

БОТАНІКА

УДК 581.5:582.675.1(477.8)

doi: 10.25128/2078-2357.26.1.1

¹Л. Р. ГРИЦАК , ²В. Г. КИЯК , ²В. М. БІЛОНОГА 

¹Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка

вул. М. Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів, 79026

E-mail: hrytsak1972@gmail.com

БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ТА ФУНКЦІОНУВАННЯ МЕТАПОПУЛЯЦІЙ *GENTIANA* *ACAULIS* L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

У статті висвітлено біологічні особливості формування та функціонування метапопуляцій *Gentiana acaulis* L. в Українських Карпатах, з акцентом на закономірності їх просторово-часової організації та механізми підтримання життєздатності в умовах природної та антропогенної динаміки середовища. Проаналізовано просторову структуру, вікову організацію, віталітетні характеристики та особливості самопідтримання часткових популяцій виду в різних екотопах Чорногірського масиву та Свидовця, що дозволило виявити суттєві відмінності між локальними популяційними системами залежно від екологічних умов.

Показано, що структура метапопуляцій *G. acaulis* є мозаїчною та динамічною і значною мірою визначається поєднанням абіотичних факторів (висота над рівнем моря, зволоження, освітлення, ґрунтові умови) та рівнем антропогенного впливу. Встановлено, що за сприятливих екологічних умов у стабільних ценозах провідну роль у відновленні популяцій відіграє генеративне розмноження, яке забезпечує високу генетичну різноманітність та просторове розширення популяцій. Натомість у стресових або порушених умовах (рекреаційне навантаження, витопування, заростання чагарниками, зміна режиму природокористування) зростає частка вегетативного відновлення як більш стійкого, але менш ефективного з точки зору генетичного оновлення механізму.

Виявлено суттєву трансформацію вікових спектрів та віталітетної структури субпопуляцій під впливом антропогенних і сукцесійних змін. Зокрема, спостерігається зменшення частки генеративних особин, порушення процесів насіннєвого поновлення, а також тенденція до «старіння» популяцій, що проявляється у переважанні віргінільних і сенільних станів. Такі зміни супроводжуються зниженням загальної життєздатності популяцій і їх здатності до просторової експансії.

Доведено, що метапопуляції *G. acaulis* характеризуються високою екологічною пластичністю, гетерогенністю онтогенетичних станів та комбінованим типом самопідтримання, який поєднує генеративні й вегетативні стратегії. Саме така стратегічна гнучкість забезпечує довготривале існування виду в умовах мінливої високогірної екосистеми.



©2026 Л. Р. Грицак та співавт. Стаття відкрита для доступу та розповсюджується на умовах ліцензії [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), яка дозволяє необмежене використання, розповсюдження та відтворення на будь-якому носії за умови належного цитування оригінальної роботи.

Отримані результати поглиблюють уявлення про механізми стійкості рідкісних високогірних видів рослин та можуть бути використані як наукова основа для розробки ефективних заходів їх охорони, моніторингу та збереження в Українських Карпатах.

Ключові слова: *Gentiana acaulis* L., метапопуляція, Українські Карпати, просторова організація метапопуляцій, вікова структура, віталітет, генеративне розмноження, вегетативне розмноження, самопідтримання популяції.

Gentiana acaulis L. (Gentianaceae) – тирлич безстеблій (родина Тирличеві), поширений у альпійському та субальпійському поясах гірських систем Центральної і Південної Європи. В Україні перебуває на північно-східній межі ареалу у гірських масивах Чорногора, Свидовця, Мармарошу, Чивчин, зрідка у Горганах і Бескидах здебільшого на висоті 1500–2000 м н. р. м. на задернованих лучних ділянках та кам'янистих осипах [5]. Поодинокі популяції виявлені також на нижчих рівнях, зокрема оселище на г. Чорна Ріпа розташоване на висоті 1050 м н. р. м. *G. acaulis* входить до складу асоціацій *Cystopteridetum fragilis*, *Rumicetum scutati-Rhodioletum roseae* (кл. *Asplenietea trichomanis*) [7]. Декоративна рослина, використовується у народній медицині. Перебуває під охороною у багатьох країнах, занесена до Червоної книги України [9].

G. acaulis – багаторічна трав'яна рослина з розвинутою мережею висхідних і горизонтальних кореневищ та мичкуватою кореневою системою, гемікриптофіт. Листки у прикореневій розетці, сидячі довгасто-еліптичні, цілокраї, звужені до основи, з тупою верхівкою, голі. Стебла поодинокі прямостоячі, 5–10 см, при плодах до 15 см заввишки, несуть єдину пару дрібних листків, зрослих при основі. Квітки великі поодинокі зі зрослолистою п'ятизубчастою чашечкою та лійкоподібно-дзвоникуватим віночком; трубочка 3–5 см завдовжки з коротким відгином, темно-синя. Плід – коробочка. Цвіте у травні-липні, плодоносить у липні-серпні. Розмноження переважно вегетативне, зрідка насіннєве. Популяції займають незначні площі (менше 0,1 га), переважно фрагментовані.

