

УДК 581.526:581.524

В.Г. Кияк

ОСОБЛИВОСТІ СУСІДСТВА, АСОЦІЙОВАНОСТІ І ВЗАЄМВПЛИВУ МІЖ ПОПУЛЯЦІЯМИ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН У ВИСОКОГІР'Ї КАРПАТ

Кияк В.Г. Особенности соседства, ассоциированности и взаимовлияния между популяциями редкостных видов растений в высокогорье Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2007. – Вып. 23. – С. 31-42.

На примере 16 редкостных видов показано весомое значение для жизнеспособности малых популяций факторов взаимовлияния соседствующих популяций других видов, микроклимата и собственного фитогенного поля. Раскрыты особенности структуры и динамики популяций с учетом взаимодействий между видами. Установлено, что роль взаимовлияния между растениями более весома для малых популяций, по сравнению с большими.

Kuyak, V. Features of neighbourhood, associativity and interaction between populations of rare high-mountains plant species of the Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2007. – 23. – P. 31-42.

On the example of 16 species it is shown that factors of interaction between the neighboring species, microclimate and own phytogenous field play important role in the viability of small populations. The characters of population structure and dynamics are revealed with regard to the interaction between species. It was established, that the role of the interaction between plants is more significant for small populations in comparison with large ones.

Великі перспективи розвитку екології з огляду на розкриття природні явищ і процесів криються у поглибленому вивченні взаємодій між видами [2]. Такі дослідження, однак, проводяться переважно у спрощених лабораторних і експериментальних умовах [4, 13], агрофітоценозах [17], стосуються широко розповсюджених видів [16], або мають надто загальний характер [12]. Одною з вагомих перепон розвитку цього напрямку в екології рослин є недосконалість методик. Особливо проблематичною є кількісна оцінка взаємин між видами рослин у природних умовах. Це пов'язане з багатьма об'єктивними причинами, як от: значне проєкції 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 передумовою розкриття механізмів і закономірностей формування й функціонування популяцій і фітоценозів. Очевидною є також необхідність урахування специфіки взаємодій між видами під час їхньої репатріації, відновлення і підтримання життєздатності популяцій, що особливо проблематичне для рідкісних видів [3, 14, 15, 18].

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 [10]; залежності сезонного розвитку

популяцій від щільності сусідів тощо [7]. Ці публікації, однак, стосувалися переважно широко розповсюджених видів і лише у окремих випадках – рідкісних [8].

Метою цієї статті є підсумувати найвагоміші результати досліджень асоційованості і взаємовпливу між малими популяціями рідкісних рослин і видами-сусідами у високогір'ї Українських Карпат, отримані у 1990-2006 рр.

Матеріал і методика досліджень

Серед рідкісних і ендемічних видів для вивчення на постійних ділянках і маршрутним методом вибрано модельні види: *Arnica montana* L., *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Dryas octopetala* L., *Elisanthe zawadskii* (Herbich) Klok., *Erigeron alpinus* L., *Gentiana acaulis* L., *Heracleum carpathicum* Porc., *Leontopodium alpinum* Cass., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link, *Primula halleri* J. F. Gmel., *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Ranunculus thora* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Senecio carpathicus* Herbich. Такий вибір був зумовлений метою дослідити особливості стосунків у малих популяцій рідкісних видів, котрі належать до різних життєвих форм і типів біоморф, видів різної стратегії й внутрішньопопуляційної різноманітності. Серед об'єктів найбільшу частку становлять стенотопні види, котрі приурочені до карбонатних порід (*Elisanthe zawadskii*, *Leontopodium alpinum*, *Ptarmica tenuifolia*), до скель (*Erigeron alpinus*, *Primula halleri*) чи до лучних ценозів (*Heracleum carpathicum*, *Senecio carpathicus*). Частина цих видів представлена в Карпатах лише малими популяціями (*Dryas octopetala*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Primula halleri*, *Saussurea alpina*), частина – переважно великими континуальними популяціями або метапопуляціями (*Doronicum clusii*, *Rhododendron myrtifolium*); у декількох видів сформовані як малі, так і великі популяції на скелях і на луках (*Campanula serrata*, *Gentiana acaulis*, *Ranunculus thora*). Проведено також порівняння отриманих даних з особливостями взаємовпливу і асоційованості у популяцій і метапопуляцій широко розповсюджених у високогір'ї видів: *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel., *Carex curvula* All., *Festuca supina* Schur., *Hieracium alpinum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Juncus trifidus* L., *Sesleria coeruleans* Friv., *Soldanella hungarica* Simonk., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L. та ін. [7].

Дослідженнями охоплено популяції альпійського, субальпійського і частково лісового поясів найвищих гірських хребтів Українських Карпат – Чорногори, Свидовця, Мармароських гір і Чивчинів.

