

¹Л.Р. ГРИЦАК, ²Н.В. НУЖИНА, ¹Н.М. ДРОБИК¹Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка

вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 47028

²ІНЦ «Інститут біології та медицини», Київський національний університет імені Тараса Шевченка

вул. С. Петлюри, 1, Київ, 01032

e-mail: drobyk.n@gmail.com

ОСОБЛИВОСТІ ПІГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСУ ВИСОКОГІРНИХ ВИДІВ РОДУ *GENTIANA* L. ФЛОРИ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Досліджено вміст пігментів та їхнє співвідношення у фотосинтетичному апараті високогірних видів роду *Gentiana* L. З'ясовано, що їх кількість залежить як від еколого-географічних умов росту таксонів, так і стадії онтогенезу, на якій перебувають рослини. Проведено кореляційний аналіз між вмістом хлорофілів *a* і *b*, сумою каротиноїдів у хлоропластах рослин *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L. і параметрами температурного та водного режимів існування цих таксонів. Встановлено, що серед досліджених видів пігментний комплекс рослин *G. lutea* найбільше залежить від показників температури повітря, ґрунту, відносної вологості повітря та суми опадів.

Ключові слова: *Gentiana* L., фотосинтетичні пігменти, кореляція, кліматичні зміни

Фітобіота є індикатором стану навколишнього середовища, оскільки здатна швидко реагувати на його зміни. Високогірні види, у тому числі й види роду *Gentiana* L., у процесі тривалої еволюції пристосувалися до екстремальних умов росту. Тому мають вузький діапазон толерантності до багатьох чинників довкілля. До початку ХХІ століття скорочення їх ареалів пов'язували лише із науково необґрунтованою заготівлею лікарської сировини та інтенсивним пасторальним навантаженням. Проте у останні десятиліття не меншу загрозу становлять кліматичні зміни, що спричинюють у високогір'ї Українських Карпатах, як й інших гірських систем [27, 34, 44], підвищення температури повітря, істотне збільшення суми ефективних температур; зменшення глибини і скорочення тривалості залягання снігового покриву; збільшення тривалості вегетаційного періоду; зменшення кількості опадів протягом року і, зокрема, під час вегетаційного періоду [7; 8, с. 9–12]. Це призводить до зниження показників вологості повітря, водного режиму ґрунту, аерації, омброрежиму (різниця між річною кількістю атмосферних опадів і випаровуванням) та впливає на перебіг трансформаційних процесів у ґрунті, що позначається й на його хімічному складі [8, с. 9–12]. Потепління прискорює й демутаційні процеси в угрупованнях і посилює міжвидову конкуренцію. Спостерігають і висотне зміщення рослинних поясів, внаслідок чого види потрапляють у несприятливі для них едафічні умови [29].

Саме тому, більшість дослідників зосереджують свою увагу на проблематиці змін хорології, вікової структури, онтогенезу, здатності до самопідтримання та самовідновлення тощо популяцій високогірних видів [2, 6, 7, 9, 38]. Однак, вивчення лише цих аспектів не дозволить розробити ефективні заходи зі збереження високогірного фіторізноманіття, оскільки кліматогенні зміни впливають і на геном організмів [26, 30], молекулярний склад мембранних структур [39, 46], характер і перебіг фізіологічних процесів [37, 43, 45] тощо.

Згідно досліджень Я. П. Дідуха із співавторами [7], високогірні види, зокрема й *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L., чутливі до зміни терморежиму їх місць існування навіть на 2% (0,5° С або 100 Дж/м²) [8, с. 76–77]. Н. Айлло та А. Беззі ще у 1989 р. передбачали, що аридність клімату може у значній мірі гальмувати процеси росту та розвитку рослин *G. lutea* [25]. А. Каторсі із співавторами [29], аналізуючи причини невдалих спроб реінтродукції виду *G. lutea* у горах італійських Апеннін, зазначають, що вченими не було враховано низьку толерантність цього таксону до літнього дефіциту ґрунтової вологи та значну залежність процесів росту вегетативних структур рослин і накопичення сухої речовини у них

від вологоємності ґрунту [41]. У праці А. Гуєна-Ломбрана встановлено, що підвищення температури повітря безпосередньо впливає на репродуктивну здатність рослин *G. lutea*, зокрема зменшується кількість генеруючих рослин, а також плодів у перерахунку на особину, проте збільшується маса насінини [31]. Останнє зменшує відстань, на яку може бути перенесене насіння від материнської рослини, що, у свою чергу, посилює внутрішньопопуляційну конкуренцію [31, 32]. Зменшення морфометричних параметрів вегетативних органів рослин *G. lutea* та їх репродуктивної здатності у відповідь на підвищення температури повітря, ґрунту і зменшення кількості доступних ґрунтових вод свідчить й про зниження продуктивності особин, яка безпосередньо залежить від функціонування фотосинтетичного апарату (ФА) [42].

Загальний баланс фотосинтетичних пігментів та їх співвідношення у світлозбиральних комплексах (СЗК) фотосистем високогірних видів є результатом їх тривалої адаптації до росту в умовах високої інсоляції, підвищеного фону ультрафіолету (УФ), низьких температур тощо [35]. На концентрацію хлорофілів у ФА впливають умови освітлення, температурний і водний режими, елементи мінерального живлення, іонізуюче випромінювання, етапи онтогенезу [12, 19, 33, 40]. Тому, вміст пігментів вважають індикаторною ознакою, за якою оцінюють не лише потенційну продуктивність рослин, але й їхню екологічну пластичність та здатність до виживання у змінених умовах середовища [19, 33, 36].

Виходячи із вище зазначеного, мета роботи полягала у вивченні особливостей змін вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинах різних вікових груп високогірних видів *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*, а також залежності їх кількісних показників від зміни температурного і водного режимів існування. Ці дослідження дозволять не лише глибше вивчити особливості екофізіології цих таксонів, але й сприятимуть успішній реалізації програм з реінтродукції їх популяції у гірських районах Українських Карпат в умовах глобальних кліматичних змін.

Матеріал і методи досліджень

Досліджували рідкісні види роду *Gentiana*, що ростуть у високогір'ї Українських Карпат у межах різних гіпсометричних рівнів: *G. lutea* – 900–1500 м н. р. м., *G. punctata* – 1600–1800 м н. р. м., *G. acaulis* – 1500–2000 м н. р. м.

Відбір матеріалу здійснено під час експедицій в Українських Карпатах у 2017 р. та 2018 р. з таких локалітетів видів: *G. lutea* – гора (г.) Пожижевська (хр. Чорногора, Надвірнянський р-н, Івано-Франківська обл., 1427 м н. р. м.), *G. punctata* – г. Брескул (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл., 1800–1850 м н. р. м.), *G. acaulis* – г. Брескул (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл., 1820 м н. р. м.).

З метою мінімального пошкодження рослин матеріал відбирали за допомогою пробійного свердла із середньої частини листка. Вміст пігментів визначали у період фенофази цвітіння не менш ніж у 5 іматурних, віргінільних та генеративних особинах кожного виду у листках 2–3 ярусу вузлів розетки. Для достовірнішого визначення реакцій пігментного комплексу ФА на зміну метеорологічних факторів відбір матеріалу упродовж 2 років здійснювали з одних і тих же самих рослин.