Під час попередніх досліджень у лабораторних умовах [6] й у природньому середовищі високогір'я Українських Карпат [3] було з'ясовано деякі еколого-біологічні особливості *G. acaulis*. Встановлено, що внаслідок демутаційних і кліматогенних сукцесій популяції виду зазнають значних негативних змін, а одна з дослідних субпопуляцій відмерла внаслідок експансії на її оселище угруповання *Alnus viridis* (Chaix) DC. [4]. Це зумовило розгортання більш детальних досліджень у метапопуляціях *G. acaulis*.

Метою дослідження було встановлення біологічних особливостей та просторової організації метапопуляцій *G. acaulis* в Українських Карпатах, та з'ясування особливостей їх функціонування у заповідних і антропогенно-змінених умовах.

Метапопуляцію ми розглядаємо як систему часткових популяцій (субпопуляцій) одного виду, генетичні та функціональні зв'язки між якими є значною мірою обмеженими [11]. Важливою ознакою метапопуляції є автономність динаміки часткових популяцій. Асинхронність субпопуляцій забезпечує вищу стійкість усієї метапопуляції до зміни середовища, порівняно з популяцією з такою ж чисельністю особин і ареалом, але в якій відсутня метапопуляційна організація [11]. Тому з'ясування структури, динаміки і функціонування метапопуляцій є актуальним з огляду на необхідність розробки ефективних способів збереження рідкісних видів та «конструювання» умов, необхідних для підтримання високого рівня їхньої життєздатності.

Матеріали та методи досліджень

Дослідження проводили упродовж 2000–2025 рр. на гірських хребтах Чорногора і Мармароські Альпи Українських Карпат. Застосовано традиційні методи онтогенетично-популяційних досліджень [2].

На популяційному рівні вивчали чисельність і щільність, просторову і вікову структури, генеративне і вегетативне розмноження. На основі цих ознак оцінювали життєвість особин і субпопуляцій [2]. Динаміку індивідуальних і групових параметрів досліджували, враховуючи чинники середовища існування. Серед абіотичних чинників обліковували висоту оселищ над рівнем моря, експозицію і крутизну схилів, вітровий і сніговий режими, глибину ґрунту, мікрорельєф. З біотичних чинників оцінювали проєктивне покриття компонентів фітоценозів.

Застосовано неущкоджуючі методи досліджень. Морфометричні проміри виконано під час фази цвітіння. Наукові назви рослин подано згідно з *Plants of the World Online* [13].

Результати досліджень та їх обговорення

За результатами дослідження семи оселищ *G. acaulis*, шість з яких розташовані на Чорногірському масиві (г. Шпиці, г. Ребра, г. Туркул, г. Гутин Томнатик, г. Брескул, г. Говерла) та одне на Мармароському (г. Петрос) встановлено, що найбільшою за розмірами є площа субпопуляції на г. Туркул (табл. 1). Площа інших – не перевищує 0,3 га. Аналіз даних показує, що цей вид здебільшого тяжіє до південних і південно-східних схилів.

Експозиція впливає на гіпсометричний рівень локалізації часткових популяцій. Так, на тепліших південних і південно-східних схилах Чорногори, яка належить до найхолодніших гірських масивів Українських Карпат [1], вид поширений на висотах у межах 1850–1950 м н. р. м., а на прохолодніших північно-східних схилах – на нижчих гіпсометричних рівнях. Це підтверджують й дані літературних джерел [12].

G. acaulis входить до складу як альпійських, так і субальпійських ценозів. Результати аналізу видової структури фітоценозів показали (табл. 2), що у склад половини досліджених локалітетів *G. acaulis* на Чорногорі входить *Juniperus communis* var. *saxatilis* Pall., ступінь рясності якого коливається від 10 % до 30 %.

Таблиця 1

Характеристика оселищ деяких часткових популяцій *Gentiana acaulis* L.

Гірський хребет, оселище	Параметри					Режим використання; фітоценотичні умови
	Висота, н. р. м.	Експ. схилу	Кут нахил, град.	Площа, га	Щільність ос. / м ²	
Чорногора, г. Говерла	1940	S	> 45°	0,3	3,0	заповідання, рекреація; нещільне задерніння, заростання чагарниковою рослинністю
Чорногора, г. Брескул	1850	S	20–40°	0,1	7,5	заповідання, рекреація; нещільне задерніння
Чорногора, г. Туркул	1850–1900	S	> 45°	2,0	10,5	заповідання, рекреація; нещільне задерніння, заростання чагарниковою рослинністю
Чорногора, г. Шпиці	1750–1800	E	> 45°	Деякі групи по 10–15 особин		заповідання; нещільне задерніння
Чорногора, г. Ребра	1850	S	> 45°	0,05	8,0	заповідання, рекреація; задерніння
Чорногора, г. Гутин Томнатик	1850–1950	SE	20–40° (>45°)	Деякі групи по 10–15 особин		заповідання, помірний випас; задерніння
Мармароські Альпи, г. Петрос	1770–1775	SE	20–40°	0,1	11,6	інтенсивний випас; нещільне задерніння

На г. Туркул оселище колонізується й *Pinus mugo* Turra. В усіх, без винятку, досліджених оселищах значною є й частка чагарничкової рослинності, представленої *Rhododendron kotschy* Simonk., *Vaccinium myrtillus* L., а на г. Туркул й *Vaccinium uliginosum* L.