Встановлення кількісних показників взаємовпливу чи асоційованості між видами у повному діапазоні зв'язків: позитивних-нейтральних-негативних потребує великої вибірки [6]. Тому для малих популяцій, котрі налічують десятки чи сотні особин, можливо було провести лише якісну оцінку стосунків між видами, тобто виявити наявність позитивної, нейтральної чи негативної асоційованості. У зв'язку з цим, для детальнішої кількісної оцінки взаємовпливу і асоційованості було застосовано збір додаткової інформації під час багаторічних спостережень на постійних ділянках.

Перший етап досліджень полягав у тому, що навколо особин досліджуваного виду в радіусі горизонтальної проекції найбільших особин (5-15 см) обліковували усіх сусідів, центр горизонтальних проекцій котрих був у межах таких відстаней. Отримані дані порівнювали зі щільністю цих видів в контурах площі, зайнятій

популяцією діючого виду. У разі вагомих різниць щодо щільності підлеглих видів, визначених за сусідством з діючим видом і визначених в контурах площі популяції діючого виду загалом, констатували наявність позитивного чи негативного зв'язку, а за відсутності вагомих різниць – нейтрального. Багаторазові різниці співвідношень свідчили про значно виражений позитивний або негативний взаємовплив чи асоційованість. 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.

На моніторингових ділянках особини діючого виду задля чіткої ідентифікації позначали біля місця їхнього вкорінення кольоровими мітками. На початку досліджень мітили по 25 особин різних вікових станів. В наступні роки додатково мітили особини підрусту, котрі появлялися в межах дослідних ділянок. Щорічно фіксували зміни життєвості і вікових станів або відмирання особин. У залежності від життєвих форм, у особин різних видів обліковували також деякі інші ознаки, що свідчили про зміни їхнього стану: вегетативну рухливість, кількість вегетативних (і генеративних) пагонів, кількість квіток або суцвіть тощо.

Усі дослідження супроводжувалися обліком характерних фітогенних і абіотичних чинників як в оселищах популяцій загалом, так і на мікрорівні – в окремих просторових локусах. З фітогенних чинників враховували ступінь задернованості ділянок, горизонтальну і вертикальну структуру травостою (зімкнутість і висоту), затінення. Окрім загальних характеристик оселищ (висота н.р.м., експозиція, крутизна схилу), визначали також глибину і структуру ґрунту, вітровий і сніговий режими тощо.

Результати досліджень

На основі аналізу взаємовпливу або асоційованості *Heracleum carpathicum* з іншими видами рослин у семи досліджених популяціях, проведеного методом порівняння співвідношення зустрічності за сусідством і за щільністю в угрупованні [6], встановлено чітку позитивну асоційованість *H. carpathicum* з *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Calamagrostis villosa*, *Hypericum alpigenum* Kit., *Achillea submillefolium* Klok. et Krytzka, *Geranium alpestre* Schur і *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Wilmott (табл. 1). У більшості угруповань у видів *Hypericum alpigenum*, *Achillea submillefolium*, *Geranium alpestre* і *Luzula luzuloides* співвідношення зустрічності у безпосередньому сусідстві з *Heracleum carpathicum* набагато вище, порівняно з їхнім співвідношенням, визначеним за щільністю у ценозі. Найбільше виражений позитивний взаємовплив виявлено з *Deschampsia caespitosa*, який прослідковується у всіх досліджених популяціях. У популяції на г. Шпиці *Heracleum carpathicum* росте у сусідстві переважно віргінільних особин *Deschampsia caespitosa*. Але у більшості угруповань встановлено тісне сусідство *Heracleum carpathicum* також з генеративними особинами *Deschampsia caespitosa* високої життєвості. Таку

кореляцію можна вважати специфічною, адже на більшість видів рослин *D. caespitosa* у генеративному віковому стані впливає різко негативно [1, 7]. У всіх популяціях *Heracleum carpaticum* встановлено також чіткий позитивний взаємовплив з *Calamagrostis villosa*. Позитивний взаємовплив чи асоційованість з іншими видами є переважно факультативними, коли популяція може існувати і без названих сусідів (зв'язки *Heracleum carpaticum* з *Hypericum alpigenum*, *Achillea submillefolium* тощо). Необхідно відзначити облігатну приуроченість *Heracleum carpaticum* до локусів, а у більшості випадків і до фітоценозів з домінуванням або зі значною участю *Deschampsia caespitosa* і (або) *Calamagrostis villosa*.

Таблиця 1
Позитивний взаємовплив або асоційованість у популяціях *Heracleum carpaticum* Porc.