Пігменти екстрагували із листових висічок диметилсульфоксидом [ДМСО, $(\text{CH}_3)_2\text{SO}_2$] за методикою Б. Х. Межунца [13] при 65°C із наступним визначенням коефіцієнтів екстинкції отриманих розчинів на спектрофотометрі СФ-46 для хлорофілів *a* (*Chl a*), *b* (*Chl b*) і суми каротиноїдів (*Carot*) за довжин хвиль 663, 645 і 440,5 нм відповідно.

Концентрацію хлорофілів вираховували за формулою Макінні-Арнона: $Chl a = 12,7E_{663} - 2,69E_{645}$; $Chl b = 22,9E_{645} - 4,68E_{663}$; суму каротиноїдів – за формулою Веттштейна: $Carot = 4,695E_{440,5} - 0,268(a+b)$, де *E* – показник спектрофотометра [14]. Вміст пігментів розраховували у мг на 100 г сирової маси листків [3].

Для визначення залежності вмісту фотосинтетичних пігментів від зміни кліматичних чинників використано метеорологічні дані Сніголавинної станції «Пожижевська» Івано-Франківського центру з гідрометеорології Державної служби з надзвичайних ситуацій, розташованої на верхній кліматичній межі лісу г. Пожижевська на висоті 1450 м н.р.м.

Статистичну обробку даних, а саме дисперсійний аналіз ANOVA, з використанням критерію достовірної різниці групових середніх Тьюкі (Honestly Significant Difference) та кореляційний аналіз виконано за допомогою програмного забезпечення Prism 6. Критичний рівень значимості при перевірці статистичних гіпотез у дослідженні приймався рівним 0,05.

Результати досліджень та їх обговорення

Досліджувані види роду *Gentiana* належать до різних висотних поясів рослинності. *G. lutea* входить до складу субальпійських трав'янистих ценозів, приурочений до пологих, рідше крутих схилів південної, південно- чи північно-західної експозиції. Як виняток, трапляється в альпійському або верхньому лісовому поясах [22, с. 30]. *G. punctata* входить до складу як субальпійських, так і альпійських ценозів. *G. acaulis* зазвичай росте у альпійському поясі. Проте, може траплятися й у субальпійському [10].

Результати досліджень показують, що відмінності місць росту цих таксонів позначаються не лише на особливостях їх морфології, фенофазах цвітіння, але й на вмісті фотосинтетичних пігментів та їх співвідношеннях. Так, загальний вміст пігментів є найвищим у рослинах *G. lutea* та становить 188,01 мг/100 г і 212,39 мг/100 г сирової маси (генеративна вікова група) залежно від року дослідження, у особинах *G. punctata* цей показник є нижчим на 16,69–33,04 % (або 156,63 мг/100 г і 142,21 мг/100 г). У генеративних рослинах *G. acaulis* вміст пігментів не перевищує 134,88 мг/100 г і 157,29 мг/100 г. Така особливість характерна й для інших вікових груп рослин тирличів (рис. 1). Аналіз літературних джерел свідчить, що зменшення загальної кількості пігментів уздовж висотного градієнту спостерігається й у видів інших гірських систем [12, 23]. Це пов'язують із адаптацією ФА до високого рівня сонячної інсоляції [5], показники якої через кожні 1000 м н. р. м. зростають на 10 % [4, с. 18].

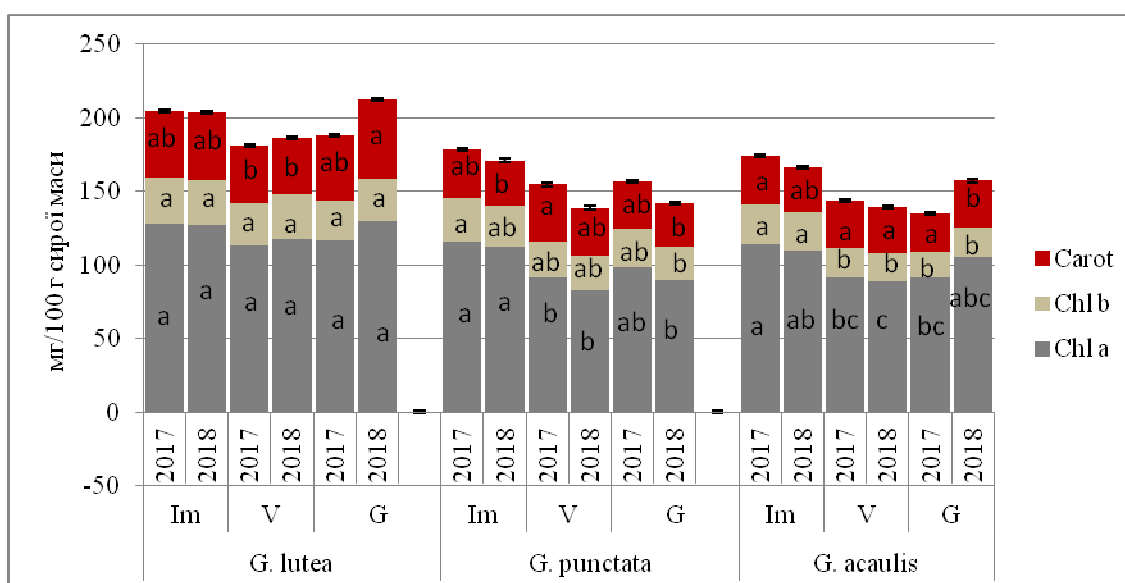


Рис. 1. Вміст фотосинтетичних пігментів у рослинах *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis* з природних умов росту у 2017–2018 рр.

Умовні позначення: *Chl a* – хлорофіл *a*, *Chl b* – хлорофіл *b*, *Carot* – сума каротиноїдів; Im – іматурні рослини, V – віргінільні рослини, G – генеративні рослини; a, b, c – однакові латинські букви означають статистично незначні розбіжності середніх певного параметру всередині одного виду за критерієм Тьюкі (HSD)

При цьому збільшуються частки як прямої радіації, так і довгохвильового інфрачервоного та УФ-випромінювань [4, с. 19]. Відомо, що збільшення УФ-радіації у

спектральному складі світла знижує інтенсивність фотосинтезу та пригнічує біосинтез крохмалю, внаслідок чого накопичуються розчинні форми вуглеводів. Останнє підвищує стійкість високогірних рослин до низьких температур [4, с. 18]. Іншою причиною зменшення вмісту пігментів у видів уздовж висотного градієнту є нестача ґрунтової вологи або фізіологічна сухість ґрунту, обумовлена різкими перепадами температур, інтенсивними вітрами тощо [16, 47].

Досліджувані види відрізняються не лише за загальним вмістом пігментів, але за їх співвідношеннями. Встановлено, що частка хлорофілу *a* по відношенню до хлорофілу *b* є найвищою (5,08–5,16) у генеративних рослин *G. acaulis*. У особин популяції *G. punctata*, що ростуть на майже аналогічному гіпсометричному рівні, цей показник коливається в межах 3,89–3,94, а у рослин *G. lutea*, розташованих на нижчих висотах, – вже 4,34–4,39. Загалом, підвищення частки *Chl a* у пігментному комплексі ФА є адаптивною відповіддю високогірних видів на скорочення тривалості вегетаційного періоду у гірських районах, оскільки хлорофіл *a* відповідає за продуктивність рослин. Тому, у субальпійських та альпійських видів співвідношення *Chl a* до *Chl b* варіює в межах 3,2–6,0 [12], наприклад, у тибетського виду *Gentiana straminea* Maximowicz цей показник становить 3,71 [45].