З потеплінням істотне збільшення проективного покриття чагарників у альпійському поясі призводить до масштабного зменшення чисельності популяцій багатьох рідкісних лучних видів, зокрема, й *G. acaulis*.

G. acaulis має високу чутливість до затінення у фенофазах бутонізації та початку цвітіння. Процес відмирання дорослих особин *G. acaulis* внаслідок затінення сусідами триває від 1 до 4 (6) років, залежно від їхньої вікової стану і життєвості, а також від величини і режиму затінення. Тому подальша колонізація оселищ *G. acaulis* чагарниковою та

чагарничковою рослинністю може призвести до фрагментації та поступового згасання багатьох субпопуляцій. Особливу небезпеку це становить на контакті субальпійських і альпійських угруповань, наприклад, на г. Туркул. Під загрозою перебуває також оселище на г. Петрос Мармароський, розташоване у субальпійському поясі. На даний час по периферії цей локалітет вже оточує підріст *Picea abies* (L.) H.Karst.

Таблиця 2

Видовий склад угруповань з участю *Gentiana acaulis* L.

№	Види	Місце розташування						
		г. Говерла	г. Брескул	г. Туркул	г. Ребра	г. Шпиці	г. Гутин Томнатик	г. Петрос Мармароський
1	<i>Arnica montana</i> L.	+	–	+	+	+	+	+
2	<i>Achillea millefolium</i> L.	–	–	–	–	–	–	+
3	<i>Carlina acaulis</i> L.	–	–	–	–	–	–	+
4	<i>Campanula alpina</i> Jacq.	+	+	+	+	+	+	–
5	<i>Crocus heuffelianus</i> Herbert	–	+	2	–	–	–	–
6	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.	+	+	–	1	–	–	–
7	<i>Dianthus compactus</i> Kit. = <i>Dianthus barbatus</i> subsp. <i>compactus</i> (Kit.) Heuff.	–	–	–	–	–	–	+
8	<i>Geum montanum</i> L.	+	–	+	+	–	+	–
9	<i>Gentiana acaulis</i> L.	+	2	2	2	+	+	2
10	<i>Gentiana laciniata</i> Kit. ex Kanitz	–	–	–	+	–	–	–
11	<i>Gentiana punctata</i> L.	+	+	+	–	2	1	–
12	<i>Juniperus communis</i> var. <i>saxatilis</i> Pall.	2	–	3	–	1	–	1
13	<i>Juncus trifidus</i> L. = <i>Oreojuncus trifidus</i> (L.) Záv.Drábk. & Kirschner	+	–	–	–	1	2	+
14	<i>Nardus stricta</i> L.	+	1	1	+	–	2	–
15	<i>Pinus mugo</i> Turra	–	–	+	–	–	–	–
16	<i>Poa deylii</i> Chrtek & V. Jirasek = <i>Poa granitica</i> subsp. <i>disparilis</i> Nyár	–	2	–	+	1	–	+
17	<i>Poa nemoralis</i> L.	–	–	–	–	–	–	+
18	<i>Pulsatilla alba</i> Reichenb. = <i>Pulsatilla alpina</i> (L.) Chaz.	+	+	1	–	+	–	–
19	<i>Ranunculus thora</i> L.	+	–	+	+	+	+	–
20	<i>Rhododendron kotschyi</i> Simonk.	+	+	2	1	2	1	–
21	<i>Sesleria coerulans</i> Friv.	–	+	1	1	–	+	–
22	<i>Silene carpatica</i> (Zapał.) Czopik <i>Silene behen</i> L.	–	–	–	–	–	+	–
23	<i>Scabiosa lucida</i> Vill. subsp. <i>barbata</i> Nyar.	–	–	–	–	–	–	+
24	<i>Soldanella hungarica</i> Simonk.	+	+	+	+	–	–	–
25	<i>Thymus alpestris</i> Tausch ex A.Kern.	–	–	–	–	–	–	1
26	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	+	+	1	+	2	2	+
27	<i>Vaccinium uliginosum</i> L.	–	–	+	–	–	–	–

Експансія ценопопуляції *A. viridis* на г. Комин (1650 м н. р. м., хребет Свидовець) вже майже витіснила *G. acaulis* зі складу фітоценозу.

Незважаючи на режим заповідання, досліджені часткові популяції *G. acaulis* чорногірської метапопуляції піддаються значному рекреаційному навантаженню. Витоптування рекреантами субпопуляції на г. Туркул призвело до значної її фрагментації. Аналогічна ситуація спостерігається у привершинному локалітеті г. Говерли.

Особливу загрозу *G. acaulis* становить зривання генеративних пагонів рекреантами у оселищах, розташованих у легкодоступних для туристів місцях, оскільки це значно зменшує

запас насіння у субпопуляціях. На тлі низької життєздатності і коефіцієнта схожості насіння [10] це призводить до зниження частки підросту та старіння популяції.

За період з 2002 р. по 2016 р. щільність субпопуляції на г. Туркул зменшилася більше ніж у 2 рази (з 23,9 ос./м² до 10,5 ос./м² відповідно), а на г. Ребра – майже втричі (з 23,3 ос./м² до 8 ос./м²).

Високий показник щільності особин у частковій популяції *G. acaulis* на г. Петрос Мармароській є наслідком інтенсивного пасторального навантаження. Стравлювання генеративних особин інтенсифікує вегетативне розмноження та збільшує частку особин прегенеративної групи. Однак, таким рослинам притаманна нижча життєвість.

Узагальнення даних щодо особливостей проходження онтогенезу *G. acaulis* показало, що самопідтримання його субпопуляцій здійснюється за комбінованим типом. Очевидно, в умовах еколого-ценотичного оптимуму значну роль у заміщенні поколінь відіграє генеративне розмноження. Так, у локалітеті на г. Ребра, у 2002 р. рослини насінневого походження більш ніж у 4,0 рази за кількістю переважали вегетативні особини. На той час угруповання, до складу якого входила субпопуляція *G. acaulis*, вже знаходилося у складі заповідних територій і зазнавало лише помірного пасторального навантаження у результаті епізодичного прогону отар овець, а ступінь рясності щільнодернинних злаків був невисоким. Занепад гірського тваринництва у комплексі з посиленням рекреаційного навантаження призвели до трансформації середовища, на що й системно відреагували рослини *G. acaulis*. За 14 років частка генет у субпопуляції на г. Ребра зменшилася у понад 8,0 разів (рис. 1), і відповідно, зросла роль вегетативного розмноження.

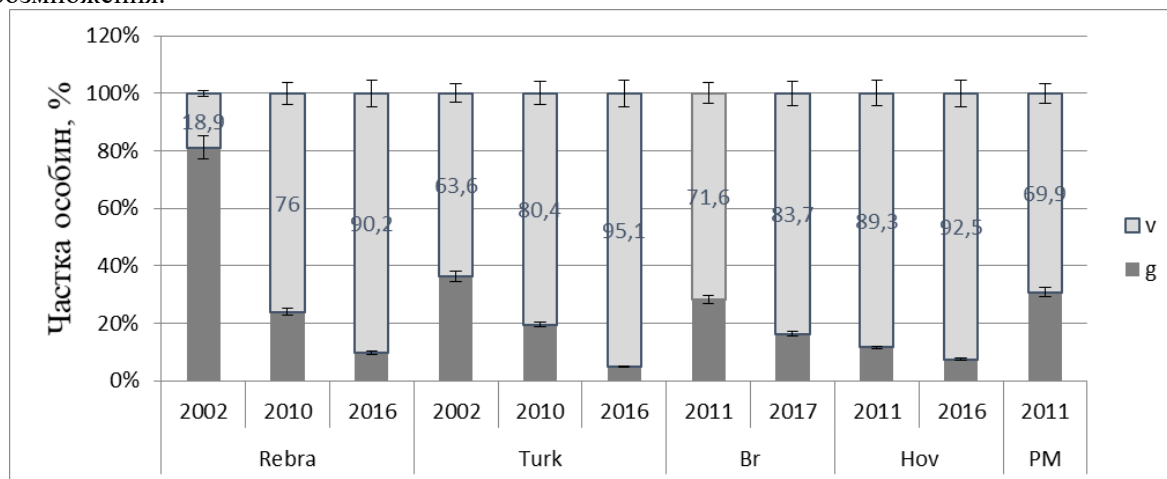


Рис. 1. Частка генет і рамет у часткових популяціях *G. acaulis* в Українських Карпатах. Умовні позначення: Rebra – г. Ребра, Turk – г. Туркул, Br – г. Брескул, Nov – г. Говерла, PM – г. Петрос Мармароський; v – частка рамет, g – частка генет.

Переважаання рамет над генетами у локалітеті на г. Туркул на початку 2000 рр., на наш погляд, зумовлене еколого-географічними умовам росту, а саме: перебуванням популяції в умовах песимуму, на межі свого висотного ареалу. Інтенсифікація вегетативного розмноження на висотній межі ареалу дозволяє стабілізувати нестачу генет у субпопуляції. Однією із причин останнього є й низька життєвість насіння.

Результати наших лабораторних досліджень схожості насіння рослин *G. acaulis* з г. Туркул та г. Ребра, проведені у 2000 рр. показали, що насіння не проростає без тривалої його стратифікації та передпосівної обробки високими (1000 мг/л) концентраціями гіберелової кислоти [8]. Понад 42 % отриманого підросту з г. Туркул загинуло упродовж 1–2 місяців після проростання. Реакція рослин на несприятливі абіотичні умови росту супроводжується зменшенням у 2,2 рази частки генет у субпопуляції на г. Туркул, порівняно із г. Ребра. Посилення процесів заростання, задерніння та рекреаційного навантаження упродовж наступних 14 років на г. Туркул призвели до зменшення у субпопуляції частки генет, порівняно із 2002 р. у 7,4 раза. Аналогічні тенденції щодо самопідтримання субпопуляцій виявлено також й у інших локалітетах росту виду. Водночас, аналіз показників співвідношення вегетативного

та генеративного розмноження у субпопуляції на г. Петрос Мармароський, дозволяє припустити, що випас худоби значно менше пригнічує генеративне самопідтримання часткових популяцій, ніж задерніння, затінення та рекреаційне навантаження.