Види-сусіди	Популяції <i>Heracleum carpaticum</i>						
	Шпиці, 1800 м, сх., 50°, куничник щучиково-різнотравний	Данцер, 1700 м, сх., 40°, куничник різнотравний	Чивчин, 1650 м, сх., 30°, щучник куничниковий	Паляниця, 1650 м, пн. сх., 20°, щучник куничниково-різнотравний	Гнетеса, 1700 м, пн., 10°, куничник пахучотравний	Прелука, 1500 м, сх., 20°, щучник різнотравний	Менчул, 1800 м, пд., 30°, щучник різнотравно-злаковий
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calamagrostis villosa</i>	1	+	+	+	+	1	+
<i>Hypericum alpigenum</i>	+	1	+	1	-	+	1
<i>Achillea submillefolium</i>	+	-	+	1	1	-	1
<i>Geranium alpestre</i>	1	1	-	+	1	-	-
<i>Luzula luzuloides</i>	1	1	+	-	1	+	1
<i>Poa chaixii</i>	1	-	+	-	1	+	-

Умовні позначення: + – значно виражений позитивний взаємовплив або асоційованість; 1 – виявлено позитивний взаємовплив або асоційованість, „-“ – не виявлено позитивного взаємовпливу або асоційованості.

У всіх досліджених популяціях *Ranunculus thora* встановлено значно виражений позитивний взаємовплив або асоційованість цього виду з *Festuca supina*, *Veronica baumgartenii* Roem. et Schult. і *Carex sempervirens* Vill. (табл. 2). Причому *C. sempervirens* є сусідом більше, ніж для 75% особин *Ranunculus thora* у кожній з популяцій. Важливо, що тісні позитивні зв'язки з переліченими видами зберігаються також і за різних мікроумов оселищ – і в локусах, котрі приурочені до скельних ніш з достатньо потужним ґрунтом і вираженим мікрофітокліматом, котрий формують *Aconitum nanum* (Baumg.) Simonk., *Achillea submillefolium*, *Luzula luzuloides* тощо; і в

наскельних локусах з плитким ґрунтом зі слабким задернінням, у щілинах скель – тобто на ділянках з дуже інтенсивним вітровим режимом, плитким снігом і невираженим мікрофітоткліматом. Водночас, і на міжпопуляційному, і на внутрішньопопуляційному рівнях встановлено низку закономірностей у спряженому розвитку *Ranunculus thora* і видів-сусідів. Найпоказовішими є кореляції життєвості й щільності їхніх особин і вікових спектрів популяцій або внутрішньопопуляційних локусів *R. thora*. Коли, наприклад, травостій низький і розріджений, що характерне для скельних угруповань (гг. Шпиці, Данцер), то співвідношення генеративних особин до особин інших вікових груп *R. thora*, коливаючись у різних популяціях і популяційних складових у широких межах: від 1 : 1,5 до 1 : 8, завжди залишається вагомим. У зімкнутому і (або) високому травостой, що є типовим на г. Погорілець у

Таблиця 2

Позитивний взаємовплив або асоційованість у популяціях *Ranunculus thora* L.

Види-сусіди	Популяції <i>Ranunculus thora</i>				
	Петрос, 1750 м. сх., 30°, різнобарвнокострічний осоково-ситниковий	Данцер, 1800 м. сх., 70°, відкриті скельні угруповання	Ребра, 1850 м. сх., 60°, різнобарвнокострічний різноотравний	Погорілець, 1800-1850 м. зх., 30°, сеслерівник осоково-злаковий	Шпиці, 1750-1900 м. сх., 60-90°, відкриті скельні угруповання
<i>Carex sempervirens</i>	+	+	+	+	+
<i>Festuca supina</i>	+	+	+	+	+
<i>Veronica baumgartenii</i>	+	+	+	+	+
<i>Thymus sp.</i>	+	+	1	+	+
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	1	-	+	1	1
<i>Juncus trifidus</i>	1	1	-	1	1
<i>Sesleria coeruleans</i>	1	-	+	+	1
<i>Achyrophorus uniflorus</i>	1	1	-	-	1
<i>Rhodiola rosea</i>	1	-	+	-	1

Умовні позначення як у таблиці 1.

фітоценозі з домінуванням *Sesleria coeruleans*, а також у інших лучних альпійських угрупованнях (гг. Бербенеска, Піп Іван), генеративні особини *R. thora* становлять не більше 5-10% чисельності популяції. У лучних популяціях домінують особини підростових груп, а другий пік чисельності припадає на віргінільну вікову групу. У лучних угрупованнях, порівняно зі скельними, позитивні зв'язки менше виражені.

У тих рідкісних видів, котрі в Українських Карпатах представлені популяціями лише у скельних ценозах – *Elisanthe zawadskii*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*,

Ptarmica tenuifolia, фітоценотичний оптимум приурочений до ділянок з плитким ґрунтом і розрідженим низьким травостоєм. Ці види об'єднує подібність перебігу онтогенезу особин на різних вікових стадіях і на різних рівнях життєвості у залежності від фітоценотичної ситуації. Одним із критеріїв оптимальних умов оселища є швидке проходження особинами прегенеративних фаз. Для *Primula halleri*, наприклад, найсприятливішими є умови у щілинах скель з досить вологим ґрунтом, глибиною декілька сантиметрів, за високої (повної) освітленості й відсутності сусідів-конкурентів. На задернованих ділянках особини досягають високих темпів розвитку лише за умов незначного затінення серед низькорослих сусідів. У цих оптимальних для *P. halleri* умовах за 2 роки проросток може розвинути в g_1 , а за 3 роки – в g_2 , досягаючи діаметра горизонтальної проекції у 10-15 (18) см.

