

¹Л. Р. ГРИЦАК, ²В. Г. КИЯК, ³Д. А. БОЙКО, ¹Н. М. ДРОБИК¹Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка

вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів, 79026

³Львівський національний університет природокористування

вул. В. Великого, 1, Дубляни, Львівська область, 80831

e-mail: hrytsak1972@gmail.com

ТРАНСФОРМАЦІЯ ПЕРВИННИХ СТРАТЕГІЙ ВИДІВ РОДУ *GENTIANA* L. У ВИСОКОГІРНИХ ЦЕНОЗАХ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Наведено результати аналізу зміни диференціальних (онтогенез, вікова, просторова, віталітетна структури, тип самопідтримання) та інтегральних (індекс відновлення, тип стратегії) ознак стратегій популяцій рідкісних високогірних видів роду *Gentiana* L. (*Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L.), умови росту яких в Українських Карпатах відрізняються за інтенсивністю пасторального та рекреаційного навантаження, ступенем сільватизації і задерніння ґрунту. Показано, що досліджені види характеризуються різними типами первинних стратегій: *G. lutea* належить до К-стратегів, *G. punctata* – до К-S-типу, а *G. acaulis* – до S-R-типу. Тривала антропогенна трансформація високогірних ценозів Українських Карпат ослабила прояв ознак первинних типів стратегій видів. За росту в заповідних умовах, де популяції *G. lutea* піддаються слабкому стресу та слабким порушенням, вони набувають ознак К-S-типу (п. Лемська) або К-R –типу (г. Піп Іван Мармароський). Первинний тип стратегії виду *G. punctata* у заповідних умовах трансформується у К-S-R-тип (г. Піп Іван Мармароський), а стратегія *G. acaulis* змінюється на S-тип (г. Брескул). За збереження оптимальних абіотичних і фітоценотичних умов росту, але посилення процесів вилучення біомаси особин з популяції стратегія виду *G. lutea* змінюється на К-R-тип (гг. Шешул–Павлик), а у субпопуляції *G. acaulis* (г. Піп Іван Мармароський) ще більше посилюються ознаки стрес-толерантного типу.

Нами встановлено, що в умовах сильного стресу та сильних порушень, які характеризуються посиленням процесів сільватизації, задерніння ґрунту у поєднанні з вилученням біомаси особин, посилюється прояв ознак стрес-толерантного типу стратегії у популяціях усіх видів. Це призводить також до поступового зниження щільності рослин, зменшення площі популяційного ареалу та, відповідно, поступового згасання популяцій. Ці процеси зафіксовано в оселищі виду *G. lutea* на г. Ворожеска, у місцях росту виду *G. punctata* на г. Татул і г. Ворожеска, а також у локалітетах виду *G. acaulis* на горах Говерла, Туркул, Ребра.

Ключові слова: види роду *Gentiana* L., типи екологічних стратегій популяцій рослин, Українські Карпати.

У сучасних умовах трансформації довкілля рослини можуть перенести стрес й адаптуватися до швидких змін середовища лише за умови ініціювання низки механізмів, що дозволяють зменшити навантаження на процеси поглинання й біосинтезу сполук та економніше використовувати усі ресурси [8]. Найбільш високим адаптивним потенціалом володіють ті рослини, потужність розвитку підземних і надземних органів яких відповідає абіотичним і біотичним умовам росту. До важливих детермінантних ознак, що дозволяють визначити рівень економії ресурсів рослиною, належать фотосинтетична фіксація карбону, приріст біомаси, інтенсивність розкладання підстилки і, відповідно, доступність поживних речовин в екосистемі для фітобіоти [7, 15]. Тому, дослідження змін спектрів функціональних ознак, за якими оцінюють інтенсивність процесів життєдіяльності рослин та час утримання території їхньою популяцією, дозволяє проаналізувати надходження, використання, кругообіг енергії та речовин в екосистемі. Аналізуючи динаміку параметрів цих функціональних ознак рослин, можна визначити не лише позиції виду щодо інших видів у поліваріантних умовах росту, але й

виокремити різні типи його екологічної адаптивної поведінки, яку асоціюють із терміном «стратегія виду» [13].

У науковій літературі за майже 50 років означення терміну «стратегія виду» трансформувалося: від характеристики еволюційних процесів [11] до опису механізмів стабільності фітоценозів [5] та здатності природно-історичної популяції формувати генетичну та екологічну структури [5]. Згідно із еколого-генетичним підходом, тип стратегії виду є домінантним для усіх його популяцій і відображає сукупність пристосувань, рис і властивостей, які проявляються в процесі реалізації генотипів особин у мінливих умовах біотичного, абіотичного, антропогенного середовища та забезпечують тривале існування виду, можливість захоплювати вільні екологічні ніші, переживати стрес і відновлювати структуру своїх популяцій [5]. Згідно із поглядами Й. В. Царика із співавторами [5], на рівні конкретної популяції виду домінують ті ознаки, які притаманні його первинній стратегії. Змінюється лише інтенсивність прояву ознак інших типів. Як види, так і їх популяції володіють первинними і вторинними типами стратегій [5].

У межах ареалу виду популяції рослин відрізняються за віковою, просторовою, віталітетною структурами, фітоценотичними умовами росту, способами міжпопуляційного потоку генів і характером взаємодії з абіотичними та біотичними факторами середовища [16]. Застосування методології виокремлення типів екологічних стратегій дозволяє точніше описати стан життєвості рослин, стійкість їх популяцій у певних умовах росту, порівнюючи із підходами, що використовують традиційні категорії «життєвих форм» або «функціональних типів рослин», виділених за певними морфологічними ознаками [17, 18]. Екологічні типи стратегії визначаються за набором ознак, які характеризують способи відновлення популяцій і підтримання їх стабільності, тому можуть використовуватися й для пояснення концептуального зв'язку між зміною екологічних умов довкілля та природним добром видів [Pierce et al., 2017]. Це скеровує дослідників на вивчення особливостей виживання популяцій у кожному конкретному випадку, що має особливе значення для розроблення методів управління популяціями.

