *Vaccinium uliginosum* без *Cetraria islandica* не трапляється. Серед вивчених фітоценозів лише у рододендроннику куничниковому *Vaccinium uliginosum* росте без сусідства з цетрарією ісландською. Це пояснюється тим, що глибокий сніг забезпечує тут успішне перезимовування *V. uliginosum*. У лохиннику, як і в угрупованні трироздільноситничника цетрарієво-чорничного, відзначається негативна взаємодія між *Hieracium alpinum* і *Vaccinium uliginosum*, взаємно позитивна – між *Vaccinium vitis-idaea* і *V. myrtillus*, а між *V. vitis-idaea* і *V. uliginosum* – двозначна (табл. 3).

Між *Hieracium alpinum* і *Festuca airoides* у різних фітоценозах спостерігається різний тип зв'язку: у лохиннику цетрарієвому він нейтральний, у зігнутоосочнику цетрарієвому – двозначний, а в трироздільноситничнику цетрарієво-чорничному – взаємно негативний.

Таблиця 2

Трапляння і взаємодія між ценопопуляціями у трироздільноситничнику цетрарієво-чорничному

Підлеглий вид	Діючий вид						
	<i>Juncus trifidus</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Festuca airoides</i>	<i>Hieracium alpinum</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Homogyne alpina</i>
<i>Juncus trifidus</i>	-	37/32 +	36/26 +	37/32 +	45/27 +	45/25 +	31/25 +
<i>Vaccinium myrtillus</i>	39/33 +	-	36/28 +	44/34 +	34/29 +	23/26 -	36/27 +
<i>Festuca airoides</i>	11/10 0	11/10 0	-	4/10 -	6/8 -	9/8 0	0/8 -
<i>Hieracium alpinum</i>	24/32 -	29/33 -	9/26 -	-	7/27 -	0/25 -	19/25 -
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	19/14 +	17/14 +	11/11 0	11/14 -	-	23/11 +	14/11 +
<i>Vaccinium uliginosum</i>	5/5 0	3/4 0-	6/4 +	0/4 -	4/4 0	-	0/4 -
<i>Homogyne alpina</i>	2/6 -	3/7 -	0/5 -	4/6 -0	4/5 0	0/5 -	-

Таблиця 3

Трапляння і взаємодія між ценопопуляціями у лохиннику цетрарієвому

Підлеглий вид	Діючий вид				
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	<i>Festuca airoides</i>	<i>Hieracium alpinum</i>
<i>Vaccinium uliginosum</i>	-	67/62 0	55/58 0	56/60 0	47/54 -
<i>Vaccinium myrtillus</i>	48/36 +	-	29/20 +	22/21 0	19/20 0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	26/22 0+	17/13 +	-	15/12 +0	21/11 +
<i>Festuca airoides</i>	18/29 -	12/18 -	10/15 -	-	13/15 0
<i>Hieracium alpinum</i>	8/13 -	4/7 -	6/7 0	7/7 0	-

Серед ценозоутворюючих популяцій зігнутоосочника цетрарієвого позитивний взаємовплив відзначено у *Juncus trifidus* з *Hieracium alpinum*, *Campanula alpina* і *Loiseleuria procumbens*; *Campanula alpina* з *Loiseleuria procumbens*.

Негативний зв'язок притаманний у *Festuca airoides* з *Juncus trifidus*, *Campanula alpina* і *Loiseleuria procumbens*; *Hieracium alpinum* з *Campanula alpina*. Двозначний вплив спостерігається між *Hieracium alpinum* і *Loiseleuria procumbens* (табл. 4).

У сеслерієвнику осоково-кострицевому позитивний взаємовплив спостерігається у *Homogyne alpina* з *Carex sempervirens* і *Helictotrichon versicolor*. Слід відзначити сприятливий вплив *Deschampsia cespitosa* на *Homogyne alpina*, у сусідстві з яким підбілик альпійський досягає високої життєвості й щільності. На противагу цьому угрупованню, у рододендроннику куничниковому між тими ж видами – негативна кореляція. Таким чином, характер взаємовідносин між видами може змінюватися в різних ценозах.

У цьому фітоценозі відзначено різкий негативний взаємовплив між *Carex sempervirens* і *Helictotrichon versicolor* (табл. 5). Особини цих видів не трапляються ближче, ніж на відстані 4 см.

У сеслерієвнику осоково-кострицевому ценопопуляція *Festuca airoides* низької життєвості, й, незважаючи на високу чисельність, вона не має значного едифікаторного значення в угрупованні. Тут немає суцільних і щільних локусів цього щільнодернинного виду. Серед *Festuca airoides* рясно трапляються *Homogyne alpina* і *Helictotrichon versicolor*.