У *P. halleri* широкий спектр позитивних видів-сусідів: *Thymus sp.*, *Achillea submillefolium*, *Viola biflora* L., *Carex sempervirens*, *C. nigra* (L.) Reichard, *Calamagrostis villosa*, *Linum extraaxillare* Kit., *Trisetum alpestre* (Host) Beauv., *Rhodiola rosea* L. Негативний вплив, який призводить до відмирання особин *Primula halleri*, спричиняє збільшення затінення з боку щільнодернинних злаків *Deschampsia caespitosa* і *Festuca versicolor* Tausch під час їхнього переходу у середньовіковий генеративний стан (табл. 3).

У решти досліджених видів скельних угруповань поведінка подібна. Однак у видів з порівняно високою вегетативною рухливістю, зокрема *Ptarmica tenuifolia* і *Saussurea alpina*, діапазон варіабельності онтогенезу й життєвості особин вищий. За непорушеного ґрунту – плиткого, сухого, в старих дернинах злаків і осок (*Festuca supina*, *Carex sempervirens*), серед яких вегетативне просування утруднене, *Saussurea alpina* може перебувати на низькому рівні життєвості в пре- і постгенеративних фазах по декілька років майже без змін морфометричних параметрів. Така затримка розвитку особливо характерна в іматурній фазі. За умов порушень ґрунту (оголення, осипання, зсування) і відтак появи ніш, вільних від сусідів, онтогенез відбувається пришвидшеними темпами за послідовною схемою і особливо швидким переходом у генеративний стан.

На прикладі *Heracleum carpathicum*, *Ranunculus thora*, *Elisanthe zawadskii* та ін. встановлено, що у більших популяціях і у флористично багатших угрупованнях діапазон сусідств одного і того ж виду ширший. Так у популяції *Heracleum carpathicum*, яка нараховує 600-900 особин у флористично багатому фітоценозі на г. Шпиці, позитивними сусідами є 14 видів, у той час, як у більшості менших популяцій, що містять по 100-300 особин (на г. Данцер, Чивчин, Менчул), позитивні зв'язки властиві для 6-8 видів. У малій популяції *Elisanthe zawadskii* на Мокриновому Камені особини ростуть переважно без сусідів, виявляючи слабку позитивну кореляцію з *Trisetum alpestre*, *Saxifraga paniculata* Mitt. і *Festuca versicolor*. У великій популяції на Великому Камені позитивними сусідами *E. zawadskii* є 12 видів (*Scabiosa opaca* Klok., *Pimpinella saxifraga* L., *Jovibarba preissiana* (Domin) Omelcz et Czopik, *Carex sempervirens*, *Trisetum alpestre*, *Lloydia serotina* (L.) Reichenb., *Carduus kernerii* Simonk., *Campanula serrata* та ін.). Слід відзначити, що в угрупованнях лісового поясу Карпат, порівняно з високогір'ям, постійність взаємозв'язків між

Таблиця 3

Позитивні і негативні види-сусіди популяцій рідкісних рослин високогір'я
Українських Карпат