Для глибшого розуміння взаємозалежності вмісту пігментів у ФА досліджуваних видів було застосовано кореляційний аналіз (табл. 1). Згідно з його результатами, існує позитивний зв'язок між концентрацією *Chl a* у ФА рослин *G. lutea* та вмістом *Chl b* і *Carot*. Проте ступінь кореляційної залежності *Chl a* із *Carot* є значно вищим ($r = 0,83$, $p < 0,001$), порівняно із *Chl b* ($r = 0,46$, $p < 0,001$). Це пояснюється тим, що вид *G. lutea* належить до рослин із потужним розвитком підземних і надземних структур, для забезпечення функціонування яких необхідно підтримувати високу інтенсивність фотосинтезу упродовж дня. Тому, можна припустити, що лімітуючим фактором, який визначає життєдіяльність рослин цього таксону, може бути нестача сонячного світла. На користь цього припущення свідчить зникнення рослин *G. lutea* із видового складу ценозів, за умов збільшення їхньої вертикальної зімкнутості. В Українських Карпатах внесок прямої радіації у сумарну є меншим 40 % (1234 МДж/м²) і навіть влітку через значну хмарність не досягає середнього рівня, характерного для інших територій [18]. Таке розсіяне сонячне світло містить більше енергії в синьо-фіолетовій частині спектру [5]. За таких умов й зростає значення *Carot*, які з одного боку, виконують функцію додаткових світлозбиральних пігментів, а з іншого – разом із *Chl b* мають максимуми поглинання у синьому (Ес) діапазоні фотосинтетично активної радіації (ФАР) [20]. Проте, між вмістом *Chl b* і *Carot* у СЗК фотосистем *G. lutea* кореляційна залежність відсутня. Що ж стосується інших видів, то у ФА рослин *G. punctata* вміст *Chl a* дуже сильно корелює лише з *Chl b* ($r = 0,96$, $p < 0,001$), залежності між *Chl a* і *Carot*, а також *Chl b* і *Carot* не виявлено. У ФА рослин *G. acaulis* також існує дуже високий показник позитивної кореляції між *Chl a* і *Chl b* ($r = 0,91$, $p < 0,0001$); між вмістом *Chl a* і *Carot* виявлено помірну кореляційну залежність ($r = 0,40$, $p < 0,001$).

Однак у рослин цього таксону, на відміну від інших видів, кількість *Chl b* залежить від вмісту *Carot* у СЗК фотосистем ($r = 0,54$, $p < 0,001$). Збільшення ролі *Chl b* у ФА рослин обох цих видів, ймовірно, означає, що підвищення рівня сонячної інсоляції у локалітетах росту є одним із найбільш вагомих факторів, який лімітує їх життєдіяльність та роботу ФА. Вважається, що у таких умовах *Chl b* виконує вже функцію терморегулятора та дозволяє зменшити небезпеку перегріву рослин, оскільки максимум поглинання зміщується у більш короткохвильовий діапазон, де кванти світла володіють меншим тепловим ефектом [11]. Існування кореляційного зв'язку між *Chl a*, *Chl b* і *Carot* у рослин *G. acaulis*, ймовірно, вказує про ще більшу адаптацію пігментного комплексу, пов'язану із необхідністю захисту хлорофілів від фотодеструкції, оскільки цей вид зазвичай росте на вищих гіпсометричних рівнях, порівняно із *G. punctata*.

Результати наших досліджень показали, що вміст пігментів змінюється у рослин досліджуваних видів й у ході онтогенезу.

Кореляційна матриця фотосинтетичних пігментів рослин видів роду *Gentiana* та метеорологічних чинників (2017–2018 рр.)

№	Параметри	<i>G. lutea</i>			<i>G. punctata</i>			<i>G. acaulis</i>		
		x ₁	x ₂	x ₃	x ₁	x ₂	x ₃	x ₁	x ₂	x ₃
x ₁	Хлорофіл a									
x ₂	Хлорофіл b	0,46			0,96			0,91		
x ₃	Каротиноїди	0,83	-0,07		-0,12	-0,04		0,40	0,54	
x ₄	Т повітря (сер.), °С	-0,59	0,16	-0,79	-0,04	0,09	0,94	-0,29	0,06	0,47
x ₅	Т повітря (мін.), °С	-0,22	0,67	-0,55	-0,37	-0,19	0,18	-0,23	0,04	0,46
x ₆	Т повітря (макс.), °С	-0,42	-0,25	-0,40	0,19	0,19	0,88	-0,09	0,07	0,27
x ₇	Т на поверхні ґрунту (сер.), °С	-0,50	0,26	-0,72	-0,10	0,02	0,90	-0,23	0,10	0,59
x ₈	Т на поверхні ґрунту (мін.), °С	0,20	0,66	-0,03	-0,36	-0,28	-0,34	0,01	0,07	0,33
x ₉	Т на поверхні ґрунту (мін.), °С	-0,43	-0,27	-0,34	0,20	0,20	0,86	-0,10	0,06	0,23
x ₁₀	Т на глибині 10 см ґрунту (сер.), °С	-0,56	-0,06	-0,67	0,09	0,17	0,96	-0,23	0,05	0,35
x ₁₁	Т на глибині 10 см ґрунту (мін.), °С	0,26	0,59	0,11	-0,34	-0,35	-0,17	0,13	0,14	0,53
x ₁₂	Т на глибині 10 см ґрунту (макс.), °С	-0,33	-0,50	-0,20	0,32	0,28	0,64	-0,05	0,04	-0,06
x ₁₃	Відносна вологість повітря, %	0,36	0,52	0,23	-0,33	-0,31	-0,59	0,09	0,03	0,16
x ₁₄	Сума опадів, мм	0,58	0,19	0,64	-0,16	-0,24	-0,90	0,24	-0,01	-0,18

Примітки: $r = 0,91-0,99$ – зв’язок дуже високий; $r = 0,71-0,90$ – зв’язок високий; $r = 0,51-0,70$ – зв’язок значний; $r = 0,31-0,50$ – зв’язок помірний; $r = 0-0,30$ – зв’язок слабкий (у відповідності зі шкалою Чеддока).

Встановлено, що ФА рослин початкових етапів життєвого циклу усіх таксонів містить найвищу концентрацію пігментів, зокрема: *G. lutea* – 204,56 (2017 р.) і 203,65 мг/100 г (2018 р.), *G. punctata* – 178,55 і 171,16 мг/100 г відповідно, *G. acaulis* – 174,54 і 166,16 мг/100 г відповідно, що вище на 5,55–22,72 % (за винятком іматурних рослин *G. lutea* у 2018 р), ніж загальний вміст пігментів у генеративних особинах. Високий вміст *Chl a* у рослин початкових етапів онтогенезу, ймовірно, є адаптивною ознакою, зумовленою необхідністю максимально швидко накопичити запас поживних речовин в умовах короткого вегетаційного періоду. Це значно підвищує шанси таких рослин на виживання в екстремальних умовах високогір’я. Саме тому, можливо, в іматурних рослин *G. lutea* листові розетки упродовж зими залишаються зеленими [15]; а вид *G. acaulis* – належить до зимозеленої групи рослин [17]. Відомо, що у тканинах зимозелених високогірних видів у несприятливий період утворюється міцний хлорофіл-білково-ліпідний комплекс, а завдяки збереженням під сніговим покривом зеленим листкам рослини здатні до фотосинтезу відразу після танення снігу [1]. Із необхідністю підтримувати високий рівень фотосинтезу, ймовірно, пов’язаний й високий вміст *Chl b* і *Carot* у СЗК фотосистем іматурних рослинах досліджуваних видів. На віргінільному етапі у рослин усіх таксонів загальний вміст пігментів дещо зменшується; знижується й кількість *Chl a*. Лише у рослин *G. acaulis* показники співвідношення *Chl a* до *Chl b* зростають, порівняно із іматурними особинами, що вказує на адаптацію до більш екстремальних умов росту в умовах ще коротшого вегетаційного періоду. На генеративному етапі, як вже зазначалося, у рослинах усіх видів зростає як загальний вміст пігментів, так й кількість *Chl a*. На нашу думку, це обумовлено посиленням синтезу вуглеводів та їх перенаправленням у репродуктивні органи. На користь цього свідчить й властива усім дослідженим видам перерва у цвітінні [6; 21, с. 65;], що дозволяє їм відновити запас поживних речовин, необхідний для забезпечення повноцінного цвітіння та розвитку насіння. Необхідно відзначити, що незважаючи на значний діапазон

варіювання даних, лише рослини *G. lutea* за показниками вмісту *Chl a* і *Chl b*, як у розрізі вікових груп, так й років дослідження статично значимо не відрізняються (рис. 1). Статистично достовірна відмінність цих та інших досліджуваних показників (рис. 1, табл. 1) у видів *G. punctata* та *G. acaulis* є доволі високою ($P < 0,001$).

Одним із завдань наших досліджень є визначення залежності вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинах високогірних видів роду *Gentiana* від зміни температурного та водного режимів їх існування, оскільки з 2005–2006 рр. у високогір'ї Українських Карпат спостерігають кліматичні зміни [7].

Відомо, що температурний діапазон двох літніх місяців – червня та липня – у найбільшій мірі визначає продуктивність гірських рослин, зокрема, *G. lutea* [24, 31], та, відповідно, й пов'язаний з нею вміст фотосинтетичних пігментів. Тому, кореляційна залежність вмісту пігментів у рослинах та їхніх співвідношень від варіювання значень метеочинників (табл. 1) була досліджена саме у цей період вегетаційного сезону (табл. 2).

Таблиця 2

Метеорологічні дані Сніголавинної станції «Пожижевська» Івано-Франківського центру з гідрометеорології Державної служби з надзвичайних ситуацій у районі досліджень

Рік	Місяць	Температура повітря, °C			Температура на поверхні ґрунту, °C			Температура ґрунту на глибині 10 см, °C			Відносна вологість повітря, %	Сума опадів, мм
		Сер.	Макс	Мін	Сер.	Макс	Мін	Сер.	Макс	Мін		
2017	червень	12,2	15,4	9,1	13	24	6	13,2	22,0	6,6	75	171,9
	липень	12,9	16,5	9,9	15	27	7	14,3	22,5	8,0	76	82,9
2018	червень	12,0	14,8	9,5	13	22	8	12,6	18,5	8,5	85	285,9
	липень	12,5	14,8	10,5	14	22	9	13,2	17,5	8,4	86	212,4

Відомо, що пасторальне навантаження змінює умови існування рослин високогірних ценозів. Встановлено, що за випасу у рослин *G. straminea* змінюється реакція ФА на потепління [45]. Досліджувані локалітети росту видів *G. lutea*, *G. punctata* та *G. acaulis* розташовані у зоні абсолютного заповідання, на території Карпатського національного природного парку, що дозволяє мінімізувати ризик впливу пасторального навантаження на функціонування їх ФА.

Аналіз результатів кореляційного аналізу показав різний ступінь реакції ФА досліджуваних видів на зміну метеорологічних умов їх росту (табл. 2). Так, встановлено, що вміст *Chl a* і *Carot* у рослин виду *G. lutea* у значній мірі залежить від суми опадів ($r = 0,58$, $r = 0,64$, відповідно), а *Chl b* – від вологості повітря ($r = 0,52$). Саме тому, у 2018 р. за збільшення суми опадів і, відповідно, й кількості похмурих днів, зростає й вміст зазначених вище пігментів. Щодо температурного режиму, то кількість *Chl a* і *Carot* у рослин цього таксону має зворотну залежність від показників середньої температури у повітрі ($r = -0,59$, $r = -0,79$), на поверхні ґрунту ($r = -0,50$, $r = -0,72$) та на глибині 10 см ($r = -0,56$, $r = -0,67$). Значний позитивний зв'язок виявлено між вмістом *Chl b* і показниками мінімальної температури повітря ($r = 0,67$), температури на поверхні ґрунту ($r = 0,66$) та на глибині 10 см ($r = 0,59$). Отримані результати показують значну залежність вмісту пігментів від зміни температурних і водних режимів місць росту *G. lutea* та, відповідно, підтверджують висновки інших вчених [25], що аридність клімату та пов'язане з цим підвищення температури може призводити до зникнення цього виду зі складу високогірних флор. Що ж стосується інших видів, то між вмістом *Chl a* і *Chl b* у ФА рослин *G. punctata* та температурним і водним режимами їх росту не виявлено зв'язку, однак існує дуже висока позитивна кореляційна залежність між *Carot* і температурними показниками повітря ($r = 0,94$), поверхні ґрунту ($r = 0,90$) і температурою на глибині ґрунту 10 см ($r = 0,96$) та негативна – між вмістом *Carot* і відносною вологістю повітря ($r = -0,90$) та загальною сумою опадів ($r = -0,59$). Можна припустити, що збільшення кількості каротиноїдів за умов підвищення температури, зменшення вологості повітря і кількості опадів є адаптивним захисним механізмом у відповідь на надмірну інсоляцію та дефіцит вологи, що характерні для вищих гіпсометричних рівнів.

Аналогічні тенденції властиві й пігментному комплексу рослин *G. acaulis*, з тією відмінністю, що вміст їх *Carot* дещо у меншій мірі залежить від середньої температури поверхні ґрунту ($r = 0,59$) та мінімальних її значень на глибині ґрунту 10 см ($r = 0,53$); ще менший зв'язок існує між сумою каротиноїдів та середніми ($r = 0,47$) і мінімальними ($r = 0,46$) значеннями температури повітря. Між вмістом пігментів у ФА цього виду та вологістю повітря і кількістю опадів зв'язок відсутній. Результати кореляційного аналізу підтверджують висловлене нами вище припущення, що життєдіяльність і лабільність вмісту фотосинтетичних пігментів у рослинах *G. punctata* і *G. acaulis* у найбільшій мірі визначає підвищення рівня сонячної інсоляції у локалітетах росту. Проте існування кореляції між вмістом *Carot* і терморезимом місць росту видів, а також водним режимом дозволяє припустити залежність цих видів від глобальних кліматичних змін.