Таблиця 4

Трапляння і взаємодія між ценопопуляціями у зігнутоосочнику цетрарієвому

Підлеглий вид	Діючий вид					
	<i>Carex curvula</i>	<i>Festuca airoides</i>	<i>Hieracium alpinum</i>	<i>Juncus trifidus</i>	<i>Loiseleuria procumbens</i>	<i>Campanula alpina</i>
<i>Carex curvula</i>	-	70/56 0+	47/38 +	24/38 -	33/40 -	34/35 0
<i>Festuca airoides</i>	60/58 0	-	39/40 0	17/40 -	10/42 -	5/37 -
<i>Hieracium alpinum</i>	17/12 +	24/13 +	-	32/9 +	15/9 +	0/8 -
<i>Juncus trifidus</i>	2/11 -	6/12 -	13/8 +	-	35/8 +	13/8 +
<i>Loiseleuria procumbens</i>	19/19 0	0/19 -	1/13 -	24/13 +	-	48/12 +
<i>Campanula alpina</i>	2/1 +	0/1 -	0/1 -	3/1 +	7/1 +	-

Отримані результати свідчать про наявність активного взаємовпливу між більшістю видів рослин альпійського поясу.

Найбільш характерним індикаторним видом напруженості конкурентних відносин рослин у досліджених угрупованнях, що індикує наявність вільних еконіш і, тим самим, виявляє виробленість фітоценозів, є *Helictotrichon versicolor*. Для нього притаманна здатність швидко реагувати на зміну умов середовища – вселятися за наявності вільної ніші або, навпаки, випадати за посилення конкуренції з боку інших видів. У стабільних первинних альпійських фітоценозах *H. versicolor* виявляє високу

динамічність на ділянках мікропорушень, які періодично і достатньо регулярно виникають під час стохастичних змін природного чи антропогенного походження в усіх угрупованнях. На таких ділянках, де порушена зімкнутість дернового покриву і послаблена конкуренція, а також у сусідстві з ділянками ущільненого ґрунту (внаслідок виотптування), особини розвиваються пришвидшено у прегенеративних вікових станах, а відтак рясно цвітуть і плодоносять. Таким чином, цей вид можна зачислити до представника рудеральної стратегії. З цього огляду, *H. versicolor* варто використовувати для залуження території альпійського поясу, на яких дерновий покрив зазнав ушкодження і порушення.

Таблиця 5

Трапляння і взаємодія між ценопопуляціями у сеслерієвнику осоково-злаковому

Підлеглий вид	Діючий вид					
	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Carex sempervirens</i>	<i>Homogyne alpina</i>	<i>Helictotrichon versicolor</i>	<i>Soldanella hungarica</i>	<i>Festuca airoides</i>
<i>Deschampsia cespitosa</i>	-	0/2 -	3/2 0+	0/2 -	2/2 0	6/11 -
<i>Carex sempervirens</i>	3/5 -	-	26/5 +	0/5 -	19/5 +	31/34 -0
<i>Homogyne alpina</i>	61/3 +	29/3 +	-	21/3 +	10/3 +	16/19 -0
<i>Helictotrichon versicolor</i>	5/4 0	0/4 -	25/4 +	-	15/4 +	43/30 +
<i>Soldanella hungarica</i>	18/1 +	9/1 +	2/1 +	3/1 +	-	4/6 -
<i>Festuca airoides</i>	13/87 -	62/90 -	44/88 -	76/89 -	54/86 -	-

Передумовою успішних заходів з активного відновлення рослинного покриву у високогір'ї є, зокрема, встановлення позитивних і нейтральних видів-сусідів, що потрібно враховувати під час реставрації екосистем альпійського поясу Карпат. Відновлення рослинності на високих висотах є проблематичним внаслідок суворих умов навколишнього середовища та короткого періоду вегетації (Urbanska, 1997), а види з менших гіпсометричних рівнів тут не приживаються. Очевидно, для залуження слід застосовувати насіння головних ценозоутворюючих видів досліджених фітоценозів: *Carex curvula*, *Festuca airoides*, *Juncus trifidus*, *Sesleria coeruleans*, які формують щільнодернинний покрив і взаємодіють нейтрально.

Домінанти і головні ценозоутворюючі види альпійських фітоценозів, зокрема такі, як: *Carex curvula*, *Festuca airoides*, *Hieracium alpinum*, *Juncus trifidus*, *Sesleria coeruleans*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* за своєю конкурентоздатністю здебільшого подібні. Про це свідчить також характер їхнього взаємного розташування. Особини більшості їх ценопопуляцій ростуть у безпосередньому сусідстві й навіть тісному контакті, виявляють нейтральний або слабо виражений характер взаємодії.

Асектаторні види з меншою ценозоутворюючою здатністю, які однак належать до фітоценотичного ядра фітоценозів, – *Homogyne alpina*, *Potentilla aurea*, *Soldanella hungarica*, є менш конкурентоздатними, проте більш пластичними у освоєнні вільних екологічних ніш. Результати досліджень виявляють, що чим мозаїчніші умови едафотопу у ценозі, тим вища щільність цієї групи асектаторних видів, наприклад, у трироздільноситничнику цетрарієво-чорничному і сеслерієвнику осоково-злаковому. Між домінантами і асектаторами невисокої щільності часто виявляється негативна взаємодія.

Представники щільнодернинних видів механічно перешкоджають проникненню діаспор на зайняту ними площу. Особливо помітну механічну дію виявляють *Carex curvula* і *Juncus trifidus*. Серед них, зокрема, не трапляється малоконкурентний *Helictotrichon versicolor*. На покритій цими видами площі значно знижена щільність інших видів. Щільні дернини перешкоджають проникненню у ґрунт насіння, нормальному розвитку підросту та вегетативному розростанню видів.

Серед старих генеративних і субсенільних особин *Juncus trifidus* щільність і життєвість особин інших видів найнижча. Припускається наявність активних виділень (продуктів змивання або розкладу) старими особинами.

Щільнодернинні *Nardus stricta* і *Deschampsia cespitosa* формують щільний травостій і створюють значне затінення, внаслідок чого навколо їхніх особин створюється зона з пониженою щільністю видів. У *D. cespitosa* зона навколо його особин, так зване «кільце», має, окрім цього, токсичні властивості (Динамика..., 1985). Однак кільця чітко виражені лише за високого затінення, яке створюють потужні, здебільшого генеративні особини *Nardus stricta* і *Deschampsia cespitosa*. Навколо молодих і старих малопотужних особин кільця виражені нечітко або відсутні.

Різкий негативний вплив на інші види виявляють субсенільні й сенільні особини *Carex sempervirens*, навколо яких формуються кільця, шириною 2-3 см, які позбавлені інших видів. Це є наслідком не високого затінення, яке тут незначне, а, очевидно, впливом активних виділень або продуктів розкладу.

Висновки

Більшість видів рослин альпійських фітоценозів Українських Карпат активно взаємодіють між собою.

Домінанти альпійських фітоценозів виявляють здебільшого нейтральний або слабо виражений характер взаємних відносин. Між домінантами та асектаторами часто притаманна негативна взаємодія.

Характер стосунків між одними й тими ж видами може змінюватися у різних ценозах.

Наявність, чисельність і популяційна структура видів рослин, котрі є позитивними сусідами, у значній мірі створюють передумови для колонізації і визначають потенційний діапазон чисельності (щільності, життєвості) їхніх ценопопуляцій.

Отримані результати мають прикладне значення. Під час заходів з відновлення рослинного покриву, репатріації популяцій, підтримання або відновлення їхньої життєздатності важливо враховувати наявність і розташування позитивних видів-сусідів у ценозах. Для відновлення фітоценозів альпійського поясу, на яких дернинний покрив зазнав порушення, у травосумішах доцільно використовувати окрім домінантів, *Helictotrichon versicolor*, який успішно освоює незадерновані ділянки і має позитивний зв'язок з багатьма видами.

Динамика ценопопуляцій растений. 1985. М. : Наука. 207 с.

Дідух Я.П. 1998. Популяційна екологія. К. : Фітосоціоцентр. 192 с.

Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. 2013. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга. 49 с.

Кияк В.Г. 1993. Метод визначення взаємовпливу та асоційованості між видами. Укр. ботан. журн. Т. 50 № 1. С. 37–40.

- Кияк В.Г. 2007. Особливості сусідства, асоційованості та взаємовпливу між популяціями рідкісних видів рослин у високогір'ї Карпат. *Наукові записки Державного природознавчого музею*. Вип. 23. С. 31–42.
- 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.
- Куркин К.А. 1998. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы. *Экология*. № 6. С. 419–423.
- Работнов Т.А. 1992. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах. *Бюл. Моск. о-ва испытат. природы*. Отд. биол. Т. 97. Вып. 2. С. 104–110.
- Begon M. 1997. *Populationsoekologie*. Heidelberg, Berlin, Oxford : Spektrum, Akad. Verl. 367 s.
- Callaway R. M., R W Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze, B. J Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*. Vol. 417. P. 844–848.
- Cavieres L.A., Brooker R.W., Butterfield B.J., Cook B.J., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Pugnaire F.I., Schöb C., Xiao S., Anthelme F., Björk R.G., Dickinson K.J.M., Cranston B.H., Gavilán R., Gutiérrez-Girón A., Kanka R., Maalouf J.-P., Mark A.F., Noroozi J., Parajuli R., Phoenix G.K., Reid A.M., Ridenour W.M., Rixen C., Wipf S., Zhao L., Escudero A., Zaitchik B.F., Lingua E., Aschehoug E.T., Callaway R.M. 2014. Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecol. Lett.* Vol. 17. P. 193–202.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol. 31. P. 343–366.
- Chu C.-J., Maestre F.T., Xiao S., Weiner J., Wang Y., Duan Z., Wang G. 2008. Balance between facilitation and resource competition determines biomass–density relationships in plant populations. *Ecol. Lett.* Vol. 11. P. 1189–1197.
- Falińska K. 2002. *Przewodnik do badań biologii populacji roślin*. Warszawa : Wyd-wo Naukowe PWN. 579 s.
- Fischer M. 1998. Über die Ursachen der Gefährdung lokaler Pflanzenpopulationen. *Bauhinia*. Vol. 12 (1/2). S. 9–21.
- He Q., Bertness M.D. & Altieri A.H. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecol. Lett.* Vol. 16. P. 695–706.
- Kyyak V. 2004. Dispersal of Plants in Remote Arctic-Alpine Habitats. Modes and Time-Scales for Colonization. In: S.Skreslet (ed.), *Jan Mayen Island in Scientific Focus*. Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherland. P. 195–206.
- Urbanska K.M. 1997. Restoration ecology research above the timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run. *Biodiversity and Conservation*. No 6. P. 1655–1670.
- Wettberg E.J., Weiner J. 2004. Effects of distance to crop rows and to conspecific neighbours on the size of *Brassica napus* and *Veronica persica* weeds. *Basic Appl. Ecol.* No 5. S. 35–41.
- Zhang R., Tielbörger K. 2020. Density-dependence tips the change of plant–plant interactions under environmental stress. *Nat Commun.* Vol. 11., 2532. P. 77–89.

Kyyak V.H.

Mutual influence and conjugation between populations of alpine phytocoenoses in the Ukrainian Carpathians

The results of studies of association and mutual influence between populations of plant species of the most common alpine phytocenoses in the Ukrainian Carpathians are shown in this work. Considering objects of the research such species have been taken into account: Calamagrostis villosa, Campanula alpina, Carex curvula, C. sempervirens, Deschampsia cespitosa, Festuca airoides, Helictotrichon versicolor, Hieracium alpinum, Homogyne alpina, Juncus trifidus, Leontodon croceus, Ligusticum mutellina, Loiseleuria procumbens, Nardus stricta, Potentilla aurea, Rhododendron myrtifolium, Sesleria coerulea, Soldanella hungarica, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, V. vitisidaea. Typical alpine groups, which are located in the highest mountain range of the Ukrainian Carpathians - Chornohora in the range of altitude from 1750 m above sea level to peaks over 2000 m, have been researched in this work. The method of studying interactions based on the definition of conjugate occurrence and association in the mutual arrangement of species is applied. All neighboring individuals have been counted around individuals of the active species. The obtained data has been compared with the population density of these species in the contours of the studied phytocenosis area. If neutral interactions between species is considered, then the percentage ratio of individuals in populations, established by the neighborhood, should correspond to their percentage the ratio established by the average density in the phytocenosis. Significant deviations indicate mutual influence or association between species. The existence of active interaction between most plant species of the alpine zone was found. Dominants of alpine phytocenosis express neutral or weak interaction among themselves. Asectatory species are less competitive, but more flexible in terms of occupying free ecological niches. A negative interaction is often found between dominants and asectators. The nature of the interaction between the same species can vary in different coenoses. In most cases the presence of plant species, which are considered as positive neighbors, creates prerequisites for colonization of areas. In addition to dominants, it is advisable to use Helictotrichon versicolor in particular, which successfully occupies unsown areas and has a positive interaction with many plant species, in order to restore phytocenoses of the alpine belt, where the turf cover has been disturbed.

Key words: mutual influence between plants, populations, highlands of the Carpathians