Види	Популяції	Позитивні види-сусіди	Негативні види-сусіди
1	2	3	4
<i>Arnica montana</i>	Пожижевська, 1400 м, пн., сх., Данцер, 1700 м, пн. сх.	<i>Agrostis tenuis</i> , <i>Potentilla aurea</i> ; для підросту – <i>Nardus stricta</i> , для генеративних особин – <i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Festuca rubra</i> , <i>Ligusticum mutellina</i>
<i>Campanula serrata</i>	Пожижевська, 1600 м, сх., Данцер, 1800 м, сх.	<i>Festuca picta</i> , <i>Polygonum bistorta</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Calamagrostis villosa</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i>	<i>Senecio subalpestris</i> , <i>Achillea submillefolium</i> , <i>Juniperus sibirica</i> , розвиток зімкнутого травостою
<i>Doronicum clusii</i>	Шпиці, 1900 м, сх., Бербенеска, 1950 зх., сх.	<i>Sesleria coerulans</i> , <i>Festuca supina</i> , <i>Luzula spadicea</i> , <i>Rhododendron myrtifolium</i> , <i>Rhodococcum vitis-idaea</i> , <i>Veronica baumgartenii</i>	<i>Juncus trifidus</i> , <i>Carex curvula</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Dryas octopetala</i>	Піп Іван, 2000 м, пд. зх., Близниця, 1800 м, сх.	<i>Hieracium alpinum</i> , <i>Veronica baumgartenii</i> , <i>Salix herbacea</i> , <i>Bartsia alpina</i> , <i>Senecio carpaticus</i>	<i>Festuca supina</i> і <i>Juncus trifidus</i> високої життєвості
<i>Elisanthe zawadskii</i>	Мокринів Камінь, 1400 м, сх., Великий Камінь, 1400 м, сх., пд.-сх.	<i>Trisetum alpestre</i> , <i>Scabiosa opaca</i> , <i>Pimpinella saxifraga</i> , <i>Jovibarba preissiana</i> , <i>Carex sempervirens</i>	<i>Juniperus sibirica</i> , <i>Picea abies</i>
<i>Gentiana acaulis</i>	Пожижевська 1600 м, сх., Шпиці, 1800 м, сх.	<i>Potentilla aurea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Festuca picta</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Thymus sp.</i> , <i>Anthoxanthum alpinum</i> , а також <i>Nardus stricta</i> і <i>Deschampsia caespitosa</i> низької життєвості	<i>Duschekia viridis</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Achillea submillefolium</i> , а також <i>Deschampsia caespitosa</i> високої життєвості
<i>Leontopodium alpinum</i>	Шпиці, 1800 м, сх., Ненеска, 1800 м, сх., Драгобрат, 1750 м, сх.	<i>Ranunculus thora</i> , <i>Saxifraga paniculata</i> , <i>Festuca versicolor</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Trisetum alpestre</i>	<i>Calamagrostis villosa</i> , <i>Deschampsia caespitosa</i> , <i>Juncus trifidus</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i>
<i>Oreochloa disticha</i>	Туркул, 1830 м, зх.	<i>Rhodococcum vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Juncus trifidus</i>	<i>Hieracium alpinum</i> , <i>Homogyne alpina</i>
<i>Primula halleri</i>	Говерляна, 1700 м, сх., Ненеска, 1800, сх., Драгобрат, 1750 м, сх.	<i>Achillea submillefolium</i> , <i>Thymus sp.</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Viola biflora</i> , <i>C. nigra</i> , <i>Linum extraaxillare</i> , <i>Trisetum alpestre</i> , <i>Rhodiola rosea</i>	<i>Deschampsia caespitosa</i> (особини g ₂ -g ₃), <i>Festuca versicolor</i> високої життєвості
<i>Ptarmica tenuifolia</i>	Мокринів Камінь, 1400 м, пн., Ненеска, 1800, пн., Комин, 1700 м, пн.-зх.	<i>Campanula polymorpha</i> , <i>Arabis alpina</i> , <i>Moneses uniflora</i> , <i>Saxifraga paniculata</i> , <i>Epilobium alpinum</i> , <i>Festuca inarmata</i> , <i>F. carpatica</i>	<i>Aconitum nanum</i> , <i>Vaccinium uliginosum</i> , <i>Rhodococcum vitis-idaea</i> , <i>Juncus trifidus</i>
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	Пожижевська, 1750 м, сх., пн., Синяк, 1650 м, пд.-зх., пн.-сх., Штеришора, 1400 м, пн.-сх.	<i>Rhodococcum vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. uliginosum</i> , <i>Ligusticum mutellina</i> , <i>Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum</i> , <i>Pinus mugo</i>	<i>Nardus stricta</i> , <i>Soldanella hungarica</i> , <i>Calamagrostis villosa</i>

Закінчення таблиці 3

1	2	3	4
<i>Saussurea alpina</i>	Шпиці, 1800 м, пд. сх., Комин, 1700 м, пн.-зх., Бербенеска, 1980 м, пн. зх.	<i>Festuca versicolor</i> , <i>Pulsatilla alba</i> , <i>Saxifraga paniculata</i> , <i>Veronica baumgartenii</i> , <i>Rhodiola rosea</i> , <i>Ranunculus thora</i> , <i>Carex sempervirens</i>	<i>Calamagrostis villosa</i> , <i>Juncus trifidus</i> . Серед зімкнутого травостою не генерує
<i>Senecio carpathicus</i>	Ребра, 1950 м, пд.-зх., Петрос, 1850 м., пн.	<i>Festuca supina</i> , <i>Carex sempervirens</i> , <i>Sesleria coeruleans</i>	<i>Juncus trifidus</i> , <i>Hieracium alpinum</i> , <i>Campanula alpina</i>

видами менша, що прослідковується на прикладі популяцій *Elisanthe zawadskii*, *Campanula serrata* і *Ptarmica tenuifolia*.

Порівнюючи отримані результати взаємовпливу або асоційованості між видами рослин у ценозах високогір'я Українських Карпат, встановлено вищий ступінь вірності таких стосунків у малих популяцій рідкісних видів. Для великих популяцій широко розповсюджених у високогір'ї видів така виражена постійність взаємозв'язків не характерна, і під час зміни еколого-фітоценотичних умов у різних рослинних угрупованнях напруженість взаємостосунків між видами переважно змінюється [6]. Зважаючи на високу стабільність кореляцій сусідства малих популяцій рідкісних видів з іншими видами, яка зберігається у різних фітоценозах, можна зробити висновок про особливо вагоме значення цих зв'язків для їхньої життєвості й життєздатності.