Висновки

Встановлено, що вміст пігментів у рослинах високогірних видів роду *Gentiana* L. визначають еколого-географічні умови їх росту. Виявлено, що протягом онтогенезу кількість пігментів у рослинах *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis* значно варіює, зокрема: найвищою вона є у іматурних і генеративних особин. Ймовірно, це пов'язано із необхідністю підтримання високої інтенсивності фотосинтезу рослинами цих вікових груп. На початкових етапах онтогенезу це дозволяє максимально швидко накопичити запас поживних речовин в умовах короткого вегетаційного періоду та підвищує шанси особин на виживання у екстремальних кліматичних умовах; на генеративному періоді – забезпечує повноцінне цвітіння та розвиток насіння. Результати кореляційного аналізу залежності вмісту пігментів у фотосинтетичному апараті від температурного і водного режимів росту видів дозволили підтвердити висновки інших вчених, що глобальні кліматичні зміни можуть призвести до зникнення виду *G. lutea* зі складу високогірних флор. Крім того, зроблено припущення, що життєдіяльність і вміст пігментів у рослин видів *G. punctata* і *G. acaulis* у найбільшій мірі залежить від інтенсивності сонячної інсоляції, проте на суму каротиноїдів у їх пігментному комплексі впливає й зміна інших метеочинників. Тому, види *G. punctata* і *G. acaulis* не можна віднести до групи кліматично індіферентних.

1. Астамирова М. А.-М. Анатомо-фізіологіческие адаптации криофильных растений центральной и восточной части главного Кавказского хребта / М. А.-М. Астамирова, М. У. Умаров, М. А. Тайсумов // Вестник КрасГАУ. — 2016. — № 11. — С. 114—122.
2. Білонога В. М. Вплив фрагментації на структурно-функціональну організацію популяцій рослин / В. М. Білонога // Наукові записки державного природознавчого музею. — 2015. — Вип. 31. — С.73—80.
3. Войцехівська О. В. Фізіологія рослин: навчальний практикум / О. В. Войцехівська, А. В. Капустян, О. І. Косик та ін. [За заг.ред. Т. В. Паршикової] — Луцьк : Терен, 2010. — 420 с.
4. Волков И.В. Введение в экологию высокогорных растений: Учебное пособие / Волков Игорь Вячеславович. — Томск: Из-во ТГПУ, 2006. — 416 с., 2-е изд., перераб. и доп.
5. Иванов Л. А. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, П. К. Юдина // Физиология растений. — 2013. — Т. 60, № 6. — С. 856—864.
6. Кияк В. Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат / В. Г. Кияк // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. — 2012. — Т. 3(10), № 1. — С. 77—92.
7. Кияк В. Г. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат / В. Г. Кияк, В. Штупун, В. М. Білонога // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2016. — Вип. 74. — С. 104—115.
8. Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат : монографія / Дідух Я. П., Чорней І. І., Буджак В. В. та ін ; наук.ред. Я. П. Дідух, І. І. Чорней. — Чернівці : Друк Арт, 2016. — 280 с.
9. Кушинська М. С. Консорти-запилювачі генеративних особин видів роду *Gentiana* L. на головному чорногірському хребті Українських Карпат / М. С. Кушинська, Й. В. Царик // Екологія і ноосферологія. — 2013. — Т. 24, № 1—2. — С. 28—39.

10. Кушинська М. Консортивна структура представників роду *Gentiana* L. у високогір'ї Українських Карпат / М. Кушинська // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. — 2010. — Вип. 52. — С. 117—125.
11. Лебедева Т. С. Пигменты растительного мира / Т. С. Лебедева, К. М. Сытник — К.: Наукова думка, 1986. — С. 72—79.
12. Маргітай Л. Г. Аналіз результатів спектрофотометричного дослідження вмісту фотосинтезувальних пігментів у листках рослин із застосуванням комп'ютерних програм / Л. Г. Маргітай, Б. Паляниця, О. Терек // Вісник Львів. ун-ту. Серія : Біологія. — 2006. — № 41. — С. 123—131.
13. Межунц Б. Х. Количественная характеристика фотосинтетических пигментов травяных растений горных экосистем Армении / Б. Х. Межунц, М. А. Навасардян // Вестник Тюменского государственного университета. — 2012. — № 12. — С. 220—226.
14. Межунц Б. Х. Применение диметилсульфоксида в качестве растворителя фотосинтетических пигментов в полевых условиях / Б. Х. Межунц // Известия. — 2009. — № 3. — С. 40—43.
15. Москалюк Б. І. Збереження *Gentiana lutea* L. в природі з використанням культури *ex situ* / Б.І. Москалюк // Промышленная ботаника. — 2013. — Вип. 13. — С. 80—84.
16. Мутыгуллина Ю. Р. Динамика содержания и роль пигментов фотосинтеза у видов рода *Dianthus* L. флоры Предкавказья / Ю. Р. Мутыгуллина // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. — 2009. — № 1. — С. 52—55.
17. Прокопів А. І. Анатомічна організація коренів і структура пагонових систем тирличів (*Gentiana* L., *Gentianaceae* Juss.): автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». — К., 1997. — 24 с.
18. Рибченко Л. С. Потенціал геліоенергетичних кліматичних ресурсів сонячної радіації в Україні / Л.С. Рибченко, С. В. Савчук // Український географічний журнал — 2015. — № 4. — С. 16—23.
19. Саргсян Т. А. Исследование фотосинтетических пигментов травяных растений горы Арагац / Т.А. Саргсян, М. А. Навасардян, Б. Х. Межунц // Биолог. журн. Армении. — 2017. — Т. 1, № 69. — С. 58—62.
20. Сиваш О. О. Хлорофілазна активність і пігментний склад листків рослин різних ярусів широколистяного лісу / О. О. Сиваш, Р. Н. Фомішина, Т. О. Захарова, О. К. Золотарьова. // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. — 2016. — Вип. 2 (38). — С. 75—83.
21. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / [К. А. Малиновський, Й. В. Царик, Г. Г. Жилиєв та ін.]. — К.: Наук. думка, 1998. — 176 с.
22. Тирлич жовтий (*Gentiana lutea* L.) в Українських Карпатах / [М. І. Бедей, О. П. Крись, М. І. Волощук, І. А. Маханець]. — Ужгород, 2010. — 132 с.
23. Фелалиев Р. С. Оптические свойства и содержание пигментов в листьях растений в зависимости от экологических факторов высокогорья Памира: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. биол. наук: спец. 03.00.12 «Физиология и биохимия растений». — Душанбе, 2009. — 22 с.
24. Abeli T. Effect of the extreme summer heat waves on isolated populations of two orophitic plants in the north Apennines (Italy) / T. Abeli, G. Rossi, R. Gentili, M. Gandini, A. Mondoni, P. Cristofanelli // Nordic Journal of Botany. — 2012. — Vol. 30. — P. 109—115.
25. Aiello N. La coltivazione di *Gentiana lutea* L. in ambienti semiaridi del Trentino meridionale e dell'Appennino settentrionale e centrale / N. Aiello, A. Bezzi // Annali dell'Istituto sperimentale per l'assessamento forestale e per l'apicoltura. — 1989. — Vol. 9. — T. 237—264.
26. Alsos I. G. Genetic consequences of climate change for northern plants / I. G. Alsos, D. Ehrlich, W. Thuiller, P. B. Eidesen, A. Tribsch, P. Schönswetter, C. Lagaye, P. Taberlet, Ch. Brochmann // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 2012. — Vol. 279, № 1735. — P. 2042—2051.
27. Bodin J. Observed changes in mountain vegetation of the Alps during the XX th century—Role of climate and land-use changes. Ecology, environment / J. Bodin. — Université Henri Poincaré-NancyI; Universität Hannover, 2010. — 211 с.
28. Bracchetti L. Land-cover changes in a remote area of central Apennines (Italy) and management directions / L. Bracchetti, L. Carotenuto, A. Catorci // Landscape and Urban Planning. — 2012. — Vol. 104. — P. 157—170.
29. Catorci A. Pedo-climatic and land use preferences of *Gentiana lutea* subsp. *lutea* in central Italy / Andrea Catorci, Karina Piermarteri, Federico M. Tardella // Plant Ecology and Evolution. — 2014. — Vol. 147, № 2. — P. 176—186.
30. Challinor A. Adaptation of crops to climate change through genotypic responses to mean and extreme temperatures / A. Challinor, T. Wheeler, P. Craufurd, C. Ferro, D. Stephenson // Agric. Ecosyst. Environ. — 2007. — Vol. 119. — P. 190—204.