Для збереження видів, яким загрожує зникнення, необхідно визначити популяції, які є найбільш вразливими, а також і ті, потенціал яких можна використати для підвищення адаптивних властивостей інших популяцій виду у мінливих умовах довкілля. Найбільш вразливими є гірські види рослин, які в умовах посилення глобального потепління, ініціювання резерватогенних сукцесій, пришвидшення процесів сільватизації субальпійських та альпійських лук тощо зміщують, скорочують свої ареали. В окремих випадках вони можуть змінити не лише оселища, але й середовища існування та адаптуватися до нових умов росту. Адаптивний потенціал таких видів визначається варіативністю генотипу їх особин, що й дозволяє популяціям пристосовуватися до зміни навколишнього середовища [12]. Рідкісні високогірні види *Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L. флори Українських Карпат належать до групи тих видів, трансформація ареалів яких відбулася в результаті ефекту сукупного впливу антропогенного, біотичного та абіотичного чинників. Нижня межа висотного діапазону росту рослин *G. lutea* за останнє століття змістилася з 900 м н. р. м. на 1400 м н. р. м. Вектор оптимуму абіотичних умов перемістився зі схилів південно-східної та південно-західної експозиції на прохолодніші північно-західні та північно-східні схили. У видів *G. punctata* та *G. acaulis* нижня межа висотного ареалу змістилася у висотному напрямі на 200–250 м і 300–350 м, відповідно, і проходить уже на рівні 1800–1850 м н. р. м. Рослини *G. punctata* здебільшого вже уникають схилів південної експозиції та концентрують у западинах рельєфу. Субпопуляції *G. acaulis* тяжіють до південних схилів, однак локалізуються вже на гіпсометричних рівнях, наближених до крайньої верхньої межі їх ареалу (1900–1950 м н. р. м.). Такі трансформаційні процеси супроводжуються зникненням популяцій цих видів із багатьох раніше відомих оселищ. Реалізація репатріаційних проєктів для стабілізації та відновлення ареалів цих видів в Українських Карпатах потребує виявлення ключових чинників і закономірностей змін їх ареалів [10], що передбачає аналіз адаптивних екологічних стратегій як видів, та і популяцій.

Виходячи із вище зазначеного, мета роботи полягала у дослідженні змін диференціальних (індивідуального та групового рівня) параметрів популяцій видів роду *Gentiana* L. у різних умовах росту та визначення на основі цього властивих їм типів первинних і вторинних стратегій та рівня адаптивного потенціалу до змін довкілля.

Матеріали та методи досліджень

Дослідження популяцій *G. lutea*, *G. punctata* та *G. acaulis* були здійснені з 2004 р. по 2020 р. у різних їх місцезростаннях на території Українських Карпат (табл. 1).

Таблиця 1

Локалізація популяцій *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis* на території Українських Карпат

Вид	Місця знаходження	Висота над рівнем моря (м)
1	2	3
<i>G. lutea</i>	пол. Лемська (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1700–1800
	г. Гутин Томнатик (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1850–1950
	г. Пожижевська (хр. Чорногора, Надвірнянський р-н, Івано-Франківська обл.)	1450–1455
	пол. Рогнеска (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1450–1550
	г. Менчул Квасівський (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1160–1190
	гг. Шешул-Павлик (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1400–1700
	гг. Трояска–Татарука (хр. Свидовець, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1300–1600
	г. Ворожеска (хр. Свидовець, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1735
	пол. Крачунеска (хр. Свидовець, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1500–1730
	г. Петрос (хр. Мармароські Альпи, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	01550–1725
	г. Піп Іван (хр. Мармароські Альпи, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	11650–1930
<i>G. punctata</i>	пол. Красна (хр. Полонинські Бескиди, Тячівський р-н, Закарпатська обл.)	2950–1450
	г. Говерла (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1930
	г. Брескул (хр. Чорногора, Надвірнянський р-н, Івано-Франківська обл.)	1770–1900
	г. Гутин Томнатик (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1850–1950
	г. Піп Іван (хр. Мармароські Альпи, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1800–1850
	г. Татул (хр. Свидовець, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1650
<i>G. acaulis</i>	г. Ворожеска (хр. Свидовець, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1735
	г. Говерла (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1940
	г. Брескул (хр. Чорногора, Надвірнянський р-н, Івано-Франківська обл.)	1850
	г. Туркул (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1850–1900
	г. Ребра (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1850
	г. Шпиці (хр. Чорногора, Надвірнянський р-н, Івано-Франківська обл.)	1750–1800
	г. Гутин Томнатик (хр. Чорногора, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1850–1950
<i>G. acaulis</i>	г. Петрос (хр. Мармароські Альпи, Рахівський р-н, Закарпатська обл.)	1770–1775

Під час проведення досліджень застосовували маршрутні методи, які передбачали одноразові обліки за ходом маршрутів у Свидовецькому гірському масиві та Мармароських Альпах (Українські Карпати). На території Чорногірського хребта було проведено дво-триразові спостереження за станом більшості локалітетів росту видів з інтервалом у 3–4 роки.

Визначали *тип стратегії* популяцій за еколого-генетичним підходом, запропонованим Й. Цариком із співавторами (2001), який об'єднує методики Дж. Грайма й О. Смирнові [5] та враховує диференційні ознаки на індивідуальному та груповому рівнях. Виділяли три типи первинних стратегій – конкурентний (К-тип), стрес-толерантний (S-тип), рудеральний (R-тип), враховуючі такий комплекс індикаційних ознак:

- 1) для видів-конкурентів: максимальний середньорічний приріст особин, великий обсяг фітомаси та площі листової поверхні, висока продуктивність діаспор, суцільне фітогенне поле та стабільний віковий спектр;

- 2) для стрес-толерантів: низький приріст біомаси, мала площа листової поверхні, здатність переходити до вторинного спокою, слабка продуктивність діаспор, малі вегетаційна рухливість і маса діаспор;
- 3) для рудералів: максимальна репродуктивна здатність, раннє насіннєве та вегетативне розмноження, максимальна потенційна та фактична продуктивність насіння тощо [5].

Вторинні типи стратегій популяцій визначали на основі комбінації диференційних ознак первинних типів [5]. Враховували також комбінацію абіотичних, біотичних, антропогенних чинників, що визначали інтенсивність стресу та порушень, яким піддавалися популяції. Під стресом розуміли вплив задерніння, затінення на популяцію, ущільнення ґрунту через витоптування; під порушенням – вилучення біомаси внаслідок випасу худоби, викопування населенням тощо.

Міжпопуляційну варіабельність оцінювали шляхом порівняння морфометричних показників репрезентативної вибірки – 50 генеративних особин з кожної популяції. Визначали такі метричні параметри: ширину та довжину листка, площу листової пластинки, кількість листків на один вегетативний пагін, діаметр генеративного і вегетативного пагонів, довжину та кількість метамерів генеративного пагона, висоту генеративного пагона, кількість генеративних і вегетативних пагонів на одну рослину, кількість квіток на одну особину, кількість квіток в одному кільці, кількість насінин у плоді. Зважаючи на те, що досліджувані види червонокнижні, аллометричні параметри, отримання яких потребує викопування рослин або пошкодження надземної маси, не досліджували.

Характер самопідтримання у популяціях визначали за кількісним співвідношенням особин генеративного та вегетативного походження. Віталітетний аналіз популяції проводили за методикою Ю. Злобіна (2012) [4].

Насіннєву продуктивність (НП) вивчали диференційовано за методиками І. Вайнагія, В. Вайнагія [2]. Елементарною одиницею НП вважали плід. Визначали кількість генеративних пагонів на особинах, кількість квіток (суцвіть) і плодів на пагонах, а також кількість незапліднених насіннєвих зачатків (ННЗ) і насіння (Н) у плодах. Коефіцієнт репродуктивної здатності (КРЗ) розраховували за відношенням коефіцієнта варіації насіннєвої продуктивності (база варіації) до її середнього арифметичного [5]. Репродуктивну здатність на популяційному рівні оцінювали за кількістю генеративних пагонів на 10 м².

Результати досліджень та їх обговорення

Зміна умов існування призвела не лише до зниження щільності особин і зменшення розмірів популяцій видів *G. lutea*, *G. punctata*, *G. acaulis*, але й позначилася на диференційних (онтогенез, вікова, просторова, віталітетна структури, тип самопідтримання) та інтегральних (індекс відновлення, тип стратегії) параметрах їх популяцій. Так, узагальнення результатів щодо особливостей біології та екології виду *G. lutea* показало, що його рослини мають великий обсяг фітомаси, значну площу листової поверхні, характеризуються не лише тривалим життєвим циклом, але й генеративним періодом. Цьому таксону властива й висока потенційна та фактична насіннєва продуктивність і відносно стабільні вікові спектри популяцій з переважанням генеративних рослин (в умовах еколого-ценотичного оптимуму). Такі властивості виду *G. lutea*, згідно з класифікацією первинних стратегій Й. В. Царика із співавторами [5], дозволяють віднести його до групи таксонів із конкурентним типом поведінки. Аналогічних поглядів щодо первинної стратегії виду *G. lutea* притримуються й інші дослідники [1, 5].

Проведений нами аналіз диференційних параметрів популяцій *G. lutea* показав, що жодна із них не володіє набором ознак лише конкурентного типу стратегій. Так, популяції на п. Лемська та г. Піп Іван Мармароський перебувають під впливом слабого стресу та слабких порушень, що характерно для К-стратегів. У цих обидвох оселищах відзначено високу щільність, дифузне розташування особин, переважання ролі генет у заміщенні поколінь та неглибоке омолодження особин, що є ознаками К-стратегії. Проте низка інших параметрів свідчить про посилення стрес-толерантних, а в окремих випадках й рудеральних ознак. Так, у віковому спектрі обох популяцій упродовж усього періоду досліджень збільшилася до 52-60 % кількість особин прегенеративної групи. Відомо, що лівосторонні спектри властиві популяціям

видів R-типу [6]. Проте, у складі прегенеративної групи на п. Лемська зростає частка (42 %) особин вегетативного походження, що є проявом вже ознак стрес-толерантності. На г. Піп Іван Мармароський – збільшення частки в прегенеративній групі як генет, так і ювенільних рослин, вказує на посилення ознак рудеральності.

Насіннева продуктивність рослин також належить до важливих диференційних ознак стратегії, оскільки дозволяє оцінити фізіологічні особливості особин та з'ясувати реакцію популяції на зміну факторів середовища [5]. Кількість насіння, що утворюється в одному плоді, характеризує не лише умови існування популяції, але й можливість її розселення на інші території [5]. Зазначають, що видам К-стратегам властиве тісне співвідношення між базою варіації продуктивності насіння та середнім її значенням на одиницю обліку. Тому коефіцієнт репродуктивної здатності (КРЗ) таких видів знаходиться в межах показників від 0,5 до 1,07. Стрес-толеранти мають ширшу базу варіації насінневої продуктивності, що дозволяє їм заселяти оселища інколи із невластивими для них умовами середовища. Відповідно, показники їх КРЗ коливаються в діапазоні від 1,08 до 1,77. Популяції R-стратегів характеризуються ще ширшою базою варіації, їх показники КРЗ знаходяться в межах 1,78–3,6 [5]. Аналіз даних, відображених у таблиці 2, дозволяє припустити, що популяція *G. lutea* на г. Піп Іван Мармароський ще належить до стрес-толерантів. Однак, динаміка показників КРЗ вже вказує на посилення проявів ознак рудеральності.

Таблиця 2

Коефіцієнт репродуктивної здатності особин *G. lutea* деяких досліджених популяціях

Місце росту	Рік дослідження	Кількість насіння на елементарну одиницю, шт	База варіації	КРЗ*
г. Пожижевська І (лучна ценопопуляція)	2012	47,9	38,41	0,8
г. Пожижевська ІІ (лісова ценопопуляція)	2019	51,0	25,09	0,49
гг. Шешул-Павлик	2002	13,5	40	2,96
	2003	26,4	81,8	3,09
	2004	29,8	64,42	2,16
	2005	34,3	29,15	0,85
	2010	61,4	23,13	0,38
	2011	36	35,27	0,98
	2012	32,3	100,13	3,1
п. Рогнєска	2011	41,7	42,68	1,02
г. Менчул Квасівський	2004	32,8	30,18	0,92
	2005	38,6	32,9	0,85
	2010	36,9	30,62	0,83
г. Крачунеска	2011	39,5	47,08	1,19
гг. Трояска-Татарука	2011	44,9	59,95	1,34
г. Піп Іван Мармароський	2004	28,0 12,2	43,57	1,55
	2005	30,4	35,53	1,17
	2011	26,8	43,65	1,62
г. Петрос Мармароський	2011	43,3	42,6	0,98

Примітка. КРЗ* – коефіцієнт репродуктивної здатності.

Не менш вагомим параметром є й морфометричні показники особин популяцій. Це пов'язано з тим, що випас, витоптування у найбільшій мірі зумовлюють зменшення розмірів особин, їх фітомаси та площі листової поверхні [5]. Аналіз даних таблиці 3 показує, що більшість морфометричних параметрів популяції на п. Лемська є на 20–25 % меншими, порівнюючи з аналогічними показниками рослин з г. Піп Іван Мармароський. У цьому оселищі кількість особин «b» класу віталітету становить 58 %. Перевага же у популяції конкурентного типу особин низького рівня життєвості вказує на те, що в ній з'являються ознаки стрес-толерантів [5].

Отже, не зважаючи на перебування обох популяцій в умовах слабого стресу та слабких порушень на етапі досліджень, тривала попередня трансформація середовища позначилася на властивостях їх особин. Це й призвело до появи ознак стрес-толерантного типу стратегій, що найбільше характерно для популяції з п. Лемська. У популяції на г. Піп Іван Мармароський домінуючими є ознаки конкурентного типу. Збільшення частки (до 72 %) особин молодих вікових груп генеративного походження у її віковому спектрі є ознакою посилення рудеральності. Можна припустити, що за покращення умов росту відбудеться подальша стабілізація усіх диференціальних ознак конкурентного типу стратегії у цій популяції виду *G. lutea*.

До іншої групи належать популяції цього таксону на п. Рогнеска, г. Трояска–Татарука, п. Крачунеска, г. Петрос Мармароський, г. Гутин Томнатик. Усі вони зазнають впливу низки несприятливих екзогенних факторів: витоптування внаслідок рекреації та прогону худоби, сільватизація, задерніння ґрунту тощо. Тому умови їхнього існування відповідають комбінації чинників: сильний стрес – слабкі порушення. За такого поєднання факторів детермінуються ознаки стрес-толерантного типу стратегії. Це супроводжується низкою змін диференціальних параметрів популяцій, а саме: збільшенням у віковому спектрі (г. Гутин Томнатик, п. Рогнеска, г. Петрос Мармароський) віргінільних особин вегетативного походження; домінуванням компактно-дифузного типу просторового розташування (п. Рогнеска, г. Трояска–Татарука, п. Крачунеска, г. Петрос Мармароський); зниженням щільності особин (п. Крачунеска, г. Петрос Мармароський, г. Гутин Томнатик); зменшенням величин морфометричних параметрів (п. Рогнеска, п. Крачунеска) (табл. 3); перервами в цвітінні (усі місцевиростання); зниженням кількості генеруючих особин (п. Крачунеска, п. Рогнеска, г. Гутин Томнатик); зростанням показників КРЗ (г. Трояска–Татарука, п. Крачунеска); переважанням рамет над генетами (г. Трояска–Татарука, п. Крачунеска); втратою суцільного фітогенного поля (п. Рогнеска, г. Трояска–Татарука, п. Крачунеска, г. Петрос Мармароський, г. Гутин Томнатик). Крім того, у популяціях на г. Гутин Томнатик і п. Крачунеска серед рослин генеративної групи понад 35 % належать до найнижчого «с» класу віталітету. Збільшення у популяціях конкурентного типу особин низького рівня життєвості теж вказує на посилення ознак стрес-толерантного типу стратегії.

За іншої комбінації чинників (слабого стресу та сильних порушень) перебуває популяція на г. Шешул–Павлик. У таких умовах домінують ознаки конкурентного типу стратегії: висока щільність і дифузне розташування особин; велика частка ювенільних особин генеративного походження; частка особин генеративної групи лише трохи менша за прегенеративну; найвища, порівнюючи з іншими дослідженими популяціями, є й чисельність генеративних пагонів на одиницю площі; понад 50 % генеративних рослин належать до найвищого класу віталітету. Дослідження динаміки показників КРЗ (табл. 2) цієї популяції довело, що вони перебувають у межах діапазону, властивого рудеральному типу стратегії. Усе це в комплексі дозволяє віднести цю популяцію до К-Р типу.

Як уже зазначалося, за сильного стресу та сильних порушень жодна популяція існувати не може [6]. Саме у таких умовах зростає популяція *G. lutea* на г. Ворожеска. У цьому оселищі відбувається втрата суцільного фітогенного поля та розпад популяції на окремі фрагменти. Змінюються й інші диференціальні параметри популяції, зокрема тип розташування особин є лише компактним; за період з 1970 рр. щільність зменшилася у 6 разів [6]; спостерігається глибоке омоложення до особин ювенільного стану; відсутні генеруючі рослини, а вегетативне розмноження відіграє значну роль у самопідтриманні популяції; серед усіх досліджених популяцій морфометричні параметри генеративних рослин є найнижчими (табл. 3), а віталітетна структура – депресивна. Отже, не зважаючи на посилення ознак стрес-толерантного типу, що забезпечують ще певний рівень стійкості цієї популяції, її стабільність вже порушена. Це відображається вже на інтегральних ознаках стратегії. Відповідно, зниження інтенсивності протікання процесів життєдіяльності у рослин призводить до поступової втрати території та до згасання популяції.

Морфометричні параметри генеративних рослин деяких досліджених популяцій *G. lutea*
(n =20, x ± SD)

Параметри	Місяця росту									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Ширина листка, см	12,0±2,9	10,0±3,3	15,5±5,0	17,4±4,3	14,9±3,8	17,2±5,1	10,7±3,5	14,9±3,5	17,8±4,9	16,1±4,6
Довжина листка, см	24,3±3,4	20,2±5,9	23,5±5,0	23,9±5,9	21,5±4,7	27,3±3,7	18,1±3,3	23,1±4,5	28,4±4,9	21,8±6,7
Площа листка, см ²	206,9±98,7	202,9±48,2	281,5±55,9	282,9±85,5	273,4±46,9	277,4±63,8	163,5±34,6	269,9±44,9	283,1±67,4	258,3±84,7
Кількість листків на один вегетативний пагін, шт.	5,2±1,4	6,5±0,8	7±1,2	5,5±1,8	5,2 ± 1,7	6,2±0,9	5,8±1,3	6,7±0,9	7,9±2	6,6±0,96
Діаметр вегетативного пагона, см	0,9±0,2	0,9±0,2	1,3±0,3	1,4±0,3	1,3±0,4	1,4±0,2	0,85±0,2	1,1±0,4	1,4±0,34	1,2±0,3
Кількість вегетативних пагонів, шт.	2,5±1,1	2,4±1,3	3±1,6	4,5±2,9	4,9 ± 1,5	5,6±3	2,3±1,3	3,9±2,3	2,5±0,97	2,4±1,2
Кількість генеративних пагонів	2,1±1,3	1,7±0,8	1,9±0,99	2,2±1,0	1,6±0,95	1,7±0,8	0	1,2±0,4	2,2±1,2	2,2±0,9
Діаметр генеративного пагона, см	1,6±0,4	1,2±0,3	1,6±0,1	1,5±0,27	1,3±0,2	1,6±0,4	–	1,3±0,3	1,5±0,3	1,5±0,3
Висота генеративного пагона, см	80,4±10,0	81,5±7,97	101,9±9,3	111,4±5,6	105,4±8,9	94,1±10,1	–	74,8±2,9	93,4±5,6	96±8,7
Кількість метамерів генеративного пагона, шт.	9,3±1,7	7,7±1,5	8,8±0,9	9,2±0,45	8,6±0,7	9,1±0,7	–	4,7±2,1	10±0,7	9,3±0,8
Довжина метамерів генеративного пагона, см	7,9±3,6	7,0±2,5	10,8±4,3	9,3±1,5	9,0±1,3	9,5±3,1	–	9,5±4,2	8,5±3,4	8,6±3,3
Кількість квіток в одному вузлі, шт.	21,6±9,0	21,1±3,0	27,7±10,6	23,7±8,9	24,7±6,9	31,4±16,8	–	18,6±7,4	21,9±10	22,3±8,6
Кількість квіток на один пагін, шт.	113±55,9	56,3±29,7	130,2±28,6	116,2±26,9	175,8±76,1	173,8±9,2	–	86±31,8	123,7±29,3	110,6±30,9
Кількість насінин у плоді, шт.	–	41,7±17,8	61,4±14,2	51,0±12,8	36,9±11,3	44,9±26,9	–	–	43,3±18,4	

Примітки: I – п. Лемська, II – п. Рогнеска, III – г. Шешул–Павлик, IV – г. Пожижевська, V – г. Менчул Квасівський, VI – г. Троєська–Татарука, VII – г. Ворожеска, VIII – п. Крачунеска, IX – г. Петрос Мармароський, X – г. Піп Іван Мармароський.

Аналіз стану штучних популяцій *G. lutea* показує, що лише лісовий локус популяції на г. Пожижевська характеризується ознаками стрес-толерантного типу та знаходиться на стадії згасання. Через значне вилучення сировини підірвало стійкість лучного локусу цієї популяції. Однак, до 2012 р. вона характеризувалася К-Р типом стратегії. Саме такий тип на даний час властивий і для лучної частини агропопуляції на г. Пожижевська, яка характеризується низкою конкурентно-рудеральних ознак, а саме: відносно швидким захоплення нової території; у заміщенні поколінь домінуючою є роль генет; у віковій структурі значною є частка особин молодих вікових груп генеративного походження; понад 70,0 % генеративних особин належить до найвищого класу життєвості, а представники «с» групи особин у віталітетному спектрі відсутні; показники КРЗ знаходяться у межах діапазону, властивого конкурентному типу стратегії. Агропопуляція на г. Менчул Квасівський володіє К-S типом стратегії, на що вказує збільшення (до 42,0 %) частки особин найнижчого класу життєвості у віталітетному спектрі та її належність до врівноваженого якісного типу.

Необхідно зазначити, що популяції інших двох видів роду *Gentiana* – *G. punctata* та *G. acaulis* – з погляду просторової організації є метапопуляціями, що представлені системою часткових популяцій (або субпопуляцій), які періодично відмирають та поновлюються у певних частинах популяційного ареалу. Це відбувається завдяки існуванню невеликих

скупчень особин або окремих рослин, які й можуть засновувати нові субпопуляції. Така просторова організація цих видів значно посилює інтерес до процесів формування та занепаду їх субпопуляцій і змін поведінки щодо самопідтримання та виживання.

Аналіз стану рослин субпопуляцій виду *G. punctata* показує, що його особини мають значно меншу фітомасу та площу листової поверхні, як порівняти із видом *G. lutea*, меншими є показники його фактичної та потенційної насінневої продуктивності, що є ознаками стрес-толерантної стратегії. Водночас, як й *G. lutea*, цей таксон характеризується тривалим життєвим циклом і генеративним періодом. За сприятливих еколого-ценотичних умов росту у віковому спектрі його субпопуляцій високою є частка генеративних особин. Набір цих ознак наближає його до таксонів із конкурентним типом стратегії. Тому, на наш погляд, ймовірно, первинним типом стратегії виду *G. punctata* є К-S-тип.

Домінування ознак певного типу стратегії безпосередньо залежить від умов росту субпопуляції *G. punctata*, що підтверджують і результати наших досліджень. Так, субпопуляція на г. Піп Іван Мармароський знаходиться в умовах, що відповідають комбінації чинників: слабкий стрес – слабкі порушення. Це спричинює високу щільність особин, дифузний характер їхнього розташування в просторі, переважання генеративного типу самопідтримання, неглибоке вегетативне омолодження. Такий набір диференціальних ознак властивий видам із конкурентним типом стратегії. Однак, згідно із результатами аналізу морфометричних параметрів генеративних рослин, представлених у таблиці 4, рослини *G. punctata* у цьому локалітеті не характерний потужний розвиток вегетативної та генеративної сфер. Аналіз вікової структури популяції свідчить про перевагу в їх віковому спектрі особин прегенеративної групи, а серед генеративних рослин 36,0 % припадає на особини найнижчого рівня життєвості, що визначає приналежність субпопуляції за якістю до врівноваженого типу. Це є ознакою стрес-толерантного типу стратегії. Водночас, значна репродуктивну здатність, про що свідчить висока кількість генеративних пагонів на одиницю площі та значна частка ювенільних особин на порушених ділянках ґрунту (свиноритвинах), є індикаторами рудерального типу стратегії. Отже, у цьому локалітеті субпопуляція *G. punctata* характеризується потрійним типом стратегії – К-S-R.

У субпопуляцій на г. Брескул, г. Говерла, г. Гутин Томнатик, що перебувають в умовах сильного стресу і слабких порушень, домінують ознаки стрес-толерантної стратегії. Це супроводжується зниженням щільності рослин до 0,6–0,05 ос./м², їх компактно-дифузним або компактним розташуванням, переважанням віргінільних особин вегетативного походження у віковому спектрі, збільшенням ролі рамет у заміщенні поколінь, глибоким омолодженням особин. Проте, у субпопуляціях на г. Брескул і г. Говерла рослини характеризуються найбільш потужним розвитком надземних органів (табл. 4); частка особин найвищого класу віталітету становить 38,0 %, а за якісним типом часткова популяція на г. Брескул належить до процвітаючих. Цей набір ознак вказує на домінування конкурентного типу стратегій у цих субпопуляціях.

Як й у випадку із *G. lutea*, часткові популяції, що знаходяться в умовах сильного стресу і сильних порушень (г. Татул, г. Ворожеска), є стрес-толерантами на стадії згасання. У віковому спектрі цих субпопуляцій переважають віргінільні особини вегетативного походження, відсутні ювенільні рослини (г. Ворожеска) та високою є частка особин постгенеративної групи. Щільність рослин у цих субпопуляціях є низькою, особливо на г. Ворожеска; розташування особин у просторі відбувається за компактним (г. Ворожеска) і компактно-дифузним (г. Татул) типом. У субпопуляції на г. Ворожеска домінує вегетативний тип самопідтримання, а процеси глибокого омолодження особин спостережено в обох часткових популяціях. Найнижчими серед досліджених субпопуляцій у рослин цих локалітетів є й морфометричні параметри (табл. 4), що відображається на їхньому віталітетному спектрі, у якому на частку особин «с» класу припадає 70,0–80,0 %. Усе це в комплексі зі значною фрагментацією субпопуляцій вказує на їхнє поступове згасання.

Таблиця 4

Морфометричні параметри генеративних рослин деяких досліджених популяцій *G. punctata* і *G. acaulis* (n =20, $\bar{x} \pm SD$)

Параметри	Місяця росту									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Ширина листка, см	5,3 $\pm$ 1,3	5,2 $\pm$ 1,4	5,1 $\pm$ 1,8	5,0 $\pm$ 1,9	4,0 $\pm$ 0,7	1,9 $\pm$ 0,6	1,5 $\pm$ 0,6	1,7 $\pm$ 0,5	1,7 $\pm$ 0,5	1,9 $\pm$ 0,5
Довжина листка, см	18,3 $\pm$ 3,8	12,5 $\pm$ 2,4	11,8 $\pm$ 3,5	11,4 $\pm$ 2,9	12,7 $\pm$ 2,2	3,8 $\pm$ 1,3	3,4 $\pm$ 1,5	3,6 $\pm$ 1,5	3,7 $\pm$ 1,6	3,9 $\pm$ 1,4
Площа листка, см ²	65,4 $\pm$ 21,8	47,1 $\pm$ 18,8	38,7 $\pm$ 13,9	33,8 $\pm$ 9,8	32,1 $\pm$ 9,7	9,6 $\pm$ 2,9	9,3 $\pm$ 2,5	9,4 $\pm$ 2,3	9,4 $\pm$ 1,0	11,6 $\pm$ 1,4
Кількість листків на один вегетативний пагін, шт.	5,9 $\pm$ 1,4	5,9 $\pm$ 1,1	5,5 $\pm$ 1,4	5,1 $\pm$ 1,1	4,8 $\pm$ 0,9	10 $\pm$ 1,9	10,1 $\pm$ 2,6	9,6 $\pm$ 2,1	7,1 $\pm$ 1,4	9,8 $\pm$ 1,6
Діаметр вегетативного пагона, см	0,83 $\pm$ 0,15	0,75 $\pm$ 0,1	0,69 $\pm$ 0,1	0,59 $\pm$ 0,1	0,5 $\pm$ 0,1	11 $\pm$ 8,3	11,3 $\pm$ 7,8	13,0 $\pm$ 10	6,9 $\pm$ 4,3	12,9 $\pm$ 3,7
Кількість вегетативних пагонів, шт.	7,3 $\pm$ 6,5	4,3 $\pm$ 2,2	4,1 $\pm$ 2,3	2 $\pm$ 0,8	5,9 $\pm$ 3,4	–	–	–	–	–
Кількість генеративних пагонів, шт	3,2 $\pm$ 2,0	2,5 $\pm$ 1,5	2,7 $\pm$ 1,3	1,7 $\pm$ 0,7	2,9 $\pm$ 1,4	–	–	–	–	–
Діаметр генеративного пагона, см	0,9 $\pm$ 0,3	0,6 $\pm$ 0,09	0,7 $\pm$ 0,2	0,7 $\pm$ 0,1	0,6 $\pm$ 0,4	–	–	–	–	–
Висота генеративного пагона, см	37,9 $\pm$ 8,3	33 $\pm$ 7,2	35,8 $\pm$ 7,4	30,5 $\pm$ 3,7	31,8 $\pm$ 6,0	–	–	–	–	–
Кількість метамерів генеративного пагона, шт.	5,1 $\pm$ 0,8	4,0 $\pm$ 0,8	4,3 $\pm$ 0,9	4,0 $\pm$ 1,1	4,1 $\pm$ 1,0	–	–	–	–	–
Довжина метамерів генеративного пагона, см	7,7 $\pm$ 3,8	7,9 $\pm$ 4,1	7,9 $\pm$ 4,2	5,9 $\pm$ 2,8	6,0 $\pm$ 2,9	–	–	–	–	–
Кількість квіток в одному вузлі, шт.	4,8 $\pm$ 1,5	4,2 $\pm$ 2,0	4,9 $\pm$ 2,2	3,7 $\pm$ 1,9	3,6 $\pm$ 1,7	–	–	–	–	–
Кількість квіток на один пагін/рослину, шт.	8,6 $\pm$ 0,7	8,5 $\pm$ 1,1	8,6 $\pm$ 0,9	7,4 $\pm$ 1,2	7,2 $\pm$ 0,9	4,5 $\pm$ 3,4	3,4 $\pm$ 2,0	4,1 $\pm$ 2,8	1,4 $\pm$ 0,5	3,3 $\pm$ 1,7
Діаметр ортотропної частини квітконосного пагона, см	–	–	–	–	–	0,2 $\pm$ 0,05	0,2 $\pm$ 0,07	0,2 $\pm$ 0,06	0,2 $\pm$ 0,04	0,2 $\pm$ 0,05
Довжина ортотропної частини квітконосного пагона, см	–	–	–	–	–	5,4 $\pm$ 1,1	5,1 $\pm$ 2,5	6,4 $\pm$ 3,0	5,0 $\pm$ 1,4	5,5 $\pm$ 1,4
Довжина коробочки, см	–	–	–	–	–	5,3 $\pm$ 0,5	4,8 $\pm$ 1,1	5,5 $\pm$ 1,0	4,6 $\pm$ 0,6	4,8 $\pm$ 0,6

Примітки: I – г. Брескул, II – г. Говерла, III – г. Піп Іван Мармароський, IV – г. Татул, V – г. Ворожеска, VI – г. Ребра, VII – г. Туркул, VIII – г. Говерла, IX – г. Петрос, X – г. Брескул.

Отримані результати наших досліджень щодо стратегії субпопуляцій *G. punctata* дещо суперечать висновкам Й.В. Царика із співавторами [5], які зазначають існування у цього таксону лише ознак стрес-толерантного типу.

Щодо виду *G. acaulis*, то за особливістю біології та комплексом диференціальних ознак групового рівня його також складно віднести до конкретного типу первинної стратегії. Так,

рослинам цього таксону характерні відносно мала фітомаса та площа листової поверхні; вони продукують значно менше насіння, порівнюючи з іншими дослідженими видами. Навіть помірний випас або витоптування можуть спричинювати перехід рослин *G. acaulis* у квазисенільний стан, що супроводжується тимчасовою зміною лівостороннього спектру на правосторонній. Це дозволяє, на перший погляд, віднести вид *G. acaulis* до групи рослин із первинним стрес-толерантним типом стратегії. Однак, дослідження показують, що для цього таксону не характерна мала вегетативна рухомість; рано вони приступають й до вегетативного та генеративного розмноження. Цей комплекс ознак властивий групі рослин вже із рудеральним типом первинної стратегії. До аналогічних висновків дійшли й К.М. Малиновський із співавторами (2004), аналізуючи поведінку рослин *G. acaulis* в умовах заростання його локалітетів *Achillea millefolium* L., *Phyteuma vagneri* A. Kerner, *Leontodon croceus* Haenke та за значної кількості генеративних особин *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz і *Vaccinium myrtillus* [3]. Цими авторами було встановлено, що вплив *G. acaulis* на популяції інших видів рослин є незначним [3]. Однак, його особини здатні відносно швидко займати вивільнені місця з послабленою конкуренцією та швидко звільняти нішу вже за незначних змін середовища і фітогенного впливу [3]. Результати цих досліджень дозволили К.М. Малиновському із співавторами (2004) віднести цей вид до перехідного експлерентно-патієнтного [3] або, згідно з класифікацією Й. В. Царика із співавторами [5], до S-R типу.

Результати наших досліджень показують, що протягом останнього десятиліття субпопуляції на г. Говерла, Туркул, Ребра перебувають в умовах дії сильного стресу та сильних порушень. Відомо, що у таких умовах популяції стрес-толерантного типу згасають [5]. Аналіз динаміки диференціальних параметрів цих субпопуляцій підтверджує ці висновки. Так, за період досліджень відбувалася низка негативних змін, а саме: значно знизилася щільність особин; вікові спектри стали неповночленними, оскільки з їхнього складу зникли не лише особини постгенеративної групи, але й ювенільні та, у випадку реберської субпопуляції, й старі генеративні рослини; значна частка рослин завершує свій життєвий шлях ще на прегенеративному періоді; збільшилася у понад 2 рази частка особин найнижчого класу віталітету, а за індексом якості субпопуляція на г. Ребра з процвітаючої перейшла у категорію депресивних. До цієї групи популяцій із врівноваженого типу перейшла й субпопуляція на г. Туркул. При цьому необхідно зазначити, що рослини з г. Ребра все ще характеризуються найбільш потужним розвитком надземної сфери, на що вказує аналіз їх морфометричних параметрів (табл. 4). Домінування у частковій популяції на г. Говерла середньовікових генеративних особин свідчить про тенденцію до старіння. Така зміна вікової структури є посиленням ознак стрес-толерантності.

В умовах слабого стресу – сильних порушень перебуває субпопуляція на г. Петрос Мармароський. Такі умови росту супроводжуються збільшенням ролі вегетативного розмноження у самопідтриманні популяції та частки особин (до 76,0 %) найнижчого класу віталітету, що вказує на посилення ознак стрес-толерантного типу стратегії.

Умови існування локалітету на г. Брескул не можна однозначно класифікувати, оскільки в кожний конкретний проміжок часу субпопуляція, залежно від ступеня рекреаційного навантаження на неї, може зазнавати слабкий або сильний стрес та, відповідно, піддаватися слабким або сильним порушенням. За такого епізодичного антропогенного впливу у віталітетному спектрі цієї субпопуляції зберігається ще достатньо висока частка особин найвищого класу віталітету, а за якісним індексом субпопуляція належить до процвітаючого типу. Це вказує на існування внутрішніх механізмів, здатних забезпечувати ще значний рівень стабільності та стійкості в субпопуляції. До таких механізмів належить інтенсифікація вегетативного розмноження впродовж періоду досліджень, що певною мірою компенсує втрати врожаю насіння та зниження вдвічі частки ювенільних рослин генеративного походження. Збільшення рослинами інвестицій ресурсів у формування рамет зменшує потенціал щодо формування генеративних органів та насіння, що позначається на генеративному розмноженні [9]. Водночас, такі зміни вказують на посилення проявів ознак стрес-толерантного типу у цій субпопуляції.

Висновки

Отже, отимані результати показали, що досліджені нами види характеризується різними типами первинних стратегій. Відповідно, таксон *G. lutea* належить до К-стратегів, *G. punctata* – до К-S-типу, а *G. acaulis* – до S-R-типу. Проте тривала антропогенна трансформація високогірних ценозів Українських Карпат призвела до того, що навіть в умовах слабого стресу та слабких популяціям цим видам уже не властиві первинні типи стратегій. За такої комбінації факторів популяції *G. lutea* набувають К-S-типу (п. Лемська) або К-R –типу (г. Піп Іван Мармароський), *G. punctata* – К-S-R-типу (г. Піп Іван Мармароський), а *G. acaulis* – S-типу (г. Брескул) стратегій. В умовах дії слабого стресу та сильних порушень стратегія виду *G. lutea* змінюється на К-R-тип (гг. Шешул–Павлик), а у субпопуляції *G. acaulis* (г. Піп Іван Мармароський) посилюються ознаки стрес-толерантного типу.

Більшість популяцій досліджених видів *G. lutea* (п. Рогнеска, г. Трояска–Татарука, п. Крачунеска, г. Петрос Мармароський, г. Гутин Томнатик) та *G. punctata* (г. Брескул, г. Говерла, г. Гутин Томнатик) перебувають в умовах сильного стресу та слабких порушень. У таких умовах в обох видів значно посилюється прояв ознак стрес-толерантного типу стратегії.

Нами встановлено, що в умовах сильного стресу та сильних порушень у популяціях усіх видів також посилюється прояв ознак стрес-толерантного типу стратегії. Однак, елімінація особин призводить до зниження їх щільності, зменшення популяційного ареалу та, відповідно, поступового згасання популяцій. Саме це спостережено чи зафіксовано в оселищі виду *G. lutea* на г. Ворожеска, у місцях росту таксону *G. punctata* на г. Татул і г. Ворожеска, а також у локалітетах виду *G. acaulis* на г. Говерла, Туркул, Ребра.

1. Бедей М. І., Крись О. П., Волощук М. І., Маханець І. А. Тирлич жовтий (*Gentiana lutea* L.) в Українських Карпатах. Ужгород : ПП «Повч Р.М», 2010. 132 с.
2. Вайнагій І. В., Вайнагій В. І. Насінна продуктивність деяких трав'янистих рослин Українських Карпат, занесених до Червоної книги України. *Український ботанічний журнал*. 1993. Т. 50, № 6. С. 23–32.
3. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. / за ред. М. Голубця, К. Малиновського. Львів : Поллі, 2004. 198с.
4. Злобін Ю. А. Комп'ютерні програми для аналізу популяцій рослин. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія «Агрономія і біологія»*. 2012. Вип. 2 (23). С. 3–6.
5. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / за ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів : Євросвіт, 2001. 160 с.
6. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / Малиновський К. А., Царик Й. В., Жиляєв Г. Г. та ін. Київ : Наукова думка, 1998. 176 с.
7. Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O. *et al.* Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11. P. 1065–1071.
8. Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C., Wright I.J., Lavorel S., Dray S. *et al.* The global spectrum of plant form and function. *Nature*. 2016. Vol. 529. P. 167–171.
9. Dostál P. Reproductive strategies of native plant populations altered by a plant invasion. *Functional Ecology*. 2023. 00:1–11.
10. Franklin J., Serra-Diaz J. M., Syphard A. D., Regan H. M. Big data for forecasting the impacts of global change on plant communities. *Global Ecol. Biogeogr.* 2017. Vol. 26. P. 6–17. doi: 10.1111/geb.12501.
11. MacArthur J.W. Environmental fluctuations and species diversity / Ecology and evolution of communities. Belknap, Cambridge, Massachusetts, 1975. P. 74–80.
12. Pennington L. K., Slatyer R. A., Ruiz-Ramos D. V., Veloz S. D., Sexton J. P. How is adaptive potential distributed within species ranges? *Evolution*. 2021. Vol. 75. P. 2152–2166.
13. Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E.L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*. 2013. Vol. 27. P. 1002–1010.
14. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B. E. L., Kattge J., Diaz S. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*. 2017. Vol. 31, Iss. 2. P. 444–457.
15. Reich P.B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102. P. 275–301.

16. Shay J. E., Pennington L. K., Mandussi Montiel-Molina J. A., Toews D. J. Hendrickson B. T., Sexton J. P. Rules of Plant Species Ranges: Applications for Conservation Strategies. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021. 9:700962. doi: 10.3389/fevo.2021.700962.
17. Soudzilovskaia N. A., Elumeeva T. G., Onipchenko V. G., Shidakov I. I., Salpagarova F. S., Khubiev A. B. et al. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. Vol. 110. P. 18180–18184.
18. Van Bodegom P. M., Douma J. C., Witte J.P.M., Ordoñez J. C., Bartholomeus R. P., Aerts R. Going beyond the limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21. P. 625–636.

References

1. Bedei M. I., Krys O. P., Voloshchuk M. I., Makhnats I. A. Tyrlych zhovtyi (*Gentiana lutea* L.) v Ukrainskykh Karpatakh. Uzhhorod : PP «Povch R.M», 2010. 132 s. [in Ukrainian]
2. Vainahii I. V., Vainahii V. I. Nasinna produktyvnist deiakykh travianystykh roslyn Ukrainskykh Karpat, zanesenykh do Chervonoï knyhy Ukrainy. *Ukrainskyi botanichnyi zhurnal*. 1993. T. 50, No 6. S. 23–32 [in Ukrainian]
3. Vnutrishnopoluliatsiina riznomanitnist ridkisnykh, endemichnykh i reliktovykh vydiv roslyn Ukrainskykh Karpat. / za red. M. Holubtsia, K. Malynovskoho. Lviv: Polli, 2004. 198 s. [in Ukrainian]
4. Zlobin Yu. A. Kompiuterni prohramy dlia analizu populiatsii roslyn. *Visnyk Sumskoho natsionalnoho ahrarnoho universytetu. Seriiia «Ahronomiia i biolohiia»*. 2012. Vyp. 2 (23). S. 3–6 [in Ukrainian]
5. Stratehiia populiatsii roslyn u pryrodnykh i antropohennozminenykh ekosystemakh Karpat / za red. M. Holubtsia, Y. Tsaryka. Lviv : Ievrosvit, 2001. 160 s. [in Ukrainian]
6. Struktura populiatsii ridkisnykh vydiv flory Karpat / Malynovskiy K. A., Tsaryk Y. V., Zhyliayev H. H. ta in. Kyiv : Naukova dumka, 1998. 176 s. [in Ukrainian]
7. Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O. et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*. 2008. Vol. 11. P. 1065–1071.
8. Díaz S., Kattge J., Cornelissen J.H.C., Wright I.J., Lavorel S., Dray S. et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature*. 2016. Vol. 529. P. 167–171.
9. Dostál P. Reproductive strategies of native plant populations altered by a plant invasion. *Functional Ecology*. 2023. 00:1–11.
10. Franklin J., Serra-Diaz J. M., Syphard A. D., Regan H. M. Big data for forecasting the impacts of global change on plant communities. *Global Ecol. Biogeogr.* 2017. Vol. 26. P. 6–17. doi: 10.1111/geb.12501.
11. MacArthur J.W. Environmental fluctuations and species diversity / Ecology and evolution of communities. Belknap, Cambridge, Massachussetts, 1975. P. 74–80.
12. Pennington L. K., Slatyer R. A., Ruiz-Ramos D. V., Veloz S. D., Sexton J. P. How is adaptive potential distributed within species ranges? *Evolution*. 2021. Vol. 75. P. 2152–2166.
13. Pierce S., Brusa G., Vagge I., Cerabolini B.E.L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*. 2013. Vol. 27. P. 1002–1010.
14. Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B. E. L., Kattge J., Diaz S. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*. 2017. Vol. 31, Iss. 2. P. 444–457.
15. Reich P.B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*. 2014. Vol. 102. P. 275–301.
16. Shay J. E., Pennington L. K., Mandussi Montiel-Molina J. A., Toews D. J. Hendrickson B. T., Sexton J. P. Rules of Plant Species Ranges: Applications for Conservation Strategies. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2021. 9:700962. doi: 10.3389/fevo.2021.700962.
17. Soudzilovskaia N. A., Elumeeva T. G., Onipchenko V. G., Shidakov I. I., Salpagarova F. S., Khubiev A. B. et al. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. Vol. 110. P. 18180–18184.
18. Van Bodegom P. M., Douma J. C., Witte J.P.M., Ordoñez J. C., Bartholomeus R. P., Aerts R. Going beyond the limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: exploring the merits of traits-based approaches. *Global Ecology and Biogeography*. 2012. Vol. 21. P. 625–636.

¹L. R. Hrytsak, ²V. G. Kyryak, ³D. A. Boyko, ¹N. M. Drobyk

¹Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

²Institute of Carpathian Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine

³Lviv National University of Environmental Management, Ukraine

TRANSFORMATION OF PRIMARY STRATEGIES OF SPECIES OF THE GENUS *GENTIANA* L. IN HIGHLAND CENOSES OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

The study presents an analysis of changes in differential (ontogenetic, age-related, spatial, vital structural, and self-supporting) and integral (recovery index, strategy type) characteristics of population strategies in rare alpine species of the genus *Gentiana* L. (*Gentiana lutea* L., *Gentiana punctata* L., *Gentiana acaulis* L.). These species grow in the Ukrainian Carpathians under varying degrees of pastoral and recreational pressure, soil silting, and sodification.

The results demonstrate that the studied species exhibit distinct primary strategy types: *G. lutea* is classified as a K-strategist, *G. punctata* belongs to the K-S-type, and *G. acaulis* to the S-R-type. Long-term anthropogenic transformation of the high-altitude ecosystems in the Ukrainian Carpathians has weakened the manifestation of these primary strategy types. Under protected conditions, where *G. lutea* populations experience low stress and minimal disturbance, they tend to acquire characteristics of the K-S-type (Lemska) or K-R-type (Pip Ivan Marmarosky). The primary strategy of *G. punctata* shifts to K-S-R-type (Pip Ivan Marmarosky), while *G. acaulis* transitions to an S-type strategy (Breskul).

When optimal abiotic and phytocoenotic conditions are maintained but biomass extraction from the population increases, the strategy of *G. lutea* shifts to K-R-type (Sheshul-Pavlik), while stress-tolerant traits become more pronounced in the *G. acaulis* subpopulation (Pip Ivan Marmarosky).

Our findings indicate that under severe stress and high disturbance, characterized by intensified silting and soil sodification, combined with increased biomass removal, populations of all species exhibit a heightened stress-tolerant strategy. This process leads to a gradual decline in plant density, a reduction in population range, and ultimately, progressive population decline. These trends have been documented in the *G. lutea* habitat on Vorozheska Mountain, in *G. punctata* habitats on Tatul and Vorozheska Mountains, as well as in *G. acaulis* populations on Hoverla, Turkul, and Rebra Mountains.

Key words: species of the genus *Gentiana* L., types of ecological strategies of plant populations, Ukrainian Carpathians.

Надійшла 22.11.2024.