Аналіз отриманих результатів дає підстави виділити 4 групи видів, котрі відрізняються вразливістю до зміни фітоценотичної ситуації. Кожна група об'єднує у собі переважно види близьких життєвих форм або види зі співставною вегетативною рухливістю. До групи найвразливіших видів належать моно- або неявинопіліцентричні вегетативно малорухливі (менше 5 см/рік) короткочореневищні трав'яні багаторічники, сланкі і шпалерні чагарнички (*Elisanthe zawadskii*, *Erigeron alpinus*, *Heracleum carpathicum*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*, *Ranunculus thora*, *Rhododendron myrtifolium*, *Dryas octopetala*). Усі ці види водночас стенотопні мало конкурентоздатні, а їхні популяції виявляють найнижчі стійкість і буферність до антропогенного впливу. Найтолерантнішими до фітоценотичних змін є вегетативно високорухливі (10-15 см/рік) довгочореневищні й повзучі трав'яні багаторічники (*Campanula serrata*, *Senecio carpathicus*). У решти видів – чореневищних трав'яних багаторічників (*Arnica montana*, *Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis*, *Ptarmica tenuifolia*, *Saussurea alpina*) відзначено проміжний тип поведінки під час зміни фітоценотичних умов. Саме у популяціях цих видів у різних екологічних умовах виявлено зміни біоморф між явно- і неявинопіліцентричними, коротко- і довгочореневищними і проміжні величини вегетативної рухливості особин. В окрему групу слід виділити щільнодернинні види (представник *Oreochloa disticha*), котрі, формуючи у дорослому стані потужне фітогенне поле, протидіють проникненню особин інших видів і зазнають порівняно меншого впливу сусідів.

Представником проміжного типу поведінки є популяції *Gentiana acaulis*. Нормальний розвиток популяцій за головними індивідуальними і груповими ознаками виявлено лише у нещільно задернованих локусах. Під час формування ву освоєних локусах суцільного задерніння з вираженим зімкнутим ярусом, затіненням і конкуренцією, особини відмирають. Найбільше виражений негативний вплив на

G. acaulis виявлено у *Nardus stricta* L. (табл. 3). Найчіткіший позитивний зв'язок встановлено з *Potentilla aurea* L., *Vaccinium myrtillus*, *Festuca picta* Kit., *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Carex sempervirens*, *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Love. Однак такі стосунки не завжди однозначні, зокрема позитивний взаємовплив встановлено також з пре- і постгенеративними особинами низької життєвості *Nardus stricta* і *Deschampsia caespitosa*. Усі позитивні стосунки здійснюються за умови розрідженого травостою і невисоких особин видів-сусідів, котрі не дають значного затінення. Під час ущільнення і перекривання фітогенних полів та збільшення вертикальної зімкнутості, зв'язок міняється на негативний.

У *Gentiana acaulis* встановлено високу чутливість до затінення у фенофазах бутонізації і початку цвітіння, котрі припадають на початок-середину червня. Тому літні і пізньолітні види-сусіди, у котрих листки і пагони формуються у липні й серпні, не виступають антагоністами *G. acaulis*. Виявлено, наприклад, що високе затінення (3-5 - кратне) *Calamagrostis villosa* після відцвітання *Gentiana acaulis* не має негативних наслідків. Водночас, у *Duschekia viridis* листки розвиваються синхронно з фазою бутонізації *Gentiana acaulis*, що спричиняє пригнічення і відмирання особин внаслідок порівняно слабкого (1,5–2 - кратного) затінення у фенофазі початку цвітіння. Процес відмирання дорослих особин внаслідок затінення сусідами триває від 1 до 4 (6) років, залежно від їхнього вікового стану і життєвості, а також від величини і режиму затінення. Відмирання середньовікових генеративних особин високої життєвості триває найдовше.

У життєздатності й динаміці малих популяцій особлива роль належить їх власному фітогенному полю, яка полягає переважно у вираженому позитивному впливі дорослих особин на підріст. Розглянемо для прикладу просторову динаміку видів різних життєвих форм – *Doronicum clusii* і *Dryas octopetala*. Стратегія розмноження *D. octopetala* консервативна: малі відстані вегетативного розростання, які становлять 1 - 2 см/рік, низький відсоток проростання насіння, виживання сходів та реалізації підросту генеративного походження у дорослі особини, компактна просторова структура популяції і чітко окреслені її зовнішні контури, які залишаються стабільними протягом багатьох років. Успішне насіннєве розмноження відбувається тільки у внутрішніх просторових локусах з розрідженим проективним вкриттям, але неодмінно з домінуванням фітогенного поля *D. octopetala*. На периферії популяції і поза її контурами насіннєвий підріст не реалізується.