31. Cuena-Lombrana A. Integrated in situ and ex situ approach for *Gentiana lutea* L. ssp. *lutea* conservation. [Doctoral Thesis] — Università degli Studi di Cagliari, 2016.
32. Cuena-Lombrana A. The impact of climatic variations on the reproductive success of *Gentiana lutea* L. in a Mediterranean mountain area / Alba Cuena-Lombrana, Mauro Fois, Giuseppe Fenu, Donatella Cogoni, Gianluigi Bacchetta // International Journal of Biometeorology. — 2018. — Vol. 62, № 7. — P. 1283—1295.
33. Gholamin R. The effect of end season drought stress on the chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters and yield in maize cultivars / R. Gholamin, M. Khayatnezhad // Sci. Res. Essay. — 2011. — Vol. 6. — P. 5351—5357.
34. Giorgi F. Climate change projections for the Mediterranean region / F. Giorgi, P. Lionello // Global and Planetary Change. — 2008. — Vol. 63, № 2. — P. 90—104.
35. Gong J. Ecophysiological responses of three tree species to a high-altitude environment in the southeastern tibetan plateau / J. Gong, Z. Zhang, C. Zhang, J. Zhang, A. Ran // Forests. — 2018. — Vol. 9, № 2. — P. 48.
36. Hailemichael G. Relationships between Water Status, Leaf Chlorophyll Content and Photosynthetic Performance in Tempranillo Vineyards / G. Hailemichael, A. Catalina, M. R. González, P. Martin // S. Afr. J. Enol. Vitic. — 2016. — Vol. 37, № 2. — P. 149—157.
37. Hatfield J. L. Temperature extremes: Effect on plant growth and development / J. L. Hatfield, J. H. Prueger // Weather Clim. Extrem. — 2015. — Vol. 10. — P. 4—10.
38. Kobiv Yu. Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians / Yu. Kobiv // Folia Geobot. — 2017. — Vol. 52. — P. 217—226.
39. Machado M. R. Plant cells in the context of climate change / M. R. Machado // Brazilian Archives of Biology and Technology. — 2014. — Vol. 57, № 1. — P. 126-137.
40. Mafakheri A. B. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars / A. B. Mafakheri, P. C. Siosemardeh, Y. Bahramnejad, T. Struik, S. Sohrabi // Aust. J. Crop Sci. — 2010. — Vol. 4. — P. 580—585.
41. Menghini A. Un quinquennio di coltivazione sperimentale di *Gentiana lutea* L. in provincia di Rieti. In: Genziana e specie amaro-aromatiche / A. Menghini, N. Pocceschi, G. M. Matteini // L'uomo e l'ambiente. — 1996. — Vol. 19. — T. 163—166.
42. Nxawe S. Possible effects of regulating hydroponic water temperature on plant growth, accumulation of nutrients and other metabolites / S. Nxawe, P. A. Ndakidemi, C. P. Laubscher // African Journal of Biotechnology. — 2010. — Vol. 9, № 54. — P. 9128—9134.
43. Raza A. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A review / A. Raza, A. Razzaq, S. S. Mehmood, X. Zou, X. Zhang, Ya. Lv, J. Xu // Plants. — 2019. — Vol. 8, № 2. — P. 34.
44. Savo V. Long-term changes in precipitation and temperature patterns and their possible impacts on vegetation (Tolfa-Cerite area, central Italy) / V. Savo, E. De Zuliani, L. Salvati, L. Perini, G. Caneva // Applied Ecology and Environmental Research. — 2012. — Vol. 10. — P. 243—266.
45. Shen H. Grazing alters warming effects on leaf photosynthesis and respiration in *Gentiana straminea*, an alpine forb species / H. Shen, S. Wang, Y. Tang // Journal of Plant Ecology. — 2013. — Vol. 6, № 5. — P. 418—427.
46. Top S. M. Climate influences the content and chemical composition of foliar tannins in green and senesced tissues of *Quercus rubra* / S. M. Top, C. M. Preston, J. S. Dukes, N. Tharayil // Front Plant Sci. — 2017. — Vol. 8. — P. 423.
47. Yudina P. K. Variation of leaf traits and pigment content in three species of steppe plants depending on the climate aridity / P. K. Yudina, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, N. V. Zolotareva, L. A. Ivanov // Russian Journal of Plant Physiology. — 2017. — Vol. 64, № 3. — P. 410—422.

References

1. Astamirova M. A.-M. Anatomico-fiziologicheskie adaptatsii kriofil'nykh rasteniy tsentral'noy i vostochnoy chasti glavnogo Kavkazskogo khrebta / M. A.-M. Astamirova, M. U. Umarov, M. A. Taysumov // Vestnik KrasGAU. — 2016. — No 11. — S. 114—122. (in Russian).
2. Bilonoha V. M. Vplyv frahmentatsii na strukturno-funktsional'nu orhanizatsiiu populiatsiy roslyn / V. M. Bilonoha // Naukovi zapysky derzhavnoho pryrodoznavchoho muzeiu. — 2015. — Vyp. 31. — S. 73—80. (in Ukrainian).
3. Voytsekhivs'ka O. V. Fiziologhiia roslyn: navchal'nyy praktykum / O. V. Voytsekhivs'ka, A. V. Kapustian, O. I. Kosyk ta in. [Za zah.red. T. V. Parshykovoi] — Luts'k : Teren, 2010. — 420 s. (in Ukrainian).

4. Volkov I.V. Vvedenie v ekologiiu vysokogornykh rasteniy: Uchebnoe posobie / Volkov Igor' Viacheslavovich. — Tomsk: Iz-vo TGPU, 2006. — 416 s., 2-e izd., pererab. i dop. (in Russian).
5. Ivanov L. A. Izmenenie sodержaniia khlorofillov i karotinoidov v list'iakh stepnykh rasteniy vdol' shirotnogo gradianta na Iuzhnom Urale / L. A. Ivanov, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, P. K. Iudina // Fiziologiya rasteniy. — 2013. — T. 60, No 6. — S. 856—864. (in Russian).
6. Kyiak V. H. Variabel'nist' ontogenezu osobyn u populiatsiiakh ridkisykh vydiv roslyn vysokohir'ia Ukrains'kykh Karpat / V. H. Kyiak // Naukovi osnovy zberezhennia biotychnoi riznomanitnosti. — 2012. — T. 3(10), No 1. — S. 77—92. (in Ukrainian).
7. Kyiak V. H. Klimatohenni zahrozy populiatsiiam ridkisykh i endemichnykh vydiv roslyn vysokohir'ia Ukrains'kykh Karpat / V. H. Kyiak, V. Shtupun, V. M. Bilonoha // Visnyk L'vivs'koho universytetu. Seriiia biolohichna. — 2016. — Vyp. 74. — S. 104—115. (in Ukrainian).
8. Klimatohenni zminy roslynnoho svitu Ukrains'kykh Karpat : monohrafiia / Didukh Ya. P., Chorney I. I., Budzhak V. V. ta in ; nauk.red. Ya. P. Didukh, I. I. Chorney. — Chernivtsi : Druk Art, 2016. — 280 s. (in Ukrainian).
9. Kushyns'ka M. Ie. Konsorty-zapyliuvachi heneratyvnykh osobyn vydiv rodu *Gentiana* L. na holovnomu chornohirs'komu khrebtii Ukrains'kykh Karpat / M. Ie. Kushyns'ka, Y. V. Tsaryk // Ekolohiia i noosferolohiia. — 2013. — T. 24, No 1—2. — S. 28—39. (in Ukrainian).
10. Kushyns'ka M. Konsortyvna struktura predstavnykiv rodu *Gentiana* L. u vysokohir'i Ukrains'kykh Karpat / M. Kushyns'ka // Visnyk L'viv. un-tu. Seriiia biolohichna. — 2010. — Vyp. 52. — S. 117—125. (in Ukrainian).
11. Lebedeva T. S. Pigmenty rastitel'nogo mira / T. S. Lebedeva, K. M. Sytnik — K.: Naukova dumka, 1986. — S. 72—79. (in Russian).
12. Marhitay L. H. Analiz rezul'tativ spektrofotometrychnoho doslidzhennia vmistu fotosyntezuval'nykh pihmentiv u lystkakh roslyn iz zastosuvanniam komp'iu ternykh prohram / L. H. Marhitay, B. Palianytsia, O. Terek // Visnyk L'viv. un-tu. Seriiia : Biolohiia. — 2006. — No 41. — S. 123—131. (in Ukrainian).
13. Mez Hunts B. Kh. Kolichestvennaia kharakteristika fotosinteticheskikh pigmentov travianykh rasteniy gornykh ekosistem Armenii / B. Kh. Mez Hunts, M. A. Navasardian // Vestnik Tiimenskogo gosudarstvennogo universiteta. — 2012. — No 12. — S. 220—226. (in Russian).
14. Mez Hunts B. Kh. Primenenie dimetilsul'foksida v kachestve rastvoritelia fotosinteticheskikh pigmentov v polevykh usloviiah / B. Kh. Mez Hunts // Izvestiia. — 2009. — No 3. — S. 40—43. (in Russian).
15. Moskaliuk B. I. Zberezhennia *Gentiana lutea* L. v pryrodii z vykorystanniam kul'tury *ex situ* / B.I. Moskaliuk // Promyshlennaia botanyka. — 2013. — Vyp. 13. — S. 80—84. (in Ukrainian).
16. Mutygullina Iu. R. Dinamika sodержaniia i rol' pigmentov fotosinteza u vidov rodu *Dianthus* L. flory Predkavkaz'ia / Iu. R. Mutygullina // Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo oblastnogo universiteta. Seriiia: Estestvennye nauki. — 2009. — No 1. — S. 52—55. (in Russian).
17. Prokopiv A. I. Anatomichna orhanizatsiia koreniv i struktura pahonovykh system tyrlychiv (*Gentiana* L., Gentianaceae Juss.): avtoref. dys. na zdobuttia nauk. stupenia kand. biol. nauk: spets. 03.00.05 «Botanika». — K., 1997. — 24 s. (in Ukrainian).
18. Rybchenko L. S. Potentsial helioenerhetychnykh klimatychnykh resursiv soniachnoi radiatsii v Ukraini / L.S. Rybchenko, S. V. Savchuk // Ukrains'kyi heohrafichnyi zhurnal — 2015. — No 4. — S. 16—23. (in Ukrainian).
19. Sargsian T. A. Issledovanie fotosinteticheskikh pigmentov travianykh rasteniy gory Aragats / T.A. Sargsian, M. A. Navasardian, B. Kh. Mez Hunts // Biolog. zhurn. Armenii. — 2017. — T. 1, No 69. — S. 58—62. (in Russian).
20. Syvash O. O. Khlorofilazna aktyvnist' i pihmentnyi sklad lystkiv roslyn riznykh iarusiv shyrokolystianoho lisu / O. O. Syvash, R. N. Fomishyna, T. O. Zakharova, O. K. Zolotar'ova. // Visnyk Kharkivs'koho natsional'noho ahrarnoho universytetu. Seriiia biolohiia. — 2016. — Vyp. 2 (38). — S. 75—83. (in Ukrainian).
21. Struktura populiatsiy ridkisykh vydiv flory Karpat / [K. A Malynovs'kyy, Y. V. Tsaryk, H. H. Zhyliaiev ta in.]. — K.: Nauk. dumka, 1998. — 176 s. (in Ukrainian).
22. Tyrlych zhovtyy (*Gentiana lutea* L.) v Ukrains'kykh Karpatakh / [M. I. Bedey, O. P. Krys', M.I. Voloshchuk, I. A. Makhanets']. — Uzhhorod, 2010. — 132 s. (in Ukrainian).
23. Felaliev R. S. Opticheskie svoystva i sodержanie pigmentov v list'iakh rasteniy v zavisimosti ot ekologicheskikh faktorov vysokogor'ia Pamira: avtoref. diss. na soisk. step. kand. biol. nauk: spets. 03.00.12 «Fiziologiya i biokhimiia rasteniy». — Dushanbe, 2009. — 22 s. (in Russian).

24. Abeli T. Effect of the extreme summer heat waves on isolated populations of two orophitic plants in the north Apennines (Italy) / T. Abeli, G. Rossi, R. Gentili, M. Gandini, A. Mondoni, P. Cristofanelli // *Nordic Journal of Botany*. — 2012. — Vol. 30. — P. 109—115.
25. Aiello N. La coltivazione di *Gentiana lutea* L. in ambienti semiaridi del Trentino meridionale e dell'Appennino settentrionale e centrale / N. Aiello, A. Bezzi // *Annali dell'Istituto sperimentale per l'assessamento forestale e per l'apicoltura*. — 1989. — Vol. 9. — T. 237—264.
26. Alsos I. G. Genetic consequences of climate change for northern plants / I. G. Alsos, D. Ehrich, W. Thuiller, P. B. Eidesen, A. Tribsch, P. Schönswetter, C. Lagaye, P. Taberlet, Ch. Brochmann // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. — 2012. — Vol. 279, № 1735. — P. 2042—2051.
27. Bodin J. Observed changes in mountain vegetation of the Alps during the XX th century—Role of climate and land-use changes. *Ecology, environment* / J. Bodin. — Université Henri Poincaré-Nancy I; Universität Hannover, 2010. — 211 c.
28. Bracchetti L. Land-cover changes in a remote area of central Apennines (Italy) and management directions / L. Bracchetti, L. Carotenuto, A. Catorci // *Landscape and Urban Planning*. — 2012. — Vol. 104. — P. 157—170.
29. Catorci A. Pedo-climatic and land use preferences of *Gentiana lutea* subsp. *lutea* in central Italy / Andrea Catorci, Karina Piermarteri, Federico M. Tardella // *Plant Ecology and Evolution*. — 2014. — Vol. 147, № 2. — P. 176—186.
30. Challinor A. Adaptation of crops to climate change through genotypic responses to mean and extreme temperatures / A. Challinor, T. Wheeler, P. Craufurd, C. Ferro, D. Stephenson // *Agric. Ecosyst. Environ.* — 2007. — Vol. 119. — P. 190—204.
31. Cuena-Lombrana A. Integrated in situ and ex situ approach for *Gentiana lutea* L. ssp. *lutea* conservation. [Doctoral Thesis] — Università degli Studi di Cagliari, 2016.
32. Cuena-Lombrana A. The impact of climatic variations on the reproductive success of *Gentiana lutea* L. in a Mediterranean mountain area / Alba Cuena-Lombrana, Mauro Fois, Giuseppe Fenu, Donatella Cogoni, Gianluigi Bacchetta // *International Journal of Biometeorology*. — 2018. — Vol. 62, № 7. — P. 1283—1295.
33. Gholamin R. The effect of end season drought stress on the chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters and yield in maize cultivars / R. Gholamin, M. Khayatnezhad // *Sci. Res. Essay*. — 2011. — Vol. 6. — P. 5351—5357.
34. Giorgi F. Climate change projections for the Mediterranean region / F. Giorgi, P. Lionello // *Global and Planetary Change*. — 2008. — Vol. 63, № 2. — P. 90—104.
35. Gong J. Ecophysiological responses of three tree species to a high-altitude environment in the southeastern tibetan plateau / J. Gong, Z. Zhang, C. Zhang, J. Zhang, A. Ran // *Forests*. — 2018. — Vol. 9, № 2. — 48.
36. Hailemichael G. Relationships between Water Status, Leaf Chlorophyll Content and Photosynthetic Performance in Tempranillo Vineyards / G. Hailemichael, A. Catalina, M. R. González, P. Martin // *S. Afr. J. Enol. Vitic.* — 2016. — Vol. 37, № 2. — P. 149—157.
37. Hatfield J. L. Temperature extremes: Effect on plant growth and development / J. L. Hatfield, J. H. Prueger // *Weather Clim. Extrem.* — 2015. — Vol. 10. — P. 4—10.
38. Kobiv Yu. Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians / Yu. Kobiv // *Folia Geobot.* — 2017. — Vol. 52. — P. 217—226.
39. Machado M. R. Plant cells in the context of climate change / M. R. Machado // *Brazilian Archives of Biology and Technology*. — 2014. — Vol. 57, № 1. — P. 126-137.
40. Mafakheri A. B. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars / A. B. Mafakheri, P. C. Siosemardeh, Y. Bahramnejad, T. Struik, S. Sohrabi // *Aust. J. Crop Sci.* — 2010. — Vol. 4. — P. 580—585.
41. Menghini A. Un quinquennio di coltivazione sperimentale di *Gentiana lutea* L. in provincia di Rieti. In: *Genziana e specie amaro-aromatiche* / A. Menghini, N. Pocceschi, G. M. Matteini // *L'uomo e l'ambiente*. — 1996. — Vol. 19. — T. 163—166.
42. Nxawe S. Possible effects of regulating hydroponic water temperature on plant growth, accumulation of nutrients and other metabolites / S. Nxawe, P. A. Ndakidemi, C. P. Laubscher // *African Journal of Biotechnology*. — 2010. — Vol. 9, № 54. — P. 9128—9134.
43. Raza A. Impact of climate change on crops adaptation and strategies to tackle its outcome: A review / A. Raza, A. Razzaq, S. S. Mehmood, X. Zou, X. Zhang, Ya. Lv, J. Xu // *Plants*. — 2019. — Vol. 8, № 2. — 34.
44. Savo V. Long-term changes in precipitation and temperature patterns and their possible impacts on vegetation (Tolfa-Cerite area, central Italy) / V. Savo, E. De Zuliani, L. Salvati, L. Perini, G. Caneva // *Applied Ecology and Environmental Research*. — 2012. — Vol. 10. — P. 243—266.

45. Shen H. Grazing alters warming effects on leaf photosynthesis and respiration in *Gentiana straminea*, an alpine forb species / H. Shen, S. Wang, Y. Tang // Journal of Plant Ecology. — 2013. — Vol. 6, № 5. — P. 418—427.
46. Top S. M. Climate influences the content and chemical composition of foliar tannins in green and senesced tissues of *Quercus rubra* / S. M. Top, C. M. Preston, J. S. Dukes, N. Tharayil // Front Plant Sci. — 2017. — Vol. 8. — 423.
47. Yudina P. K. Variation of leaf traits and pigment content in three species of steppe plants depending on the climate aridity / P. K. Yudina, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, N. V. Zolotareva, L. A. Ivanov // Russian Journal of Plant Physiology. — 2017. — Vol. 64, № 3. — P. 410—422.

L.R. Hrytsak, N.V. Nuzhyna, N.M. Drobyk

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

Educational and Scientific Centre “Institute of Biology and Medicine” of Taras Shevchenko National University of Kyiv, Ukraine

PECULIARITIES OF PIGMENT COMPLEX OF GENTIANA L. HIGH-MOUNTAIN SPECIES OF UKRAINIAN CARPATHIANS FLORA

High-mountain species, including species of *Gentiana* L. genus, have a narrow range of tolerance to many environmental factors. By the beginning of the 21st century, the reduction of their habitats in the flora of the Ukrainian Carpathians was related only to scientifically ungrounded harvesting of medicinal raw materials and pastoral practices. However, in recent decades, climate change has become one of major threats. It is known that *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., and *Gentiana acaulis* L. species are susceptible to the change of thermal regime of their habitats even by 2% (0.5 °C or 100 J / m²). In response to the rise in the air and soil temperature and decrease in the amount of available groundwater, there is a decrease in the morphometric parameters of the vegetative organs of plants of *G. lutea*, their reproductive capacity, which also testifies to a decrease in the productivity of individual species, which depends on the photosynthetic apparatus (FA). Therefore, the research work aims to study the characteristics and contents of photosynthetic pigments and their correlation in plants of different age groups of high-mountain species of *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*, as well as their concentration variations caused by temperature and water regime changes. These research studies do not only lay a groundwork for a more thorough analysis of the ecophysiology of these taxa, but also contribute to a successful implementation of programs for the re-introduction of their populations in the mountainous regions of the Ukrainian Carpathians under the conditions of climate change and global warming. The results of studies conducted in 2017–2018 demonstrate that the composition of pigments in FA plants of given species depends on the ecological and geographical conditions of their growth and the stage of ontogenesis. It has been revealed that immature and generative plants of all species contain the highest concentrations of pigments. This is due to the necessity to accumulate the nutrients as fast as possible in the short growing season and to ensure the survival, flowering and fruiting of individuals in extreme climate conditions. The study of the results of the correlation analysis showed a different degree of FA response in the given species to the change in the meteorological conditions. It has been discovered that the content of Chl *a* and Carot in *G. lutea* species depends on the amount of precipitation ($r = 0.58$, $r = 0.64$, respectively), and Chl *b* – on air humidity ($r = 0.52$). Therefore, due to the increase in the air temperature, the climate aridity can lead to the disappearance of this species. *G. punctata* and *G. acaulis* species showed a positive correlation between the contents of Carot and air and soil temperature numbers, by which these species cannot be considered as indifferent to climate.

Key words: Gentiana L., photosynthetic pigments, correlation, climate change

Надійшла 06.02.2019.