Результати досліджень показали значну залежність вікового спектру субпопуляцій від ступеня трансформації середовища існування. Встановлено, що на початку 2000 рр. субпопуляції *G. acaulis* на г. Ребра була нормальною повночленною, а на г. Туркул – нормальною неповночленною, оскільки у її складі були відсутні сенільні рослини (рис. 2).

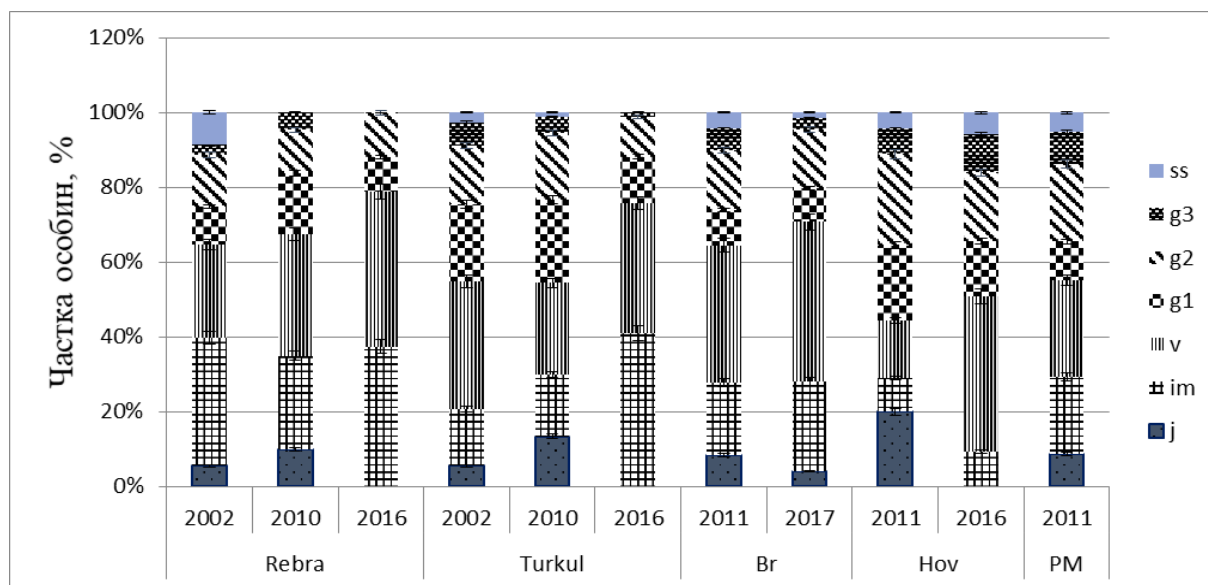


Рис. 2. Динаміка вікової структури часткових популяцій *G. acaulis* в Українських Карпатах. Умовні позначення: Rebra – г. Ребра, Turk – г. Туркул, Br – г. Брескул, Nov – г. Говерла, РМ – г. Петрос Мармароський; j – ювенільні, im – імаурні, v – віргінільні, g₁ – молоді генеративні, g₂ – середньовікові генеративні, g₃ – старі генеративні, ss – субсенільні.

Обидві популяції мали виражений лівосторонній спектр. Однак, на г. Ребра переважала частка імаурних рослин, а на г. Туркул – віргінільних особин. Така особливість вікового спектру субпопуляції на г. Ребра, ймовірно, зумовлена перевагою генеративного типу самопідтримання.

Збільшення рекреаційного навантаження, на фоні демутаційних сукцесій, призвело до трансформації вікових спектрів цих субпопуляцій. Ймовірно, збирання рослин у букети, позначилося на запасах насіння у локалітетах, а значне ущільнення структури ґрунту та, відповідно, розширення площ туристичних стежок ускладнило процес укорінення проростків. Це у комплексі із задернінням (г. Ребра, г. Туркул) і затіненням (г. Туркул) позначається й на життєвості рослин, у тому числі й генеративних. Щільність і життєвість *G. acaulis* вища на тих ділянках, де задерніння сформоване порівняно недавно. У локусах з добре вираженим суцільним ярусом трав, в умовах затінення і конкуренції цей вид поступово випадає з травостою. При цьому, проміжною адаптивною реакцією до цих несприятливих умов є зниження життєвості і зростання вегетативної рухливості особин. Водночас, з припиненням цвітіння у генеративних особин зростає їхня вегетативна рухливість, внаслідок чого у популяції різко збільшується чисельність підросту вегетативного походження. Саме це й спостерігається на даний час не лише у локалітетах росту на г. Ребра і г. Туркул, але й на Говерлі.

Віталітетний аналіз показав, що трансформація середовища позначається й на життєвості генеративних особин (рис. 3).

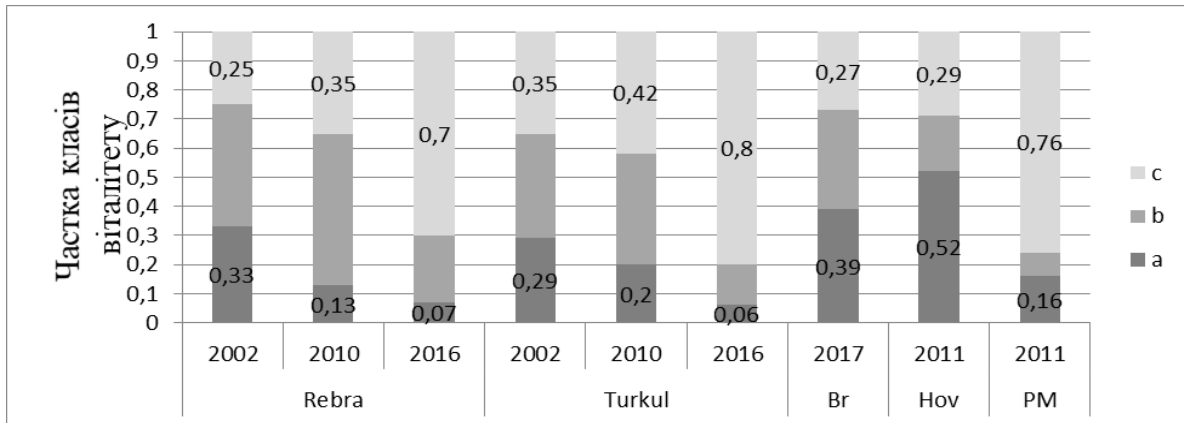


Рис. 3. Віталітетні спектри досліджених популяцій *G. acaulis*. Умовні позначення: Rebra – г. Ребра, Turkul – г. Туркул, Br – г. Брескул, Nov – г. Говерла, PM – г. Петрос Мармароський; a – найвищий клас віталітету, b – проміжний клас віталітету, c – найнижчий клас віталітету.

Так, на прикладі аналізу динаміки віталітетного спектру субпопуляцій на г. Ребра та г. Туркул показано, що погіршення умов росту призводить як до зниження індексу їхньої якості (табл. 3), так й до збільшення частки особин «с» групи. За нещільного задерніння ґрунту (г. Ребра (2002 р.), г. Говерла, г. Брескул) частка особин найвищого класу віталітету коливається у субпопуляціях від 33 % до 52 %. Посилення рекреаційного навантаження збільшує кількість особин найнижчого класу віталітету (г. Ребра, г. Туркул (2010–2016 рр.)).

Таблиця 3

Диференціація субпопуляцій *G. acaulis* за якісними типами

Місце росту	Рік дослідження	Індекс якості, Q	Тип якості
г. Ребра	2002	0,38	процвітаюча
	2010	0,32	врівноважена
	2016	0,15	депресивна
г. Туркул	2002	0,32	врівноважена
	2010	0,29	врівноважена
	2016	0,10	депресивна
г. Брескул	2017	0,36	процвітаюча
г. Говерла	2011	0,36	процвітаюча
г. Піп Іван Мармароський	2011	0,12	депресивна

Аналогічним чином на життєвість генеративних особин впливає і пасторальне навантаження. Так, не зважаючи на те, що вікова структура субпопуляції на г. Петрос Мармароський нормальна повночленна, за життєвістю 76 % особин цього локалітету належать до «с» класу, що позначається й на індексі якості.

Отже, узагальнення результатів дослідження як індивідуальних, так й диференціальних ознак субпопуляцій виду *G. acaulis*, свідчить, що трансформація середовища їхнього існування призводить до збільшення поліваріантності онтогенезу. Відхилення від еколого-ценотичного оптимуму спричиняє інтенсифікацію вегетативного розмноження. За досліджений період частка рамет у деяких субпопуляціях збільшилася від 1,5 рази (г. Туркул) до 4,8 рази (г. Ребра). Випас худоби значно менше пригнічує генеративне самопідтримання часткових популяцій, ніж задерніння, затінення та рекреаційне навантаження. Значної трансформації зазнали й вікові спектри субпопуляцій: із групи нормальних повночленних три із них (г. Ребра, г. Туркул, г. Говерла) перейшли до рангу неповночленних. Посилення рекреаційного навантаження на чорногірські субпопуляції призвело до збільшення у їх віталітетному спектрі у понад 2 рази кількості особин найнижчого класу віталітету.

За особливості біології та комплексом диференціальних ознак групового рівня *G. acaulis* складно віднести до конкретного типу первинної стратегії. Так, для рослин цього виду характерні відносно мала фітомаса та площа листової поверхні, вони продукують порівняно мало насіння. Його особини здатні відносно швидко займати вивільнені місця з послабленою конкуренцією та швидко звільняти нішу вже за незначних змін середовища і фітогенного впливу. Результати цих досліджень дозволили К. Малиновському із співавторами [7] зачислити цей вид до перехідного S-R типу.

Результати наших досліджень показують, що упродовж останнього десятиліття субпопуляції на г. Говерла, г. Туркул, г. Ребра перебувають в умовах дії сильного стресу та сильних порушень. Рослини з г. Ребра все ще характеризуються найбільш потужним розвитком надземної сфери, на що вказує аналіз їх морфометричних параметрів (табл. 4).

Таблиця 4

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

Параметри	Місця росту				
	г. Ребра	г. Туркул	г. Говерла	г. Петрос	г. Брескул
Ширина листка, см	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	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	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.	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 (розетки), см	11 $\pm$ 8,3	11,3 $\pm$ 7,8	13,0 $\pm$ 10	6,9 $\pm$ 4,3	12,9 $\pm$ 3,7
Кількість квіток на одну рослину, шт.	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

Домінування у частковій популяції на г. Говерла середньовікових генеративних особин свідчить про її тенденцію до старіння. Така зміна її вікової структури є посиленням ознак стрес-толерантності. В умовах слабкого стресу і сильних порушень перебуває субпопуляція *G. acaulis* на г. Петрос Мармароський. Такі умови росту супроводжуються збільшенням ролі вегетативного розмноження у самопідтриманні популяції та частки особин (до 76 %) найнижчого класу віталітету, що вказує на посилення ознак стрес-толерантного типу стратегії.

Висновки

Отже, узагальнення результатів дослідження субпопуляцій виду *G. acaulis* показує, що трансформація середовища їхнього існування призводить до збільшення поліваріантності онтогенезу. Відхилення від еколого-ценотичного оптимуму інтенсифікують вегетативне розмноження. За досліджений період частка рамет у деяких субпопуляціях збільшилася від 1,5 рази (г. Туркул) до 4,8 рази (г. Ребра). Випас худоби значно менше пригнічує генеративне самопідтримання часткових популяцій, ніж задерніння, затінення та рекреаційне навантаження. Значної трансформації зазнали й вікові спектри субпопуляцій: із групи нормальний повночленних три із них (г. Ребра, г. Туркул, г. Говерла) перейшли до рангу неповночленних. Посилення рекреаційного навантаження на «чорногірські» субпопуляції виду *G. acaulis* збільшило у віталітетному спектрі субпопуляцій й у понад 2 рази кількість особин найнижчого класу віталітету.

1. Вишневський В. І., Шевчук С. А. Використання даних дистанційного зондування Землі для з'ясування термічних особливостей Українських Карпат. *Український журнал дистанційного зондування Землі*. 2017. Т. 12. С. 47–52.

2. Злобін Ю. А., Скляр В. Г., Клименко Г. О. Біологія та екологія фітопопуляцій / за ред. Ю. А. Злобіна. Суми : Університетська книга, 2022. 512 с.
3. Кияк В. Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів : Ліга-Прес, 2013. 248 с.
4. Кияк В. Г., Білонога В. М., Штупун В. П. Кліматогенні зміни популяцій і фітоценозів. Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження. За ред. Кияка В. Львів : Вид-во ННВК «АТБ», 2018. С. 103–126.
5. Кобів Ю., Прокопів А., Гелеш М., Борсукевич Л. Поширення, стан популяцій та характеристика оселищ рідкісних і загрожених видів рослин у північній частині Свидовця (Українські Карпати). *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 2009. Вип. 49. С. 63–82.
6. Майорова О. Ю., Грицак Л. Р., Мазур Д. С., Вітрова С. А., Дробик Н. М. Мікроклональне розмноження та вкорінення in vitro рідкісного виду *Gentiana acaulis* L. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2016. Т. 19. С. 162–166.
7. Малиновський К. А., Крічфалушій В. В. Високогірна рослинність. Київ : Фітосоціоцентр, 2000. 232 с.
8. Страшнюк Н. М., Грицак Л. Р., Леськова О. М. Використання біотехнологічних методів для збереження *Gentiana acaulis* L. в Українських Карпатах. *Науковий вісник Чернівецького університету : збірник наук. праць*. Вип. 145: Біологія. 2002. С. 154–159.
9. Червона книга України. Рослинний світ. За ред. Я. П. Дідуха. Київ : Глобалконсалтинг, 2009. С. 487.
10. Черепанин Р. М., Кияк В. Г. Схожість і життєздатність насіння рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2008. Вип. 48. С. 49–58.
11. Hanski J. O. E. Gaggiotti Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Amsterdam, Boston, London et al. : Academic Press, 2003. 696 p.
12. Kobiv Yu., Prokopiv A., Nachychko V., Borsukevych L., Helesh M. Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians). *Ukrainian Botanical Journal*. 2017. Vol. 74, Iss. 2. P. 163–176. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.02.163>.
13. Plants of the World Online. URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата звернення: 2.02.2026).

References

1. Vyshnevskiy V. I., Shevchuk S. A. Vykorystannia danykh dystantsiynoho zonduvannia Zemli dlia ziasuvannia termichnykh osoblyvostei Ukrainskykh Karpat. *Ukrainskyi zhurnal dystantsiynoho zonduvannia Zemli*. 2017. T. 12. S. 47–52. [in Ukrainian]
2. Zlobin Yu. A., Skliar V. H., Klymenko H. O. Biolohiia ta ekolohiia fitopopuliatsii / za red. Yu. A. Zlobina. Sumy : Universytetska knyha, 2022. 512 s. [in Ukrainian]
3. Kyiak V. H. Mali populiatsii ridkisnykh vydiv roslyn vysokohiria Ukrainskykh Karpat. Lviv : Liha-Pres, 2013. 248 s. [in Ukrainian]
4. Kyiak V. H., Bilonoha V. M., Shtupun V. P. Klimatohenni zminy populiatsii i fitotsenoziv. Zminy struktury populiatsii ridkisnykh vydiv vysokohiria Ukrainskykh Karpat i problemy ikh zberezhenia. Za red. Kyiaka V. Lviv : Vyd-vo NNVK «АТБ», 2018. S. 103–126. [in Ukrainian]
5. Kobiv Yu., Prokopiv A., Helesh M., Borsukevych L. Poshyrennia, stan populiatsii ta kharakterystyka oselyshch ridkisnykh i zahrozhennykh vydiv roslyn u pivnichnii chastyni Svydovtsia (Ukrainski Karpaty). *Visn. Lviv. un-tu. Ser. biol.* 2009. Vyp. 49. S. 63–82. [in Ukrainian]
6. Mayorova O. Yu., Hrytsak L. R., Mazur D. S., Vitrova S. A., Drobyk N. M. Mikroklonalne rozmnozhenia ta vkorinennia in vitro ridkisnoho vydu *Gentiana acaulis* L. *Fakty eksperymentalnoi evoliutsii orhanizmov*. 2016. T. 19. S. 162–166. [in Ukrainian]
7. Malynovskiy K. A., Krichfalushii V. V. Vysokohirna roslynnist. Kyiv : Fitosotsiotsentr, 2000. 232 s. [in Ukrainian]
8. Strashniuk N. M., Hrytsak L. R., Leskova O. M. Vykorystannia biotekhnolohichnykh metodiv dlia zberezhenia *Gentiana acaulis* L. v Ukrainskykh Karpatakh. *Naukovyi visnyk Chernivetskoho universytetu : zbirnyk nauk. prats*. Vyp. 145: Biolohiia. 2002. C. 154–159. [in Ukrainian]
9. Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit. Za red. Ya. P. Didukha. Kyiv : Hlobalkonsaltny, 2009. S. 487. [in Ukrainian]
10. Cherepanyn R. M., Kyiak V. H. Skhozhist i zhyttiezdatnist nasinnia ridkisnykh vydiv roslyn vysokohiria Ukrainskykh Karpat. *Visnyk Lvivskoho universytetu. Seriya biolohichna*. 2008. Vyp. 48. S. 49–58. [in Ukrainian]
11. Hanski J. O. E. Gaggiotti Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations. Amsterdam, Boston, London et al. : Academic Press, 2003. 696 p.
12. Kobiv Yu., Prokopiv A., Nachychko V., Borsukevych L., Helesh M. Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians). *Ukrainian Botanical Journal*. 2017. Vol. 74, Iss. 2. P. 163–176. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.02.163>.
13. Plants of the World Online. URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата звернення: 2.02.2026).

¹L. R. Hrytsak, ²V. H. Kyryak, ²V. M. Bilonoha

²Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

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

BIOLOGICAL FEATURES OF THE FORMATION AND FUNCTIONING OF METAPOPOPULATIONS OF *GENTIANA ACAULIS* L. IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

This article examines the biological characteristics of the formation and functioning of metapopulations of *Gentiana acaulis* L. in the Ukrainian Carpathians, with a focus on the patterns of their spatial and temporal organization and the mechanisms that maintain their viability under conditions of natural and anthropogenic environmental dynamics. The spatial structure, age composition, vitality characteristics, and self-sustainability features of the species' subpopulations in various ecotopes of the Chornohora Massif and Svidovets were analyzed, revealing significant differences between local population systems depending on ecological conditions.

It was shown that the structure of *G. acaulis* metapopulations is mosaic-like and dynamic and is largely determined by a combination of abiotic factors (elevation, moisture, light, soil conditions) and the level of anthropogenic impact. It has been established that under favorable ecological conditions in stable communities, generative reproduction plays a leading role in population recovery, ensuring high genetic diversity and the spatial expansion of populations. In contrast, under stressful or disturbed conditions (recreational pressure, trampling, shrub encroachment, changes in land-use practices), the proportion of vegetative regeneration increases as a more resilient but less effective mechanism in terms of genetic renewal.

A significant transformation of the age spectra and vitality structure of subpopulations has been observed under the influence of anthropogenic and succession-related changes. In particular, there is a decrease in the proportion of generative individuals, disruption of seed regeneration processes, and a tendency toward "aging" of populations, manifested by the predominance of virginal and senile stages. These changes are accompanied by a decline in the overall viability of populations and their capacity for spatial expansion.

It has been demonstrated that *G. acaulis* metapopulations are characterized by high ecological plasticity, heterogeneity of ontogenetic stages, and a combined type of self-maintenance that integrates generative and vegetative strategies. It is precisely this strategic flexibility that ensures the species' long-term survival in the conditions of a changing alpine ecosystem. The results obtained deepen our understanding of the mechanisms of resilience in rare high-mountain plant species and can serve as a scientific basis for developing effective measures for their protection, monitoring, and conservation in the Ukrainian Carpathians.

Keywords: *Gentiana acaulis* L., metapopulation, Ukrainian Carpathians, spatial organization of metapopulations, age structure, vitality, generative reproduction, vegetative reproduction, population self-sustainability.

Надійшла до редакції: 20.02.2026

Прийнята до друку: 12.03.2026

Опублікована: 30.03.2026