Стратегія розмноження *Doronicum clusii* набагато ефективніша, а межі популяцій і парцел – динамічніші. Заповідні умови сприяють розвитку популяцій виду, площі яких розширюються, відбувається колонізація нових достатньо віддалених локалітетів. Механізм освоєння нових ділянок полягає у наступних взаємопов'язаних і послідовних процесах: 1) поширення насіння на порівняно великі відстані й успішне проростання, виживання і реалізація у дорослі особини, і 2) активне вегетативне розростання і освоєння насіннєвим підростом безпосередньої периферії клонів. Концентрація підросту біля материнських особин часто пояснюється розсіюванням чи розповсюдженням насіння на цілком малі відстані [11]. На нашу думку, вагомішим чинником, принаймні у багатьох рідкісних видів високогір'я Українських Карпат, є дія власного фітогенного поля. Іншими словами, дорослі особини мають позитивний вплив на розвиток підросту свого виду, який розвивається по сусідству. Протягом багаторічних спостережень зовнішні контури популяцій *Dryas octopetala*,

Oreochloa disticha, *Erigeron alpinus*, *Saussurea alpina*, *Ranunculus thora* і *Primula halleri* залишаються стабільними, в той час, як їх внутрішньопопуляційна просторова структура в межах фітогенного поля популяції чи популяційних складових – динамічна. Таким чином, можна стверджувати про особливо важливе значення власного фітогенного поля особин і популяції загалом в існуванні й розвитку малих популяцій рідкісних, переважно стенотопних і малококонкурентних видів, що не є настільки вагомим для великих популяцій євритопних видів. Позитивний вплив дорослих особин на проростки і підріст відзначено для рослин в умовах тундр, пустинь і в лісах [5, 10], однак для лучних зімкнутих і високотравних фітоценозів, навпаки, типовим вважається пригнічення насінневого відновлення внаслідок задерніння і (або) затінення дорослими особинами [9].

Особливу роль для кожної популяції відіграє результуючий фактор сукупної дії видів-сусідів – мікрофітоклімат. Це один з головних чинників внутрішньопопуляційного різноманіття малих популяцій за параметрами щільності, просторової і вікової структури, життєвості. Популяція *Dryas octopetala* на г. Піп Іван є прикладом, наскільки вагомий вплив на ці ознаки мають навіть дуже малі зміни у приземному мікрофітокліматі. У популяції можна виділити 3 типи різних парцел:

- високої життєвості (вегетативна рухливість особин – 2,4 см/рік, величина листкової пластинки – 2,2 x 1,1 см; висота генеративного пагона – 6,9 см; проективне покриття *D. octopetala* – 90%, у парцелах переважають віргінільні особини (82%), постгенеративних особин не обліковано). Такий тип парцел сформувався на добре задернованих скельних полицях, де *D. octopetala* росте у сусідстві зі всіма переліченими позитивними видами, окрім *Saxifraga paniculata* і негативних сусідів – *Festuca supina*, *Juncus trifidus*. Мікрофітоклімат виражений у ярусі до 5 см висотою;

- середньої життєвості. Тип парцел сформувався на ділянках менше задернованих або із вкриттям *Cetraria islandica*. Тут переважають *Bartsia alpina* L., *Saxifraga paniculata*, значна участь також *Festuca supina* і *Juncus trifidus*. Мікрофітоклімат виражений у ярусі до 1 - 3 см. *Dryas octopetala* вкриває 50% площі;

- низької життєвості (вегетативна рухливість особин – 0,5 см/рік, величина листкової пластинки – 0,9 x 0,6 см; висота генеративного пагона – 2,8 см; проективне покриття *D. octopetala* – до 50%, правосторонній спектр з піком на постгенеративних особинах). Тип парцел зумовлений природними або антропогенними чинниками: природно – на незадернованих ділянках ґрунту і на скелях, де розріджено ростуть *Saxifraga paniculata*, *Salix herbacea* L., *Bartsia alpina*, *Festuca supina*, *Rhodococcum vitis-idaea*; і під впливом витоптування, де більшість площі вкривають *Festuca supina* і *Juncus trifidus*.

Структура фітоценозів порушується внаслідок антропогенного впливу у різних його формах – випасання, витоптування, збирання лікарських і декоративних рослин, їхнього викопування для гербаріїв і колекцій чи з метою озеленення. У тих угрупованнях, де росте *Leontopodium alpinum*, такі зміни відбуваються, наприклад, під час збирання рослин для потреб народної медицини – *Rhodiola rosea*, *Ranunculus thora*, *Saxifraga paniculata*, котрі належать до виражено позитивних видів-сусідів. Після їхнього відчуження порушуються зв'язки взаємовпливу та сусідства між видами як складовими фітоценозів. Зниження чисельності і життєвості популяцій одних видів призводить до суттєвих негативних наслідків для інших. Зв'язки сусідства між названими видами виражені настільки чітко, що для них характерна

тісна спряженість не лише життєвості й онтогенезу особин-сусідів, але часто і синхронне їх відмирання [8].

Висновки

Встановлено прямиий або опосередкований вплив видів-сусідів на популяції рідкісних рослин високогір'я Українських Карпат за багатьма ознаками: просторовою і віковою структурою, життєвістю, розвитком підросту, вегетативною рухливістю, тривалістю фаз і варіабельністю онтогенезу тощо.

Для видів рослин з характерним існуванням у вигляді переважно малих популяцій встановлено високу вірність тісного сусідства з одним – двома, а то й декількома іншими видами, з якими вони мають значно виражені позитивні кореляції спряженої частоти трапляння у більшості, а часом і у всіх місцезростаннях.

Наявність, чисельність і популяційна структура видів рослин, котрі є вірними сусідами для рідкісних видів, у значній мірі створюють їм передумови для колонізації і визначають потенційний діапазон чисельності (щільності, життєвості) їхніх популяцій. Тому рідкісні види в більшій мірі “залежать” від своїх видів-партнерів, а в результаті є вразливішими до змін фітоценотичної ситуації, порівняно з широко розповсюдженими видами, у яких стосунки щодо сусідства не такі тісні. Окрім того, популяціям рідкісних видів властивий переважно експлерентний і патієнтний тип стратегії, і тому вони підлягають вираженому негативному впливу з боку видів-конкурентів, що ще більше звужує їхню нішу.

В усіх 16 досліджених рідкісних видів високогір'я Українських Карпат стосунки з іншими видами-сусідами є видоспецифічними. Для кожного з них є характерним своєрідний набір позитивних сусідів з різним їхнім пріоритетом. У більших популяціях і у флористично багатших угрупованнях діапазон сусідств одного і того ж виду ширший, що відзначено для всіх досліджених видів.

Під час заходів з репатріації популяцій, підтримання або відновлення їхньої життєздатності необхідно враховувати наявність і розташування позитивних видів-сусідів у ценозі. Наприклад, підсівати насіння *Arnica montana* доцільно у парцелах з *Nardus stricta*, *Heracleum carpathicum* – поряд з *Deschampsia caespitosa*, *Ranunculus thora* – з *Carex sempervirens* тощо.

Загалом, роль взаємовпливу чи асоційованості між рослинами у структурі й життєздатності популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат вагоміша у малих популяцій, порівняно з популяціями великими.

1. Динамика ценопопуляцій растений. – М.: Наука, 1985. – 207 с.
2. Дідух Я.П. Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
3. Дідух Я.П., Царенко П.М. Флора України: стан і заходи її збереження // Збереження і невиснажливе використання біорізноманіття України: стан та перспективи / За ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко.– К.: Хімджест, 2003. – С. 24-37.
4. Елумеев Т.Г., Аксенова А.А., Онипченко В.Г. Изучение конкуренции в высокогорных фитоценозах: эксперименты с удалением групп видов на альпийских лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 2003. – Т. 108. Вып. 2. – С. 55-59.
5. Злобин Ю.А. Мутуализм и коменсализм у растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1994. – Т. 99. Вып. 1. – С. 57-63.

6. Кияк В.Г. Метод визначення взаємовпливу та асоційованості між видами // Укр. ботан. журн. – 1993. – **50**, № 1. – С. 37-40.
7. Кияк В.Г. Структура ценопопуляцій растений в альпийских сообществах Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1989. – 16 с.
8. Кияк В.Г. Структура і динаміка популяцій *Leontopodium alpinum* Cass. в Українських Карпатах. Загроза зникнення // Зб. наук.-техн. праць. – Львів: УкрДЛТУ, 1999. – Вип. 9.9. – С. 194-201.
9. Куркин К.А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология. – 1998. – № 6. – С. 419-423.
10. Работнов Т.А. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1992. – Т. 97. Вып. 2. – С. 104-110.
11. Царик Й., Жилияев Г., Кияк В., Кобів Ю., Данилик І., Дмитрах Р., Сичак Н., Білонога В., Нестерук Ю. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
12. Begon M. Populationsoekologie. – Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum, Akad. Verl., 1997. – 367 s.
13. Falińska K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN. – 2002. – 579 s.
14. Hachmoeller B., Boehnert W., Schmidt P. Vegetationsentwicklung von Bergwiesen-Regenerationsflaechen am Geisberg im Osterzgebirge – Bewertung mit Hilfe vegetationskundlicher Dauerbeobachtungsflaechen// Hercynia N.F. – 2003. – 36. – S. 171-195.
15. Kahmen S., Poschlod P. Untersuchungen zu Schutzmoglichkeiten von Arnika (*Arnica montana* L.) durch Pflegemaassnahmen // Jahrbuch Naturschutz in Hessen, 1998. – S. 225-232.
16. Maurer K., Durka W., Stoeklin J. Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics // Basic Appl. Ecol. – 2003. – 4. – S. 307-316.
17. Wettberg E.J., Weiner J. Effects of distance to crop rows and to conspecific neighbours on the size of *Brassica napus* and *Veronica persica* weeds // Basic Appl. Ecol. – 2004. – 5. – S. 35-41.
18. Zieverink M., Hachmoeller B. Populationsoekologische Untersuchungen an ausgewaelten Zielarten des Gruenlandes im Osterzgebirge als Grundlage fuer Schutzmassnahmen // Hercynia N.F. – 2003. – 36. – S. 75-89.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів,
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru