

Інститут екології Карпат
Національної академії наук України

**ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ У ГІРСЬКИХ
І РІВНИННИХ РЕГІОНАХ УКРАЇНИ В УМОВАХ
КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН**

Львів 2022

В. Кияк, І. Данилик, І. Шпаківська, О. Кагало, О. Лобачевська, Ю. Канарський, О. Марискевич, О. Андрєєва, Ю. Кобів, Т. Микітчак, Н. Кияк, І. Рабик. **Збереження біорізноманіття у гірських і рівнинних регіонах України в умовах кліматичних змін** / За ред. В. Кияк, І. Данилик, І. Шпаківська, О. Кагало, О. Лобачевська. – Львів: Простір-М, 2022. – 189 с.

У монографії представлено результати оцінки і прогнозування стану природних біосистем різного рівня організації на територіях Західного Полісся, Волино-Поділля й Карпат за сучасних кліматичних змін. Описано особливості змін клімату в регіоні, їх вплив на різноманіття ентомофауністичних комплексів; проведено аналіз біогеоценотичного покриву території; з'ясовано роль запасів мертвої деревини в лісових екосистемах у пом'якшенні кліматичних змін; розкрито принципи активного природоохоронного менеджменту доміантних і раритетних типів оселищ; досліджено кліматогенну трансформацію популяцій і угруповань високогір'я Українських Карпат; встановлено роль адаптивної стратегії мохів у збереженні функцій і різноманіття природних біосистем в умовах кліматичних змін.

Для фахівців у галузі екології, працівників природоохоронних установ.

V. Kyiak, I. Danylyk, I. Shpakivska, O. Kagalo, O. Lobachevska, Y. Kanarsky, O. Maryshevych, O. Andryeyeva, Y. Kobiv, T. Mykitchak, N. Kyiak, I. Rabyk. **Conservation of biodiversity in mountainous and plain regions of Ukraine under climate change conditions** / Edited by V. Kyiak, I. Danylyk, I. Shpakivska, O. Kagalo, O. Lobachevska. – Lviv: Prostir-M, 2022. – 189 p.

The monograph presents the results of assessment and prediction of the status of natural biosystems of different organization levels in the territory of Western Polissya, Volyn-Podillya and the Carpathians under current climate change. Characteristics of climate change in the region were described as well as its effect on biodiversity of entomofaunistic complexes; biogeocoenotic cover of the territory was analyzed; the role of deadwood stock in the forest ecosystems in mitigation of the climate change was revealed; principles of active nature conservation management in dominant and rare types of habitats were determined; climate-triggered transformation of populations and communities in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians was studied; the role of adaptive strategy of mosses in the conservation of functions and diversity of natural biosystems under climate change conditions was established.

Рецензенти: **Царик Й.В.**, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології Львівського національного університету ім. Івана Франка;

Капрусь І.Я., доктор біологічних наук, професор, професор кафедри екології Львівського національного університету ім. Івана Франка.

Рекомендовано до друку вченою радою Інституту екології Карпат НАН України.

Монографія містить результати досліджень з відомчої цільової теми № III-2-17 в рамках тематики НАН України

© Кияк В., Данилик І., Шпаківська І. та ін., 2022
© Інститут екології Карпат НАН України, 2022

Зміст

Вступ (<i>Кияк В.</i>).....	5
1. Характер і особливості кліматичних змін у Західному Поліссі, Західному Волино-Поділля та Карпатському регіоні (<i>Канарський Ю.</i>).....	7
2. Вплив кліматичних змін на різноманіття ентомофауністичних комплексів заходу України (<i>Канарський Ю.</i>).....	19
3. Аналіз біогеоценотичного покриву Бескидського регіону (<i>Шнаківська І.</i>).....	35
4. Запаси мертвої деревини в лісових екосистемах та їх роль в пом'якшенні кліматичних змін на прикладі природоохоронних територій карпатського регіону (<i>Шнаківська І., Марискевич О.</i>)...	51
5. Принципи активного природоохоронного менеджменту домінантних і раритетних типів оселищ Західного Полісся, Волино-Поділля і Карпат.....	71
5.1. Кліматичні тренди Голоцену та їх значення для розуміння сучасних природних тенденцій змін біогеоценотичного покриву в умовах антропогенезу (<i>Андрєєва О., Кагало О.</i>)...	71
5.2. Концепція домінантних типів оселищ як інструмент оптимізації підходів до збереження регіональної самобутності біотичного й ландшафтного різноманіття (<i>Кагало О., Данилик І.</i>).....	82
5.3. Методи моніторингу та оцінки змін видового складу й типологічної структури екотопологічних флорокомплексів у домінінтних типах оселищ модельних територій Західного Полісся, Волино-Поділля та Карпат в контексті їх пристосування до змін кліматичних умов (<i>Кагало О., Данилик І., Андрєєва О.</i>).....	86
5.4. Обґрунтування принципів активного природоохоронного (созологічного) менеджменту домінантних типів оселищ з метою збереження регіональної самобутності природного фіторізноманіття (<i>Кагало О., Данилик І., Андрєєва О.</i>).....	90
6. Кліматогенна трансформація популяцій і угруповань високогір'я Українських Карпат.....	104
6.1. Реакція рідкісних видів рослин Українських Карпат на кліматичні зміни (<i>Кобів Ю.</i>).....	104
6.2. Механізми впливу кліматичних змін на структуру популяцій високогірних видів рослин (<i>Кияк В.</i>).....	116
6.3. Адаптації популяцій і угруповань ракоподібних високогірних водойм в умовах кліматичних змін (<i>Микітчак Т.</i>).....	129

7. Роль адаптивної стратегії мохів у збереженні функцій і різноманіття природних біосистем в умовах кліматичних змін (на прикладі урочища Заливки заповідника Розточчя) (Лобачевська О., Кияк Н., Рабик І.).....	135
7.1. Таксономічна, біоморфо-екологічна структура та репродуктивна стратегія мохоподібних як індикатор кліматичних змін.....	138
7.2. Аналіз фізіолого-біохімічної мінливості мохів як показника продуктивності та толерантності мохових угруповань.....	146
Підсумки (Кияк В., Шпаківська І., Кагало О., Лобачевська О.).....	155
Список літератури.....	165

ВСТУП

Рамкову конвенцію ООН про зміни клімату Україна підписала у 1992 р. на конференції ООН з навколишнього середовища в м. Ріо-де-Жанейро (Бразилія) і ратифікувала її у 1996 р. Від 1995 р. сторони конвенції зустрічаються щорічно на конференціях для оцінки прогресу в боротьбі зі зміною клімату, зокрема щодо застосування ефективних заходів з метою прогнозування, запобігання або зведення до мінімуму причин зміни клімату і пом'якшення його негативних наслідків.

Перед фахівцями у галузі біології й екології постають нові проблеми щодо збереження біотичного та ландшафтного різноманіття за змін умов існування живого, зумовлених потеплінням й іншими кліматичними змінами. Необхідною є консолідація зусиль науковців з метою вирішення комплексних завдань регіонального і глобального масштабу, в біомах різних широт і кліматичних поясів, на рівнинах, у горах і водних екосистемах.

В Україні, зокрема її західному регіоні, такі дослідження підтримуються програмами Національної академії наук, а саме, цільовою програмою наукових досліджень Відділення загальної біології НАН України “Фундаментальні засади прогнозування та упередження негативного впливу змін кліматичних умов на біотичні системи України”. З цього огляду актуальним є пропоноване дослідження, яке спрямоване на розробку методичних засад оцінки й прогнозування стану природних біосистем і збереження біорізноманіття у гірських і рівнинних регіонах України в умовах кліматичних змін.

Мета роботи полягає у тому, щоб обґрунтувати наукові засади комплексної оцінки, прогнозування стану природних біосистем різних рівнів організації та збереження біорізноманіття на територіях Західного Полісся, Волино-Поділля й Карпат в умовах кліматичних змін; встановити роль природних лісів Чорногірського масиву у вуглецевому балансі території та впливу кліматичних змін на вуглецеву ємність лісових екосистем; обґрунтувати принципи активного природоохоронного менеджменту домінантних і раритетних типів оселищ з метою збереження природного фіторізноманіття та пов'язаних з ним груп хребетних і безхребетних тварин; визначити популяційні маркери пристосування до зміни умов середовища існування, структурні і фізіолого-біохімічні параметри для біоіндикаційного моніторингу, оцінки стану і прогнозування динаміки біосистем в умовах кліматичних змін.

Узагальнено дані щодо змін біокліматичних показників на території Західного Полісся, Волино-Поділля та Карпатського регіону в межах 30-річного періоду (1991-2021 рр.). Встановлено тенденції змін ареалів

ентомокомплексів у західних регіонах України у зв'язку із змінами клімату та супутнім антропогенним навантаженням на природні екосистеми.

Узагальнено результати польових досліджень за 2017-2021 рр. щодо вивчення структурно-функціональних особливостей похідних хвойних лісів, особливостей формування запасів мертвої деревини на природоохоронних територіях та інтенсивності її мінералізації в залежності від гідротермічних умов.

Проведено комплекс фітоценологічних, флорологічних та фітосозологічних досліджень на прикладі домінантних і раритетних типів оселищ лучно-болотних, лучно-степових та широколистяно-лісових типів на модельних полігонах Західного Полісся, Волино-Поділля та Карпат за впливу кліматичних і антропогенних чинників.

Вивчено зміни життєздатності популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат в умовах кліматичних змін; проведено оцінку адаптивного потенціалу популяцій модельних раритетних видів рослин. Встановлено параметри для моніторингу і прогнозування динаміки популяцій.

Досліджено адаптивні морфо-фізіологічні реакції домінантних видів мохів для визначення маркерів стану фітосистем на території урочища Заливки (природний заповідник "Розточчя") в умовах антропогенно трансформованого середовища та кліматичних змін.

На підставі екологічних закономірностей поширення окремих таксономічних груп безхребетних гідробіонтів та їхніх екологічних комплексів оцінено характер і спрогнозовано напрямки подальших структурних змін зооценозів під впливом кліматичних змін регіону.

Визначено популяційні маркери пристосування до зміни умов середовища існування, структурні і фізіолого-біохімічні параметри для біоіндикаційного моніторингу, оцінки стану і прогнозування динаміки біосистем в умовах кліматичних змін.

Розроблено теоретичні основи для рекомендацій, спрямованих на обґрунтування заходів для збереження біотичного різноманіття і раритетних типів оселищ за сучасних змін клімату.

РОЗДІЛ 1.

ХАРАКТЕР І ОСОБЛИВОСТІ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН У ЗАХІДНОМУ ПОЛІССІ, ЗАХІДНОМУ ВОЛИНО-ПОДІЛЛІ ТА КАРПАТСЬКОМУ РЕГІОНІ

З'ясування особливостей багаторічної динаміки природних процесів – одне з найважливіших завдань сучасної екологічної науки, від вирішення якого залежить розробка методів довготермінового прогнозу екологічних умов і зумовлених ними змін у життєдіяльності живих організмів, їх угруповань та екосистем. Кліматичні зміни є одним з найбільших глобальних екологічних викликів сучасного світу, тому питання їх впливу на екосистеми на глобальному і регіональному рівнях актуальні як у вирішенні проблеми збереження біорізноманіття, так і в прогнозуванні перспектив розвитку екологічної ситуації.

Вихідними даними для оцінки кліматичних змін слугують багаторічні метеорологічні дані: добові, середньодекадні або середньомісячні значення температури повітря і кількості опадів. Згідно з методичними рекомендаціями Всесвітньої метеорологічної організації (WMO), основними для нормування кліматичних умов є середні показники температури повітря (T , °C) і кількості опадів (P , мм) у 30-річному періоді. За потреби можна використовувати дані за менші проміжки часу, але не менше 10 років. Еталоном кліматичних умов (стандартною кліматичною нормою) вважається період 1961–1990 років (<https://community.wmo.int>).

Матеріалом для аналізу кліматичних змін у західних регіонах України використано метеорологічні дані за період 1961–2020 рр. у розрізі 10 метеостанцій (табл. 1.1).

Джерелами інформації слугували відкриті метеорологічні інтернет-ресурси (<https://dnister.meteo.gov.ua>; <https://en.tutiempo.net/climate>; та ін.), а також дані метеостанції Пожежевська і довідкові видання (Научно-прикладной справочник..., 1990; Справочник по климату Беларуси, 2017).

На основі вихідних даних, для оцінки біокліматичних умов окремих років та багаторічних періодів використано такі показники (Канарський, 2016, із змінами):

- **середні місячні та річні температури (T) і суми опадів (P)**, середні температури найтеплішого (T_M) і найхолоднішого (T_m) місяців;
- **дати сталих переходів** добових температур через ізотерми 0,5 і 10 °C і тривалість відповідних періодів – метеорологічної зими, вегетаційного й активної вегетації. В умовах холодного кліматичного поясу ($T_M < 10^\circ$) початком активної вегетації вважаємо сталий перехід добових температур через 5 °C. Дати весняного й осіннього переходів

температур через 10 °С приблизно співпадають з останнім і першим заморозками в повітрі;

Таблиця 1.1

Характеристики метеорологічних станцій

WMO ID	Станція	Координати	Висота, м н.р.м.	Фізико-географічний регіон*
33008	Брест	52,12 ° N 23,69 ° E	146	Західне Полісся
33019	Пінськ	52,12 ° N 26,11 ° E	142	Західне Полісся
33301	Рівне	50,58 ° N 26,13 ° E	231	Волинська височина
33393	Львів	49,82 ° N 23,95 ° E	323	Розтоцько-Опільське горбогір'я
33415	Тернопіль	49,53 ° N 25,67 ° E	329	Західноподільська височина
33511	Турка	49,12 ° N 23,03 ° E	588	Зовнішньокарпатська область Українських Карпат
33526	Івано- Франківськ	48,97 ° N 24,70 ° E	280	Передкарпатська височина
33631	Ужгород	48,63 ° N 22,27 ° E	124	Закарпатська низовина / Вулканічна область Українських Карпат
33646	Пожежевська	48,15 ° N 24,50 ° E	1451	Полонинсько-Чорногірська область Українських Карпат
33658	Чернівці	48,37 ° N 25,90 ° E	246	Прут-Дністровська височина

* (Фізико-географічне районування..., 1993)

– **суми добових температур** вегетаційного періоду ($\sum t_5$) та періоду активної вегетації ($\sum t_{10}$), або сума активних температур. Останній показник кількісно відображає фізіологічно найбільш ефективну частину тепла сонячної радіації (радіаційного балансу) і зональні закономірності поширення природних екосистем (Шашко, 1967);

– **гідротермічні індекси (НС)** вегетаційних періодів (НС₅, НС₁₀): відображають загальний баланс вологи і тепла, або коефіцієнт вологозабезпечення. Розраховані як нормоване відношення суми опадів (Р, р) до суми температур періоду:

для місяця: $НС = P / 4T$ (Lukasiewicz, 2006)¹,

для вегетаційних періодів: $НС_{5,10} = 7,5 \cdot \sum p_{5,10} / \sum t_{5,10}^2$;

– **індекс континентальності (СІ)**: відображає температурні перепади (жорсткість) кліматичних умов протягом року або багаторічного періоду:

¹ На підставі експериментально обґрунтованої модифікації кліматичних діаграм Гауссена-Вальтера (в оригіналі використовують коефіцієнт 2)

² Модифікація індексу Селянінова; нормувальний коефіцієнт 7,5 (в оригінальній формулі – 10) математично виникає з попереднього відношення (Lukasiewicz, 2006)

$$CI = (1,7 \cdot A / \sin \varphi) - 20^3,$$

де A – річна амплітуда температури середніх місячних значень, φ – географічна широта.

За величиною CI розрізняються такі класи континентальності (жорсткості) клімату: океанічний (0-10), субокеанічний або субатлантичний (11-20), слабо-континентальний (21-30), помірно-континентальний (31-40), континентальний (41-60), різко-континентальний (61-80), екстремально континентальний (> 80);

– **сума опадів періоду з від’ємними температурами (метеорологічної зими):** опосередковано відображає відносну забезпеченість ґрунтовою вологою на початку вегетаційного періоду (у разі відсутності безпосередніх даних про тривалість залягання і висоту снігового покриву).

Температурні аномалії визначаються за умовою ($\Delta > \sigma$), де Δ – відхилення показника від величини кліматичної норми, σ – його середнє квадратичне відхилення у ряді кліматичної норми. Аномальними також вважаємо величини сум активних температур і гідротермічних індексів, які істотно виходять за межі діапазону відповідної кліматичної зони в нормі.

Для характеристики кліматичних умов використовуємо наведені нижче схеми зонування (табл. 1.2, 1.3). За основу зонування умов теплозабезпечення вегетаційного періоду прийнято розробки М. С. Андріанова (Природа Українських Карпат, 1968) та Д. І. Шашка (1967), вологозабезпечення – шкалу аридності кліматів (Бабаєв и др., 1986).

Загальною рисою кліматичних змін для західних регіонів України і прилеглих територій Центральної Європи у кінці ХХ – на початку ХХІ ст. є прогресивне підвищення температур, що спостерігається з 1980-х років. У статистичному ряді 1991-2020 рр. відхилення середніх річних температур від норми становили 1,2-1,6° для західних Полісся та Волино-Поділля і 0,8-1,0° у Карпатському регіоні, причому у всіх регіонах вони виходили за межі середньоквадратичного відхилення ряду 1961-1990 рр. Тобто, це вже дає підстави говорити про зміну регіонального клімату. Поруч із значним підвищенням зимових температур (відхилення від норми в січні-лютому від 0,4-2,1° у Карпатському регіоні до 2,0-2,7° на Західному Поліссі), статистично найбільш значущим є збільшення середніх температур найтепліших літніх місяців (липень-серпень), відхилення яких становлять 1,3-2,2° і всюди виходять за межі середньоквадратичного в ряді кліматичної норми. Відповідно, підвищення температури зумовлює збільшення сум температур і тривалості вегетаційних періодів та скорочення періоду

³ Формула Горчинського-Йогансона

Таблиця 1.2

Кліматичні пояси і зони Європи за показниками теплозабезпечення вегетаційного періоду

Сума температур*	Кліматичний пояс	Кліматична зона	Природні зони / гірські висотні пояси **
0, $T_M < 5^\circ$	Дуже холодний	арктична пустельна	арктичні пустелі / субнівальний пояс
$< 400^\circ$, $T_M > 5^\circ$		арктична тундрова	арктичні тундри / альпійські луки і пустища
400–600°	Холодний	субарктична	чагарникові тундри / субальпійські луки і сланці
600–1000°			лісотундра / субальпійські криволісся і рідколісся
1000–1400°	Помірно-холодний	північно-тайгова	бореальні тайгові ліси / пояс смерекових і мішаних лісів
1400–1800°	Прохолодний	середньо-тайгова	
1800–2000°		південно-тайгова	
2000–2400°	Помірний	прохолодно-помірна (суббореальна)	підтайгові мішані ліси / пояс букових лісів
2400–2800°		помірна	широколистяні й мішані ліси / пояс букових лісів
2800–3400°		тепло-помірна (неморальна)	широколистяні ліси, лісостеги, степи / пояс дубових лісів
3400–4000°	Помірно-теплий	тепла (субсередземна)	південні степи, напівпустелі, субсередземні ліси і чагарники
$> 4000^\circ$, $T_m < 0^\circ$		дуже тепла	“холодні” пустелі помірного поясу
$> 4000^\circ$, $T_m > 0^\circ$	Субтропічний	середземноморська	вічнозелені ліси і чагарники, “теплі” напівпустелі та пустелі

* $\sum t_{10}$ при $T_M > 10^\circ$, $\sum t_5$ при $T_M < 10^\circ$

** для гірських регіонів Центральної Європи

Таблиця 1.3

Шкала аридності кліматичних умов

Гідротермічний індекс (HC_{10})	Кліматична зона	Тип кліматичних умов	Природна зональна рослинність
0,00–0,02	абсолютно аридна	аридні	пустелі
0,03–0,10	періодично абсолютно аридна		
0,11–0,15	екстрааридна		напівпустелі
0,16–0,30	сильноаридна		
0,31–0,45	середньоаридна	семіаридні	сухі степи, ксерофітні чагарники і рідколісся
0,46–0,60	слабоаридна		
0,61–0,80	субаридна	субаридні	степи, лісостеги, ксерофітні лісові формації
0,81–1,00	субгумідна		
1,00–2,00	гумідна	гумідні	ліси різних типів
$> 2,00$	екстрагумідна		

метеорологічної зими. При цьому хоча сумарна кількість опадів місцями зменшилася незначно, а в окремих районах навіть збільшилася, збільшення сум температур зумовило істотне зменшення гідротермічних індексів вегетаційних періодів, особливо в найтепліших місяцях (липень-серпень). Вказані риси кліматичних змін найрізкіше проявилися у періоді 2011-2020 рр., який не даремно називають “найгарячішою декадою” в історії (табл. 1.4-1.9).

Таблиця 1.4

Середні місячні температури (верхній рядок, °C) і кількість опадів (нижній рядок, мм) за період 1961-1990 рр. (кліматична норма)

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	рік
Брест	-4,5	-3,2	1,1	7,7	13,7	16,8	18,1	17,4	13,0	7,9	2,7	-1,7	7,4
	37	33	30	39	58	72	80	76	51	42	46	44	607
Пінськ	-5,7	-4,4	0,1	7,6	13,7	16,5	17,6	16,9	12,6	7,3	1,9	-2,6	6,8
	33	27	29	37	54	79	72	64	52	47	41	39	574
Рівне	-5,2	-4,1	0,4	7,7	13,6	16,6	17,7	17,1	13,2	7,8	2,2	-2,6	7,0
	29	30	24	40	55	81	82	60	48	39	33	35	556
Львів	-4,6	-3,1	1,1	7,7	13,2	16,1	17,3	16,8	13,0	8,0	2,5	-2,1	7,2
	42	43	42	51	77	98	102	76	58	47	46	56	737
Тернопіль	-5,8	-4,2	0,1	7,3	13,3	16,2	17,4	16,8	12,9	7,4	1,8	-2,9	6,7
	34	34	32	47	69	81	92	63	52	33	36	39	612
Чернівці	-4,9	-2,9	1,7	8,7	14,3	17,4	18,7	18,0	14,3	8,6	2,9	-1,9	7,9
	32	32	36	58	77	105	102	61	51	32	36	37	658
Івано-Франківськ	-5,1	-3,2	1,4	8,1	13,5	16,6	17,9	17,3	13,5	8,0	2,6	-2,1	7,4
	31	32	35	54	87	98	104	81	53	36	37	41	689
Ужгород	-2,8	-0,1	4,7	10,7	15,6	18,5	19,9	19,4	15,5	10,1	4,6	-0,4	9,6
	57	46	48	45	72	88	86	71	54	50	59	70	746
Турка	-5,0	-3,5	0,4	6,0	11,2	14,0	15,4	14,8	11,6	7,1	2,1	-2,6	6,0
	47	49	56	62	95	141	130	98	84	58	57	68	945
Пожижевська	-6,4	-5,9	-3,3	1,6	7,3	9,8	11,2	11,3	8,2	4,1	-0,8	-4,7	2,7
	80	88	99	104	138	185	178	140	105	87	125	97	1426

У Західному Поліссі відбулося значне підвищення температур найхолодніших і найтепліших місяців (на 2,0-2,7 та 1,8-2,2 °C відповідно), збільшення сум температур вегетаційних періодів на 300-420° у ряді 1991-2020 рр. та на 510-610° у 2011-2020 рр., зменшення гідротермічних індексів від 1,01-1,08 у нормі до 0,85-0,97 та зменшення тривалості метеорологічної зими від 92-109 до 65-68 днів (у 2011-2020 рр.). Таким чином, за показниками вегетаційного періоду помірний гумідний клімат зони широколистяних і мішаних лісів ($\sum t_{10}$ 2400-2800°, $HC_{10} > 1,00$) змінився тепло-помірним субгумідним кліматом лісостепової зони ($\sum t_{10}$ 2800-3400°, HC_{10} 0,81-1,00), що відповідає в нормі центральним лісостеповим регіонам України (Умань, Черкаси, Знам'янка). Зокрема, на метеостанції Пінськ, яка розташована майже в центрі Західного Полісся (*sensu lato*), субаридні умови вегетаційного періоду (HC_{10} 0,61-0,80), що

характерні для північного Степу, відзначалися у 1994, 1995, 1996, 1999, 2001, 2002, 2005, 2011, 2015, 2016 роках. У 2001, 2012, 2014, 2016, 2018, 2019, 2020 роках суми активних температур (Σt_{10}) перевищували 3000°. Вегетаційний період 2018 року був найтепліший і найсухіший за всю історію спостережень від 1881 р., із слабоаридними умовами зволоження (HC_{10} 0,59) і сумою активних температур 3460°, що відповідає півдню степової зони. При цьому близькими до норми за показниками тепло- і вологозабезпечення були вегетаційні періоди лише у 1990-1993, 1997-1998, 2004, 2007-2009, 2017 і 2021 роках. Водночас у 2006-07, 2013-14, 2015-16 роках метеорологічна зима тривала всього по 25-35 діб (за норми – 109 діб), а 2019-20 року – лише 16 діб. Також у ряді 1991-2020 років спостерігався виразний субаридний режим у серпні, аж до слабоаридного у 2011-2020, який у 1961-1990 роках був переважно субгумідним.

Таблиця 1.5

Середні місячні температури (верхній рядок, °C) і кількість опадів (нижній рядок, мм) за період 1991-2020 рр.

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	рік
Брест	-2,3	-1,2	2,7	9,2	14,5	18,0	19,9	19,2	13,9	8,4	3,4	-0,8	8,7
	36	35	33	39	68	68	83	62	56	42	39	40	599
Пінськ	-3,0	-2,0	2,2	9,0	14,6	18,0	19,9	19,0	13,6	7,9	2,7	-1,6	8,4
	39	32	36	35	60	74	93	57	52	46	45	44	610
Рівне	-3,4	-2,4	1,9	9,0	14,4	17,8	19,5	18,9	13,7	8,1	2,7	-1,8	8,2
	28	30	33	37	65	77	99	61	55	43	33	38	600
Львів	-2,7	-1,5	2,5	9,0	13,9	17,3	19,0	18,5	13,5	8,4	3,3	-1,3	8,3
	45	48	48	52	94	86	96	73	70	57	50	49	768
Тернопіль	-3,6	-2,4	1,9	8,7	14,2	17,5	19,2	18,7	13,5	8,0	2,6	-2,2	8,0
	26	31	34	37	64	74	83	62	55	42	33	34	575
Чернівці	-2,7	-1,2	3,4	9,9	15,1	18,8	20,5	19,9	14,8	9,1	3,4	-1,5	9,1
	26	30	38	44	75	94	93	67	56	44	32	33	631
Івано-Франківськ	-3,0	-1,5	2,8	9,1	14,1	17,7	19,5	18,9	13,8	8,3	3,0	-1,7	8,4
	30	32	41	44	79	90	91	63	70	47	30	33	645
Ужгород	-1,2	0,6	5,4	11,5	16,1	19,6	21,3	21,1	15,9	10,5	5,4	0,3	10,5
	54	53	41	45	69	68	82	67	68	62	57	65	730
Турка	-3,4	-2,4	1,2	7,0	11,7	15,2	16,9	16,4	11,7	7,4	3,0	-2,0	6,9
	55	60	59	65	110	114	144	97	94	74	64	65	1001
Пожижевська	-5,8	-5,5	-3,1	2,5	7,7	11,2	12,9	13,3	8,5	4,3	0,3	-4,3	3,5
	92	106	135	109	157	184	169	112	130	129	108	118	1549

У височинних районах північно-західного Волино-Поділля (Львів, Рівне) кліматичні зміни були не такими відчутними, хоча й тут у 1991-2020 рр. середні річні температури зросли на 1,2°, а середні температури найхолодніших (січень-лютий) і найтепліших (липень-серпень) місяців – на 1,6-1,8° та 1,7-1,8° відповідно, порівняно з нормою. Суми температур вегетаційних періодів зросли на 260-350° (1991-2020) та на 440-530° (2011-2020). Сумарна річна кількість опадів у 1991-2020 рр. збільшилася на 4-

8%, гідротермічні індекси вегетаційних періодів дещо зменшилися, але не вийшли за межі зони гумідного клімату (HC_{10} 1,00-1,21). У 2011-2020 рр. показники вологозабезпечення у Львові відповідали гумідним умовам (HC_{10} 1,11), а в Рівному – субгумідним (HC_{10} 0,88).

Таблиця 1.6

Середні місячні температури (верхній рядок, °C) і кількість опадів (нижній рядок, мм) за період 2011-2020 рр.

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	рік
Брест	-2,2	-0,8	3,5	9,7	14,9	18,9	20,0	19,9	14,8	8,9	4,5	1,0	9,4
	41	29	33	38	74	76	87	48	53	45	31	43	596
Пінськ	-3,0	-1,5	3,0	9,5	15,2	19,1	20,1	19,8	14,6	8,5	3,8	0,3	9,1
	41	27	33	33	63	71	89	47	52	45	43	47	590
Рівне	-3,6	-2,3	2,6	9,6	14,9	18,9	19,8	19,7	14,8	8,6	3,4	-0,3	8,8
	34	27	34	32	70	74	70	59	49	41	29	47	564
Львів	-2,4	-1,1	3,3	9,7	14,0	18,3	19,2	19,4	14,6	9,0	4,1	0,4	9,0
	50	46	47	42	96	91	86	57	70	59	43	59	746
Тернопіль	-3,4	-2,2	2,8	9,6	14,4	18,4	19,5	19,5	14,8	8,6	3,4	-0,5	8,8
	33	31	31	35	77	86	62	45	46	38	31	35	550
Чернівці	-2,6	-1,1	4,3	10,9	15,5	19,6	21,0	20,9	16,3	9,7	4,3	0,1	9,9
	27	30	44	39	78	104	65	36	49	48	30	32	582
Івано-Франківськ	-2,6	-1,1	3,7	10,0	14,3	18,6	19,7	19,6	15,0	8,9	3,8	0,1	9,2
	29	32	44	38	96	96	85	51	65	52	29	33	649
Ужгород	-0,9	1,3	6,1	12,2	16,0	20,3	21,3	21,7	16,9	11,0	5,7	1,6	11,1
	62	52	41	34	66	63	88	48	50	62	50	63	678
Турка	-3,1	-1,9	1,8	7,7	11,6	16,1	17,0	17,0	12,6	8,0	3,7	-0,5	7,5
	53	55	54	52	120	120	144	66	74	72	61	67	938
Пожижевська	-5,9	-4,4	-1,9	3,6	8,0	12,1	13,5	14,4	10,1	5,4	1,7	-3,4	4,4
	124	140	136	108	166	207	130	106	120	119	115	141	1612

На метеостанції Львів субаридні умови вегетаційного періоду протягом 1991-2020 рр. не спостерігалися, а суми активних температур перевищували 3000° лише у 2014, 2018 і 2019 роках. Найтеплішим був вегетаційний період 2018 р. ($\sum t_{10}$ 3333°), а метеорологічна зима 2019-20 року тривала всього 12 днів.

На метеостанції Рівне субаридні умови вегетаційного періоду (HC_{10} 0,61-0,80) спостерігалися у 1995, 2009, 2016 роках, а слабоаридні (HC_{10} 0,46-0,60) – у 2011, 2015 і 2018, причому сума активних температур 2018 року сягнула 3440° з гідротермічним індексом HC_{10} 0,46, що, як і на Поліссі, відповідало нормальним кліматичним умовам південного Степу. Суми активних температур перевищували 3000° також у 2001, 2012, 2016, 2019 і 2020 роках.

У більш континентальній південно-східній частині західного Волино-Поділля (Тернопіль, Чернівці) відхилення окремих кліматичних показників від норми були відчутнішими: у ряді 1991-2020 рр. середні температури найхолодніших (січень-лютий) і найтепліших (липень-

серпень) місяців зросли на 1,7-2,2° та 1,8-1,9° відповідно; суми температур вегетаційних періодів – на 270-330° (1991-2020) та на 470-530° (2011-2020); сумарна кількість опадів у 1991-2020 рр. зменшилася на 4-6%, а у 2011-2020 рр. – на 10-12%; гідротермічні індекси вегетаційних періодів зменшилися з 1,13-1,16 у нормі до 0,99-1,06 (1991-2020), а у 2011-2020 рр. відповідали субгумідним умовам (НС₁₀ 0,84-0,92). За температурним режимом і показниками теплозабезпечення клімат Чернівців у 2011-2020 рр. був близьким до кліматичної норми Одеси, причому із семіаридним (НС 0,43) гідротермічним режимом у серпні та субаридним (НС 0,75-0,78) – у липні й вересні.

Таблиця 1.7

Відхилення середніх місячних температур від норми в рядах 1991-2020 рр. (верхній рядок), 2011-2020 рр. (нижній рядок), °С

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	рік
Брест	2,2	2,0	1,7	1,5*	0,8	1,2	1,8*	1,8*	0,9	0,5	0,7	0,9	1,3*
	2,3	2,4	2,4	2,0*	1,2	2,1*	2,0*	2,5*	1,7*	0,9	1,7	2,7	2,0*
Пінськ	2,7	2,4	2,1	1,4	0,9	1,5*	2,2*	2,1*	1,0	0,7	0,8	1,0	1,6*
	2,8	2,9	3,0	1,9*	1,6	2,5*	2,4*	2,8*	2,0*	1,2	1,8	2,8*	2,3*
Рівне	1,8	1,7	1,5	1,3	0,8	1,2	1,8*	1,8*	0,5	0,3	0,5	0,8	1,2*
	1,6	1,8	2,2	1,9*	1,3	2,3*	2,1*	2,6*	1,6*	0,8	1,2	2,3*	1,8*
Львів	1,9	1,6	1,4	1,3	0,7	1,2	1,7*	1,7*	0,5	0,4	0,8	0,8	1,2*
	2,2	2,0	2,2	2,0*	0,8	2,2*	1,9*	2,6*	1,6*	1,1	1,5	2,4*	1,9*
Тернопіль	2,2	1,7	1,8	1,4	0,9	1,3	1,8*	1,8*	0,6	0,5	0,7	0,7	1,3*
	2,4	1,9	2,7	2,3*	1,2	2,2*	2,2*	2,7*	1,9*	1,1	1,5	2,5*	2,1*
Чернівці	2,2	1,7	1,7	1,1	0,8	1,4*	1,8*	1,9*	0,5	0,5	0,5	0,4	1,2*
	2,3	1,9	2,7	2,1*	1,2	2,3*	2,3*	2,8*	2,0*	1,1	1,4	2,0	2,0*
Івано-Франківськ	2,1	1,6	1,4	1,0	0,6	1,1	1,6*	1,6*	0,3	0,3	0,4	0,4	1,0*
	2,5	2,0	2,3	1,9*	0,8	2,0*	1,8*	2,3*	1,5*	0,9	1,2*	2,2	1,8*
Ужгород	1,6	0,7	0,7	0,8	0,5	1,1	1,3*	1,7*	0,3	0,4	0,8	0,7	0,9*
	1,9	1,5	1,5	1,5	0,4	1,8*	1,4*	2,3*	1,3	0,9	1,1	2,0*	1,5*
Турка	1,6	1,1	0,8	1,0	0,5	1,2	1,5*	1,6*	0,1	0,3	0,9	0,6	0,9*
	1,9	1,6	1,4	1,7*	0,4	2,1*	1,6*	2,2*	1,0	0,9	1,6	2,1*	1,5*
Пожижевська	0,6	0,4	0,2	0,9	0,4	1,4	1,7	2,0	0,3	0,2	1,1	0,4	0,8
	0,5	1,5	1,4	2,0	0,7	2,3	2,3	3,1	1,9	1,3	2,5	1,3	1,7

* значення виходять за межі середньоквадратичних відхилень у ряді 1961-1990 рр. (статистика відсутня для станції Пожежевська)

Загалом на Волино-Поділлі виразність кліматичних змін зростає у напрямку збільшення континентальності, з північного заходу на південний схід.

На відміну від Полісся і Волино-Поділля, кліматичні зміни у передгір'ях і гірському лісовому поясі Карпат були загалом слабше виражені, проте специфічні для окремих фізико-географічних областей.

У **Передкарпатті** (Івано-Франківськ) середня річна температура періоду 1991-2020 рр. зросла на 1,0°, температури найхолодніших (січень-

лютий) і найтепліших (липень-серпень) місяців – на 1,6-2,1° і 1,6° відповідно. Суми температур вегетаційних періодів зросли на 300-320° (1991-2020) і 440-540° (2011-2020). Гідротермічні індекси ($HC_{10,5}$) в середньому не вийшли за межі гумідної зони, хоча й зменшилися від 1,30-1,32 в нормі до 1,12-1,15 (1991-2020) і 1,08-1,11 (2011-2020). У 2015 р. відзначено абсолютний максимум температур (36,7°) і спостерігалися слабоаридні умови вегетаційного періоду (HC_{10} 0,60); субаридні умови відзначені у 1995, 1996, 2003 і 2011 рр. Суми активних температур перевищували 3000° у 2009, 2012, 2016, 2018, 2019 роках, а метеорологічна зима 2019-20 років тривала всього 13 днів.

Таблиця 1.8

Середні місячні температури (верхній рядок, °C) і кількість опадів (нижній рядок, мм) за період 1881-1980 рр.

Пункт	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	рік
Брест	-4,7	-3,9	0,4	7,3	13,7	16,8	18,4	17,4	13,0	7,7	2,5	-2,0	7,2
	33	35	30	42	55	77	82	76	51	46	43	38	607
Пінськ	-5,6	-4,5	-0,4	7,0	13,6	16,8	18,2	17,1	12,7	6,9	1,4	-2,8	6,7
	31	30	31	42	56	70	87	72	50	51	43	38	600
Львів	-4,3	-3,1	1,2	7,7	13,5	16,6	18,3	17,4	13,6	8,1	2,6	-1,9	7,5
	34	36	38	50	68	88	98	82	54	50	46	41	684
Тернопіль	-6,0	-4,3	-0,6	7,2	13,0	16,5	17,8	16,6	12,9	7,3	2,2	-2,7	6,7
	34	32	31	49	66	87	92	71	52	47	40	35	636
Чернівці	-5,0	-3,3	1,5	8,3	14,5	17,6	19,4	18,5	14,2	8,5	2,9	-2,2	7,9
	28	30	35	55	70	95	96	72	56	43	36	30	647
Івано-Франківськ	-5,6	-3,5	0,9	7,9	13,2	16,4	18,2	17,5	13,5	7,6	2,8	-2,2	7,2
	29	27	32	52	75	98	104	84	55	43	40	34	673
Ужгород	-2,8	-0,8	4,1	10,0	15,5	18,3	20,1	19,2	15,3	10,0	4,7	-0,2	9,4
	59	49	48	52	66	96	83	82	62	64	63	65	788

У Закарпатті (Ужгород) середня річна температура періоду 1991-2020 рр. зросла на 0,9°, температури найхолодніших (січень-лютий) і найтепліших (липень-серпень) місяців – на 0,7-1,6° і 1,3-1,7° відповідно. Суми температур вегетаційних періодів збільшилися на 250° (1991-2020) і 410° (2011-2020). У нормі тепло-помірний гумідний клімат цього пункту ($\sum t_{10}$ 3205°, HC_{10} 1,01) перейшов у теплу (субсередземну) субгумідну зону ($\sum t_{10}$ 3450°, HC_{10} 0,93 (1991-2020); $\sum t_{10}$ 3617°, HC_{10} 0,81 (2011-2020), що властиве для кліматичної норми південно-західних районів Угорщини. Сезон метеорологічної зими і в нормі був коротким (66 діб) та нестабільним, проте у 2011-2020 рр. він зменшився до 44 діб, а у 2000-01, 2006-07, 2014-16, 2017-18 рр. був майже відсутній і тривав не більше 15 діб. У найтепліших 2018-2019 роках сума активних температур майже сягнула 4000°, але семіаридні (слабоаридні) умови вегетаційного періоду були відзначені лише у 2015 і 2018 роках (HC_{10}

0,56, 0,60). Проте, загалом простежується помітне збільшення аридності весняно-літнього періоду – у періоді 2011-2020 рр. субаридні та слабоаридні умови були характерні для квітня, червня, серпня і вересня, тоді як попередньо вони були переважно субгумідними або й гумідними. Таким чином, за сукупністю показників кліматичні умови Закарпаття наближаються до середземноморських – з теплою вологою зимою та жарким і сухим літом.

У **гірсько-лісовому поясі** північно-східного макросхилу Карпат (Турка) середня річна температура періоду 1991-2020 рр. зросла на 0,9°, температури найхолодніших (січень-лютий) і найтепліших (липень-серпень) місяців – на 1,1-1,6° і 1,5-1,6° відповідно. Суми температур вегетаційних періодів збільшилися на 245-270° (1991-2020) і 365-420° (2011-2020), гідротермічні індекси зменшилися від 2,0 до 1,19-1,98 (1991-2020) та 1,70-1,78 (2011-2020).

Найбільш різючі кліматичні зміни відбулися у **високогір'ї Карпат** (Пожижевська), де середні температури літніх місяців (червень-серпень) порівняно з нормою зросли на 1,4-2,0° (1991-2020) і аж на 2,3-3,1° (2011-2020), хоча в зимовому періоді (грудень-березень) – лише на 0,2-0,6° та 0,5-1,5° відповідно. У 1991-2020 рр. суми температур періоду активної вегетації в середньому на 325° перевищували норму, а в 2011-2020 рр. – аж на 745°, причому тривалість цього періоду збільшилася на 45 днів. Якщо в нормі клімат цього пункту відповідав умовам нижньої частини холодного (субальпійського) поясу ($\Sigma t_{10} 845^\circ$), то в минулій декаді він відповідав прохолодній (середньо-бореальній) біокліматичній зоні, або поясу смерекових і мішаних лісів ($\Sigma t_{10} 1590^\circ$). Поряд із цим, на відміну від інших районів, сумарна кількість опадів тут значно збільшилася – від 1426 мм у нормі до 1549 мм (1991-2020) і 1612 мм (2011-2020), хоча за рахунок зростання теплозабезпеченості гідротермічні індекси помітно зменшилися. Також збільшилася кількість опадів зимового періоду, а його тривалість зменшилася в середньому лише на 3-5 діб.

Таким чином, найбільш відчутні кліматичні зміни у 1991-2020 роках спостерігалися на Західному Поліссі. На Волино-Поділлі вони загалом менше виражені, але посилюються в міру збільшення континентальності з північного заходу на південний схід. Найслабше виражені зміни в передгірних і низькогірних районах Карпат (Івано-Франківськ, Ужгород, Турка), очевидно, в силу кліматостабілізаційної ролі гірської системи. У високогір'ї Карпат (Пожижевська), навпаки, відзначене найбільше зростання сум температур і тривалості вегетаційних періодів, що у 2011-2020 роках відповідали нормі для нижньої частини поясу смерекових лісів (950–1050 м н.р.м.).

Таблиця 1.9

**Середні показники тепло- і вологозабезпечення за періоди 1961-1990,
1991-2020, 2011-2020 рр.**

Пункт	Період спостережень	Суми температур вегетаційних періодів, °C		Гідротермічні індекси вегетаційних періодів		Тривалість періодів зі сталими температурами, доби			Опади зимового періоду, мм	Континентальність (СІ)
		$\sum t_{10}$	$\sum t_5$	HC ₁₀	HC ₅	> 10°	> 5°	< 0°		
Брест	1961-1990	2530	2975	1,01	1,08	162	220	92	114	28,7
	1991-2020	2923	3277	0,93	0,99	178	229	75	90	27,8
	2011-2020	3051	3483	0,90	0,97	180	243	65	89	27,8
Пінськ	1961-1990	2420	2790	1,01	1,06	158	207	109	118	30,2
	1991-2020	2844	3200	0,93	0,99	172	220	83	107	29,3
	2011-2020	3029	3400	0,85	0,94	178	232	68	96	29,8
Рівне	1961-1990	2489	2849	1,02	1,05	162	210	108	102	30,4
	1991-2020	2839	3177	1,00	1,05	174	221	87	95	30,4
	2011-2020	3015	3377	0,88	0,92	178	229	75	94	31,5
Львів	1961-1990	2487	2894	1,28	1,34	164	221	102	159	28,7
	1991-2020	2769	3153	1,21	1,27	173	225	81	136	28,3
	2011-2020	2924	3361	1,11	1,18	177	236	69	128	28,5
Тернопіль	1961-1990	2407	2763	1,14	1,16	159	207	111	140	31,8
	1991-2020	2720	3090	0,99	1,03	169	220	96	91	30,9
	2011-2020	2873	3288	0,88	0,92	172	226	90	99	31,2
Чернівці	1961-1990	2811	3167	1,13	1,16	177	224	98	120	33,7
	1991-2020	3078	3462	1,02	1,06	181	232	81	90	32,8
	2011-2020	3293	3699	0,84	0,89	188	242	71	80	33,7
Івано-Франківськ	1961-1990	2550	2905	1,30	1,32	166	214	98	115	31,8
	1991-2020	2854	3223	1,12	1,15	176	228	83	90	30,7
	2011-2020	2988	3442	1,08	1,11	179	243	74	85	30,3
Ужгород	1961-1990	3205	3595	1,01	1,09	192	242	66	119	31,4
	1991-2020	3452	3842	0,93	1,03	198	253	59	104	31,0
	2011-2020	3617	4006	0,81	0,92	206	261	44	88	31,2
Турка	1961-1990	1947	2395	2,00	2,00	142	200	107	182	25,9
	1991-2020	2193	2664	1,90	1,98	152	216	98	199	25,6
	2011-2020	2312	2817	1,70	1,78	156	223	92	175	25,2
Пожижевська	1961-1990	845	1524	3,57	3,82	76	164	140	450	20,4
	1991-2020	1171	1741	3,03	3,48	94	170	137	517	23,6
	2011-2020	1589	2013	2,52	2,98	121	181	135	630	26,3

Слід зазначити, що ряд кліматичної норми WMO (1961-1990) характеризувався дещо прохолоднішими й вологішими умовами вегетаційних періодів, ніж ті, що спостерігалися протягом попередніх 80-100 років. Значне похолодання, відзначене у 1974-1980 роках, за показниками температур було майже співрозмірним з рецентним потеплінням 2007-2020 років. Разом із цим, у 100-річному ряді 1881-1980 рр. літні температури в західних регіонах України були в середньому на 0,2-1,0° вищими, ніж у ряді кліматичної норми XX століття, а зимові – дещо нижчими (див. табл. 1.8).

Загальними рисами кліматичних змін у західних регіонах України протягом 1991-2020 років порівняно з кліматичною нормою 1961-1990 рр., є такі:

- підвищення середніх річних температур на 0,8-1,6 °С, а особливо температур найхолоднішого (січень) і найтепліших (липень-серпень) місяців – до 2,2-2,7 °С та 1,6-2,2 °С, причому середні річні та температури липня і серпня у всіх регіонах виходять за межі статистичного інтервалу кліматичної норми – тобто є аномальними;

- збільшення сум температур (на 240-420°) і тривалості вегетаційних періодів (на 4-18 діб), скорочення періоду метеорологічної зими (місцями на 15-25 діб);

- зміна умов тепло- і вологозабачення вегетаційних періодів у бік тепліших і сухіших біокліматичних зон, зокрема збільшення аридності літніх місяців, що виявляється у всіх регіонах;

- значне загострення кліматичних змін у 2011-2020 роках, із найбільшими аномаліями режимів температур та опадів у 2015-2020 роках.

РОЗДІЛ 2.

ВПЛИВ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН НА РІЗНОМАНІТТЯ ЕНТОМОФАУНІСТИЧНИХ КОМПЛЕКСІВ ЗАХОДУ УКРАЇНИ

Кліматогенні зміни ареалів окремих видів комах на заході України.

Ретроспективна оцінка змін ареалів безхребетних потребує високого рівня вивченості регіональної фауни протягом достатньо тривалого часу, що доступне для небагатьох регіонів і таксономічних груп. Одним з таких регіонів є північний захід Подільської височини (Гологоро-Вороняківське горбогірне пасмо), де систематичні дослідження ентомофауни проводили ще з середини ХІХ століття, і з перервами, що припали на дві світові війни та кілька десятиліть радянського періоду (приблизно 1960-1990 рр.), продовжено в сучасності, зокрема на території НПП “Північне Поділля”. Хоча збори й публікації минулого дозволяють скласти досить повне уявлення про фауну й поширення окремих видів з добре вивчених таксономічних груп, але разом із цим, знахідки останніх двох декад істотно доповнюють ці дані і дають привід для їх переосмислення, що далі проілюструємо на низці прикладів.

Жуки-туруни (Coleoptera, Carabidae) є однією з найкраще вивчених груп твердокрилих у Європі та в Україні. На північному заході Подільської височини їх вивчали, починаючи з середини ХІХ століття і до II-ї світової війни такі дослідники, як М. Новицький, М. Ломницький, М. Рибінський, Р. Кунце, В. Лазорко та інші (Nowicki, 1873; Łomnicki, 1890; Rybinski, 1903; Kuntze, 1936, 1938; Лазорко, 1938; etc.), а в сучасності – В. Різун (Різун, 2003, та ін.).

Рідкісний та включений до Червоної книги України східно-європейський суббореальний лучно-степовий вид *Carabus estreicheri*, за даними В. Лазорка (Лазорко, 1938) траплявся в урочищі Лиса гора (околиці сс. Вільшаниця і Червоне Золочівського р-ну) виключно на ксеротермних виходах вапняків. В сучасності його в цьому урочищі не виявили, зате виявили в іншому раніше відомому оселищі на г. Макітра (околиці с. Гаї Дітковецькі Золочівського р-ну) і в околицях сс. Ясенів та Підгірці Золочівського району (Р. Панін, неопубл. дані). При цьому сучасні оселища виду локалізовані не на ксеротермних, а на мезофітних лучно-степових і остепнено-лучних ділянках, зокрема відносно добре зволжених днищах балок.

Східно-європейський суббореальний лісостеповий вид *Carabus excellens* за давніми вказівками був звичайним на Північному Поділлі і на захід – до Розточчя, також часто траплявся й на сільськогосподарських угіддях (Łomnicki, 1890). На сьогодні його оселища обмежені локальними лучно-степовими ділянками Гологоро-Вороняківського пасма, причому

чисельність популяцій виду прогресивно зменшується. Цікавий факт, що нещодавно була описана гігрофільна лісова форма (підвид) цього виду *C. e. ciscarpathicus* n. ssp. (Muller, Panin, Kanarskiy, 2019) з урочища Білецький ліс у Передкарпатті, який морфологічно дуже сильно відрізняється від номінативного ксерофільного підвиду і на відміну від останнього населяє вологі заплавні й низинні ліси (*Alno-Ulmion*).

Ще один східно-європейський степовий вид *Carabus besseri* на Гологоро-Вороняківському пасмі в сучасності трапляється виключно в урочищі Лиса гора, де населяє найбільш екстремально ксеротермні степові ділянки, хоча раніше був відомий і з околиць Львова (Lomnicki, 1890). Найближчі відомі локалітети цього виду – в околицях Тернополя.

Добре вивченою групою комах у регіоні вважаються більші лускокрилі (Lepidoptera: Macrolepidoptera), зокрема булавовусі (денні) метелики (Rhopalocera). Завдяки фауністичним працям австро-угорського і польського періодів М. С. Новицького, А. Фіртля, С. Клеменсевича, Й. Гіршлера, Я. Романишина, Ф. Шилле, М. Свѣонткевича та інших дослідників маємо досить повну картину поширення лускокрилих на заході Волино-Поділля з 1860-х до 1930-х років (Nowicki, 1865; Viertl, 1872, 1897; Klemensiewicz, 1894; Hirschler, Romaniszyn, 1909; Romaniszyn, Schille, 1929; Swiatkiewicz, 1930; etc.). Це дає змогу оцінити зміни у фауні та поширенні окремих видів протягом близько 100 років.

Зокрема, досить звичайний у минулому на Розточчі, Опіллі та Малому Поліссі вид *Colias myrmidone* (Hirschler, Romaniszyn, 1909; Romaniszyn, Schille, 1929; etc.) до кінця XX ст. (за нашими даними) зберігся лише на лучно-степових ділянках Гологоро-Вороняківського пасма (ур. Біла гора коло с. Підлисса, ур. Лиса гора і Сипуха коло с. Вільшаниця, Золочівський р-н). В урочищі Лиса гора і Сипуха його востаннє спостерігали у 2000 році. В урочищі Біла гора в липні 1998 р. цей вид був масовим, причому траплялися всі кольорові форми. Після цього на Гологоро-Вороняківському пасмі його не реєстрували. На Західному Поліссі *C. myrmidone* востаннє був зібраний у 2009 році (околиці с. Більськ, Рокитнівський р-н, Рівненська обл.), а загалом в Україні кількість відомих популяцій за останні 20 років різко зменшилася. Як і згадані вище види турунів, цей вид також належить до східно-європейського суббореального ксерофільного субкомплексу.

Тоді як зникнення стенотопного екотонного ксерофіла *C. myrmidone* могло бути частково зумовлене процесами спонтанного залісення лучно-степових ділянок, то зникнення іншого звичайного в минулому європейсько-сибірського евритопного виду *Aporia crataegi* залишається загадковим. Ще відносно недавно він вважався “злісним шкідником” плодівих культур (Загайкевич, 1958), але у 2004 р. ми виявили лише

єдину локальну популяцію в урочищі Біла гора, де в наступні роки вид уже не траплявся.

Водночас, західно-палеарктичний субсередземний вид *Iphiclides podalirius* з подібними екологічними вимогами (так само, як *A. crataegi* – дендро-тамнобіонт і консумент Rosaceae) і вужчим термокліматичним діапазоном ареалу, в останні роки значно збільшив чисельність у тих самих оселищах – якщо в кінці 1990-х – на початку 2000-х він траплявся тут рідко й поодиноким, то у 2018-2019 рр. був масовим видом. Схожа ситуація й з іншим термофільним субсередземним видом *Saturnia pyri*, що в минулому був зареєстрований за поодинокими знахідками з околиць Львова і Золочева (Romaniszyn, Schille, 1929), а в останні роки регулярно траплявся в околицях м. Клевани (Волинська височина) та був зареєстрований навіть на Західному Поліссі – в околицях м. Сарни.

Аналогічну тенденцію демонструють два рідкісні ксерофільні лучно-степові види синявців (Lycaenidae) – *Polyommatus damon* і *P. dorylas*. Перший був первинно дуже локально поширений і відомий лише з кількох локалітетів Західного Поділля (Гологори та Львівсько-Бережанське Опілля); другий був так само локальним, але ширше розповсюдженим у Розточчі, Західному Поділлі, Вулканічних і Покутсько-Буковинських Карпатах (Hirschler, Romaniszyn, 1909; Romaniszyn, Schille, 1929; etc.). Одним з давніх локалітетів *P. damon* було вказано “Новосілки і Ляське (нині с. Червоне – прим. авт.) біля Золочева” (Romaniszyn, Schille, 1929), тобто, урочище Лиса гора і Сипуха, та, вірогідно, прилеглі степові ділянки. Власне на Лисій горі ми вперше після багаторічної перерви виявили цей вид у 1995 р., і реєстрували його там до 2010 р., після чого знахідок вже не було. Зазначимо, що попри попереднє штучне й спонтанне залісення та рецентне поступове заростання лучно-степових ділянок, у той час (1995-2010 рр.) урочище не зазнало таких кардинальних змін рослинного покриву, як за попередні 60-70 років. Тоді, у 1930-х роках, як видно на світлинах і з описів В. Лазорка (Лазорко, 1938), західні й південні схили Лисої гори були майже позбавлені деревно-чагарникової рослинності, а лісом була вкрите лише вершинне плато. Тобто, видимих причин згасання популяції виду протягом усього 15 років не бачимо. Водночас, популяції *P. dorylas*, хоча й місцями зменшилися в чисельності, але переважно й дотепер залишилися у відомих раніше оселищах.

Вірогідно, причини такої ситуації слід шукати в кліматичних змінах, які відбулися в регіоні протягом останніх 20-30 років (Канарський, 2016). При цьому європейсько-малоазійський (субсередземний) лучно-степовий ксерофіл *P. dorylas* не зазнав негативного впливу потепління й певної аридизації кліматичних умов, а європейсько-сибірський суббореально-монтанний (ксеромонтанний) *P. damon* навпаки, відреагував на них регресією популяції. Зазначимо, що тепер вже легендарний і вірогідно

зниклий в Україні *Parnassius apollo* належить до того самого екологічного елементу фауни (суббореально-монтанний ксеромонтанний), що й *P. damon* (Канарський, 2015).

До рідкісних та зникаючих у сучасності видів метеликів регіону належать також: *Argynnis laodice* – виявлений в ур. Біла гора коло с. Підлисса; *Melitaea phoebe* і *Glaucopsyche alexis* – відомі за давніми знахідками з урочищ г. Макітра та Говда (Viertl, 1872). Вони з не зовсім зрозумілих причин тепер перебувають під загрозою зникнення у Львівській області (Рідкісні та зникаючі..., 2013), так само як й інші види *Lepidoptera*, відомі лише за давніми знахідками.

Загалом, аналіз трендів чисельності денних лускокрилих лучно-степових екосистем Північного Поділля за період 1995-2020 рр. показав значне зменшення частоти трапляння видів євразійського суббореального екогеографічного комплексу, дещо меншою мірою – палеарктичного темпратного, натомість – збільшення чисельності космополітних і субсередземних видів, що очевидно пов'язане з кліматичними змінами в регіоні (Канарський, 2021).

Кліматичний фактор загрози, разом з описаними вище випадками, опосередковано підтверджується різкою депресією чисельності більшості ксерофільних лучно-степових видів турунів і денних лускокрилих, що спостерігалась у 2018-2021 роках – після низки аномально теплих зим з нестабільними періодами від'ємних температур. У таких умовах для суббореальних видів, пристосованих до континентального клімату, погіршуються умови періодів діпаузи та зимового спокою, і вони регресують, тоді як термофільні європейсько-середземноморські (субсередземні) види навпаки, з потеплінням клімату виявляють експансію в значно північніші регіони.

Так, після 2010 року спостерігалось проникнення термофільних субсередземних і середземноморських видів комах у гірські райони південно-західного макросхилу і навіть високогір'я Карпат. Зокрема, у 2011 р. в с. Стужиця (Великобerezнянський р-н Закарпатської обл., Східні Бескиди, 450 м н.р.м.) були відзначені такі види метеликів, як *Saturnia pavoniella*, *Dysgonia algira*, котрі попередньо були відомі лише з низинних районів Закарпаття (Ключко, Плющ, Шешурак, 2001; Kanarsky, Geryak, Lyashenko, 2011). У 2014 р. на полонині Плішка (Перечинський р-н Закарпатської обл., Вулканічні Карпати, 670 м н.р.м.) зареєстровано середземноморський вид *Argynnis pandora*, котрий понад 20 років тому спорадично фіксувався лише в низинних і передгірних районах Закарпаття (Попов, Плющ, 2004). У високогір'ї Карпат на полонині Пожижевській (масив Чорногора) було відзначено низку ксеро- й термофільних середземноморських, субсередземних і степових видів ноктуоїдних лускокрилих (*Noctuoidea*), котрі раніше взагалі не були відомі з вищих

гірських теренів Українських Карпат (Kanarsky, Geryak, 2014; Геряк, 2021): *Catocala promissa*, *C. sponsa*, *Cucullia pustulata*, *Dichagyris flammatra*, *Rhyacia lucipeta*, *Euxoa conspicua*, *Noctua interposita*, *N. janthe*, *N. janthina*, тощо. Особливо слід відзначити середземноморський вид *Noctua interjecta*, котрий за останні десятиліття виявляє прогресивну експансію у гірські райони Карпат, зокрема й у високогір'я.

Також у регіоні стали частіше фіксувати знахідки рідкісного та ефектного тропічно-середземноморського мігранта *Acherontia atropos*, або “мертвої голови”. Зокрема, зареєстрована знахідка особини виду під г. Близниця в гірському масиві Свидовця (2016).

Таким чином, рецентні кліматичні зміни зумовлюють регресію ареалів окремих видів бореального та суббореального екогеографічних комплексів, і водночас сприяють міграціям та експансії термофільних видів середземноморського, субсередземного і частково скіфського (степового) комплексів.

Зміни структури угруповань турунів (Coleoptera, Carabidae) у високогірних екосистемах Чорногори.

Туруни – одна з найкраще вивчених у біогеографічному та екологічному аспектах таксономічних груп комах. Будучи представленими переважно хижими нелітаючими екоморфами, вони мають виразну біотопну вибірковість, оскільки локальні умови середовища, такі як геоморфологія, кліматичні й просторові особливості оселищ, геологічна історія регіону, локальність популяцій разом із сучасними процесами антропогенної трансформації є ключовими екологічними факторами, що визначають їх поширення. Все це робить турунів гарною модельною групою для біогеографічних і екологічних досліджень, зокрема біоіндикаційних та моніторингових (Kanarsky, 2017).

Дослідження угруповань турунів у високогір'ї Чорногори проводили на 5 стаціонарних дослідних ділянках:

Говерла: альпійський пояс, біловусово-трироздільноситниково-щучникова альпійська лука, південно-західний схил під вершиною г. Говерли, 2040 м н.р.м.

Бребенескул: альпійський пояс, кам'яниста альпійська лука трироздільноситникова, під вершиною г. Бребенескул, 2020 м н.р.м.

Петрос: альпійський пояс, кам'яниста альпійська лука біловусово-щучниково-трироздільноситникова, північно-західний схил під вершиною г. Петрос, 1980 м н.р.м.

Брескульський котел: субальпійський пояс, вологе високотравне зеленівільхове криволісся, північно-західний схил г. Пожижевська, 1520 н.р.м.

Пожижевська: пояс смерекових лісів, волога ожиково-чорницево-зеленомохова смеречина, 1400 м н.р.м.

Збір матеріалу проводили методом закладання серій ґрунтових пасток Барбера із консервантом (розчин 10% NaCl + 10% оцтової кислоти).

У табл. 2.1-2.5 наведено видовий склад і структуру угруповань турунів у різні роки.

Таблиця 2.1

Дослідна ділянка “Говерла”

Вид (підвид)	2017		2018		2019	
	N*	%	N*	%	N*	%
<i>Carabus arvensis carpathus</i>	0,47	0,29	0,35	0,60	1,94	1,37
<i>C. auronitens escheri</i>	2,91	1,82	0,93	1,60	1,94	1,37
<i>C. cancellatus</i>	–	–	–	–	0,10	0,07
<i>C. glabratus</i>	–	–	0,12	0,20	0,20	0,14
<i>C. linnei goverlaensis</i>	28,21	17,63	14,30	24,65	11,95	8,42
<i>C. sylvestris transylvanicus</i>	9,09	5,68	3,60	6,21	5,31	3,74
<i>C. violaceus</i>	0,35	0,22	0,81	1,40	0,82	0,58
<i>Cychrus caraboides</i>	2,45	1,53	0,47	0,80	1,33	0,94
<i>Leistus piceus</i>	0,82	1,51	0,70	1,20	0,61	0,43
<i>Nebria transsylvanica</i>	–	–	–	–	0,72	0,50
<i>Duvalius roubali</i>	0,23	0,15	0,23	0,40	0,10	0,07
<i>Trechus striatulus</i>	3,96	2,48	1,28	2,20	2,96	2,09
<i>Bembidion glaciale</i>	0,12	0,07	–	–	0,10	0,07
<i>Calathus metallicus</i>	27,74	17,33	4,07	7,01	24,51	17,27
<i>C. micropterus</i>	0,58	0,36	0,12	0,20	0,20	0,14
<i>Pterostichus cordatus</i>	0,93	0,58	0,12	0,20	0,20	0,14
<i>P. foveolatus</i>	29,95	18,72	7,21	12,42	36,67	25,83
<i>P. jurinei heideni</i>	20,40	12,75	4,88	8,42	13,89	9,78
<i>P. pilosus</i>	8,51	5,32	8,72	15,03	7,97	5,61
<i>P. unctulatus</i>	20,75	12,96	8,95	15,43	24,31	17,12
<i>Amara misella</i>	2,45	1,53	0,93	1,60	6,03	4,24
<i>A. similata</i>	–	–	0,12	0,20	–	–
<i>Harpalus latus</i>	–	–	0,12	0,20	0,10	0,07
<i>Cymindis cingulata</i>	0,12	0,07	–	–	–	–
Кількість видів, S	19	X	20	X	22	X
Сумарна чисельність, N*	160,0	100,00	58,0	100,00	142,0	100,00
– у т.ч. видів альпійського комплексу, Na	71,8	44,9	24,4	42,1	51,7	36,4
Індекс ємності середовища, K**	175,6	X	82,0	X	173,4	X

Примітки:

* Відносна чисельність (динамічна щільність), особин / 100 пастко-діб

** Інтегральний структурний показник: $K = (1-C)SN / \log S \log N$, де C – індекс домінування Сімпсона

Жирним шрифтом виділені таксони альпійського комплексу (європейські монтанні альпіколи)

Таблиця 2.2

Дослідна ділянка “Бребенескул”

Вид (підвид)	2015		2016	
	N	%	N	%
<i>Carabus sylvestris transylvanicus</i>	10,44	17,7	5,80	30,6
<i>C. arvensis carpathus</i>	0,20	0,3	–	–
<i>C. auronitens escheri</i>	1,00	1,7	0,33	1,8
<i>Cychrus caraboides</i>	1,61	2,7	0,89	4,7
<i>Leistus piceus</i>	1,91	3,2	2,23	11,8
<i>Nebria brevicollis</i>	0,10	0,2	–	–
<i>N. transsylvanica</i>	1,51	2,6	0,22	1,2
<i>Trechus striatulus</i>	1,41	2,4	1,56	8,2
<i>T. carpaticus</i>	1,10	1,9	–	–
<i>T. plicatulus</i>	2,81	4,8	2,01	10,6
<i>Calathus metallicus</i>	18,37	31,1	1,78	9,4
<i>Pterostichus jurinei heideni</i>	0,50	0,9	0,11	0,6
<i>P. foveolatus</i>	6,22	10,5	1,00	5,3
<i>P. unctulatus</i>	0,30	0,5	0,22	1,2
<i>P. cordatus</i>	6,43	10,9	2,56	13,5
<i>Amara misella</i>	5,12	8,7	0,22	1,2
Кількість видів, S	16	X	13	X
Сумарна чисельність, N	59,0	100,0	18,9	100,0
– у т.ч. видів альпійського комплексу, Na	40,8	69,1	11,6	61,3
Індекс ємності середовища, K	69,8	X	27,5	X

Протягом періоду досліджень видовий склад угруповань дослідних ділянок залишався відносно стабільним, за винятком окремих видів, переважно субрецентів та рецентів, які траплялися не щороку. Водночас чисельність і частки участі багатьох видів виявляли значні міжрічні флуктуації, так само як і сумарні показники чисельності угруповань та екологічної ємності середовища. Враховуючи той факт, що протягом останніх 10 років екосистеми дослідних ділянок не зазнавали відчутних антропогенних чи сукцесійних змін, єдиними факторами, що впливали на структурні показники угруповань турунів очевидно є кліматично-метеорологічні умови відповідних сезонів.

У цьому плані показовою є загальна депресія угруповання на ділянках “Говерла” та “Бребенескул” у 2018 і 2016 роках – після аномально швидкого сходження снігового покриву та надто ранньої весни (табл. 2.6). На ці явища помітно негативно відреагували як альпіколи *Carabus sylvestris transylvanicus*, *C. linnei goverlaensis*, *Trechus striatulus*, *Calathus metallicus*, *Amara misella*, так і деякі інші домінуючі види – *P. foveolatus*, *P. jurinei heideni*, *P. pilosus*, які також є представниками європейського монтанного комплексу. Інтегральні показники чисельності та екологічної ємності угруповання на ділянці “Говерла” у 2018 році були

більш ніж удвічі меншими, ніж у 2017 та 2019 роках, аналогічно на ділянці “Бребенескул” – у 2016 році порівняно з 2015.

Таблиця 2.3

Дослідна ділянка “Петрос”

Вид (підвид)	2015		2017	
	N	%	N	%
<i>Carabus sylvestris transylvanicus</i>	20,03	27,4	19,04	27,7
<i>C. arvensis carpathus</i>	3,40	4,6	2,88	4,2
<i>C. auronitens escheri</i>	0,78	1,1	0,51	0,7
<i>C. rothi incompus</i>	0,04	0,1	–	–
<i>C. violaceus</i>	0,09	0,1	0,06	0,1
<i>C. cancellatus</i>	0,13	0,2	–	–
<i>C. fabricii malachiticus</i>	0,30	0,4	0,19	0,3
<i>C. glabratus</i>	0,13	0,2	0,06	0,1
<i>C. irregularis montandoni</i>	0,04	0,1	–	–
<i>Cychrus caraboides</i>	0,17	0,2	0,38	0,6
<i>Nebria transsylvanica</i>	0,17	0,2	0,32	0,5
<i>Nothiophilus biguttatus</i>	0,09	0,1	0,13	0,2
<i>Trechus striatulus</i>	0,70	1,0	0,06	0,1
<i>Calathus metallicus</i>	6,01	8,2	6,09	8,9
<i>Pterostichus pilosus</i>	6,05	8,3	7,24	10,5
<i>P. jurinei heideni</i>	0,22	0,3	0,32	0,5
<i>P. foveolatus</i>	33,32	45,5	29,36	42,7
<i>P. unctulatus</i>	0,26	0,4	0,51	0,7
<i>P. cordatus</i>	0,61	0,8	1,15	1,7
<i>Amara nitida</i>	0,17	0,2	0,06	0,1
<i>A. misella</i>	0,48	0,7	0,32	0,5
<i>Acupalpus flavicollis</i>	–	–	0,06	0,1
Кількість видів, S	21	X	19	X
Сумарна чисельність, N	73,2	100,0	68,8	100,0
– у т.ч. видів альпійського комплексу, Na	27,7	37,9	26,0	34,5
Індекс ємності середовища, K	82,6	X	75,5	X

Загалом, показники чисельності альпійського комплексу та екологічної ємності середовища високогірних угруповань турунів однозначно вказують на сприятливі (2015, 2017, 2019) та несприятливі (2014, 2016, 2018) роки (див. табл. 2.6). Очевидно, головним негативним фактором, що впливає на ці угруповання, є рання весна, що супроводжується надто швидким сходженням снігового покриву та раннім початком вегетації – сталим переходом добових температур через 5 °С.

Водночас, показники угруповань турунів не виявляють помітної залежності від режиму тепло- і вологозабезпечення вегетаційного періоду поточного сезону.

Таблиця 2.4

Дослідна ділянка “Брескульський котел”

Вид (підвид)	2014		2017		2019	
	N	%	N	%	N	%
<i>Carabus auronitens escheri</i>	–	–	0,48	0,60	1,34	0,83
<i>C. rothi incompsus</i>	1,69	2,64	2,69	3,34	3,66	2,27
<i>C. violaceus</i>	1,20	1,89	1,63	2,03	2,20	1,36
<i>Cychrus caraboides</i>	–	–	0,10	0,12	0,24	0,15
<i>Leistus piceus</i>	0,48	0,75	2,50	3,10	0,24	0,15
<i>Nebria fuscipes</i>	0,24	0,38	–	–	–	–
<i>N. transsylvanica</i>	–	–	0,10	0,12	–	–
<i>Duvalius subterraneus</i>	0,24	0,38	0,58	0,72	0,12	0,08
<i>Trechus carpathicus</i>	–	–	4,42	5,48	3,79	2,35
<i>T. fontinalis</i>	2,89	4,53	3,56	4,41	1,59	0,98
<i>T. latus</i>	13,01	20,38	28,56	35,40	22,22	13,79
<i>T. pulchellus</i>	0,48	0,75	–	–	–	–
<i>T. striatulus</i>	1,45	2,26	4,42	5,48	0,24	0,15
<i>Deltomerus carpathicus</i>	0,24	0,38	0,10	0,12	–	–
<i>Patrobus quadricollis</i>	2,65	4,15	–	–	0,12	0,08
<i>Calathus metallicus</i>	–	–	0,67	0,83	0,49	0,30
<i>C. micropterus</i>	–	–	–	–	0,12	0,08
<i>Pterostichus foveolatus</i>	2,89	4,53	1,92	2,38	10,13	6,29
<i>P. jurinei heideni</i>	2,65	4,15	5,29	6,56	12,33	7,65
<i>P. pilosus</i>	5,54	8,68	13,94	17,28	82,78	51,36
<i>P. unctulatus</i>	27,43	43,02	5,58	6,91	13,92	8,64
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,72	1,13	4,13	5,13	5,62	3,48
Кількість видів, S	16	X	18	X	18	X
Сумарна чисельність, N	63,9	100,00	80,7	100,00	161,2	100,00
– у т.ч. видів альпійського комплексу, Na	8,7	13,6	15,9	19,7	9,9	6,1
Індекс ємності середовища, K	67,1	X	94,1	X	137,7	X

Основні фактори загрози різноманіттю ентомофауністичних комплексів на заході України в умовах антропогенної трансформації екосистем і кліматичних змін.

Як свідчать результати багаторічних еколого-фауністичних досліджень у Західному Поліссі, Волино-Поділлі та Українських Карпатах, найбільша кількість рідкісних і зникаючих видів комах приурочені до локально поширених екстразональних та азональних екосистем, зокрема болотних, лучно-степових і високогірних оселищ.

Власне ці оселища тепер зазнають негативного, а місцями й катастрофічного впливу господарського освоєння (осушення, розорювання, забудова), спонтанного залісення, випалювання трави, рекреаційного пресу, а відтак – подальшого зменшення площ і фрагментації, що відбувається на тлі кліматичних змін з погано передбачуваними для біотичних угруповань наслідками.

Таблиця 2.5

Дослідна ділянка “Пожижевська”

Вид (підвид)	2015		2016		2019	
	N	%	N	%	N	%
<i>Carabus auronitens escheri</i>	1,96	1,34	–	–	1,87	1,26
<i>C. linnei</i>	1,81	1,23	0,29	0,59	0,87	0,59
<i>C. rothi incompsus</i>	0,45	0,31	–	–	0,25	0,17
<i>C. violaceus</i>	1,51	1,03	1,30	2,65	1,25	0,84
<i>Cychrus caraboides</i>	1,36	0,92	0,14	0,29	0,12	0,08
<i>Leistus piceus</i>	–	–	0,14	0,29	0,75	0,50
<i>Nothiophilus biguttatus</i>	–	–	0,43	0,88	0,12	0,08
<i>Nebria transsylvanica</i>	0,45	0,31	0,29	0,59	0,12	0,08
<i>Duvalius subterraneus</i>	0,75	0,51	0,43	0,88	0,25	0,17
<i>Trechus carpathicus</i>	0,60	0,41	0,87	1,77	3,12	2,10
<i>T. latus</i>	0,90	0,62	1,16	2,36	1,75	1,18
<i>T. pulchellus</i>	–	–	0,14	0,29	–	–
<i>T. striatulus</i>	4,22	2,88	6,23	12,68	2,25	1,51
<i>Patrobus quadricollis</i>	0,60	0,41	0,43	0,88	0,87	0,59
<i>Calathus metallicus</i>	0,30	0,21	–	–	0,37	0,25
<i>C. micropterus</i>	0,60	0,41	–	–	–	–
<i>Pterostichus cordatus</i>	0,90	0,62	–	–	0,62	0,42
<i>P. foveolatus</i>	30,87	21,07	4,06	8,26	23,10	15,55
<i>P. jurinei heideni</i>	51,51	35,15	10,43	21,24	65,42	44,03
<i>P. nigrita</i>	–	–	–	–	0,12	0,08
<i>P. pilosus</i>	17,62	12,02	3,04	6,19	12,86	8,66
<i>P. unctulatus</i>	29,37	20,04	19,57	39,82	31,84	21,43
<i>Abax parallelipipedus</i>	0,30	0,21	0,14	0,29	–	–
<i>Harpalus quadripunctatus</i>	0,15	0,10	–	–	0,12	0,08
<i>Synuchus vivalis</i>	–	–	–	–	0,12	0,08
<i>Trichotichnus laevicollis</i>	0,30	0,21	–	–	0,37	0,25
Кількість видів, S	21	X	17	X	23	X
Сумарна чисельність, N	146,5	100,0	49,1	100,0	148,6	100,0
– у т.ч. видів альпійського комплексу, Na	6,6	4,5	7,8	15,9	3,9	2,4
Індекс ємності середовища, K	157,2	X	58,1	X	158,5	X

Таблиця 2.6

**Деякі кліматичні показники окремих років (за даними метеостанції
Пожежевська) та параметри угруповань турунів**

Рік	Кліматичні показники ¹				Параметри угруповань на ділянках ²									
	Σt_{10}	HC ₁₀	Ds	D ₅	1		2		3		4		5	
					Na	K	Na	K	Na	K	Na	K	Na	K
2014	1512	2,65	31.III	21.IV	–	–	–	–	–	–	8,7	67,1	–	–
2015	1744	2,40	28.IV	24.IV	–	–	40,8	69,8	27,7	82,6	–	–	6,6	157,2
2016	1578	2,43	05.IV	04.IV	–	–	11,6	27,5	–	–	–	–	7,8	58,1
2017	1475	2,11	29.IV	26.IV	71,8	175,6	–	–	26,0	75,5	15,9	94,1	–	–
2018	1850	3,02	14.IV	04.IV	24,4	82,0	–	–	–	–	–	–	–	–
2019	1517	2,33	01.V	24.IV	51,7	173,4	–	–	–	–	9,9	137,7	3,9	158,5

¹ Σt_{10} – сума добових температур періоду активної вегетації (вище 10°), HC₁₀ – гідротермічний індекс періоду активної вегетації, Ds – дата сходження сталого снігового покриву, D₅ – дата сталого переходу добових температур через 5° навесні.

² 1 – Говерла, 2 – Бребенескул, 3 – Петрос, 4 – Брескульський котел, 5 – Пожижевська.

Оліготрофні та мезотрофні торфові болота Західного Полісся й інших регіонів (Мале Полісся, Розточчя, Передкарпаття, Карпати) є унікальними оселищами низки рідкісних, у тому числі реліктових видів бореального та суббореального гігро-тирфофільних комплексів ентомофауни. Це, зокрема, туруни *Carabus clathratus*, *C. menetriesi*, *C. nitens*, *Blethisa multipunctata*, *Chlaenius costulatus*, лускокрилі *Colias palaeno*, *Boloria aquilonaris*, *B. eunomia*, *Oeneis jutta*, *Coenonympha oedippus*, *Lycaena helle*, *Plebejus optilete*, *Carterocephalus silvicola*, *Syngrapha microgamma* та багато інших.

Болотні екосистеми Західного Полісся відіграють надзвичайно важливу роль у формуванні й підтриманні гідрологічного режиму регіону за рахунок акумулювання атмосферних опадів і регулювання поверхневого стоку, що має неоціненне значення в сучасних умовах негативних кліматичних змін. Крім клімато- й водорегуляційної ролі, болотні екосистеми мають величезне біосферне значення в процесі депонування атмосферного Карбону, є оселищами великої кількості рідкісних і зникаючих видів рослин і тварин, у тому числі – реліктових. Проте, в результаті непродуманої кампанії з меліорації земель у другій половині XX століття більша частина поліських боліт зазнали осушення й деградації, що призвело до втрати їх екологічних функцій, а згодом – і до втрати господарського значення осушених земель.

Унаслідок кліматичних змін, а також, вірогідно, деяких видів антропогенного впливу (зокрема, неконтрольованого добування бурштину), протягом останніх десятиліть відбувається загальне

зменшення обводненості регіону, що супроводжується майже повсюдним зниженням рівня ґрунтових вод, пересиханням болотних масивів, зниженням рівня і зменшенням площі унікальних поліських озер – Світязя, Люб’язя, Нобеля та багатьох інших. За нинішньої багаторічної тенденції дефіциту атмосферних опадів у регіоні ці явища загрожують набутти катастрофічних масштабів.

Водночас, Західне Полісся не оминули грабіжницька експлуатація природних ресурсів і знищення природних екосистем, що за останню декаду набули тотального характеру у всій Україні. Одним з регіональних аспектів діяльності, що призводить до руйнування природного середовища, стали численні проекти розробки покладів торфу. Лише у Волинській області КП “Волиньприродресурс” планує торфозробки на площі 6,3 тис. га. Аналогічні проекти є і в Рівненській та Житомирській областях. Більшість відведених ділянок охоплюють великі природні водно-болотні масиви, які були слабо порушені в минулому або перебувають на стадії природного самовідновлення, а деякі з них розташовані безпосередньо біля меж Рівненського й Черемського природних заповідників та інших об’єктів природно-заповідного фонду. Вони відіграють значну роль у підтриманні гідрологічного режиму басейнів головних річок Західного Полісся. Розробка торфових родовищ передбачає масштабне осушення відведених ділянок шляхом розчищення старих і будівництва нових меліоративних каналів і наступне тотальне знищення ґрунтового-рослинного покриву. Ця діяльність неминуче матиме негативний вплив на гідрологічний режим регіону і прилеглих територій природно-заповідного фонду, зокрема й на екологічний стан і біорізноманіття унікальних, дотепер малопорушених водно-болотних екосистем.

Лучні степи Північного й Західного Поділля є одним з домінантних типів оселищ у західних регіонах України – тобто таких, за рахунок яких формується й підтримується важлива своєрідна компонента регіонального біорізноманіття. Характерними рисами різноманіття ентомофауни подільських степів є присутність східноєвропейських субендемичних і подільських ендемічних елементів, а також ксеротермофільних видів суббореального, субсередземного та скіфського (степового) екогеографічних комплексів (Канарський, 2015, 2020), які формують своєрідний “подільський” комплекс ентомофауни (Kuntze, Noskiewicz, 1938).

Згідно з давніми літературними джерелами (Andrzejowski, 1823; Gajewski, 1931; Kulczynski, Motyka, 1936; Kuntze, 1936; etc), ще до кінця XIX – початку XX ст. на заході Поділля існували значні масиви плакорних степів (Панталиха тощо), які згодом були повністю розорані. У лісовому покриві були практично відсутні хвойні деревостани, а природне

походження окремих локальних борових лісових угруповань (зокрема, в Медоборах) тодішні дослідники ставили під сумнів (Wierzejski, 1867). У 1920-30-х роках Каньйонове Придністер'я мало виразно степовий характер, хоча вже тоді тут почали культивувати соснові насадження з *Pinus nigra* (Gajewski, 1931).

Аналіз літературних даних і польських топографічних карт періоду 1924-1939 рр. дозволяє ретроспективно оцінити трансформаційні зміни екосистем і ландшафтів у окремих урочищах, де в сучасності проводили дослідження ентомофауни.

В урочищі **Лиса гора** (ок. сс. Вільшаниця і Червоне, Золочівський р-н, Львівська обл.) західні та південні схили уступу Гологірського пасма аж до вершини плато були майже цілком безлісими і вкритими лучно-степовою рослинністю (ass. *Caricetum humilis*). Лісом (грабова бучина) була вкрита лише вирівняна верхня частина плато. Прилегла з заходу долина річки Вільшаниці, як і з півночі – Солотвинки (притоки Західного Бугу), на 50-60% були вкриті вологими й болотистими луками. Тепер верхня частина схилів майже суцільно заросла штучними культурами сосни, підростом сосни і граба різного віку, зімкнутими чагарниками крушини, ліщини, терену, глоду тощо, а нижня частина – терасована й зайнята похідними (після розорювання у 1960-70 рр.) остепненими луками та чагарниками колишніх протиерозійних смуг і спонтанних сукцесій. Природні лучно-степові угруповання збереглися лише фрагментарно, здебільшого у вигляді невеликих галявин. Прилеглі долини майже повністю осушені та розорані.

В урочищах **Макітра**, **Говди**, **Цимбал** (колишня назва – **Гірки Дранча**; ок. сс. Бучина і Гаї-Дітковецькі, Бродівський (після 2020 р. – Золочівський) р-н, Львівська обл.) весь горбогірний масив з 6-ма вершинами (частина пасма Вороняків) був безлісим, і лише на південному сході (східніше с. Бучина) були 2 невеликі (по 30-80 га) виділи широколистяного лісу. Сьогодні природна степова рослинність збереглася лише на г. Цимбал (у найбільш ксеротермних варіантах), і на площі близько 10 га – біля вершини та в балці на г. Макітра (мезоксерофітний лучний степ). Решту займають культури сосни різного віку (місцями – з домішкою смереки та інших порід), а в західній частині г. Макітра – рудеральні похідні остепнено-лучні угруповання на місці колишньої оранки.

Така ситуація натеper характерна практично для всіх лучно-степових ділянок північно-західного Поділля: нижні, пологіші частини схилів терасовані та розорані (в минулому або й в сучасності); верхні частини – штучно залісені або охоплені спонтанною сільватизацією; підніжжя – осушені та розорані. І якщо вцілілі фрагменти степової рослинності ще зберігають свою флористичну та фітоценотичну

специфіку, то прогресивне збіднення характерного комплексу ентомофауни вказує на суттєву і подальшу деградацію залишків цих екосистем.

Загалом, можна виділити такі етапи трансформації природних ландшафтів Західного Поділля:

1) розорювання плакорних степових і зведення природних лісових масивів (середина XIX – початок XX ст.);

2) штучне залісення невластивими та інтродукованими культурами і тотальне розорювання всіх придатних угідь (початок – середина XX ст.);

3) спонтанне (а місцями й штучне) залісення залишків степової рослинності (кінець XX – початок XXI ст.);

4) “нова хвиля” освоєння всіх придатних для аграрного виробництва земельних угідь (сучасність).

Ретроспективний аналіз змін видового складу денних лускокрилих і турунів лучно-степових оселищ північно-західного Поділля чітко відображає вплив двох основних факторів загрози різноманіттю ентомофауністичних комплексів: зміни просторової структури оселищ унаслідок штучного й спонтанного залісення та негативний вплив кліматичних змін. Водночас, в останні роки все більшу загрозу біорізноманіттю фрагментованих і здебільшого ізольованих, невеликих за площею лучно-степових оселищ становить систематичне випалювання сухої трави та експансія й інтенсифікація сільського господарства на прилеглих земельних угіддях, що супроводжується розорюванням усіх придатних (а часто й малопродатних) для вирощування сільськогосподарських культур земельних ділянок та масовим безконтрольним використанням пестицидів.

Угрупування ентомофауни високогірних субальпійських та альпійських екосистем Українських Карпат, а особливо в Чорногірсько-Мармароському районі, характеризуються високою концентрацією рідкісних, ендемічних та реліктових таксонів, локальним поширенням багатьох видів унаслідок геоморфологічно й мікрокліматично зумовленої дисперсії біотопів, виразними міжсезонними флуктуаціями в екстремальних і нестабільних кліматичних умовах високогір’я, складними процесами взаємопроникнення і взаємодії популяцій різного біогеографічного та екологічного статусу, що призводять до формування неореліктових та неоендемічних таксонів (Канарський, Панін, 2017).

Незважаючи на те, що більша частина високогір’я Чорногори і Мармароських гір перебуває в складі природо-заповідного фонду Карпатського НПП і Карпатського біосферного заповідника, тут і зараз присутні загрози збереженню біорізноманіття, в тому числі й безхребетних тварин.

Значним антропогенним пресом на субальпійські та альпійські екосистеми залишається випасання худоби (особливо овець) на південно-західних схилах масиву в межах Закарпатської області. Його колишній і рецентний вплив особливо помітний у районі г.Петрос, де худобу продовжують інтенсивно випасати від верхньої межі лісу і аж до вершини гори, рослинність на якій має виразні ознаки пасторальної дигресії. Ця діяльність також призводить до замулення і руйнування русел струмків та супроводжується зведенням субальпійського криволісся, яке тут і так сильно фрагментоване унаслідок тривалої господарської експлуатації. При цьому високогірні біловусові пустища, що утворились унаслідок пасторального навантаження, фактично позбавлені природного різноманіття ентомофауни.

Рекреаційний прес також сягає загрозливих руйнівних масштабів у районі г.Петрос, Говерла, озер Несамовите і Бребенескул. Вершина г.Петрос і маршрут від г.Шешул до притулку КБЗ “Високогір’я Карпат” під г.Говерла відносно легкодоступні для різноманітного автотранспорту, котрий спричиняє потужну ерозію ґрунту на не розрахованих на таке навантаження пішохідних стежках. Тим часом, у піку туристичного сезону рух автотранспорту на старій “австрійській” дорозі між г.Шешул і притулком КБЗ буває майже такий самий інтенсивний, як на другорядному шосе. В інших відвіданих нами місцях Чорногірського хребта рекреаційне навантаження не таке потужне, оскільки зосереджене вздовж пішохідних стежок туристичних маршрутів, які переважно оминають вершини.

Останнім часом у високогір’ї стали регулярно траплятися пожежі через, вірогідно, зумисні підпали сухої трави навесні. Розгорнута масова браконьєрська заготівля лікарської рослинної сировини, що загрожує знищенням цілих рослинних угруповань.

Кліматичні зміни, які особливо відчутно проявилися у високогір’ї після 2007 року, в цьому контексті є потенційно важливим негативним фактором. Зокрема, аномально посушливі (субгумідні та субаридні) умови спостерігалися в кінці літа 2013, 2015, 2016, 2018 і 2020 років, що призводило до пересихання більшості струмків. Очевидно, що нинішня тенденція до потепління клімату становить істотну загрозу для локальних ендемічних і реліктових популяцій кріофільних та гігрофільних видів альпіколів, як унаслідок зміни режиму тепло- й вологозабезпечення, надто раннього танення снігового покриву і початку вегетації, так і зумовленого цим вертикального зміщення висотно-рослинних поясів.

Виходячи з цього, вважаємо, що природоохоронні установи, території яких охоплюють високогір’я Чорногори, мали б приділяти більшу увагу врегулюванню господарської та рекреаційної діяльності в цьому районі. Необхідне також закладення дослідних моніторингових

площ і проведення відповідних стаціонарних досліджень з метою встановлення трендів багаторічних змін в угрупованнях високогірної фауни безхребетних.

Важливу роль у формуванні, підтриманні й збереженні різноманіття гірських угруповань ентомофауни відіграють струмки і потоки, які є оселищами цілого комплексу гігрофілів, а також слугують екологічними коридорами для поширення видів, які діють у двосторонньому напрямі. Тому в контексті охорони біорізноманіття особливу увагу слід приділяти охоронним заходам, спрямованим на запобігання руйнуванню русел, знелісенню водозборів та берегів, забрудненню й засміченню високогірних водойм. Це, знову ж таки, потребує врегулювання й обмеження господарської та рекреаційної діяльності у високогір'ї.

В підсумку, з метою збереження біорізноманіття та зокрема, різноманіття ентомофауністичних комплексів у західних регіонах України, в умовах кліматичних змін та актуальних загроз трансформації й подальшої деградації природних екосистем, слід запроваджувати цілий комплекс заходів, а саме:

1) інвентаризація особливо цінних оселищ, зокрема “гарячих точок” біорізноманіття – болотних, степових і високогірних, з наступним максимально можливим охопленням їх територіальною охороною;

2) організація моніторингу стану біотичних угруповань та екосистем із застосуванням біокліматичних, еколого-біогеографічних та біоіндикаційних підходів;

3) впровадження методів активної охорони особливо цінних азональних та екстразональних оселищ з метою запобігання їх спонтанній сільватизації, ресторація болотних екосистем;

4) формування громадської думки в контексті активної протидії новітнім планам індустріальної та аграрної експансії з “освоєння” залишків природних екосистем, у тому числі розорювання лук і степів, штучного залісення “невжитків”, які часто є цінними осередками біорізноманіття, гідротехнічного будівництва на великих і малих річках, вирубування старовікових природних лісів, тощо.

РОЗДІЛ 3.

АНАЛІЗ БІОГЕОЦЕНОТИЧНОГО ПОКРИВУ БЕСКИДСЬКОГО РЕГІОНУ

Проаналізовано матеріали щодо структури біогеоценотичного покриву Українських Карпат та його антропогенних змін внаслідок інтенсивного лісокористування впродовж XIX-XX ст. Порівняння первинного та сучасного біогеоценотичного покриву показало, що в лісовому покриві Українських Карпат відбулися значні зміни.

Теоретичні підвалини вчення про біогеоценотичний покрив було закладені М. Голубцем (Биогеоценотический покров..., 1983; Антропогенні зміни, 1994) як про шар концентрації життя та середовищотвірний, організаційний, енергетичний, біогеохімічний і продукційний блок біосфери. Детально описані зміни структурно-функціональних параметрів цього покриву під впливом лісгосподарської і сільськогосподарської діяльності, промислового освоєння території та урбанізації, а на підставі аналізу кібернетичної суті екологічних систем, обґрунтовано необхідність, структуру і завдання комплексного глобального моніторингу за станом біогеоценотичного покриву, навколишнього природного середовища і біосфери загалом, зроблено практичні висновки щодо способів оптимізації довкілля і керування екологічними процесами в регіоні досліджень.

Значні зміни біогеоценотичного покриву гірських регіонів відбулися під впливом тривалої господарської діяльності. Українські Карпати належать до середньоевропейської широколистяно-лісової провінції з переважанням букових, рідше дубових, а в горах — хвойних лісів, субальпійської та альпійської рослинності. Натепер невідомо скільки природних лісових екосистем збереглося в Україні, проте більшість фахівців вважає, що не більше 5-10%. Решта це антропогенно змінені ліси, лісові культури, плантаційні насадження тощо. За останні декілька століть значно зменшилася загальна природна лісистість. Так у межах карпатського регіону до другої половини XIX століття частка лісів зменшилася від 93-95% до 55-59% (Стойко, 1993).

Результати вивчення генезису, історії формування й поширення лісових екосистем, наслідки антропогенного впливу на рослинний покрив висвітлені в численних працях відомих учених (Wierdak, 1927; Zlatnik, 1963; Vincent, 1936; Szafer, 1938; Srodan, 1948; Попов, 1949; Колішук, 1958; Чубатий, 1965; Молотков, 1966; Голубец, 1978; Голубець, 2016; Малиновський, 1980; Концептуальні засади..., 2007; Стойко, 2009 та інші). Починаючи від 1962 року науковцями були розпочато вивчення літературної спадщини, архівних даних і всіх наявних для території Українських Карпат картографічних матеріалів. Проаналізовано й

узагальнено близько 1,2 мільйона аркушів таксаційних описів, зроблено копії схем-карт 36 лісгоспів гірської частини Львівської, Івано-Франківської, Чернівецької і Закарпатської областей, аналіз та опис планів лісових масивів понад 230 лісництв. На підставі їх опрацювання було складено карти сучасного і корінного (відновленого) біогеоценотичного покриву території Українських Карпат як основи для встановлення закономірностей формування рослинного килиму в горах, його антропогенних перетворень й зумовлених ними втрат клімато-регуляційної, водорегуляційної, ґрунтозахисної, продукційної та інших функцій.

На підставі аналізу зібраного матеріалу та його картографічної візуалізації було встановлено територіальну структуру біогеоценотичного покриву в Українських Карпатах, який формують дубові ліси з переважанням дуба звичайного; дубові ліси з пануванням дуба скельного; чисті букові ліси; букові ліси з домішкою дуба скельного, дуба звичайного, інших широколистяних видів, рідше ялиці білої і в поєднанні з дубняками й грабняками; букові ліси з домішкою ялини європейської і в поєднанні зі ялинниками; ялицеві ліси з пануванням ялиці білої; ялинові ліси чисті й з домішкою кедрової сосни європейської; ялинові ліси з домішкою інших деревних видів; гірськососнові та зеленівільхові зарості в комплексі з кам'янистими росипищами; рослинність полонин; землі сільськогосподарського використання й території населених пунктів (Природа Українських Карпат, 1968; Голубець, 1978; Украинских Карпат. Природа, 1988; Концептуальні засади..., 2007; Голубець, 2016). Відновлення біогеоценотичного покриву (відображення його в первинному, не зміненому людиною стані) виконано на підставі дослідження пралісів віком 200-250 років, аналізу флористичного складу, структури і стану лісів, загальних закономірностей їх поширення в зв'язку з геоморфологічною будовою, геологічною основою, рельєфом, кліматичними й ґрунтовими умовами, а також опрацювання літературних, історичних, звітних і деяких архівних матеріалів. Карта відновленого лісового покриву відображає його стан приблизно на середину XVIII століття, тобто напередодні періоду інтенсивної експлуатації карпатських лісів.

Порівняння первинного та сучасного біогеоценотичного покриву показало, що в рослинному покриві Українських Карпат відбулися істотні зміни (див. табл. 3.1). Якщо в первинному покриві букові ліси займали 680 тис. га, то внаслідок господарського використання лісових земель їхня площа зменшилася на 272 тис. га, тобто на 40%, ялицевих лісів - на 30%, а ялинових збільшилася з 393 до 691 тис. га, у тому числі чистих ялинників у 2,5 рази. Загалом площа букових лісів із домішкою ялини зменшилася на 26%, а на Закарпатті, внаслідок активного культивування ялини на

букових лісосіках, вона зроста більше, ніж удвічі. Ялиноманія на північно-східних макросхилах призвела до зменшення покритих буком площ більше ніж у 3 рази, а збільшення площ ялинників майже вдвічі. Відмічається розширення поясу ялинових лісів на нижні пояси мішаних лісів і в бік Бескидів (Голубец, 1978; Концептуальні засади..., 2007).

Таблиця 3.1

**Зміни площ лісів сучасного і відновленого біогеоценологічного покриття
Українських Карпат**

Ліси	Біогеоценотичний покрив				Зміна площ сучасного покритву, порівняно з відновленим	
	відновлений		сучасний			
	тис. га	%	тис. га	%	тис. га	%
Дубові	46,1	3,7	43,9	3,5	-2,2	97,8
Букові	680,0	54,9	407,8	33,0	-272,2	60,0
Букові з домішкою смереки	287,4	23,2	212,5	17,2	-74,9	73,9
Ялицеві	118,2	9,6	82,0	6,6	-36,4	69,4
Ялицеві з домішкою ялини	26,0	2,1	61,1	4,9	+ 35,1	235,0
Ялинові	393,0	31,8	691,3	55,9	+ 298,3	175,9
Ялинові чисті із домішкою кедрової сосни європейської	126,3	10,1	324,6	23,2	+ 198,0	257,0
Інші	-		12,3	1,0	+ 12,3	-

Масове культивування ялини стало характерною рисою лісового господарства останніх 200 років у всіх країнах Середньої Європи. Воно зумовило масові сніголами, вітровали, всихання ялини та зараження її грибами й пошкодження короїдами в Польщі, Чехословаччині, Німеччині та інших країнах Європи.

Ялиноманія в Українських Карпатах продовжувалася до 1960-1963 років. Доречним прикладом є те, що в районі Бескидів, в яких автохтонними є букові та ялицеві ліси, за два десятиліття середини минулого століття під культури ялини відводили 90-95% лісосік. Через те замість високопродуктивних мішаних ялицево-букових лісів тут тепер поширені недовговічні, вітровальні й зріджені сухостоями ялинники. Всихання ялини європейської в Українських Карпатах є наймасштабнішою екологічною катастрофою, яка виникла внаслідок системних помилок у веденні лісового господарства в гірських умовах.

Від початку 1980-х років у країнах Західної Європи, а від 1990-х років й в Україні, розпочалося масштабне погіршення стану хвойних лісів, яке в багатьох випадках супроводжувалось всиханням і розпадом деревостанів ялини.

У багатьох випадках, унаслідок господарської діяльності змінилися й властивості ґрунтів. Зокрема, після вирощування у декількох поколіннях вторинних монодомінантних ялинників у верхньому горизонті ґрунту збільшилася кислотність за рахунок збільшення кількості іонів Al^{3+} та H^+ , зменшилася сума ввібраних основ, збільшилася кількість мертвої органічної речовини, а подекуди сформувався органогенний оторфований горизонт підстилки потужністю більше 20 см. Змінилася й структурна організація ґрунту, тепер він характеризується більшою щербистістю та більшим промивним режимом, що є наслідком ерозії ґрунту після неодноразового трелювання деревини під час заготівлі в Українських Карпатах. Усе в сукупності істотно погіршило водний режим ґрунтів, кореневе живлення дерев, призвело до їх ослаблення та активізації фітофагів (Шпаківська, Козловський, Рожак, Козловський, 2014).

Значної антропогенної трансформації зазнав біогеоценотичний покрив Бескидів, як найшвидше заселеної частини Українських Карпат. Як було показано раніше (Концептуальні засади..., 2007) просторово-територіальна організація наземних екосистем біогеоценотичного покриття регіону є тією матеріальною основою, яка забезпечує формування й підтримання їхнього екологічного потенціалу та збереження його структурно-функціональної цілісності. Оскільки визначальними абіотичними чинниками для формування потенціалу продуктивності є орографічні та ґрунтово-кліматичні умови, які визначають величину первинної та вторинної біотичної продукції – було проведено регіоналізацію досліджуваної території на рівні територіальних комплексів зі створенням геопросторових шарів: висоти над рівнем моря, кліматичних термічних смуг, ухилів та експозиції схилів з генеруванням відповідних геопросторових шарів. Після цього на підставі методологічних засад реконструкції корінного рослинного покриття Українських Карпат (Голубець, 1965) ареалів поширення основних лісоутворювальних порід з використанням геопросторових шарів базової екологічної основи було засобами ГІС реконструйовано природний потенційний біогеоценотичний покрив Бескидського регіону на рівні субформацій за класифікацією рослинності Українських Карпат (Голубець, Малиновський, 1967) на період, що передував його господарському освоєнню (ймовірно XIII-XIVст.) та наступній антропогенній трансформації та розраховано площі потенційної природної рослинності, зумовлені диференціацією орографії, кліматичних та ґрунтових умов (рис. 3.1, табл. 3.2).

У первинному біогеоценотичному покриві Бескидського регіону рослинний покрив майже повністю був представлений лісовими екосистемами, які перебували у динамічній рівновазі з екологічними факторами. Найбільші площі займали мішані ліси: ялицево-букові ліси (35%) та ялиново-букові ліси (32%), які разом з комплексом ялицево-буково-ялинових та ялицево-ялиново-букових лісів (14%) займали понад 81% регіону.

Передгір'я, а буково-ялинові приурочені до мезоекорегіонів з прохолодним кліматом та висотами понад 900-1000 м та займали 6,3% Бескидського регіону. Окремими локалітетами траплялися ялинові ліси на окремих вершинах хребтів (висотою понад 1250 м) та займали лише 0,14% території (лише 579 га).

У результаті господарської діяльності впродовж століть біогеоценотичний покрив набув відмінних від корінного рис (Концептуальні засади..., 2007). У його компонентній структурі найбільших змін зазнав саме рослинний покрив. Так, за даними статистичної звітності було розраховано, що в сучасній структурі біогеоценотичного покриву Бескидського регіону лісові екосистеми займають лише 44,4-71,2%, у той час як сільськогосподарські угіддя, зокрема рілля 8,7-31,3%, сіножаті і пасовища – 7,5-14,1%, непродуктивні землі та води – 0,4-7,3% (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Структура корінного біогеоценотичного покриву Бескидського регіону

Компоненти біогеоценотичного покриву	Адміністративна одиниці (геосоціосистема)						Бескидський регіон	
	Старосамбірська		Турківська		Сколівська			
	га	%	га	%	га	%	га	%
Грабово-дубові	41716	33,5	0	0	0	0	41716	10,6
Ялицево-дубові	5057	4,1	0	0	3	0	5060	1,3
Ялицево-букові	66943	53,8	32543	27,0	36051	24,5	135537	34,6
Ялиново-букові	9419	7,6	80580	66,9	36753	25,0	126752	32,3
Ялицево-буково -ялинові та ялицево-ялиново- букові	0	0	0	0	54005	36,7	54005	13,8
Буково-ялинові	0	0	5827	4,8	18856	12,8	24683	6,3
Ялинові	0	0	270	0,2	309	0,2	579	0,1
Води	1382	1,1	1220	1,0	1114	0,8	3716	1,0
Разом	124517		120440		147091		390948	

Господарське використання території Бескидського регіону зумовило суттєву зміну рослинного покриву за рахунок трансформації лісових екосистем у аграрні та урбоекосистеми. Для детального вивчення змін, які відбулися у структурній організації біогеоценотичного покриву

розроблено карту сучасного лісового покриву Бескидського регіону з врахуванням розподілу переважаючих порід на рівні квартальної мережі лісогосподарських підприємств регіону (див. вкладку, рис. 3.1) та встановлено тенденції його антропогенної трансформації.

Зокрема, відбулося зменшення площ лісових екосистем у всіх геосоціосистемах, яке зумовило зменшення територій зайнятих лісовими екосистемами в регіоні на 47%. Найбільш істотні зміни відбулися в Старосамбірській та Турківській геосоціосистемах, де ділянки вкриті лісовою рослинністю (з повною понад 0,4) становлять 43-48%, у той час як на території Сколівської геосоціосистеми такі ділянки займають близько 65% (табл. 3.3, див. вкладку, рис. 3.2). У сучасному покриві Бескидського регіону лісовкриті ділянки займають 53%, породний склад лісів надзвичайно мозаїчний, оскільки частка лісів за переважаючими породами становить 0,2-12% загальної території регіону, а найбільші площі займають чисті та мішані ялинові ліси (12 та 11% відповідно). В геосоціосистемах Бескидського регіону ялинові ліси найбільше поширені в Турківській та Сколівській геосоціосистемах, у той час як в Старосамбірській геосоціосистемі найбільші площі займають мішані ялицеві деревостани. Окрім того, в Старосамбірській геосоціосистемі в сучасному біогеоценотичному покриві 3,4% займають дубові ліси, а 8,6% - соснові. Якщо чисті дубові ліси можуть бути похідними на місці грабово-дубових лісів первинного біогеоценотичного покриву, то соснові ліси культивувалися за межами їх природного ареалу з метою інтенсифікації лісового господарства.

Загалом, зміна породного складу внаслідок ведення лісового господарства призвела до формування монодомінантних (чистих) деревостанів, частка яких у сучасному покриві становить майже 17,6%, з яких монодомінантні ялинники займають 12%, тоді як в природному покриві регіону вони становили лише 1% та займали схили висотою понад 1000 м н.р.м. (Голубець, Малиновський, 1967).

Господарська діяльність також зумовила диференціацію вікової структури лісового покриву. На даний час у лісовому покриві Бескидського регіону переважають ліси віком 40-80 років, які становлять 44%, віком 20-40 років – 22%, віком понад 80% займають 21%, у той час як віком до 20 років – лише 13% лісовкритої площі. Породний, віковий та повнотний склад зумовив також відповідні запаси біотичної продукції та біотичну продуктивність лісових угруповань. Середні значення запасів стовбурової деревини для Бескидського регіону становлять $267 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, біотичної продукції – $18,96 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, а біотична продуктивність – $0,76 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{рік}^{-1}$. Такі значення зумовлені розподілом площ, які займають переважаючі породи у різних геососціосистемах та їх часткою у регіоні. Найпродуктивнішими лісовими

угрупованнями є чисті та мішані букові ліси в Старосамбірській та Турківській геосоціосистемах, у той час як найбільші запаси біотичної продукції ялицевих лісів приурочені до Сколівської геосоціосистеми (табл. 3.4).

Таблиця 3.3

Структура сучасного біогеоценотичного покриття Бескидського регіону

Компоненти біогеоценотичного покриву	Адміністративна одиниця (геосоціосистема)						Бескидський region	
	Старосамбірська		Турківська		Сколівська			
	га	%	га	%	га	%	га	%
Лісові								
Дубові чисті	636	0,5	0	0	0	0	636	0,2
Дубові мішані	3613	2,9	0	0	0	0	3613	0,9
Соснові чисті	5018	4,0	0	0	0	0	5018	1,3
Соснові мішані	5747	4,6	0	0	0	0	5747	1,5
Букові чисті	744	0,6	2922	2,4	7363	5,0	11029	2,8
Букові мішані	5290	4,2	6694	5,6	18770	12,8	30754	7,9
Ялицеві чисті	3961	3,2	1150	1,0	143	0,1	5254	1,3
Ялицеві мішані	17410	14,0	8394	7,0	5188	3,5	30992	7,9
Ялинові чисті	0	0	16273	13,6	30610	20,8	46883	12,0
Ялинові мішані	0	0	15767	13,2	27762	18,9	43529	11,1
Вербові мішані	48	0	0	0	0	0	48	0,0
Вільхові мішані	2900	2,3	0	0	0	0	2900	0,7
Інші	7532	6,0	5517	4,6	5601	3,8	18650	4,8
Разом лісові	52900	42,5	56717	47,5	95437	64,9	205054	52,5
Чагарники	6756	5,4	8732	7,3	1644	1,1	17132	4,4
Аграрні								
Рілля	38471	30,9	22428	18,8	12938	8,8	73837	18,9
Багаторічні насадження	1495	1,2	210	0,2	166	0,1	1871	0,5
Сіножаті, пасовища	18154	14,6	22502	18,9	23520	16,0	64176	16,4
Забудовані території	3756	3,0	3246	2,7	3002	2,0	10004	2,6
Інші землі	1296	1,0	4268	3,6	9260	6,3	14824	3,8
Води	1689	1,4	1237	1,0	1124	0,8	4050	1,0
Загалом	124517		119340		147091		390948	

Найнижчими запасами фітомаси володіють мішані ялицеві та чисті ялинові ліси Турківської геосоціосистеми. Найпродуктивнішими в Бескидському регіоні є чисті букові ліси, а найменш – чисті соснові.

Вважають, що на запаси біотичної продукції та продуктивність істотно впливає відомча підпорядкованість лісових масивів та організація ведення лісового господарства, віддаленість лісових ділянок від населених пунктів та запобігання несанкціонованим рубанням (Домашовець, 2008). Для території Львівської області автором було встановлено, що середні запаси біотичної продукції на 1 м^{-2} вкритих лісовою рослинністю становлять $17,4 \text{ кг м}^{-2}$ із найменшими значеннями – $7,3 \text{ кг м}^{-2}$ у лісах

підпорядкованих Міністерству освіти і науки України та найбільшими – 19,6 кг кг· м⁻² – в лісах Державного комітету лісового господарства України.

Таблиця 3.4

Біотична продуктивність лісових угруповань Бескидського регіону

Лісові угруповання	Адміністративна одиниця (геосоціосистема)									Бескидський регіон		
	Старосамбірська			Турківська			Сколівська					
	Запас стовбурової деревини, м ³ га ⁻¹	Запас біотичної продукції, кг м ⁻²	Біотична продуктивність, кг м ⁻² рік ⁻¹	Запас стовбурової деревини, м ³ га ⁻¹	Запас біотичної продукції, кг м ⁻²	Біотична продуктивність, кг м ⁻² рік ⁻¹	запас стовбурової деревини, м ³ га ⁻¹	Запас біотичної продукції, кг м ⁻²	Біотична продуктивність, кг м ⁻² рік ⁻¹	Запас стовбурової деревини, м ³ га ⁻¹	Запас біотичної продукції, кг м ⁻²	Біотична продуктивність, кг м ⁻² рік ⁻¹
Чисті дубові	284	21,18	0,88	0	0	0	0	0	0	284	21,18	0,88
Мішані дубові	185	19,93	0,75	0	0	0	0	0	0	185	19,93	0,75
Чисті соснові	234	15,25	0,57	0	0	0	0	0	0	234	15,25	0,57
Мішані соснові	217	16,63	0,63	0	0	0	0	0	0	217	16,63	0,63
Чисті ялицеві	328	19,01	0,71	274	15,66	0,56	426	24,34	0,62	319	18,42	0,67
Мішані ялицеві	244	20,45	0,69	191	11,73	0,55	251	15,41	0,58	231	17,24	0,63
Чисті букові	359	29,19	1,09	310	26,80	1,14	290	25,07	1,13	300	25,81	1,13
Мішані букові	295	23,80	0,96	340	26,57	1,08	296	22,43	0,80	305	23,57	0,89
Чисті ялинові	0	0	0	218	11,98	0,79	353	19,41	0,86	306	16,83	0,84
Мішані ялинові	0	0	0	261	15,33	0,85	295	18,37	0,84	283	17,27	0,84
Інші мішані ліси	156	19,55	0,59	94	6,17	0,48	109	9,7	0,54	128	13,58	0,55

На території Бескидського регіону основна частина лісового фонду належить до Державного комітету лісового господарства України (65,2%), до Міністерства аграрної політики України належать 33,1%, лісових земель, також на території регіону є ліси, які використовуються для потреб Міністерства оборони України (1,7%). За відносними показниками лісові масиви, які належать Держкомлісу характеризуються більшими запасами стовбурової деревини, ніж ліси Мінагрополітики, тому біотична продуктивність лісових масивів Бескидського регіону також залежить від площ, які займають ліси різних форм власності в окремих геосоціосистемах.

Одним з пріоритетів сучасного господарювання в гірських регіонах має бути його планування за басейновим принципом, оскільки саме басейнові екосистеми є відносно однорідними ландшафтними одиницями, які можуть бути територіальними елементами природоорієнтованого управління. З огляду на це було проаналізовано біогеоценотичний покрив басейнових екосистем (водозборів) Бескидського регіону.

Корінний покрив водозборів формували складні багатоярусні (2-3, іноді 4 яруси) різновікові лісові екосистеми з домінуванням в деревостані в різних пропорціях бука лісового, ялиці білої і ялини європейської (Концептуальні засади..., 2007). У басейні р. Яблуньки за породним складом переважали ялиця біла і бук лісовий, в р. Дністер – бук і ялиця. Лісові екосистеми займали до 99,7% площі водозборів, а на поверхневі води (струмки, потічки, ріки) припадало 0,3%. Ці ліси мали складну фітоценотичну структуру, із середньою повнотою верхніх ярусів 0,75, запасом стовбурової деревини 700-950 м³/га, характеризувалися запасом біотичної продукції 556-613 т/га і продуктивністю 11,8-14,0 т/га за рік.

У сучасному біогеоценотичному покриві басейнових екосистем значні площі (28,6-54,3%) перебувають у сільськогосподарському вжитку (рілля, пасовища, сіножаті, багаторічні насадження). Найменш трансформованим, за цим показником, є басейн р.Рибник –16,4% (табл. 3.5).

Таблиця 3.5

Біогеоценотичний покрив басейнових екосистем Бескидського регіону (в чисельнику – га, знаменнику – %)

Басейни	Загальна площа, га	Складові біогеоценотичного покриву								
		Ліси	Рілля	Пасо- вища	Сіно- жаті	Сади	Забу- дова	Води	Дороги	Інші
Р.Славки	$\frac{7630}{100}$	$\frac{4931}{64,6}$	$\frac{756}{9,9}$	$\frac{1024}{13,4}$	$\frac{624}{8,2}$	$\frac{5}{0,1}$	$\frac{71}{0,9}$	$\frac{41}{0,5}$	$\frac{100}{1,3}$	$\frac{78}{1,1}$
Р.Стрий	$\frac{10600}{100}$	$\frac{6815}{64,3}$	$\frac{1090}{10,3}$	$\frac{768}{7,2}$	$\frac{1167}{11,0}$	$\frac{11}{0,1}$	$\frac{47}{0,4}$	$\frac{67}{0,6}$	$\frac{56}{0,5}$	$\frac{579}{5,6}$
Р.Яблунька	$\frac{13600}{100}$	$\frac{4238}{31,2}$	$\frac{3120}{23,0}$	$\frac{3051}{22,4}$	$\frac{1161}{8,5}$	$\frac{56}{0,4}$	$\frac{617}{4,5}$	$\frac{71}{0,5}$	$\frac{197}{1,4}$	$\frac{1089}{8,1}$
Р.Рибник	$\frac{13800}{100}$	$\frac{11392}{82,6}$	$\frac{165}{1,2}$	$\frac{340}{2,5}$	$\frac{333}{2,4}$	$\frac{7}{0,0}$	$\frac{29}{0,2}$	$\frac{141}{1,0}$	$\frac{39}{0,3}$	$\frac{1354*}{9,8}$
Р.Дністер	$\frac{34311**}{100}$	$\frac{16762}{48,8}$	$\frac{7200}{21,0}$	$\frac{6480}{18,9}$	$\frac{1117}{3,2}$	$\frac{175}{0,5}$	$\frac{230}{0,7}$	$\frac{272}{0,8}$	$\frac{124}{0,4}$	$\frac{1951}{5,7}$

* - до басейну належать 61 і 62 квартали (81 га) Східницького лісництва Дрогобицького ДЛГП

** - решта площі басейну (4089 га) знаходиться на території Польщі

Лісові угруповання, займають від 31,2 до 82,6%. Закономірним є те, що їх частка збільшується у водозборах із більшими показниками крутизни схилів та висотою над рівнем моря. Значна частина територій водозборів (0,5-5,9%) або вилучена з продукційного процесу – забудови, транспортні шляхи, або зайнята малопродуктивними площами – ярами, болотами, трасами електро-, газо-, нафтопроводами, кам'янистими

розсипами тощо (1,1-8,2%). Збільшилася площа поверхневих вод унаслідок створення ставків, озер та, особливо, появи густої сітки річкової мережі ерозійного походження (струмки та потічки) внаслідок інтенсивної лісогосподарської діяльності.

У ґрунтовому покриві більш заліснених басейнів переважають бурі лісові ґрунти (63,7-85,5%), тоді як у менш лісистих рр. Яблуньки і Дністра їх частка зменшується до 44,8-29,9% за рахунок збільшення площ дерново-буроземних ґрунтів, які сформувалися внаслідок тривалого використання ділянок у якості сільськогосподарських угідь (див. вкладку, рис. 3.3).

Протилежне співвідношення спостерігається щодо площ поширення дерново-буроземних ґрунтів, частка яких в малолісистих водозборах збільшується до 46,3-63,5%, а в більш лісистих зменшується до 28,5-5,7% території. За потужністю гумусованого профілю серед згадуваних водозборів, виділяється басейн р. Стрий, де частка середньоглибоких ґрунтів становить 78,8% тоді, як в інших вона майже однакова. Значна щebenистість ґрунтового профілю в більш заліснених водозборах забезпечує задовільну його водопроникність.

Середня повнота у водозборах коливається в межах 0,61-0,72. Переважна більшість лісових ділянок характеризується I бонітетом, хоча у більш антропогенно трансформованих водозборах рр. Яблуньки та Дністра відсоток цих площ зменшується за рахунок збільшення площі лісів II та III бонітетів. Кількісною характеристикою лісових площ водозбірних басейнів за породним складом є усереднений через займані площі склад деревостану. За породним складом лісових угруповань у водозборах Стрийсько – Сянської Верховини переважають ялинові ценози, площі яких займають від 67 до 87%, з часткою чистих ялинників від 32 до 64% від загальної лісової площі. В басейнах річок Рибник і Дністер переважають відповідно мішані букові і ялицеві ценози, з часткою в 45 і 31%. Мішані ялинові угруповання в цих водозборах займають відповідно 33 і 22%, а чисті ялинові – лише 4 і 6% лісової площі (табл. 3.6).

Тобто, унаслідок тривалого лісогосподарського використання відбулися зміни у віковій структурі, повнотному і породному складі лісів, які зумовлюють зміну запасів стовбурової деревини та біотичної продукції. За цим показником лісові угруповання Мінагрополітики характеризуються найменшими величинами у порівнянні з лісами Держлісфонду, окрім водозбору р. Яблунька, де середній запас деревини становить відповідно 219 і 184 м³/га, у той час як загалом у басейні - 205 м³/га. Найменші середні показники запасу у лісах Мінагрополітики спостерігаються у водозборах рік Стрия і Дністра – 173 і 150 м³/га відповідно, тоді як у лісах Держлісфонду тут він становить 356 і 288 м³/га,

а в середньому по водозборах відповідно 327 і 222 м³/га. Найбільші запаси стовбурової деревини є у басейнах рр. Славська – 350 та Рибник – 386 м³/га. У віковому спектрі значні площі в малолісових водозборах займають молодняки і середньовікові лісові угруповання. В басейнах рр. Яблунька і Дністра відповідно –17,0 і 12,2 та 39,4 і 32,3% лісової площі. Значна їх частка також у водозборі р. Стрий – 10,2 і 18,8%. У водозборах рр. Славки і Рибника цей показник становить 5,2 і 5,5% та 5,9 і 3,7% відповідно. Частка пристигаючих і стиглих лісів у цих водозборах збільшується до 68,8 і 20,5% та 50,8 і 39,6%. В малолісистих (рр. Яблунька і Дністер) частка лісів віком понад 80 років становить 38,0 і 5,6% та 40,8 і 14,7%. У водозборі р. Стрий пристигаючі лісові масиви займають 41,0% площі, а стиглі – 30,0%.

Таблиця 3.6

Структура лісового покриву водозбірних басейнів Бескидського регіону

Показник	Басейни				
	р. Славська	р. Стрий	р. Яблунька	р. Рибник	р. Дністер
Лісистість, %	64,6	64,3	31,2	82,6	48,8
Усереднений склад деревостану	8Яле1Бкл1 Влс	6Яле3Бкл1 Яцб	8Яле2Яцб+ Сз	5Бкл3Яле2 Яцб	3Яцб3Яле2 Сз1Бкл1Вл с
Середній вік, роки	65	66	42	76	49
Тип умов місце зростання*, СЗ	99,4	36,0	87,6	51,6	90,7
Тип умов місце-ростання*, ДЗ	0,6	64,0	12,4	48,4	9,3
Повнота*0,7-1,0	21,4	43,4	25,5	62,0	28,6
Повнота*0,4-0,7	76,0	48,9	66,8	35,9	67,2
Повнота*< 0,4	2,6	7,7	7,7	2,1	4,2
Середня повнота	0,61	0,65	0,62	0,71	0,62
Бонітет *1	84,2	74,4	69,5	75,2	57,1
Бонітет 11	11,6	23,7	26,9	22,0	35,1
Бонітет 111	4,2	1,9	3,6	2,8	7,8
Стовбуровий запас, м ³ ·га ⁻¹	350	327	205	386	222

*- у % від лісопокритої площі

Середній вік лісів у перших трьох вікових групах мало відрізняється по водозборах: для молодняків він становить 10-13, середньовікових – 29-35 і пристигаючих – 55-60 років. У стиглих лісах цей діапазон зростає від 91,97 у водозборах Яблуньки, Дністра до 106,109 в Славці, Рибнику і 117 років в Стрию. Середня повнота лісових угруповань у вікових групах – середньовікові, пристигаючі і стиглі розподіляється таким чином:

р. Рибника – відповідно 0,78; 0,76; 0,67, р. Славки – 0,65; 0,62; 0,58, р. Стрия – 0,72; 0,68; 0,61, р. Дністра – 0,63; 0,67; 0,51 і в р. Ялуньки – 0,65; 0,63; 0,42. Показовим для трьох водозборів є зниження повноти до 0,65-0,63 у середньовіковій стадії росту.

Від породного складу, віку та повноти деревостанів залежать запаси стовбурової деревини та біотичної продукції (фітомаси). Різниця запасів стовбурової деревини у водозборах коливається від 12 м³/га серед молодняків до 131 м³/га у стиглих деревостанах, а за надземною масою – від 8 т/га до 109 т/га. У водозборах з лісистістю більше 60% середні показники запасу надземної фітомаси становлять 168-220 т/га, а в малозаліснених – 96-115 т/га. Максимальні величини річного приросту спостерігаються у середньовікових угрупованнях. Загалом, більше лісисті водозбори мають вищі показники продуктивності – 7,6-9,5 т/га, ніж менш заліснені – 6,5-6,8 т/га (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

**Запаси біотичної продукції та продуктивність лісових насаджень
басейнових екосистем Бескидського регіону**

Басейни	Склад деревостану	Параметри	Вікові групи (роки)				
			0-20	20-40	40-80	> 80	середнє
р. Славка	8Яле1Бкл1Влс	запас стовбурової деревини, м³ га ⁻¹	23	148	365	433	350
		Запас біотичної продукції, т га ⁻¹	15	73	174	212	168
		Біотична продуктивність, т га ⁻¹ за рік	3,3	9,5	8,4	5,4	7,6
р. Стрий	6Яле3Бкл1Яцб	запас стовбурової деревини, м³ га ⁻¹	31	175	372	455	325
		Запас біотичної продукції, т га ⁻¹	23	94	194	240	171
		Біотична продуктивність, т га ⁻¹ за рік	4,6	12,1	9,7	6,5	8,6
р. Яблунька	8Яле2Яцб+Сз	запас стовбурової деревини, м³ га ⁻¹	31	167	302	345	205
		Запас біотичної продукції, т га ⁻¹	19	80	138	162	96
		Біотична продуктивність, т га ⁻¹ за рік	1,2	9,6	5,7	3,6	6,8
р. Рибник	5Бкл3Яле2Яцб	запас стовбурової деревини, м³ га ⁻¹	19	135	376	476	386
		Запас біотичної продукції, т га ⁻¹	16	80	214	271	220
		Біотична продуктивність, т га ⁻¹ за рік	2,9	10,3	11,4	7,8	9,5
р. Дністер	3Яцб3Яле2Сз 1Бкл1Влс	запас стовбурової деревини, м³ га ⁻¹	24	136	299	367	222
		Запас біотичної продукції, т га ⁻¹	17	74	152	187	115
		Біотична продуктивність, т га ⁻¹ за рік	3,2	8,4	6,6	4,5	6,5

Використовуючи матеріали Головного управління статистики у Львівській області щодо продуктивності сільськогосподарських угідь та отриманих розрахункових даних щодо продуктивності лісових угруповань встановлено структуру запасів біотичної продукції і продуктивності рослинного покриву басейнових екосистем (табл. 3.8)

За продуктивністю сільськогосподарських угідь досліджувані водозбори також різняться між собою. У водозборах вищих гіпсометричних рівнів, а відтак, більшою сумою атмосферних опадів і менш сприятливими умовами вегетаційного періоду, врожайність культур

становить 8,4-8,9 т/га з ріллі (картоплі) і 2,3-2,4 т/га з лучних угруповань (середня врожайність сіножатей та пасовищ). У водозборах з нижчою висотою над рівнем моря вона збільшується відповідно до 11,5-13,2 т/га і 3,1-3,6 т/га. В басейні р.Славки врожайність картоплі сягає 11,9 т/га , а лучних – 3,2 т/га , що зумовлено меншою кількістю опадів, в порівнянні із басейнами Рибника і Стрия. Зіставляючи річну продуктивність і площі угідь було розраховано середню продуктивність надземної фітомаси рослинного покриву басейнових екосистем. Як з'ясувалося, найменш продуктивними є покриви з лісистістю меншою 50% - 3,4-4,4 т/га , тоді як в більш заліснених цей показник становить 5,6-8,1 т/га.

Таблиця 3.8

**Структура фітомаси і продуктивності рослинного покриву
басейнових екосистем, т га⁻¹**

Басейни річок	Рілля (картопля)			Луки і пасовища			Ліси			Приріст рослинного покриву	Транспірація покриву
	Господарська урожайність	Приріст надземної фітомаси, а.с.м.*	Транспірація мм	Господарська урожайність	Приріст надземної фітомаси, а.с.м.	Транспірація мм	Господарська урожайність	Приріст надземної фітомаси, а.с.м.	Транспірація мм		
Славки	11,9	1,5	111	3,7	3,2	170	168	7,6	240	5,6	199
Стрия	8,9	1,1	83	2,8	2,4	128	171	8,6	255	6,1	200
Яблуньки	11,5	1,4	108	3,6	3,1	164	96	6,8	202	3,4	143
Рибника	8,4	1,0	79	2,6	2,3	120	220	9,5	247	8,1	221
Дністра	13,2	1,6	123	4,1	3,6	190	115	6,5	205	4,4	177

* - абсолютно сухої маси

Важливе значення для формування річкового стоку мають орографія (ухили поверхні та довжина схилів), стан ґрунтового покриву, особливо його водопроникність та ступінь зволоження перед зливонебезпечним періодом. Детально цей вплив було проаналізовано на прикладі водозбірної басейну р. Стрий. У гірській частині басейну р. Стрий середні ухили поверхні 10°, що відповідає категорії пологих схилів, проте у верхніх частинах довгих схилів північно-східної експозиції, які регулюють основну частину стоку, оскільки схили південно-західної експозиції є дуже короткими, третина схилів належить до спадистих (з ухилом 11-20°).

Визначальним показником водорегулювальної ролі лісів є лісистість водозборів. Оптимальна зарегульованість паводкового стоку за нормальних умов формується на водозборах, які мають лісистість понад 65-70% (Олійник, 2008; Парпан, Олійник, 2009). Сучасна лісистість гірської частини басейну ріки Стрий становить 75,5%, тобто

зарегульованість поверхневого стоку близька до оптимальної. Крім лісистості, гідрологічна роль лісових екосистем також залежить від інших особливостей лісового покриву, зокрема породного складу, вікової, вертикальної і горизонтальної структури, продуктивності, розвитку трав'яного покриву, підліску тощо. Більш круті спадисті схили басейну р. Стрий майже повністю заліснені суцільними лісовими масивами, які формують чисті та мішані букові ліси віком понад 80 років із запасом стовбурової деревини $290-400 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Значна фрагментація лісових ділянок приурочена до нижньої частини схилів, які до того ж, зайняті чистими ялиновими лісами віком до 60 років з запасом стовбурової деревини, яка не перевищує $200 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. У ґрунтовому покриві басейну переважають бурі лісові середньо глибокі ґрунти задовільної водопроникності, оскільки частка щебенюватих ґрунтів становить понад 58%. Такі особливості орографічної будови, структури сучасного лісового та ґрунтового покриву гірської частини басейну р. Стрий забезпечують значну зарегульованість річкового стоку в літній період, а саме переважання ґрунтового стоку на поверхневим у 1,6 рази, що є надзвичайно важливим у разі зливових дощів в умовах кліматичних змін.

Таким чином, значна антропогенна трансформація біогеоценотичного покриву гірських регіонів Українських Карпат зумовила низку негативних екологічних наслідків: зміну деревних порід лісового покриву, нераціональне розташування орних земель, зменшення біотичної продуктивності та водорегуляційної ролі рослинного покриву, деградацію ґрунтів внаслідок активізації ерозійних процесів, поширення осередків ослаблення та всихання монодомінантних ялинових лісів. Такі глибокі зміни біогеоценотичного покриву роблять гірські регіони ще більш вразливими до явища глобального потепління, зокрема почастищення катастрофічних погодних явищ і активізації комах-фітофагів, тому потребують всебічного вивчення та розроблення стратегії адаптації території до сучасних викликів в умовах кліматичних змін. Велика частка площі сучасного біогеоценотичного покриву припадає на господарські ліси, які, окрім постачання деревини, грибів, ягід, лікарських рослин та дичини, надають важливі підтримувальні та регулювальні екосистемні послуги – зберігають біорізноманіття, пом'якшують клімат, запобігають ерозії ґрунту, регулюють гідрологічний режим. Однак корисні функції лісових екосистем істотно знижені через незбалансований менеджмент, зокрема через неприродооощадну лісозаготівлю та поширену в минулому практику створення монокультур смереки, уразливих до зміни клімату та природних дистурбацій. Тому на порядку денному стоїть питання формування насаджень, стійких до прогресуючої зміни природних умов, які здатні забезпечувати господарські потреби в деревині та водночас ефективно регулювати клімат і стік. Крім того, важливо

визначити екологічно обґрунтовані способи та обсяги лісозаготівлі та лісовідновлення для різних типів екосистем в умовах зміни клімату (Carpathian Convention, 2011).

Тепер обговорюють питання нових підходів до менеджменту лісового покриву в умовах зміни клімату. Серед науковців існує консенсус щодо того, що майбутні лісорослинні умови будуть відрізнятися від теперішніх, однак конкретні обсяги та особливості змін залишаються нез'ясованими. Тому найкращою стратегією видається поєднання різних підходів, які спрямовані як на збереження цінних лісових ресурсів в межах сучасного біогеоценотичного покриву, так і на адаптацію до нових умов довкілля та зміни клімату (Yousefpoour et al., 2017). У цьому контексті розглядають три основні підходи до лісового менеджменту:

1) інерційний (реактивний), націлений на збереження теперішніх деревостанів;

2) адаптивний поточний, який передбачає посилення стійкості лісових екосистем до змін, що вже спостерігаються;

3) адаптивний перспективний, який бере до уваги ймовірні майбутні зміни лісорослинних умов.

Такі основні підходи лягають в основу трьох сценаріїв лісового менеджменту. Інерційний сценарій передбачає подальшу підтримку великих площ насаджень монокультури смереки. Як і раніше, лісозаготівля ведеться суцільними рубками, але вік заготівлі смереки знижений до 50 років для уникнення великих втрат від вітрових дистурбацій та інвазій шкідників лісу, які інтенсифікуються через зміну клімату та вражають головно старі та середньовікові смерекові ліси. Адаптивний поточний сценарій полягає у цілеспрямованій реструктуризації деревостанів у такий спосіб, щоб їхній видовий склад відповідав первинному біогеоценотичному покриву XX століття. Для цього, наприклад, здійснюють вибіркові рубки в монокультурах смереки та підсаджують інші види, передусім бук та ялицю, для формування мішаних, стійкіших до зміни клімату та природних дистурбацій деревостанів. Вік заготівлі є оптимальним і становить близько 100 років. Адаптивний перспективний сценарій подібний до адаптивного поточного, але має одну відмінність – переформування видового складу деревостанів орієнтоване не на теперішній біогеоценотичний покрив, а на покрив з лісорослинними умовами кінця XXI століття – час, коли деревостани будуть досягати віку зрілості.

Отже, трансформація лісів з чистих смерекових насаджень на мішані ліси є ефективним методом успішної боротьби з ризиками зміни клімату. Це пов'язано з тим, що якщо одна з порід дерев гине через непередбачувані погодні аномалії, то інша порода дерев зберігається. Рекомендації постійно переглядаються і модифікуються на основі нових

результатів досліджень клімату та лісового господарства. Реструктуризацію лісів у біогеоценотичному покриві можна оцінити як порівняно надійній захід адаптації до зміни клімату. Мета полягає в тому, щоб домогтися успішного, орієнтованого на майбутнє перетворення лісів, що враховує економічні, соціальні та екологічні аспекти. Для такого сталого підходу необхідно також залучення громадян регіону, через зміну структури лісу зміниться його зовнішній вигляд, це може зробити його більш привабливим і ландшафтно кращим для відпочинку і дозвілля, у порівнянні з монокультурним лісом. Враховуючи вищевикладене, що зараз впливає на біогеоценотичний покрив зі значною часткою монокультур і те, що такі процеси в майбутньому єдиним рішенням є – зробити лісові екосистеми більш стійким до кліматичних викликів. Також створити умови для того, щоб усі зацікавлені сторони могли використовувати ліс в майбутньому. Збільшення частки лісових екосистем та адаптація лісів у складі біогеоценотичного покриву до зміни клімату є невідкладним і довготерміновим завданням, саме тому це повинно бути реалізоване в Українських Карпатах найближчим часом.

РОЗДІЛ 4.

ЗАПАСИ МЕРТВОЇ ДЕРЕВИНИ В ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ ТА ЇХ РІЛЬ В ПОМ'ЯКШЕННІ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН НА ПРИКЛАДІ ПРИРОДООХОРОННИХ ТЕРИТОРІЙ КАРПАТСЬКОГО РЕГІОНУ

Окрім визначального значення для збереження біорізноманіття, мертва деревина в лісах виконує низку інших важливих функцій. Наприклад, накопичення в лісових екосистемах біогенних елементів. Зокрема вуглецю, що особливо важливо в умовах посилення наслідків зміни клімату. В деяких лісах, маса вуглецю, накопиченого у відмерлій деревині на всіх стадіях розкладу, перевищує його масу у живих деревах. Коли мертва деревина розкладається, частина вуглецю із неї виділяється назад в атмосферу, однак інша частина – поступово накопичується в ґрунтах.

Важливою екологічною функцією лісових екосистем є депонування Карбону атмосфери й довготривале його секвестрування в стовбуровій деревині, мертвій деревині, підстилці та гумусових сполуках ґрунту. У регіональному аспекті лісові екосистеми є важливими резервуаром нагромадження органічного вуглецю та зменшення його антропогенного надходження, вони також можуть бути одним із чинників зменшення кількості парникових газів у атмосфері. Ці процеси залежать від продуктивності лісових насаджень та їх лісівничих характеристик: породного складу, бонітету, зімкнутості, типу лісорослинних умов. Вони пов'язані з географічними розташуванням і рельєфом території, які, в свою чергу, впливають на режим надходження сонячної енергії та її розподіл, режим зволоження території. Для пулу Карбону в ґрунті важливими є властивості ґрунотвірних порід, які впливають на основні фізичні і хімічні характеристики ґрунту та їх здатність до формування стійких до розкладу органо-мінеральних комплексів. Усе це впливає на секвестраційну спроможність лісових екосистем окремого регіону до нагромадження органічного Карбону та зумовлює його актуальні запаси, які можуть регулюватися за рахунок запровадження природоохоронного режиму зі значним обмеженням лісогосподарських заходів.

Значну роль у біогеохімічному циклі вуглецю лісових екосистем відіграє відмерла частина блоку фітомаси з повільною або середньою швидкістю розкладу, значну частину якої, поряд із лісовою підстилкою, формують запаси мертвої деревини. Грубі деревні залишки (*coarse woody debris* (CWD) або мертва деревина (*dead wood*) – це частина фітомаси лісових екосистем, яка надходить на поверхню ґрунту внаслідок відмирання рослинного матеріалу чи проведення лісогосподарських заходів (Field Measurements..., 2008). Вони відіграють важливу роль у структурі та функціонуванні лісових екосистем. У біогеохімічному аспекті мертва

деревина формує актуальні запаси та потоки вуглецю до атмосфери внаслідок її мінералізації, а також є джерелом утворення органогенних горизонтів лісової підстилки (Мухортова, Ведрова, 2012).

Процес накопичення мертвої деревини в лісових екосистемах залежить від біотичних, абіотичних та антропогенних факторів. У лісах природно-заповідного фонду, зокрема заповідниках, у яких не проводяться лісогосподарські заходи, обсяги мортмаси можуть становити до 50% запасу деревостану. Разом із тим, у лісах, де систематично здійснюються лісогосподарські заходи, частка грубих деревних залишків становить не більше 10-20% запасу фітомаси (Dudley, Vallauri, Lazarova, 2004; Швиденко, Щепаченко, Нильссон, 2009).

В пралісах та квазіпралісах маса Карбону, накопиченого у відмерлій деревині на всіх стадіях розкладу, перевищує його масу у живих деревах (Kimmings, 2004). При мінералізації мертвої деревини частина CO₂ потрапляє назад в атмосферу, однак інша частина зберігається у відмерлих стовбурах впродовж 40-50 років в залежності від породи дерев та поступово акумулюється у ґрунтах. Збільшення біомаси, кількості мертвої деревини і накопичення ґрунтового Карбону у ґрунті у старовікових лісах дозволяє зробити припущення, що відсутність втручання у природну динаміку лісів на територіях природно-заповідного фонду може допомогти ефективно вилучати Карбон із атмосфери на тривалий період. Лише коли ліси без впливу людини досягають віку зрілості, вони приходять до стану, де накопичення Карбону зрівнюється із його виділенням внаслідок “гетеротрофного дихання екосистем”, тобто всіх процесів окислення органічних речовин у ній, виділення CO₂ внаслідок фізіологічної діяльності ґрантової мікрофлори та мікробоценозу мертвої деревини.

Більшість науковців вважають, що старовікові ліси можуть акумулювати Карбон із атмосфери протягом декількох сотень років, і таким чином відігравати важливу роль у пом’якшенні зміни клімату. Водночас інші автори вважають, що цей потенціал старовікових лісів є малим та обмеженим в часі.

Однією зі спроб розібратись в ситуації було дослідження лісу Сюзерап у Данії (Nord-Larsen, Vesterdal, Scott Bentsen, Bo-Larsen, 2019), де відбувалося лише незначне втручання людини впродовж останніх 200 років, із 1961 року ліси не зазнавали жодного втручання. Ці ліси безперервно існують вже більше 6 тис. років. В цьому мішано-листяному лісі, площею 19,2 га, домінуючим видом є бук (*Fagus sylvatica* L., 53%), поширені також дуб (*Quercus robur* L., 18%), ясен (*Fraxinus excelsior* L., 18%), вільха (*Alnus glutinosa* L., 7%) та клен (*Acer pseudoplatanus* L., 2%). Авторами дослідження було оцінено 5 важливих “депо” Карбону в згаданому лісі: наземна та підземна біомаса, мертва деревина, лісова підстилка і мінеральна частина ґрунту. Порівнювались дані інвентаризацій,

що проводились в 1992, 2002 та 2012 роках. Станом на 2012 рік, було зафіксовано середню кількість накопиченого Карбону 395 т/га: 47% та 11% – відповідно, в наземній та підземній біомасі, 9% – у мертвій деревині, 2% – в підстилці, та ще 31% – у верхніх 75 см мінерального ґрунту біомасі впродовж 1992-2002 рр. обсяг накопиченого Карбону зменшився на 7% за рахунок зменшення об'єму всіх видів дерев, окрім клена. Основною причиною цього був сильний шторм 1999 року. Проте, за наступні 10 років кількість Карбону зросла на 16% (переважно завдяки буку та ясену), і сягнула 230 т га⁻¹. Що в 3,5 рази більше за середній показник для данських лісів (65 т га⁻¹) та в 1,5 рази більше, ніж показник для букових лісів у цьому регіоні, які переважно є молодими. Зафіксовані у 2012 році показники акумуляції Карбону в надземній та підземній біомасі у лісі Сюзерап досягаються середньостатистичними буковими лісами Данії у віці біля 150 років.

Цікаво, що схожі результати отримувались в Німеччині, як для лісів із вибіркоvim вилученням деревини (regular shelterwood system – 231-233 т/га у віці біля 100 років), так і для лісів без проведення будь-яких рубок (212,7-285 т га⁻¹). Однак, середнє значення в довгостроковому вимірі є відчутно більшим саме для лісів без людського втручання.

Кількість Карбону у мертвій деревині протягом 2002-2012 років збільшилась на 37%, досягнувши 35±5 т га⁻¹ (43% мертвої деревини склав бук та 36% дуб) 61% від загальної кількості припадав на повалену мертву деревину. Тобто, саме кількість “мертвої лежачої деревини” значно збільшується з віком лісу. Порівняно із усіма лісами Данії загалом, запас Карбону у мертвій деревині лісу Сюзерап був в 43 рази більший. І на момент дослідження не схоже, що він досяг стабільного стану, а отже, досі продовжує збільшуватись.

Лісову підстилку та Карбон мінеральної частини ґрунту досліджували лише у 2012 році. Вони показали, що кількість накопиченого Карбону у лісі Сюзерап приблизно дорівнювала середньому значенню для 19 ділянок букових лісів регіону, де проводяться рубки, тобто істотно не збільшувалася зі зміною лісокористування. Запаси Карбону у верхніх 10 см мінеральної частини ґрунту було більшими в лісах із рубками, однак меншими – у шарі 25-75 см.

Тобто, старовікові букові квазіпраліси, в середньому, накопичують стільки Карбону в живій біомасі, скільки 100-150-річні ліси під управлінням людини. Однак, помітно більшим є його активне накопичення у мертвій деревині, на декілька порядків більше, ніж у лісах де проводять рубки. Питома продуктивність лісових екосистем досягає нуля (поглинання Карбону дорівнює його емісії) приблизно після 150-200 р. відсутності людського впливу, проте після досягнення цього віку продовжує інтенсивно формуватися пул Карбону у мертвій деревині. Тобто

квaziпраліси неморальної зони є великим та стабільним “акумулятором” Карбону, однак слабо поглинають його.

У дослідженнях щодо поглинання вуглецю, мертва деревина визнається важливим компонентом для збереження запасів Карбону. Наприклад, у США 14% загального запасу органічного Карбону зосереджено в мертвій деревині (Woodall, Heath, Smith, 2008). Грубі деревні залишки через свої розміри розглядаються як значний пул Карбону лісових екосистем, який повільно піддається біодеструкції. Запаси органічної речовини CWD визначаються продуктивністю насаджень, пов’язаною з географічним розташуванням, віком деревостану й умовами розкладу рослинних залишків (Radtke et al., 2004; Woodall, Liknes, 2008). Натепер переважна більшість досліджень стосуються, як правило, запасів CWD (Saniga, Schütz 2002; Rahman et al., 2008; Sefidi, Mohadjer, 2010 та ін.). Проте зазначається, що під час розкладу CWD втрачає не тільки об’єм, а й масу та щільність (Krankina, Harmon, 1995; Harmon et al., 2000; Coomes et al., 2002). Тому для коректної оцінки запасу CWD та їх ролі як резервуару органічного Карбону окрім біометричних характеристик (діаметр, довжина, клас розкладу) потрібні додаткові параметри, а саме – щільність відповідного класу розкладу та кількість Карбону в CWD.

Дослідження запасів деревної ламані на території України проведені для лісів за участі берези та осики на території Полісся (Білоус, 2014; Ковбаса, 2014), сосни, дуба та липи для південного сходу (Пастернак, 2011), ялини на території Стрийсько-Сянської Верховини в Українських Карпатах (Рожак, 2014) та букових пралісів угольського масиву Карпатського біосферного заповідника (Чернявський, Іжик, 2014). У цих працях наголошено, що методологія обліку змін резервуару мертвої деревини для України опрацьована менше, ніж облік змін фітомаси, лише започатковано наукові дослідження кількісних і якісних показників, а результати у більшості цих досліджень не враховують щільності різних класів розкладу, що ускладнює перерахунок на вагові показники. З огляду на це, для території карпатського регіону загалом, а природо-охоронних територій зокрема, актуальним залишається встановлення обсягів депонування органічного Карбону в грубих деревних залишках природних лісів в умовах висотної поясності та процесів його мінералізації, особливо в умовах кліматичних змін, оскільки блок мертвої деревини є значним резервуаром органічного Карбону.

Модельний полігон досліджень “Чорногора”, Карпатський національний природний парк.

Модельним полігоном для таких досліджень було обрано Говерлянське ПОНДВ Карпатського НПП з метою встановлення структури та запасів CWD у різних абіотичних умовах і впливу зміни

щільності різних класів їх розкладу на запаси органічного Карбону. Територія досліджень приурочена до Говерляньського природоохоронного науково-дослідного відділення, загальна площа якого становить 5570 га, з яких вкритої лісом – 4532 га (81,4%). Клімат – помірно-континентальний зі значною середньорічною кількістю опадів (944 мм). Середньорічна температура повітря становить +4,3 °С, а тривалість вегетаційного періоду – 195 днів. За геоботанічним районуванням це – район ялинових і ялицево-буково-ялинових лісів (Голубець, Малиновський, Стойко, 1965).

Висотна поясна рослинного покриву сформована трьома зональними смугами:

1) буково-ялицевих лісів із домішкою ялини (900-950 м н.р.м.), невелика суцільна смуга яких розташована на західних схилах ур. Озірний та на північно-східних схилах уздовж лівого берега р. Прут поблизу ур. Бабина Яма. Основний тип лісу – волога ялиново-букова суяличина (середній запас деревини – $920 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$; середній приріст – $8,5 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$);

2) буково-ялицево-ялинових лісів (950-1050 м н.р.м.), широка смуга яких простягається з північно-східних схилів ур. Криве Хеде до гирла р. Маришевська та окремо – на північно-західних схилах уздовж правого берега р. Прут в ур. Озірний. Основний тип лісу – волога буково-ялицева сушмеречина (середній запас деревини – $805,5 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$; середній приріст – $6,9 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$);

3) чистих ялинових лісів (1050-1450 м н.р.м.), широка смуга яких простягається з північних схилів г. Велика Кознеска у верхів'ях приток р. Форещок до північно-східних схилів г. Велика Маришевська та окрема – з північно-східних схилів ур. Заросляк до північних та північно-східних схилів г. Гомул. Основний тип лісу – волога сушмеречина (середній запас деревини – $345,0 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$; середній приріст – $3,9 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$).

З огляду на висотну поясну Говерляньського ПОНД, дослідження проводили на трьох полігонах із метою охоплення різних типів лісових екосистем (див. вкладку, рис. 4.1). Дослідні ділянки були локалізовані в 4-му кварталі (38, 48, 49 виділи), 19 кварталі (21, 6 виділи) та 21 кварталі (30 виділ) у межах висот 986-1408 м н.р.м. (див. вкладку, рис.: 4.1; 4.2, табл. 4.1).

Дослідники поділяють деревні залишки на грубі та дрібні, а значення мінімального діаметра коливається від 0 до 35 см (Cienciala et al., 2008). За даними IPCC (2003), діаметр CWD має становити не менше 10 см, що визначає інтенсивність їх мінералізації, оскільки Гармон і Секстон (Harmon, Sexton 1996) встановили, що менше цього діаметру швидкість розкладу збільшується експоненційно, а більше цього діаметру – зменшується, що є важливим для мінералізації.

**Коротка характеристика дослідних ділянок на території
Говерляньського ПОНДВ Карпатського НПП**

Назва та номер дослідної ділянки		Формула дерево- стану	Вік дерево- стану	Висота м н.р.м.
1	Ялицева бучина різнотравна	6Бк4Яц	100	986
2	Букова смеречина чорницева	5Бк5Яц	110	1060
3	Смеречина різнотравно-гілокомієва	10Ял	115	1084
4	Смерекова бучина зеленчуково-квасеницева	9Бк1Ял	100	1151
5	Смеречина чорницева	10Ял	110	1408
6	Смеречина чорницево-зеленомохова	10Ял	115	1343
7	Смеречина ожикова	10Ял	120	1312

*Назви угруповань подані за класифікацією К.А Малиновського та М.А Голубця (Голубец, Малиновский, 1969).

Модельний полігон досліджень “Стрийсько-Сянська Верховина”, Регіональний ландшафтний парк “Надсянський”.

РЛП Надсянський розташований на території фізико-географічного району Стрийсько-Сянської Верховини (Українські Карпати) та займає площу 19428 га, ліси та лісовкриті землі становлять 51,6% території парку. Парк створено з метою збереження корінних ялицево-ялинових насаджень та природних ландшафтних комплексів (див. вкладку, рис. 4.3).

За геоботанічним районуванням України територія РЛП Надсянський розташована у Турківсько-Старосамбірському геоботанічному районі для якого характерними є букові, ялицево-букові та букова-ялицеві ліси. РЛП “Надсянський” є частиною Міжнародного польсько-словацько-українського біосферного резервату “Східні Карпати” та створений з метою забезпечення екологічного балансу верхів’я ріки Сян, яке розташоване в межах України та Польщі. Структура лісового покриву парку та депонований у ній органічний Карбон є важливою основою формування гідрологічного режиму, водності верхів’я р. Сян та верхового болота “Мохначка”, розташованого в урочищі “Мішок”, тому важливо було оцінити інтенсивність збільшення його запасів за рахунок запровадження природоохоронного режиму та обмеження лісокористування.

Яблунське лісництво площею 2498 га в структурі лісових земель РЛП Надсянський займає понад 30%. Загалом за породним складом переважають ліси з участю ялини європейської з усередненим складом деревостану 7Яле2Яцб1Бкл. На даний час розподіл лісових площ за панівними породами свідчить, що ліси з переважанням ялини

європейської займають 58,83%, ялиці білої – 33,03%, бука лісового – 6,12%, а сосни звичайної – 1,17%. Незначні площі займають ліси з переважанням насаджень інтродуцентів: модрина – 0,03% та дуба червоного – 0,02%, а також природні ліси перезволожених ділянок з переважанням м'яколистяних порід: вільхи сірої – 0,72% та верби козячої – 0,07%. Аналіз деревостанів за віковою структурою засвідчив, що середньовікові ліси займають 52,7% лісових земель, у той час як молодняки 36,3, пристигаючі – 6,3, а стиглі та перестійні – 4,9% (в т.ч. перестійні лише 0,26%). Середній запас стовбурової деревини земель, вкритих лісовою рослинністю, становить 250 м³ га, а стиглих та перестійних насаджень – 355 м³ га, середній вік деревостанів – 49 років, а повнота – 0,70. Такі таксаційні показники свідчать про тривале лісокористування на цій території, яке супроводжувалося інтродукцією високопродуктивних та важливих для лісового господарства порід, зокрема таких як модрина та дуб червоний, а також формуванням штучних деревостанів з ялини європейської, що, в свою чергу, зумовило сучасний розподіл вікової структури з істотним переважанням середньовікових насаджень.

З огляду на сучасну структуру лісового покриву Яблунського лісництва було здійснено групування лісових екосистем за класами віку: молодняки (вік до 40 років), середньовікові (40-60 років), пристигаючі (60-80 років) і стиглі та перестійні (понад 80 років) в межах яких проводився відбір зразків ґрунту, встановлення запасів підстилки, облік грубих деревних залишків та розрахунок актуального запасу органічного Карбону у цих пулах.

Відбір зразків відбувався з 25 пробних площ, які були підібрані з врахуванням просторової неоднорідності мезорельєфу та розташовані на різній висоті над рівнем моря, схилах різної крутизни та експозиції з лісовими екосистемами різного вікового і породного складу (див табл. 4.2 і рис. 4.4).

Відповідно до методики IPCC грубі деревні залишки поділяли на великі гілки, ламань та пні. До великих гілок зараховували гілки діаметр яких становить 1,0-10,0 см. Оцінку запасу CWD проводили методом пересічних ліній (Brown, Roussopoulos, 1974). Запаси ламані та пнів визначали за п'ятьма стадіями розкладу, а саме класом розкладу на ділянках розміром 5×5 м (n=5) із врахуванням деревної породи. Для ламані вимірювали довжину та діаметри у двох протилежних кінцях гілок (Wirth, Czimczik, Schulze, 2002).

Для визначення щільності та маси сухої речовини CWD відбирали зразки (n=5) для кожної стадії розкладу та породи. Їхню щільність визначали парафіновим методом (Полубояринов, 1976).

Таблиця 4.2

Коротка характеристика та локалізація пробних площ Яблунського лісництва РЛП Надсянський

№ пробної площі	Квартал /виділ	.Формула деревостану/повнота	Вік деревостану; років	Координати	Експозиція, крутизна схилу, висота н.р.м.
1	11/5	10Ял/0,6	40	49°10'8.20"Пн. ш. 22°48'49.60"Сх. д.	південно-західна, 3-7°, 704 м.
2	11/5	8Яле2Яц/0,7	46	49°10'8.90"Пн. ш. 22°48'46.20"Сх. д.	південно-західна, 3-7°, 713 м
3	11/3	10Яц/0,8	43	49°10'27.81"Пн. ш. 22°49'32.10"Сх. д.	південно-східна, 3-7°, 696 м.
4	6/6	8Яц1Ял1Бк/0,6	70	49°10'50.30"Пн. ш. 22°47'27.70"Сх. д.	північно-західна, 10-15°, 820 м.
5	7/12	9Яц1Яле/0,7	70	49°10'48.20"Пн. д. 22°47'16.60"Сх. д.	північно-східна, 5-10°, 801 м.
6	5/9	9Яц1Бк/0,6	82	49°11'5.20"Пн. д. 22°47'21.80"Сх. ш.	північна, 0-1°, 753 м.
7	1/27	8Яц2Бк/0,5	103	49°12'20.30"Пн. ш. 22°45'27.43"Сх. д.	північно-західна, 12-17°, 659 м.
8	2/3	9Яле1Бк/0,6	27	49°12'21.95"Пн. ш. 22°45'45.69"Сх. д.	північна, 3-7°, 639 м.
9	1/25	10Яц/0,9	30	49°12'20.87"Пн. ш. 22°45'35.17"Сх. д.	північна, 2-5°, 661 м.
10	2/27	7Яц3Бк+1Яв/0,8	30	49°12'18.18"Пн. ш. 22°45'42.45"Сх. д.	північно-східна, 11°, 648 м.
11	3/1	10Яц/0,6	27	49°12'6.29"Пн. ш. 22°46'7.70"Сх. д.	північно-західна, 15-20°, 648 м.
12	7/5	9Яле1Бк/0,9	40	49°10'55.22"Пн. ш. 22°47'13.14"Сх. д.	північно-східна, 2°, 786 м.
13	5/15	5Яц4Яле 1Бк+1Яв/0,9	45	49°11'0.88"Пн. ш. 22°47'25.55"Сх. д.	південно-західна, 4-8°, 793 м.
14	5/4	6Яц3См1Бк/0,7	34	49°11'8.00"Пн. ш. 22°47'32.10"Сх. д.	північно-західна, 12-15°, 720 м.
15	3/12	8Бк1Яц1Яцк/0,7	73	49°11'53.59"Пн. ш. 22°45'46.25"Сх. д.	північна, 5-10°, 754 м.
16	4/16	6Яц4Бк/0,8	41	49°11'10.68"Пн. ш. 22°47'13.80"Сх. д.	східна, 3-5°, 726 м.
17	14/25	10Яц/0,7	23	49°9'15.47"Пн. ш. 22°51'22.13"Сх. д.	північна, 0-1°, 748 м.
18	16/15	8Яц2Яле/0,8	51	49°8'49.95"Пн. ш. 22°50'33.18"Сх. д.	західна, 15-20°, 795 м.
19	16/14	5Яц5 Яле/0,7	28	49°8'27.27"Пн. ш. 22°50'7.34"Сх. д.	південно-західна, 5-7°, 773 м.
20	18/2	10Яц/0,5	20	49°8'29.11"Пн. ш. 22°50'22.97"Сх. д.	південна, 1-3°, 830 м.
21	17/26	6Яц4Яле/0,5	15	49°8'49.90"Пн. ш. 22°50'44.63"Сх. д.	північно-східна, 10-20°, 776 м.
22	24/15	10Яцб+Яле/0,8	30	49°6'55.00"Пн. ш. 22°53'57.10"Сх. д.	північно-східна, 5-8°, 752 м.
23	21/15	10Яцб+Яле/0,8	45	49°6'50.50"Пн. ш. 22°53'19.40"Сх. д.	північно-східна, 5-10°, 852 м.
24	20/9	8Яцб2Яле/0,7	23	49°6'57.70"Пн. ш. 22°53'5.70"Сх. д.	північно-західна, 5-10°, 850 м.
25	22/17	7Яцб3Яле/0,7	43	49°7'7.00"Пн. ш. 22°52'46.50"Сх. д.	південно-східна, 10-15°, 849 м.

Запас Карбону визначали розрахунково. У роботах більшості дослідників зауважується, що вміст Карбону на різних стадіях розкладу деревного детриту перебуває в інтервалі 47-52% (Harmon, Cromack, Smith, 1987; Alban, Pastor, 1993; Krankina, Harmon, Griazkin, 1999; Ódor, Standovár, 2003 та ін.). З огляду на це для розрахунків у наших дослідженнях уміст Карбону приймали як 50% від загальної маси.

Розмір пробних площ становив 100 м^2 ($10 \times 10 \text{ м}$). У межах цих площ проводився відбір лісової підстилки ($n=3$) і ґрунту ($n=3$) і проводився облік грубих деревних залишків (рис. 4.4).

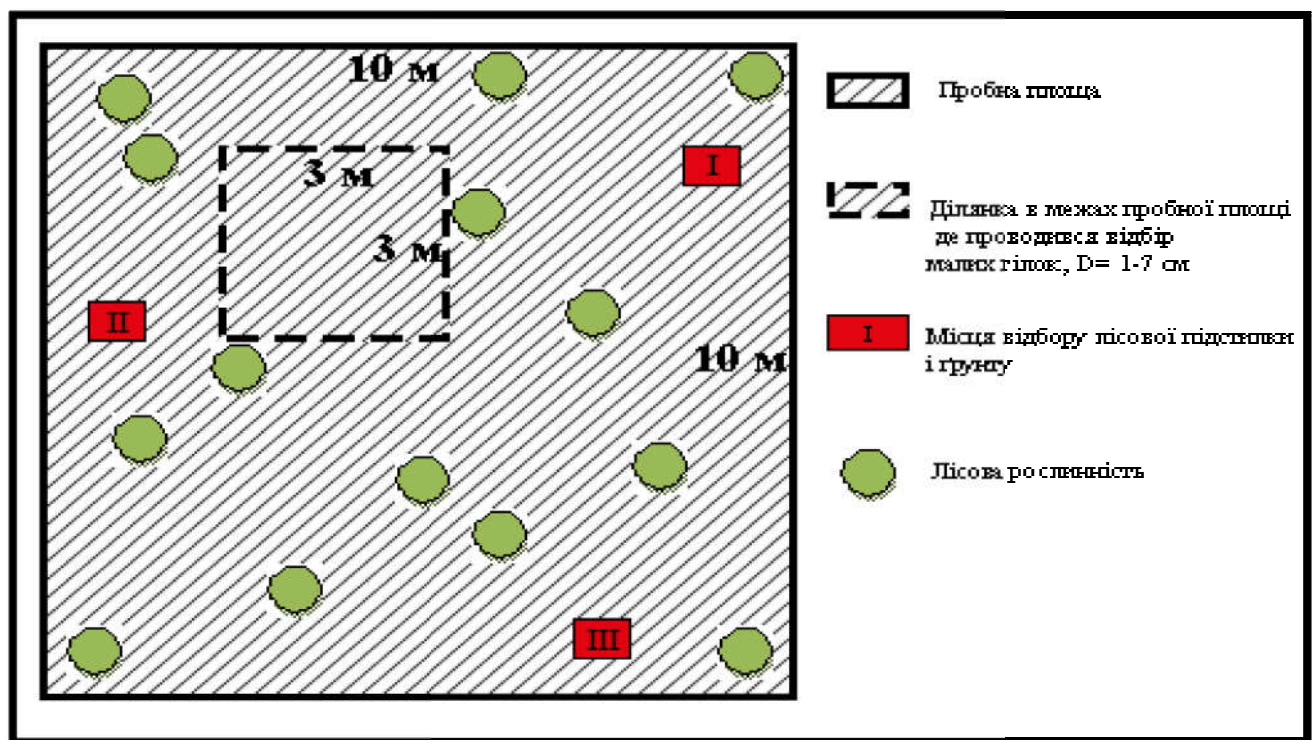


Рис. 4.4. Схема дослідної площі

Облік мертвої деревини $\varnothing > 7 \text{ см}$ проводився у межах всієї пробної площі, а на ділянках $3 \times 3 \text{ м}$, проведено облік грубих деревних залишків $\varnothing 1-7 \text{ см}$. Для визначення об'єму мертвої деревини використовували формулу зрізаного конуса, яка дає досить репрезентативні результати, при відносній простоті розрахунків.

Модельний полігон досліджень “Чорногора” Карпатський НПП.

Було встановлено, що в досліджуваних екосистемах загальні об'ємні запаси CWD змінюються в межах $20,7-124,0 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ (рис.4.5), а найбільші запаси виявлені для екосистем букової смеречини чорницевої та смеречини різнотравно-гілокомієвої: $73,1$ та $124,0 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ відповідно. Розподіл об'ємних запасів CWD різних стадій розкладу в досліджуваних екосистемах є нерівномірний $6,8-54,6$; $8,2-80,2$; $13,0-51,5$; $0-18,1\%$ для I, II, III, IV стадій розкладу відповідно. Для оцінки маси CWD попередньо в

досліджуваних екосистемах проведено аналіз змін щільності різних стадій розкладу деревини ламані ялини та бука. Встановлено, що середні показники щільності деревини ламані ялини змінюються в межах 196,33-409,5 кг·м⁻³ (табл. 4.3), найбільші значення виявлені для першої стадії розкладу, де щільність зменшується на 9%, порівняно з живою деревиною, на наступній стадії деревина втрачає 35%, також виявлено збільшення щільності на III-й стадії порівняно з II-ю (на 6%). Такі результати можуть бути зумовлені фрагментованістю деревного матеріалу й наявністю продуктів життєдіяльності мікроорганізмів, комах та ін. На думку С.І. Ваніна (Ванин, 1930), імовірною причиною цього явища може бути нагромадження в деревині продуктів життєдіяльності грибів. На підтвердження автор наводить результати дослідження I. Lindorth (1904, цит. за: Ванин, 1930), згідно з якими щільність деревини в берези, зараженої грибом *Fomes nigricans*, в абсолютно сухому стані становить 900 кг·м⁻³, тоді як щільність здорової деревини лише 770 кг·м⁻³.

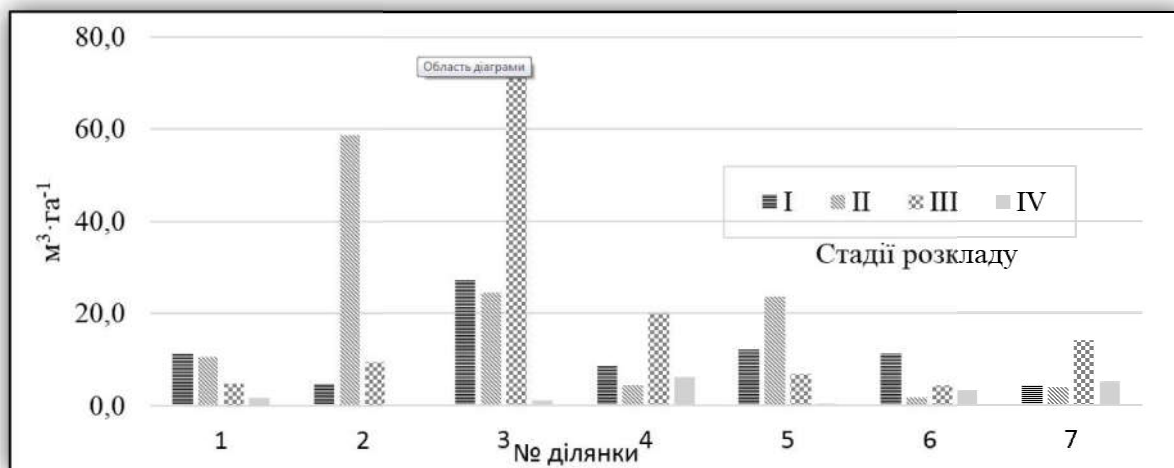


Рис. 4.5. Об'єм CWD у досліджуваних екосистемах Говерляньського ПОНДВ м³·га⁻¹ Карпатського НПП (назви ділянок подані в табл.1).

Таблиця 4.3

**Середні показники щільності деревини в лісових екосистемах
Говерляньського ПОНДВ (м³·га⁻¹)**

Клас розкладу	Ялина			Бук		
	середня	SD	%	середня	SD	%
II	409,5	4,5	100	602,5	20,8	100
III	253,3	1,87	62	218,6	17,8	36
IV	280,6	41,17	69	192,9	3,3	32
V	196,3	8,89	48	141,7	5,6	23

SD – стандартне відхилення.

Для бука виявлено зменшення щільності зі збільшенням стадії розкладу. У переході від першої стадії розкладу до другої втрата щільності становить 56%, що на 21% перевищує аналогічний показник для ялини. Схожу зміну щільності бука було виявлено для CWD букових лісів центральної Німеччини (Müller-Using, Bartsch, 2009). Автор зазначає, що найбільша втрата маси деревини зафіксована при переході від першої стадії до другої (45%), а також збільшення щільності від третьої до четвертої стадії (від 210 до 260 кг·м³). У цій роботі додатково наведено результати досліджень Реніуса зі співавторами (Ranius, Jonsson, Kruys, 2004), де визначено час, за який ламань бука проходить усі стадії біодеструкції, а саме 33,8 років. Зазначається швидший перехід стадій розкладу на перших етапах розкладу порівняно із завершальними. Середня щільність ламані бука в досліджуваних нами екосистемах Карпатського НПП становить 288 кг·м⁻³, що є меншими порівняно з дослідженнями S. Müller-Using (355 кг·м⁻³) і може бути зумовлено кліматичними умовами території. Тобто, у досліджуваних екосистемах у результаті біодеструкції деревина ламані IV стадії розкладу втрачає 66% маси для ялини та 79% для деревини бука.

Для встановлення впливу стадій розкладу при перерахунку об'ємних показників на масу, було проведено перерахунок об'єму CWD на щільність ламані різних стадій розкладу (рис. 4.6) і перерахунок на щільність живого дерева відповідної породи.

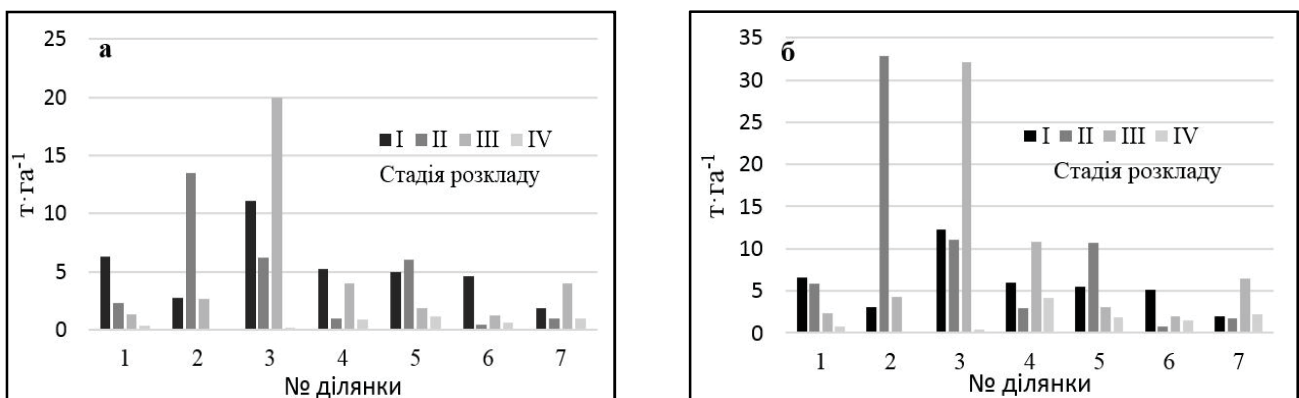


Рис. 4.6. Запаси CWD у досліджуваних екосистемах Говерляньського ПОНДВ т·га⁻¹(а) із врахуванням щільності деревини різних стадій розкладу; (б) із врахуванням щільності деревини живого дерева (назви ділянок подані в табл. 4.1)

У результаті розрахунків із врахуванням щільності стадій розкладу виявлено, що запаси CWD змінюються в межах 6,9-37,5 т·га⁻¹, а з врахуванням щільності деревини живого дерева – 9,0-55,8 т·га⁻¹. Це зумовлено різним співвідношенням запасів стадій розкладу та відповідно їхньої щільності, а також часткою мертвої деревини бука. Зміна запасів

була значно меншою в екосистемах з наявністю деревини початкових стадій розкладу (I-II), які мають більшу щільність, ніж остатні стадії розкладу. Так, найменшу різницю виявлено в екосистемі ялицевої бучини різнотравної, де частка деревини I та II стадій розкладу становила 83% від загальних її запасів.

Висота над рівнем моря є важливим абіотичним чинником формування запасів і структури мертвої деревини, а також швидкості її розкладу. Встановлено, що в досліджуваних екосистемах зі збільшенням висоти над рівнем моря зменшуються запаси CWD, а частка деревини останніх стадій розкладу збільшується. Це явище є закономірним, оскільки зумовлено зменшенням продуктивності лісів та зменшенням розмірів дерев зі збільшенням висоти (Feller, 2003). На території Говерляньського ПОНДВ для лісових екосистем у межах висот 950-1190 м н.р.м. виявлено найбільші запаси CWD за винятком ділянки №1, що може бути зумовлено розташуванням ділянки поблизу дороги та результатом рекреаційного навантаження, зокрема збору деревини для розкладання багать, оскільки недалеко від ділянки розташоване місце короткотермінового відпочинку “Тирлич” Карпатського НПП.

Із врахуванням запасів гілкового матеріалу вмісту Карбону в мертвій деревині на рівні 50%, абсолютні значення запасів Карбону в CWD змінюються від 4,2 до 21,2 т·С·га⁻¹ (рис. 4.7). Отримані результати є більшими, ніж запаси в бореальних лісах Російської Федерації, де вони становлять 0,1-0,7 т·С·га⁻¹ (Krankina et al., 2002) та для лісів США – 2,6-11,4 т·С·га⁻¹ (Woodall et al., 2008). Така різниця зумовлена розташуванням досліджуваних екосистем на заповідній території, де лісогосподарська діяльність є обмежена. Отримані нами середні значення для території Говерляньського ПОНДВ (9,0 т·С·га⁻¹) є меншими порівняно зі середніми величинами для заповідних територій Західних Карпат: 23,4 т·С·га⁻¹ (Merganičová et al., 2010) та природних старовікових лісів Канади – 17,3 (Chen, Wei, Scherer, 2005) і Нової Зеландії – 28,9 т·С·га⁻¹ (Coomes et al., 2002). Для експлуатаційних лісів Стрийсько-Сянської Верховини Українських Карпат середній запас є меншим і становить 7,1 т·С·га⁻¹ (Рожак, 2014), що пов’язано з проведенням лісогосподарських заходів.

У досліджуваних екосистемах Говерляньського ПОНДВ також проведено аналіз запасів Карбону різних структурних компонентів грубих деревних залишків. За результатами досліджень встановлено, що ламань є основним компонентом, що формує запаси Карбону CWD (рис.4.7). В екосистемі 100-річної ялицевої бучини запас Карбону мертвої деревини становить 8,4 т·С·га⁻¹ (рис.4.7), основна частина якого припадає на ламань 4,0 т·С·га⁻¹ (77,5%), переважають CWD I-ї стадії розкладу (62%) і стовбури діаметром до 15 см і більше 25 см. Запас пнів не значний і становить 1,2 т·С·га⁻¹. Такі запаси CWD на цій ділянці зумовлені близьким

розташуванням об'єктів інфраструктури Карпатського НПП та частковим антропогенним вилученням деревини рекреантами.

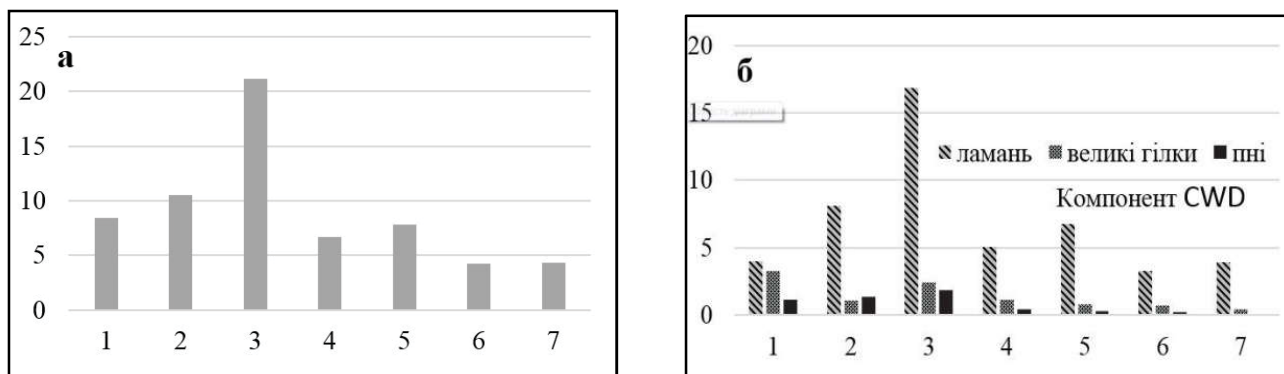


Рис. 4.7. Карбон CWD в досліджуваних екосистемах Говерляньського ПОНДВ, $t \cdot C \cdot ha^{-1}$ (а) загальні запаси; (б) структура запасів (назви ділянок подані в табл. 4.1).

В екосистемі 110-річної букової смеречини запас CWD зосереджений у ламані – $8,1 t \cdot C \cdot ha^{-1}$, що становить 86% від загального запасу. Переважають грубі деревні залишки II класу розкладу (71%) діаметром більше 25см (рис.4.8). Запас пнів є незначним і становить $1,3 t \cdot C \cdot ha^{-1}$ (14%).

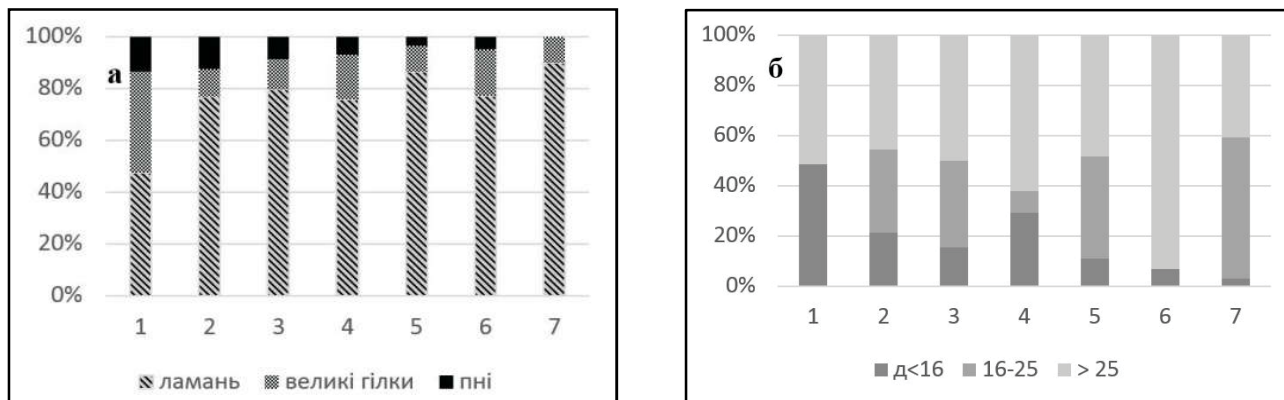


Рис 4.8. Структура запасів CWD в досліджуваних екосистемах Говерляньського ПОНДВ, $t \cdot C \cdot ha^{-1}$ (а) – співвідношення між компонентами CWD; (б) поділ CWD за класами діаметру.

Запас грубих деревних залишків під 115-річною смеречиною зосереджений у ламані – $16,9 t \cdot C \cdot ha^{-1}$ (90%). Основна частина запасу ламані припадає на III стадію розкладу – $8,2 t \cdot C \cdot ha^{-1}$, це в основному стовбури діаметром 16-25 см. Запас пнів становить $1,9 t \cdot C \cdot ha^{-1}$ та приурочений до III стадії розкладу. Запас CWD у 100-річній смерековій бучині становить $6,7 t \cdot C \cdot ha^{-1}$, представлений ламанню $5,1 t \cdot C \cdot ha^{-1}$ або 91,5% та пнями – $0,4 t \cdot C \cdot ha^{-1}$ (8,5%). Переважає ламань бука II стадії

розкладу діаметром більше 25 см. В екосистемі 110-річної смеречини запас мертвої деревини становить $7,9 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ і зосереджений у ламані – $6,8 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ (96%), основна частина якої припадає на I і II стадії розкладу. Запас пнів – $0,3 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$. Запас грубих деревних залишків під 115-річною смеречиною є невеликим, припадає на ламань – $3,3 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ та формується стовбурами діаметром більше 25 см. Запас пнів є найменшим і становить $0,1 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ (III стадія розкладу). В екосистемі 120-річної смеречини запас CWD становить $4,3 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$ та зосереджений ламані III і IV стадії розкладу. Пнів виявлено не було.

Додатково для досліджуваних екосистем проведено оцінку запасів Карбону великих гілок (діаметром 1-7 см). Їхню кількість визначали методом пересічених ліній, розробленим Брауном (Brown, 1974). Довжина лінії 20 м. Встановлено, що запаси великих гілок змінюються в межах $0,5$ - $3,3 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$, що становить 9-39% від загальних запасів CWD у досліджуваних екосистемах (рис. 4.5б, 4.6а). На досліджуваних ділянках не виявлено пнів перших стадій розкладу, що може бути зумовлено швидшими темпами біотрансформації надґрунтової частини деревного матеріалу на перших стадіях унаслідок ксилолізу легкодоступних сполук органічного Карбону та її сповільненням на останніх стадіях, де залишаються сполуки, які важко піддаються біодеградації (зокрема лігнін). Таким чином, для досліджуваних лісових екосистем Говерляньського ПОНДВ Карпатського НПП віком 100-120 років встановлена значна варіабельність запасів Карбону мертвої деревини (від $4,2$ до $21,2 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$). Основним структурним компонентом мертвої деревини, який зумовлює таку варіабельність, є запаси ламані. Виявлено середній кореляційний зв'язок між запасами ламані та великими гілками ($r=0,36$) і сильний – між запасами ламані та пнів ($r=0,78$), що є свідченням низької інтенсивності мінералізації цих компонентів CWD в умовах високогір'я.

Збалансованість процесів нагромадження грубих деревних залишків та інтенсивності їх розкладу в природних різновікових лісах з процесами накопичення біомаси автотрофним блоком забезпечує еволюційно сформований механізм функціонування лісових екосистем за відсутності збурювальних екзогенних чинників. Оцінка запасів та інтенсивності трансформації грубих деревних залишків основних лісоутворювальних порід в корінних та похідних лісах відіграє важливу роль щодо вивчення процесів депонування вуглецю за рахунок формування пулу мертвої деревини та інтенсивності його мінералізації за різних умов гідротермічного режиму території та комплексу лісогосподарських заходів. З огляду на це, для території карпатського регіону актуальним є встановлення екологічно зумовленого співвідношення процесів депонування органічного вуглецю в грубих деревних залишках

природних лісів та інтенсивності його мінералізації в умовах висотної поясності.

Процеси мінералізації органічного Карбону вивчати двома способами: лабораторним (за контрольованих умов вологості та температури) та польовим (закладанням зразків деревини різних порід та стадій розкладу на період одного року на дослідних полігонах) методами. Саме поєднання лабораторного та польового методів оцінки інтенсивності мінералізації органічного Карбону є реальною передумовою встановлення кількості органічного Карбону, який мінералізується впродовж року в градієнті висотного профілю природних лісових екосистем. Зокрема встановлено, що зразки мертвої деревини втратили 15-20% загальної маси за період їх експозиції в природних умовах впродовж року, в той час, як в контрольованих лабораторних умовах 5-17% 50 днів інкубації (табл. 4.4; див. вкладку рис. 4.9; рис. 4.10).

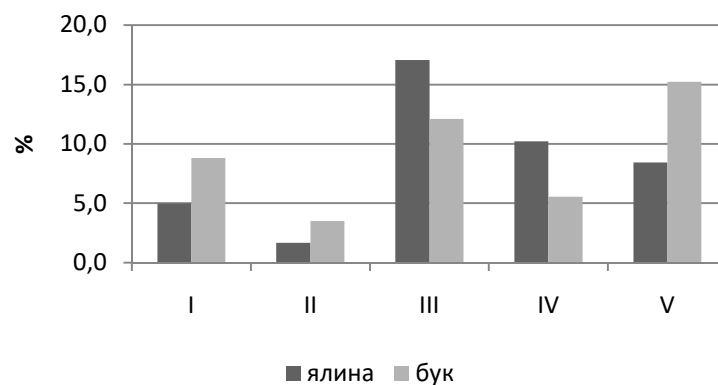


Рис. 4.10. Втрата маси зразків ламані деревини Говерляньського ПОНДВ в лабораторних умовах (вологість – 30%, температура 30 °C за 50 днів інкубації в термостаті), %

Отримані дані запасів органічного Карбону та їх мінералізацій під впливом конкретних гідротермічних умов з коригування температурного режиму на підставі лабораторних досліджень будуть використані для параметризації математичних моделей для розрахунку запасів органічного Карбону в лісових екосистемах високогір'я Українських Карпат та їх ролі у вуглецевому балансі регіону.

Встановлено, що при розрахунках запасів органічного Карбону CWD з використанням щільності деревини живого дерева значення запасів є більшими в 1,3-2,2 рази в залежності від породи та її стадії розкладу. Зважаючи на це, вважаємо за необхідне при розрахунках балансу Карбону в лісових екосистемах враховувати щільність деревини для зменшення неточностей, пов'язаних з використанням лише морфометричних

показників для оцінки як пулу мертвої деревини, так і кількості CO₂, який виділяється в разі її мінералізації.

Таблиця 4.4

Втрата маси зразків ламані *in situ* 14 за місяців в досліджуваних екосистемах Говерляньського ПОНДВ (%)

Стадія розкладу грубих деревних залишків	Полігон I (порода дерева)		Полігон II (порода дерева)	
	Бук	Ялина	Бук	Ялина
I	37,3	21,4	41,0	22,0
II	21,1	13,3	20,5	12,6
III	46,6	38,1	48,5	40,3
IV	43,3	32,7	45,9	35,4
V	51,4	35,1	56,7	42,0

Дослідження, проведені в лісових екосистемах Говерляньського ПОНДВ, виявили, що зі збільшенням висоти над рівнем моря змінюється співвідношення запасів Карбону грубих деревних залишків між стадіями розкладу зі збільшення частки мертвої деревини останніх стадій розкладу, що зумовлено кліматичними особливостями досліджуваної території.

Для досліджуваних лісових екосистем КНПП віком 100-120 років встановлена значна варіабельність запасів Карбону мертвої деревини (від 4,2 до 21,2 т·С·га⁻¹). Основним структурним компонентом мертвої деревини, який зумовлює таку варіабельність, є запаси ламані.

Виявлено середній кореляційний зв'язок між запасами ламані та великими гілками ($r=0,36$) та сильний - між запасами ламані та пнів ($r=0,78$), що є свідченням інтенсивності мінералізації цих компонентів в умовах високогір'я. Встановлено тісний кореляційний зв'язок між втратою маси зразків мертвої деревини в лабораторних умовах та *in situ* ($r=0,8-0,9$). Виявлено кореляцію між водорозчинним Карбоном в зразках мертвої деревини ранніх стадій розкладу (I-III) і втратою маси *insitu* ($r=0,67-0,71$).

Загальна площа пралісів та квазіпралісів Говерляньського ПОНДВ – 774 га, з яких найбільші площі займають природні ялинові ліси (481 га), вдвічі менше буково-ялицево-ялинові (278 га) та лише 12 га ялицево-ялинові ліси. Загальний запас мертвої деревини цих лісів становитиме близько 6330 т органічного Карбону, який виконує важливу роль в лісових екосистемах. Такі запаси органічного Карбону (8,2 т С га⁻¹) є екологічно детермінованими природно-кліматичними особливостями регіону та можуть бути еталонними при реконструкції експлуатаційних лісів на засадах наближеного до природи лісівництва.

Модельний полігон Стрийсько-Сянська Верховина.

Встановлено, що процес накопичення та розкладання мортмаси підстилки і грубих деревних залишків залежить від породного складу, віку, форми деревостану, зімкнутості пологу, водного режиму ґрунту живого надґрунтового покриву лісової екосистеми. У лісових екосистемах досліджуваної території запаси підстилки коливаються від 4,42 (пробна площа №1 10Яле) до 26,35 т·га⁻¹. (пробна площа №7). Діапазон запасів органічного вуглецю в підстилці 2,05-11,04 т·га⁻¹ відповідно. На досліджуваних ділянках на території лісництва середній запас лісової підстилки становить 12,98 т·га⁻¹, а органічного вуглецю — 6,37 т·га⁻¹. З'ясовано, що запаси підстилки у молодняках становлять 5,29-21,85 т·га⁻¹, у середньовікових деревостанах 4,42-18,43 т·га⁻¹, у той час як в пристигаючих 5,95-21,76 т·га⁻¹, а в перестійних лісах значення запасів підстилки змінюється від 14,92 до 26,35 т·га⁻¹ (табл. 4.5).

Запаси $C_{орг.}$ у молодняках коливається від 2,23 до 9,79 т·га⁻¹, у середньовікових лісах – 2,05-8,18 т·га⁻¹, у пристигаючих від 2,67 до 10,58 т·га⁻¹, а в перестійних деревостанах – 6,35-11,04 т·га⁻¹.

Встановлено, що запас грубих деревних залишків в досліджуваних екосистемах змінюється від 1,41 т·га⁻¹ (10Яц, ПП.№9) до 17,25 т·га⁻¹ (8Яц2Яле, ПП №8), запас $C_{орг.}$ змінюються в межах від 0,71 т·га⁻¹ до 8,63 т·га⁻¹. У молодих лісах запаси детриту коливаються від 1,41 до 10,35 т·га⁻¹, а органічного вуглецю – від 0,71 до 5,18 т·га⁻¹. У середньовікових деревостанах ці ж показник коливаються в межах 1,73-17,25 т·га⁻¹ для грубих деревних залишків і відповідно 0,86-8,63 т·га⁻¹ для $C_{орг.}$. У пристигаючих лісах запаси деревних залишків коливаються від 2,07 до 3,59 т·га⁻¹, а органічного вуглецю – 1,04 до 1,79 т·га⁻¹. У стиглих і перестійних деревостанах цей показник коливається в межах 6,76-6,93 т·га⁻¹ для грубих деревних залишків, а 3,38-3,47 т·га⁻¹ для органічного Карбону (табл. 4.5).

Майже на всіх дослідних площах запаси $C_{орг.}$ більші у лісовій підстилці, окрім ПП №8 і ПП №18. Найбільша різниця між запасами органічного вуглецю спостерігається на дослідній ділянці № 20 – 0,86 т·га⁻¹ у деревних залишків та 10,13 т·га⁻¹ в підстилці. На решті досліджуваних ділянок запаси органічного вуглецю або близькі за значенням (дослідні ділянки №1, № 2, №5, № 11-№ 13,) як у підстилці так і грубих залишках або більші у 2-3 рази у лісовій підстилці (рис. 4.11).

Статистична невідповідність значень запасу грубих деревних залишків на ПП №8 і ПП №18 пояснюється значною пошкодженістю деревостану на пробних ділянках вітровалами, антропогенною діяльністю (незаконні рубки на дрова чи з ціллю продати молоді ялинки у період новорічних свят), хворобами і шкідниками лісу. Всі ці фактори сильно

впливають на величину накопиченого грубого деревного детриту на даних дослідних ділянках.

Таблиця 4.5

**Запаси органічного вуглецю у мортмасі лісових екосистем
Яблунського лісництва РЛП “Надсянський”**

№ ПП	Формула деревостану	Вік деревостану	Запаси підстилки; т·га ⁻¹	Запаси CWD; т·га ⁻¹	Запаси С _{орг.} у підстилці; т·га ⁻¹	Запаси С _{орг.} грубих деревних залишків; т·га ⁻¹
Молоді ліси, вік 0-40 років						
8	9Ялє1Бк	27	6,28±0,33/5,21%*	10,35	2,88±0,16/5,96%*	5,18
9	10Яц	30	18,09±1,08/6,00%	1,41	8,12±0,55/6,76%	0,71
10	7Яц3Бк+1Яв	30	17,14±0,72/4,21%	6,90	7,51±0,29/3,84%	3,45
11	10Яц	27	5,29±0,14/2,55%	2,93	2,27±0,17/7,28%	1,47
14	6Яц3См1Бк	34	13,17±1,76/13,33%	3,45	5,96±0,39/6,60%	1,73
17	10Яц	23	17,48±1,04/5,94%	1,73	7,62±0,52/6,93%	0,86
19	5Яц5Ялє	28	16,75±1,06/6,35%	6,21	7,46±0,38/5,08%	3,11
20	10Яц	20	21,85±1,29/5,92%	1,73	9,97±0,48/4,94%	0,86
21	6Яц4Ялє	15	13,08±1,08/8,29%	3,45	5,80±0,39/6,77%	1,73
Середньовікові ліси, вік 40-60 років						
1	10Ял	40	4,42±0,22/4,89%	3,55	2,05±0,14/6,84%	1,78
2	8Ялє2Яц	46	7,56±0,28/3,70%	5,31	3,59±0,16/4,48%	2,66
3	10Яц	43	15,21±0,81/5,33%	1,73	7,01±0,60/8,62%	0,86
12	9Ялє 1Бк	40	18,17±1,46/8,02%	12,32	8,10±0,68/8,34%	6,16
13	5Яц4Ялє 1Бк+Яв	45	11,75±1,29/10,95%	7,59	5,33±0,60/11,24%	3,80
16	6Яц4Бк	41	18,52±0,84/4,17%	5,18	8,89±0,35/3,98%	2,59
18	8Яц2Ялє	51	13,16±0,72/5,49%	17,25	5,90±0,28/4,73%	8,63
Пристигаючі ліси, вік 60-80 років						
4	8Яц1Ял1Бк	70	21,76±0,74/3,15%	3,59	10,53±0,56/5,31%	1,79
5	9Яц1Ялє	70	5,95±0,29/4,83%	3,45	2,63±0,15/5,61%	1,73
15	8Бк1Яц1Яцк	73	11,35±0,87/7,64%	2,07	5,02±0,40/8,05%	1,04
Стиглі і перестійні ліси, вік понад 80 років						
6	9Яц1Бк	82	14,92±0,15/1,02%	6,76	6,35±0,43/6,84%	3,38
7	8Яц2Бк	103	26,35±0,44/1,66%	6,93	11,04±0,38/3,47%	3,47

* — відносна похибка вимірювань у відсотках

Запаси підстилки у лісових екосистемах Українських Карпат змінюються у діапазоні 10-30 т·га⁻¹ для ялинових лісів, проте максимальні запаси підстилки у ялинових лісах можуть досягати і 50 т·га⁻¹ та 7-17 т·га⁻¹ у букових лісах. У хвойних лісах Стрийсько-Сянської Верховини запаси підстилки коливаються від 10 до 25 т·га⁻¹. Для хвойних лісів Євразії цей показник змінюється від 10-70 т·га⁻¹. Як було встановлено раніше, запаси С_{орг.} у грубих деревних залишках у лісових екосистемах Стрийсько-Сянської Верховини змінюються від 3,83 т·га⁻¹ до 23,50 т·га⁻¹. Середні запаси органічного вуглецю у стовбуровому фітодетриті у Яблунському лісництві становлять 0,9 т·га⁻¹. Запаси органічного вуглецю у грубих

деревних залишках у лісових екосистемах гірського масиву Баб'я Гора (кордон Польщі і Словаччини) коливається в межах $1.6-64.4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$.

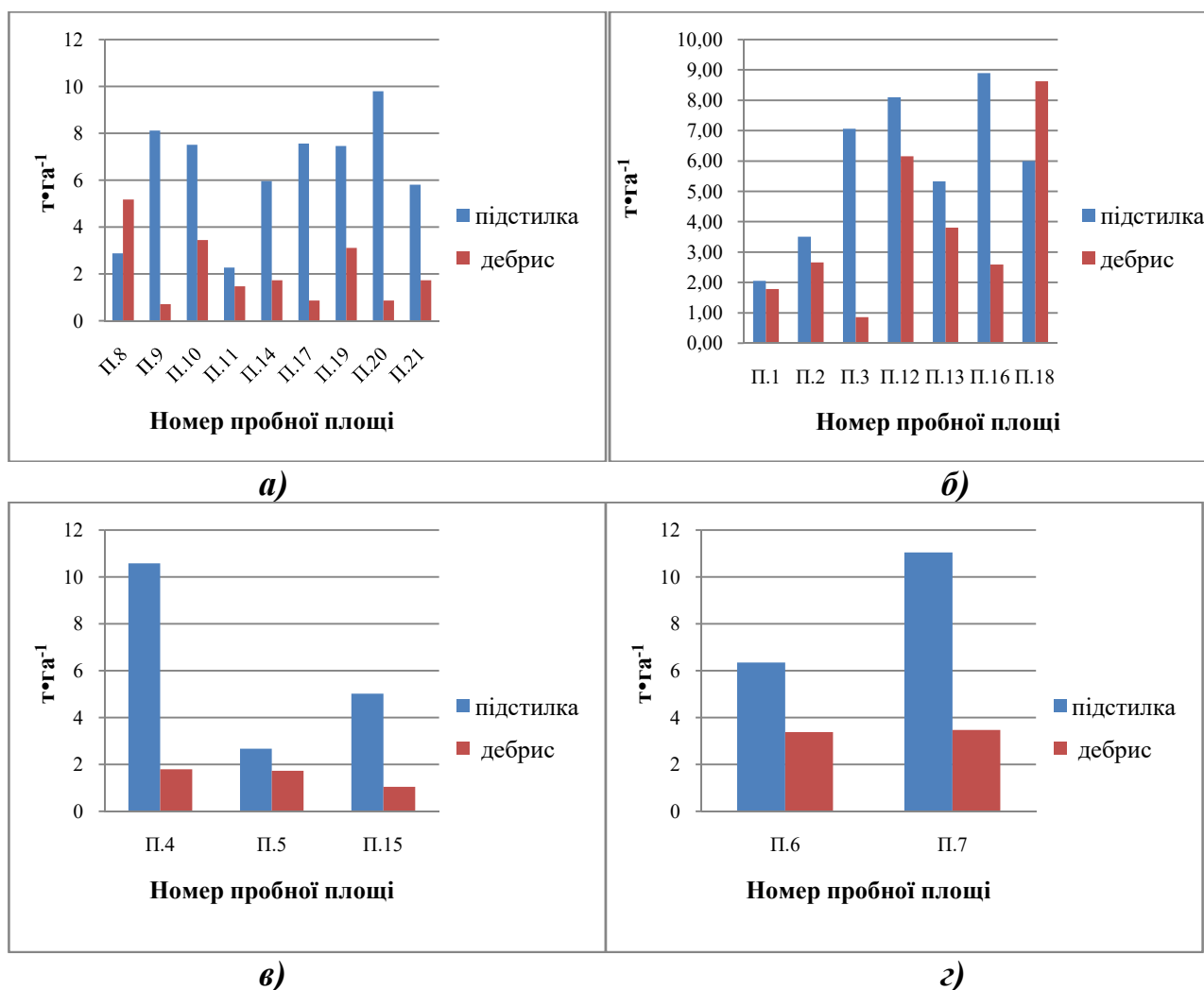


Рис. 4.11. Запаси органічного Карбону у підстилці і грубих деревних залишках у лісових екосистемах Стрийсько-Сянської Верховини (а) – молоді ліси; б) – середньовікові ліси; в) – пристигаючі ліси; г) – сиглі і перестійні ліси

Запаси органічного Карбону у лісових підстилках перебувають в прямій залежності від запасу підстилки. Середнє значення запасів органічного Карбону у підстилці на території Яблунського лісництва становить $4 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$. Запаси органічного Карбону у лісових екосистемах Стрийсько-Сянської Верховини змінюється від $4,67 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ до $9,26 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$.

Таким чином, в екосистемах Стрийсько-Сянської Верховини запас грубих деревних залишків змінюється від $1,41 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ до $17,25 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$, а запас $\text{C}_{\text{орг}}$ від $0,71 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ до $8,63 \text{ т} \cdot \text{га}^{-1}$ відповідно. Порівнюючи запаси органічного Карбону у підстилці і грубих деревних залишках з'ясували, що лише на двох дослідних площах запаси $\text{C}_{\text{орг}}$.

істотно більші у грубих деревних залишках, ніж у лісовій підстилці, а на решті ділянок спостерігається перевищення запасів органічного вуглецю у лісовій підстилці у 1,14-11,56 разів. Аналізуючи отримані дані, а також результати попередніх досліджень можна стверджувати, що отримані дані загалом є релевантними для досліджуваного регіону та можуть бути використані для наповнення бази даних щодо просторового розподілу органічного вуглецю на території Стрийсько-Сянської Верховини.

Старовікові ліси РЛП Надсянський займають незначні площі, що є закономірним, зважаючи на тривалу лісоексплуатаційну діяльність у регіоні. Вони представлені ялицево-буковими, буковими та ялиново-ялицево-буковими лісами і займають близько 120 га. Загальний запас органічного Карбону у цих лісах становить близько 850 т ($7,2 \text{ т С га}^{-1}$). Отримані результати можуть бути підставою для розрахунку кількості мертвої деревини, яку потрібно залишати у лісах Стрийсько-Сянської Верховини у разі проведення лісогосподарських заходів на засадах наближеного до природи лісівництва.

Отже, мертва деревина є важливим компонентом для збереження запасів Карбону. Грубі деревні залишки через свої розміри розглядаються як значний пул Карбону лісових екосистем, який повільно піддається біодеструкції і тому зберігаються на поверхні ґрунту 40-50 років в залежності від породи дерев та кліматичних умов. Тобто, з точки зору вуглецевого балансу, збереження старовікових лісів є важливим саме для уникнення значних викидів Карбону внаслідок рубок, вилучення порубних решток та стовбурового фітодетриту, аніж для його подальшого поглинання. Втім, останній процес може тривати і в квазіпралісі, завдяки збільшенню обсягів мертвої деревини в ході вітровалів та природного відмирання дерев. Для досягнення цілей по скороченню викидів парникових газів у секторі лісового господарства та адаптації лісових екосистем до змін клімату необхідно приділити належну увагу накопиченню Карбону в експлуатаційних лісах та сприяти накопиченню мертвої деревини в межах лісового природно-заповідного фонду та інших неексплуатаційних категоріях лісів. Важливим заходом може бути запровадження вибіркової системи рубок у листяних лісах із тіншовитривалих порід та залишення в них частини мертвої деревини, що може з часом наблизити показники акумуляції Карбону в цих лісах до значень, порівняльних зі старовіковими природними лісами.

РОЗДІЛ 5.

ПРИНЦИПИ АКТИВНОГО ПРИРОДООХОРОННОГО МЕНЕДЖМЕНТУ ДОМІНАНТНИХ І РАРИТЕТНИХ ТИПІВ ОСЕЛИЩ ЗАХІДНОГО ПОЛІССЯ, ВОЛИНО-ПОДІЛЛЯ Й КАРПАТ

5.1. КЛІМАТИЧНІ ТРЕНДИ ГОЛОЦЕНУ ТА ЇХ ЗНАЧЕННЯ ДЛЯ РОЗУМІННЯ СУЧАСНИХ ПРИРОДНИХ ТЕНДЕНЦІЙ ЗМІН БІОГЕОЦЕНОТИЧНОГО ПОКРИВУ В УМОВАХ АНТРОПОГЕНЕЗУ

Голоцен – це післяльодовикова епоха, що триває дотепер, головною природною тенденцією клімату якої є перехід від холодних умов кінця плейстоцену до теплого кліматичного оптимуму (максимум потепління близько 6 тис. р.т.), коли температура у Європі була протягом літнього періоду пересічно на 1-2 °С вище від сучасної, а потім – нове похолодання, Малий Льодовиковий період (близько останніх 5-9 сторіч). Загальні кліматичні зміни протягом голоцену наведені в таблиці.

ЗАГАЛЬНІ КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ ПРОТЯГОМ ГОЛОЦЕНУ

Часовий період	Назва	Умови
14000 років тому	Голоценове потепління	Поступове потепління після останнього льодовикового періоду, різке танення льоду
10000-8500 BC	Ранній дріас	Стрімке похолодання, тривалий холодний період, потім різке потепління
5000-3000 BC	Кліматичний оптимум	Теплі умови, температури, імовірно, на 1-2 °С вищі від сучасних. Зародження й розквіт давніх великих цивілізацій.
3000-2000 BC		Деяке охолодження, зниження рівня моря і поява островів.
2000-1500 BC		Короткотривале потепління
1500-750 BC		Холодніші температури, відновлення росту льодовиків, рівень моря на 2-3 м нижчий від сучасного.
750 BC-150 BC		Незначне потепління, менше, ніж під час кліматичного оптимуму.
150 BC-900 AD		Тенденція до охолодження; Чорне море (800-801 н.е.) замерзло
1100-1300 AD	Малий кліматичний оптимум або середньовічне потепління	Найтепліші умови від кліматичного оптимуму.
1300-1550 AD		Холодні й екстремальніші умови.
1550-1850 AD	Малий льодовиковий період	Найхолодніші температури від початку голоцену. У Європі не врожаї і голод населення.
1850 AD-дотепер	Сучасний клімат	Тенденція до потепління.

З початком так званої індустріальної епохи антропогенний фактор почав помітно впливати на кліматичні показники, хоча масштаби цього явища й досі є дискусійними, немає єдиної думки щодо причин глобального потепління останніх 50-100 років – чи це спричинено переважно антропогенними чинниками, чи це закономірні циклічні природні процеси – потепління після Малого Льодовикового Періоду. Деякі дослідники загалом не визнають глобального потепління, однак незаперечним є факт, що ХХ ст. було значно теплішим за Малий Льодовиковий період і що саме в ХХ ст. льодовики, які зберігалися практично незмінним протягом усього голоцену, почали деградувати.

На основі палеоботанічних даних виділяють п'ять кліматичних періодів голоцену:

- 1) арктичний і субарктичний – кінець зледеніння й початок польодовиків'я;
- 2) бореальний – прохолодний і сухий;
- 3) атлантичний – теплий і вологий;
- 4) суббореальний – теплий і сухий (ксеротермічний);
- 5) субатлантичний – прохолодний і вологий.

Ці періоди мали свої особливості в різних природних регіонах, тому значна кількість палінологічних робіт від другої половини минулого сторіччя й дотепер присвячена можливості реконструкцій окремих показників клімату на основі спорово-пилкових спектрів (Муратова, Боярская, Либерман, 1972; Боярская, Муратова, 1976; Артющенко, Мельничук, Паришкура-Турло, 1981; Гелета, Спиридонова, 1981; Климанов, 1981, 1994; Букреева, Вотах, Бишаев, 1986; Букреева, 1987, 1988; Issar, 2003; Коновалов, Иванов, 2006; Finsinger and al., 2007; Heikkilä, Seppä, 2010 та ін.). Хоча викопні рештки рівночасно є індикаторами змін кліматичних факторів, які відбувалися в минулому, однак, як уважає Р. Боуен (Боуэн, 1969), ці важливі показники клімату можуть ввести в оману, оскільки протягом геологічного часу значно змінюють свої особливості. Цим положенням ніколи не можна нехтувати, й тому, під час реконструкції палеогеографічних умов різних періодів геологічної історії, недостатньо мати дані про склад, наприклад, спорово-пилкового спектра й тільки базуючись на цьому робити висновки про рослинний покрив часу утворення вихідного комплексу. Також, зважаючи на сучасні екологічні властивості виду, можна припуститися грубої помилки, щоб її уникнути, варто орієнтуватися власне на рослинні угруповання, а не на окремі види. Рослинні угруповання, що сформувалися з видів, яким властива спільність вимог до навколишнього середовища, є достовірнішими та об'єктивнішими свідченнями й індикаторами тих чи інших екологічних умов.

Поєднання палеоботанічного й флорогенетичного аналізу дає можливість відновити відносно об'єктивну картину кліматогенної еволюції рослинного покриву. Разом з цим, через неповноту палеоботанічних даних завжди можуть виникати певні розбіжності в інформації, отриманої цими двома методами. Наприклад, досі нема чіткої відповіді на питання щодо шляхів міграції бука на рівнину західних регіонів України, яке узгоджувалось би з палеоботанічними даними й сучасними флорологічними матеріалами.

На думку Ю.Д. Клеопова (1990), формування флористичного ядра фагетального комплексу почалося у пліоцені з тіневитривалих трав'яних видів, паралельно зі становленням видів самого роду *Fagus*. На основі макрорешток листків А.А. Колаковський (1960) обґрунтовує думку, що такі види як *Fagus sylvatica* та *F. orientalis* виокремилися з популяцій древнього *F. pliocenica* наприкінці пліоцену.

У плейстоцені під впливом похолодань, материкових зледенінь, морських трансгресій і загальної континенталізації клімату зі складу лісів продовжували зникати термофільні елементи, а також відбувалися міграції окремих видів рослин. Загалом у четвертинному періоді під впливом змін кліматичних умов відбулося різке зменшення ареалу *Fagus*. Менш різкі зміни клімату четвертинного періоду в помірних широтах, які дозволили зберегтися основному ядру сучасних широколистяних лісів підтверджуються даними біогеографії, генетики тощо. Ураховуючи швидкість міграції (пересічно 10 м/рік) основних деревних порід, які формують ядро неморальної флори, можна припустити, що вони досягли сучасних північних меж саме з третинних рефугіумів – багаточисельних підвищень Східно-Європейської рівнини (Лавренко, 1930). І.Ф. Удра (1988) вважає, що широколистяні ліси на підвищеннях Східно-Європейської рівнини та в передгір'ях її гірських масивів безперервно, автохтонно розвивалися протягом останніх 100 тис. років. За деякими сучасними даними середня швидкість міграції бука становить від 270 м/рік до 280 м/рік, а максимальна швидкість міграції варіює від 560 м/рік (у випадку наявних кліматичних обмежень) до 630 м/рік (якщо відсутнє обмеження кліматичними умовами) (Saltré et al., 2013).

Аналогічні сучасним неморальні ліси на території України, на думку Ю.Р. Шеляг-Сосонка (1987), сформувалися в рис-вюрмі. У загальних рисах у рис-вюрмі еволюція неморального комплексу відбувалася шляхом його подальшої диференціації на кверцетально-середземноморський, кверцетально-середньоєвропейський, тіліетально-кверцетальний і фагетальний субкомплекси. Фагетальний субкомплекс на території України поширювався на схід до лінії Чорнобиль - Полтава - Жданів (Пашкевич, 1975) і був мезофільною гілкою неморального комплексу, яка сформувалася в умовах океанічного клімату. Усі ці субкомплекси

повністю сформувалися в середньому голоцені (Шеляг-Сосонко, 1987), що підтверджується також палеоботанічно.

Під час пересування вюрмського льодовика (поза межами України) неморальні ліси на території України збереглися лише в Гірському Криму та рефугіумах Подільської, Придніпровської, Середньоруської та Донецької височин. Широко розповсюдженими були сосново-березові ліси, які чергувалися зі степовими ділянками. Завдяки наявності значної меридіональної перигляціальної зони відбувся контакт рефугіальних лісових і тундрових флороценокомплексів та взаємний обмін флороценоелементами між їх угрупованнями (Кагало, 1998). Флора лісової зони збагатилася арктичними, субарктичними та аркто-альпійськими елементами. Протягом усього плейстоцену *F. sylvatica* не займав домінантних позицій, а перебував у складі олігодомінантних лісових ценозів (Синская, 1933; Гричук, 1989).

В. Шафер (Szafer, 1930), зважаючи на дані пилкового аналізу торф'яників прикарпатської рівнини, дійшов висновку, що хвиля міграції фагетальних видів нижнього лісового поясу Карпат на найближчі рівнини відбулася в атлантичний період і була тісно пов'язана з поширенням *Abies alba* та *F. sylvatica*. У суббореальний період відбулося зменшення ареалів цих видів на рівнині й утворення ізольованих локалітетів. Зволоження клімату в субатлантичному періоді зумовило поширення *F. sylvatica* та *Abies alba*, а разом з ними гірського лісового елемента. Найбільше розповсюдження бука на території України за даними спорово-пилкового аналізу відбулося в пізньому голоцені у зв'язку зі збільшенням вологості клімату.

Сучасний ареал *F. sylvatica* охоплює Францію, Німеччину, Бельгію, Нідерланди, Данію, значну частину Італії, колишню Югославію, Словаччину, Чехію, частину Угорщини, Польщі, Болгарії, Греції, заходить вузькою смугою в північно-східну частину Іспанії, південно-західну частину Англії, прибережну смугу на півдні Швеції та Норвегії. На заході ареал обмежується узбережжям Франції. Північно-західна межа його поширення перетинає Англію від затоки Лайм до затоки Уош та вздовж берега Бельгії, Голландії, Німеччини та Данії досягає Скандинавії. На півночі межа проходить по береговим районам Норвегії та південній частині Швеції (Молотков, 1966). Східна межа пролягає від Калінінграду через західну частину Польщі до м. Рава-Руська Львівської обл., через західні регіони України до м. Кам'янець-Подільський, а далі через східну частину Румунії заходить в Болгарію. У межах України букові ліси ростуть лише в південно-західній частині і в Криму. Сучасна суцільна межа ареалу бука лісового в Україні збігається з межею Передкарпаття і, частково, Західного Поділля. Далі на схід розташовані острівні локалітети по лінії Кам'янець-Подільський, Сатанів, Гермаківка, Кременець,

Володимир-Волинський. За цією межею *F. sylvatica* трапляється поодинокі. Поблизу м. Сатанів Хмельницької обл. є невеликий масив букового лісу (площею близько 300 га), описаний М.І. Котовим (1930), П.С. Погребняком (1931) і П.П. Кожевниковим (1931), який є одним із найбільш східних форпостів бучин у Європі. У південно-західній частині України букові ліси приурочені до двох геоморфологічних областей: Поділля та Карпат, які за своїми природно-історичними умовами досить відмінні. На Поділлі *F. sylvatica* знаходиться в крайніх умовах існування, на східній межі ареалу. У Карпатах він знаходиться в оптимальних або наближених до оптимальних умовах існування.

Якщо прийняти природність походження цих ділянок бучин, зауважує П.І. Молотков, то слід погодитись з В.І. Біловусом у тому, що зовсім недавно *F. sylvatica* був поширений далі на схід від сучасної межі островних оселищ, а до зменшення ареалу *F. sylvatica* призвела господарська діяльність людини. На користь цієї точки зору свідчать також відомості про островні ділянки *F. sylvatica*, що поширені у південно-західній частині Вінницької області (Хорология флоры Украины, 1986).

На Західному Поділлі букові ліси приурочені до найвищих частин плато, які мають для розвитку *F. sylvatica* найсприятливіші кліматичні умови. Ця особливість у поширенні букових лісів на Західному Поділлі стала підставою П.С. Погребняку (1931) висловити припущення, що *F. sylvatica* тут підлягає певним законам вертикальної зональності, а В. Шаферу (1935) дійти висновку щодо існування на Західному Поділлі вертикального реліктового поясу *F. sylvatica*.

Порівнюючи бучини, поширені у Власне-Західно-Подільському окрузі, з бучинами Розтоцько-Опільського округу Поділля і Українських Карпат, необхідно зазначити, що бучини Власне-Західно-Подільського округу відрізняються від бучин указаних територій не тільки відсутністю в трав'яному ярусі гірських видів, а й наявністю таких представників іллірійської (балканської) флористичної групи, як *Crocus heuffelianus* і *Polygonatum latifolium*, поширенням порівняно більшої кількості видів кущів і відсутністю в деревному ярусі темнохвойних порід. Ці особливості букових лісів цієї округи споріднюють їх з описаними А. Борзою (Borza, 1937) бессарабськими бучинами, у складі яких види іллірійського флористичного елемента представлені ширше. Наявність іллірійського флористичного елемента дає підставу припустити можливість існування генетичного зв'язку цих бучин з бучинами Південно-Карпатського й Північно-Балканського районів, які, імовірно, були льодовиковим сховищем широколистяних лісів. Тісний зв'язок між Подільськими й Карпатськими буковими лісами пояснюється тим, що, очевидно, хвиля міграції монтанних видів з Карпат проходила через Опілля, Гологори, Вороняки, Кременецькі гори.

Загалом увесь флороценотип неморальної рослинності є сильно редукованим і трансформованим, частково автохтонним, а також сильно аллохтонно збагаченим комплексом, який бере початок від пліоценових мішаних вічнозелено-листопадних лісів (Заверуха, 1985).

Західно-європейські флористи стверджують, що флора букових лісів не може розглядатися як цілісний флористичний комплекс, оскільки він є молодим і не остаточно сформованим. Ф. Гек (Hock, 1892) на основі порівняння флори різних лісових формацій дійшов висновку про існування спільних рис між флорами букових, дубових і вільхових лісів. Л. Лямермайєр (Lämmermayr, 1923) пише, що у *F. sylvatica* взагалі немає супутників, які б розвивалися разом з ним тривалий час. Елементи букових лісів мають різне походження, вони пов'язані з іншими лісовими формаціями. Наприклад, В. Шафер (Szafer, 1932) вважає, що букові ліси Карпат перейняли флору від хвойних формацій, які раніше населяли цю територію.

Отже, можна дійти висновку, що фагетальний комплекс західних регіонів України автохтонно розвивався з раннього плейстоцену, переживаючи несприятливі умови у рефугіумах сильно розчленованої Волино-Подільської височини, звідки він мігрував на прилеглі території у теплі фази антропогену, поступово збагачуючись неморально-монтанними й середземноморсько-монтанними флорогенетичними елементами.

Сучасне поширення *F. sylvatica* на рівнинних територіях західних областей України є нерівномірним, що спричинено сукупністю природних й антропогенних чинників. Нині на Поділлі ліси з домінуванням цього виду є рідкісними рослинними угрупованнями. У регіоні проходить східна межа ареалу цього виду. Багато угруповань фагетального комплексу потребують охорони або спеціальних заходів щодо збереження, на що неодноразово наголошували різні автори (Зелена книга, 1987, Стойко, Жижин, Кагало, 1990, Стойко та ін, 1998, Зелена книга, 2001, 2009 та інші). Причини острівної локалізації *F. sylvatica*, а відтак і букових лісів у цьому регіоні досі є дискусійними. Вважають, що це результат незакінченої міграції бука на східній межі ареалу, або впливу кліматичних та едафічних чинників, конкуренції з основними лісотвірними видами регіону, антропогенної діяльності.

В. Шафер (Szafer, 1935) та А. Сьродонь (Śrudoń, 1985, 1990) зауважують, що острівні локалітети *F. sylvatica* на Поділлі є реліктовими й можуть вважатися рефугіумами виду, з яких відбувалася його міграція в Карпати. Проаналізувавши історичні джерела, топоніми назв населених пунктів на території Східного Поділля й дані спорово-пилкового аналізу, В.І. Мельник і О.М. Корінько (Мельник, Корінько, 2002; Корінько, 2004) дійшли висновку, що протягом голоцену бук ніколи не був домінантним видом на цій території, а букові ліси траплялися у вигляді ізольованих

локалітетів, хоча їх площа могла бути більша від сучасної. Історико-археологічні дані також не вказують на значне вирубування лісів у цьому регіоні. Наприклад, є інформація, що площі, вкриті лісами, від середини XV ст. до XIX ст. зменшилися лише на 6%, тоді як кількість населених пунктів збільшилася на 37% (Нядзюлович, 1931). Отже, вирубування лісів було швидше вибіркового, аніж масовим і торкнулося здебільшого дубових лісів через цінну для будівництва деревину й приуроченість їх до родючих ділянок.

Додаткові аргументи на користь тої чи іншої гіпотези можуть надати палеоботанічні, зокрема палінологічні, дослідження. Хоча на сьогодні існує низка робіт щодо поширення окремих деревних рослин протягом голоцену на основі даних спорово-пилкового аналізу, однак ці узагальнення проведені для великих за обсягом територій (колишній Радянський Союз, Східна Європа) і відображають загальні тенденції змін ареалів (Нейштадт, 1957; Adams, 1997; Смирнова и др., 2001; Смирнова, Турубанова, 2004; Симакова, 2008), але, практично, ці зведення не дають інформації щодо динаміки поширення *F. sylvatica* протягом голоцену на північно-східній межі його ареалу. Отже, на сьогодні необхідними є вузькорегіональні реконструкції, а для об'єктивних висновків – порівняння із суміжними територіями.

Далі наведені узагальнення наявних палінологічних матеріалів щодо історії розвитку рослинного покриву рівнинної частини західних регіонів України, визначення у спорово-пилкових спектрах (СПС) участі пилку *F. sylvatica* та аналіз його частки в різні етапи голоцену. Це дозволить уточнити зміни поширення бука на цій території та частково намітити шляхи його міграції. Також дані протягом усього голоцену дозволять робити певні припущення щодо антропогенної динаміки рослинного покриву, зокрема букових лісів.

Для узагальнення й аналізу використані результати власних досліджень – 7 розрізів (Андрєєва, 2003, 2006, 2008, 2009, Кагало, Андрєєва, 2003; Andryeyeva, 2007), дані О.Т. Артющенко, Р.Я. Арап, Л.Г. Безусько (Артющенко, Арап, Безусько, 1982) – 31 розріз, та О.Т. Артющенко (1970) – 2 розрізи. Проаналізовано результати палінологічного вивчення відкладів голоцену на територіях 4 адміністративних областей: Львівської, Тернопільської, Івано-Франківської та Хмельницької. Для всіх урахованих розрізів підрахунок паліноморф проводили за таким принципом: загальну кількість підрахованих пилкових зерен у пробі приймали за 100%, у межах яких підраховано частку, яка припадає на групи: пилок дерев+кущів і трав'яних рослин+водних трав, відсоток спор визначали як частку від сумарної кількості пилкових зерен і спор. Для кожного розрізу виділено відсоткову частку пилку бука у СПС у різні етапи голоцену. Імовірно, частка пилку

бука в СПС зазвичай є меншою, ніж його реальна участь у складі рослинного покриву навколишніх територій, отже взято до уваги його максимальну частку в СПС аналізованих розрізів для кожного відрізка голоцену. Загалом у роботі враховано палінологічні характеристики для 40 розрізів: з території Поділля – 13, Малого Полісся – 12, Передкарпаття – 10, Опілля – 3, Розточчя – 2. Дані зведено на основі хронологічної схеми поділу голоцену за М.І. Нейштадтом (1957), оскільки саме вона використана в роботах попередніх дослідників, що дає змогу уніфікувати всі дані. Не в кожному розрізі представлені всі етапи голоцену. Під час аналізу даних також ураховуємо, що за класифікацією В.П. Гричука (1950) пилок бука є субрегіональним компонентом СПС, тобто поширюється вітром на десятки кілометрів від місця його продукування.

Відклади раннього голоцену (10000-7800 років тому) наявні у 28 розрізах. Спільною рисою усіх розрізів з рівнинної частини західних регіонів України є повна відсутність пилку бука лісового у СПС ранньоголоценового віку – він відзначений у незначних кількостях лише в одному розрізі на території Передкарпаття – болото Струтинь Верхній, 5 км на захід від м. Рожнятів Івано-Франківської області.

Середній голоцен (7800-3000 років тому) охарактеризований найповніше, відклади цього віку наявні у 35 розрізах. Спостерігається різке збільшення кількості розрізів, у яких відзначений пилок бука – 25.

Відклади пізнього голоцену (3000 роки тому – дотепер) наявні у 33 розрізах, а кількість розрізів, де відзначений пилок бука дещо збільшилася, порівняно із середнім голоценом, і становить 27.

Отже, якщо зважати тільки на присутність чи відсутність пилку бука у СПС, очевидна тенденція поступового збільшення територій, на яких він був поширений, на рівнинній частині західних регіонів України протягом голоцену.

Під час аналізу частки пилку бука лісового у СПС рівнинних територій західних регіонів України можна зауважити, що них території значні його кількості у відкладах голоцену є швидше винятком (як це є на Передкарпатті), аніж закономірністю, максимальна частка його тут лише трохи перевищує 10%. Наприклад, на території Малого Полісся тільки в одному розрізі (болото Печенія) з 12 він присутній у відкладах, датованих середнім голоценом, у кількості 6,8% (від усієї кількості пилку дерев і кущів), а у відкладах, датованих пізнім голоценом, його вміст зменшується до 5,6%. Здебільшого частка пилку бука в СПС не перевищує 1%, рідко досягає 2%. На території Поділля вміст пилку бука у СПС коливається від 1 до 4%, а на території Північно-Східного й Північно-Західного Поділля (за нашими даними) він повністю відсутній. Ситуація на території Розточчя й Опілля подібна – у відкладах, датованих середнім

голоценом, частка пилку бука становить близько 4% і збільшується у відкладах пізньоголоценового віку до 8-10%.

Для Малого Полісся й Поділля характерною ознакою є загалом незначна участь пилку бука у СПС, максимальний вміст його у відкладах середнього голоцену, а у відкладах, датованих пізнім голоценом, він дещо зменшується. Тоді як на Опіллі й Розточчі частка пилку бука у відкладах середнього голоцену близька до такої на Малому Поліссі й Поділлі, але у відкладах пізнього голоцену його вміст навпаки помітно збільшується. Отже, можна припустити, що бук лісовий у незначних кількостях був представлений у складі рослинного покриву цих територій починаючи від середнього голоцену (близько 8-7,5 тис. р.т.) й місцями, можливо, відігравав роль домінанта (в одному локалітеті на Малому Поліссі, та в трьох – на Центральному Поділлі), а в пізньому голоцені відбувається збільшення його ролі в рослинних угрупованнях регіону. Цьому могло також сприяти вирубування лісів за участю дуба в регіоні й заселення вільних площ буком.

Інша ситуація спостерігається для території Передкарпаття. Участь пилку бука в СПС голоцену з цієї території значно більша, ніж з інших рівнинних регіонів, і коливається у межах 5-45%. На Передкарпатті участь пилку бука у формуванні СПС спостерігається у відкладах, датованих середнім голоценом, його частка тут становить 1-9,5%, що, імовірно, свідчить про помітну участь бука в рослинному покриві регіону від того часу. У відкладах пізнього голоцену його частка різко збільшується майже в усіх розрізах з цієї території (місцями до 46% – розрізи з Рожнятівського й Долинського р-нів, але тут слід враховувати можливість додаткового занесення пилку бука з Карпат вітром), що, очевидно, пов'язане зі збільшенням площ букових лісів.

Наведені дані показують значну неоднорідність участі пилку бука лісового в СПС відкладів голоцену рівнинної частини західних територій України, а це, відповідно, є показником нерівномірного природного поширення лісів за участю бука на цій території протягом голоцену. Від середнього голоцену до пізнього пилки бука зникає із СПС, отриманих з території Хмельницької області, але подальші палінологічні дослідження відкладів цієї території дадуть змогу уточнити динаміку угруповань за участю цього виду (фагетального комплексу) на ній протягом голоцену. Зважаючи на наявні дані можна дійти висновку про природність невеликого масиву букового лісу (площею близько 300 га), описаного М.І. Котовим (1930), П.С. Погребняком (1931) і П.П. Кожевниковим (1931) поблизу смт Сатанів Хмельницької обл., який є одним із найсхідніших форпостів бучин у Європі. Наведені дані підтверджують гіпотезу про те, що зовсім недавно *F. sylvatica* був поширений далі на схід від сучасної межі острівних оселищ, а до зменшення його поширення в цій частині

призвела господарська діяльність людини. Спільні тенденції спостерігаються для Малого Полісся і Поділля, Опілля і Розточчя, але подальші дослідження, із застосуванням біогеографічного підходу, можуть дати більше даних для уточнення регіональної специфіки рослинного покриву цих територій протягом голоцену. Також можна дійти висновку, що посилення антропогенного впливу на рослинний покрив регіону протягом голоцену не позначилося негативно на поширенні бука на території Опілля, Розточчя й Передкарпаття, оскільки частка його пилку у СПС збільшується від відкладів, датованих середнім голоценом, до відкладів пізньоголоценового віку. Щодо Малого Полісся, Північно-Західного й Центрального Поділля, то бук тут ніколи не був основною лісотвірною породою і ліси з його домінуванням траплялися у вигляді ізольованих фрагментів, до сучасного зменшення площ яких могла призвести господарська діяльність людини.

Таким чином, на основі комплексного флороісторичного та палеопалінологічного аналізу показана значна залежність оселищного різноманіття фагетального комплексу в рівнинних умовах України від дії кліматичних чинників і, дещо менша, – від антропогенних.

Також узагальнено наявні палінологічні матеріали щодо історії розвитку рослинного покриву рівнинної частини західних регіонів України й проаналізовано динаміку частки пилку *Quercus* sp. у різні етапи голоцену. Це дозволило уточнити зміни поширення дуба на цій території під впливом природних чинників і зробити певні припущення щодо антропогенної динаміки, оскільки саме дубові ліси зазнали значного вирубування протягом голоцену через цінну міцну деревину й приуроченість їх до родючих ділянок ґрунту.

Дуб (*Quercus* sp.) – це основний доагрикультурних широколистяних лісів Східної Європи (Смирнова, Турубанова, 2004). Пилок дуба належить до субрегіональних компонентів СПС, продукується у достатній кількості й добре зберігається у відкладах (Гричук, 1989; Кожевников, 1995), отже його частка у СПС досить об'єктивно відображає його участь у рослинному покриві регіону.

Щодо поширення дуба протягом плейстоцену, то О. Сіренко (2008) наголошує, що різноманітні *Quercus* були домінантами серед широколистяних лісових угруповань теплих етапів раннього плейстоцену більшості регіонів України. А. Безусько, Л. Безусько, С. Мосякін, І. Ярема (2007) стверджують, що дуб не брав участі у формуванні рослинного покриву на території рівнинної частини України протягом максимуму останнього зледеніння (18000-20000 років тому), а його максимум характерний для оптимуму ресс-вюрмського міжльодовиків'я (термоксеротична стадія). Протягом максимуму останнього зледеніння первинні рефугіуми були розташовані на територіях Іберійського,

Апеннінського та Балканського півостровів, а первинні рефугіуми для видів роду *Quercus* на території України відсутні. Також вони роблять припущення, що вторинні (пізні, тимчасові) рефугіуми для видів роду *Quercus* в Україні найімовірніше існували в пізньольодовиковий час на заході країни (Карпатський регіон та прилеглі території). Саме вони відігравали головну роль у складних процесах формування дубових лісів і лісів з участю дуба на території України в голоцені.

У голоцені пилку дуба бере участь у формуванні СПС усіх західних регіонів України протягом усього періоду, кількість розрізів за його участю збільшується від раннього до середнього голоцену й дещо зменшується у пізньому, що, очевидно, відображає антропогенну трансформацію рослинного покриву.

Частка пилку *Quercus* у відкладах раннього голоцену не перевищує 6% на Передкарпатті й дещо менша – близько 5% – на інших рівнинних територіях західної частини України. У середньому голоцені частка пилку дуба у СПС досягає максимуму на більшості території, місцями до 27%, за деякими винятками (розрізи Стоянів 2, Заложці 2, Івано-Франківське), де максимум частки дуба припадає на пізній голоцен. Тільки в одному розрізі з території Північно-Західного Поділля частка пилку дуба в СПС вища в ранньому голоцені, ніж у середньому. У пізньому голоцені спостерігається помітне зменшення (на 5-15%) частки пилку дуба в більшості розрізів, порівняно з середнім. Імовірно, це спричинено антропогенною діяльністю, що полягала у вирубуванні дубових лісів заради цінної для потреб будівництва деревини. Припускаємо, що більшого вирубування зазнали дубові ліси Північно-Східного Поділля. Для території Передкарпаття характерна менша загальна участь пилку дуба у СПС, вона не перевищує 9% протягом усього голоцену.

Тенденція збільшення частки пилку *Quercus* у СПС у середньому голоцені й подальшого зменшення в пізньому є спільною рисою всіх західних регіонів України, хоча власне на Передкарпатті ця різниця не є такою яскравою, як у СПС з інших рівнинних територій. Тут частка пилку дуба у СПС пізнього голоцену зменшується на 3%, порівняно із середнім. Тому, можемо припустити, що дубові ліси Передкарпаття не зазнавали такого вирубування, як на інших рівнинних територіях.

Зважаючи на частку пилку дуба у СПС рівнинних територій заходу України протягом цілого голоцену, можна дійти висновку, що ця порода була більше поширена на Малому Поліссі та Поділлі.

Отже, вирішуючи питання впливу зміни клімату на природні біосистеми будь-якого рівня організації на сучасному етапі антропогенезу неможливо обмежитися лише вивченням кліматичних змін, необхідно враховувати комплекс значущих факторів, таких, як, наприклад, зміни у

кількості промислових викидів, демографічні та економічні зміни у регіоні, зміни у землекористуванні тощо.

З метою прогнозування змін стану біосистем варто враховувати доступні ретроспективні дані, такі, як палеопалінологічні дослідження змін рослинного покриву протягом голоцену під впливом кліматичних змін і, в останні періоди, антропогенного фактору.

На основі комплексного флороісторичного та палеопалінологічного аналізу показана значна залежність оселищного різноманіття фагетального комплексу в рівнинних умовах України від дії кліматичних чинників і, дещо менша, – від антропогенних. При цьому, на сучасне поширення дубових лісів на цій території мав вплив, переважно, антропогенний фактор, оскільки дуб масово вирубували заради цінної для будівництва деревини.

5.2. КОНЦЕПЦІЯ ДОМІНАНТНИХ ТИПІВ ОСЕЛИЩ ЯК ІНСТРУМЕНТ ОПТИМІЗАЦІЇ ПІДХОДІВ ДО ЗБЕРЕЖЕННЯ РЕГІОНАЛЬНОЇ САМОБУТНОСТІ БІОТИЧНОГО Й ЛАНДШАФТНОГО РІЗНОМАНІТТЯ

Сучасні еволюційні процеси біоти неодмінно відбуваються у мінливих умовах навколишнього середовища під впливом абіотичних і біотичних екологічних факторів, у т.ч. й антропогенних (антропічних), які на межі тисячоліть стали однією з головних причин порушення стійкості та стабільності біосфери. Людська діяльність планетарного масштабу є одним з чинників, що призводить до кліматичних змін глобального характеру, передовсім, до глобального потепління та пов'язаного з ним порушення функціонування природних екосистем, які зазнають негативних трансформаційних змін або деградації (Стратегія ..., 2001).

Наприкінці ХХ ст. були зафіксовані істотні кліматичні зміни, показники яких, на думку багатьох дослідників, виходять за межі природних циклічних коливань. В останні десятиліття на фоні середньорічних температурних показників дедалі вагомішим стає загальний тренд до векторного спрямування кліматичних змін, що отримав назву «глобального потепління» (global warming). Проблеми глобальних кліматичних змін та їх впливу на біоту привертають щораз більшу увагу й набувають пріоритетного значення особливо в дослідженнях автотрофного блоку екосистем. Фітобіота є чутливим індикатором реакції природних екосистем на кліматичні зміни, що проявляється на різних рівнях її організації (Кобів, 2009; Шубер, 2014; Кліматогенні..., 2016).

Головними характеристиками клімату, які мають найбільше значення для забезпечення існування рослинного покриву, є

температурний режим і кількість опадів. За даними сучасних кліматологічних досліджень (Hanssen-Bauer, Nordli, 1998; Böhm et al., 2001; Jones, Osborn, Briffa, 2001), у різних регіонах Європи протягом останніх 100 років середня температура повітря зросла на 0,4-1,5 °С, причому тенденція до потепління є найвиразнішою в горах (Böhm et al., 2001; Paul et al., 2007; Lenoir et al., 2008). Зокрема, у Карпатах (Бескиди) середня температура повітря за останні 50 років зросла на 0,5-1,2 °С (Шубер, 2009; Каталог..., 2012), Передкарпатті – на 1,0 °С (Антонов, 2002), Закарпатті – на 1,2-1,6 °С (Molnár, Izsák, 2011). Це стосується не лише середньої температури повітря (зокрема, протягом вегетаційного сезону), а й температури ґрунту на його поверхні й на глибині 10 см, а також тривалості існування снігового покриву, що впливає на проростання насіння, ріст і розвиток рослин, а відтак і всього автотрофного блоку екосистем. На відміну від температурного режиму, характер зміни опадів не так чітко виражений. Упродовж останніх 50 років ХХ століття зафіксовано як підвищення кількості опадів, так і їх зменшення (Антонов, 2002). Проте в останні десятиріччя спостерігається деяка тенденція до збільшення кількості опадів у Високогірно-Полонинській області Українських Карпат у басейні р. Прут (Шубер, Березяк, 2012). У підсумку ці автори наголошують, що “збільшення кількості опадів понад кліматичну норму ... може стати причиною активізації зсувів, бокової ерозії, паводків і селів”, що загалом матиме негативний вплив на природні екосистеми Карпат.

Новітня парадигма збереження біорізноманіття базується на оселищній концепції, яка в останні роки активно впроваджується в Україні. Слід зазначити, що кліматичні фактори є одним з ключових чинників, які визначають особливості розподілу оселищ і різноманіття їх типів. Значна кількість раритетних оселищ за європейською класифікацією NATURA-2000, а також Резолюцією №4 Постійного комітету Бернської конвенції, що відповідають класифікації EUNIS, зосереджена в Українських Карпатах, зокрема, в межах природно-заповідного фонду (Каталог..., 2012). Відповідні типи оселищ відомі також на території природоохоронних об'єктів Волино-Поділля та Західного Полісся (Данилик та ін., 2013).

Разом з цим, загальне різноманіття типів оселищ є досить великим. Наприклад, лише для НПП “Сколівські Бескиди” відомо 63 типи оселищ, з них понад 20 – раритетні (Кагало, Воронцов, Андреева, 2016). Відповідно, охоплення комплексними дослідженнями усієї різноманітності оселищ є проблематичним. Однак, відомо, що лише певні типи оселищ відіграють визначальну роль у визначенні регіональної самобутності фіто- й зообіоти. Таким оселищам характерні певні особливості, зумовлені геоморфогенезом та флороценогенезом, а, подекуди, й зоогенезом,

певного регіону. Такі типи оселищ запропоновано вважати домінантними (або ключовими). При цьому, домінантність у цьому випадку визначається не площею, яку займає певний тип оселища, а його роллю у формуванні самобутності біорізноманіття регіону та його відмінностей від суміжних територій. Тобто, мова йде про функціональну домінантність оселища.

Наприклад, для Північно-Західного Поділля до таких оселищ можна зарахувати різні типи оселищ букових лісів, карбонатних боліт та екстразональних лучних степів. Натомість на Західному Поліссі, попри інші типи, до домінантних можуть бути зараховані оселища болотних екосистем різних типів тощо.

Перебування оселищ в умовах заповідного режиму дещо нівелює інші опосередковані впливи, а тому вони краще відображатимуть реакцію впливу на них кліматичних змін. Разом з цим, на нашу думку, оптимальнішими від інших, будуть болотні типи оселищ, які активніше реагують на зміни кліматичних параметрів гідротермічного режиму, а також оселища лучних степів та деякі типи оселищ субальпійського та альпійського поясів.

Теоретичною основою нового підходу має бути концепція рослинного покриву як інтегральної форми структурно-функціональної організації фітобіоти в його двох проявах: якісному – флористичному й кількісному – фітоценотичному. Базовою категорією такої концепції є поняття фітосистеми як реально існуючого безрозмірного, відносно дискретного структурно-функціонального елемента рослинного покриву, яким є особини, популяції, ценози, ектопологічні флорокомплекси, флори тощо (парадигма системної фітосозології). На підставі цього можна стверджувати, що популяція є базовим структурно-функціональним елементом рослинного покриву. Взаємодія популяцій різних організмів з навколишнім середовищем та іншими популяціями призводить до формування структурно-функціональних елементів інших рівнів: угруповань, фітоценозів, ектопологічних флорокомплексів, флор тощо (Кагало, 2003).

Таким чином, на підставі сказаного можна вичленувати базові об'єкти охорони біорізноманітності фітобіоти (рис. 5.1):

- на флористичному рівні: популяція — ектопічний (ектопологічний) флорокомплекс — флора;
- на ценотичному рівні: популяція — угруповання (фітоценоз) — тип рослинності.

Оскільки рослинний покрив є складною багаторівневою системою, його структурно-функціональну організацію можна відображати не лише через закономірності організації реальних елементів (популяцій, ценозів, ектопологічних флорокомплексів, флор тощо), але й за допомогою

аналізу формальних структур: парціальних флор, ценофлор, флороценотичних комплексів тощо.



Рис.5.1. Структурно-функціональні рівні організації рослинного покриву, і, відповідно, базові об'єкти системної фітосозології

У контексті такої концепції біорізноманіття розглядається як прояв усіх форм варіабельності живих систем. Відповідно, це флористичне й фітоценотичне різноманіття, різноманіття конкретних (місцевих) і ценопопуляцій, їх диференціація за структурно-функціональними параметрами й стратегією в залежності від умов існування (популяційна різноманітність), різноманітність окремих систематичних і функціональних груп тваринних організмів як важливіших консортів тощо. Головною є ідея аналізу й созологічної оцінки автоінтеграції живого в антропогенно змінене середовище й пошук шляхів збереження біорізноманітності в умовах антропогенно перетвореного середовища (ландшафту).

Созологічна (природоохоронна) категоризація раритетних типів оселищ потребує використання цілісної системи критеріїв. Ці критерії повинні максимально достовірно (точно) відображати фактичну ступінь загрози оселищу. Вони також повинні бути достатньо адаптованими (пристосованими) до відображення як якісних, так і кількісних тенденцій розвитку, змін чи трансформації окремих типів оселищ (Blab, Riecken, Ssymank, 1995). Нажаль, досі єдиної думки щодо вирішення цих завдань у науковців Європи немає. Існує низка підходів, що тою чи іншою мірою задовольняють визначеним критеріям (Essl et al., 2002 a, b; <http://www.bfn.de>; та ін.).

5.3. МЕТОДИ МОНІТОРИНГУ ТА ОЦІНКИ ЗМІН ВИДОВОГО СКЛАДУ Й ТИПОЛОГІЧНОЇ СТРУКТУРИ ЕКОТОПОЛОГІЧНИХ ФЛОРОКОМПЛЕКСІВ У ДОМІНІНТНИХ ТИПАХ ОСЕЛИЩ МОДЕЛЬНИХ ТЕРИТОРІЙ ЗАХІДНОГО ПОЛІССЯ, ВОЛИНО-ПОДІЛЛЯ ТА КАРПАТ В КОНТЕКСТІ ЇХ ПРИСТОСУВАННЯ ДО ЗМІН КЛІМАТИЧНИХ УМОВ

Будь-які форми трансформації рослинного покриву за безпосереднього або опосередкованого антропогенного впливу та кліматичних змін є складними процесами, що можуть бути охарактеризовані низкою параметрів, а їх перебіг визначається багатьма факторами. Тому вивчення цих процесів потребує комплексного підходу із застосуванням різних методів. Разом із цим, на рівні моніторингових спостережень завжди існує потреба мінімізації об'єктів досліджень й аналізованих параметрів з метою оптимізації процесу довготривалого спостереження. Це зумовлює потребу пошуку інтегральних параметрів об'єкта досліджень, які б давали змогу оцінити його загальний стан і тенденції трансформації, бодай на рівні експертних оцінок.

До таких належать параметри фітосистем, які є відображенням функціональної взаємодії фітобіоти з факторами середовища, а також фітосистем та їх компонентів між собою. Це, перш за все, закономірності флороекоотопологічної структури фітобіоти регіону, структура популяцій індикаторних і раритетних видів та її динаміка й, відповідно, структура оселищного різноманіття території, зумовлена її ландшафтним різноманіттям.

Загальний видовий склад флори достатньо великої території є досить консервативним і слабо реагує на трансформацію умов середовища, принаймні у масштабах часу, достатньо відчутних для відомих методів дослідження. Як показали дослідження, найбільш інформативним інтегральним параметром динамічних тенденцій регіональної флори є структурні зв'язки між притаманними їй екоотопологічними флорокомплексами. Ці комплекси можуть розглядатися як формальні системні елементи, взаємозв'язки між якими відображають закономірності структурно-функціональної організації фітобіоти регіону в процесі її адаптації до екоотопічної диференціації ландшафтів. Конкретним проявом їх реакції на зміну екологічних умов середовища є зміна складу, структури і зв'язків між флороценотичними комплексами, що формуються в певних елементарних ектопах (типах оселищ).

Виділено п'ять важливіших критеріїв оцінки стану, перспектив формування й розвитку біотичних систем різного рівня організації (популяцій рослин і тварин, флорокомплексів, регіональних флор, типів

рослинності, угруповань рослинних і тваринних (як важливіших консортів в аспекті оцінки їхньої функціональної ролі в екосистемі) організмів тощо:

- критерій адекватності або біотичної відповідності – передбачає оцінку ступеня відповідності видового складу, синтаксономічної структури та інших структурно-функціональних параметрів вторинної біотичної системи до відповідних параметрів системи-попередника;
- критерій стабільності – наскільки вторинна система є стабільною в системі процесів природної трансформації й розвитку біоти, наскільки вона “вписується” в наявну систему біорізноманіття регіону й адекватно взаємодіє з іншими її компонентами;
- критерій функціональності – наскільки вторинна система є самодостатньою й спроможна до самовідтворення без додаткового впливу людини;
- критерій повноти відтворення біорізноманітності й регіональної ландшафтно-ї відповідності – передбачає оцінку значущості вторинної біосистеми у збереженні актуальної біорізноманітності регіону й відповідність її ландшафтній структурі регіону;
- критерій еволюційності – наскільки вторинна біотична система спроможна забезпечити подальшу еволюцію елементів біоти й ландшафтів, яке місце й роль вона може відігравати загалом в подальших еволюційних процесах.

Об’єктами досліджень обрано раритетні болотні типи оселищ у межах об’єктів природно-заповідного фонду західних регіонів України (Карпати, Волино-Поділля та Західне Полісся). До таких типів оселищ належать:

- АКТИВНІ ВЕРХОВІ БОЛОТА (Natura 2000: 7110* Active raised bogs) (Карпатський НПП, Рівненський ПЗ, Черемський ПЗ);
- ДЕГРАДОВАНІ ВЕРХОВІ БОЛОТА (ЗДАТНІ ДО ПРИРОДНОГО ВІДНОВЛЕННЯ) (Natura 2000: 7120* Degraded raised bogs (still capable of natural regeneration) (Карпатський БЗ, Карпатський НПП);
- ДЕПРЕСІЇ З РИНХОСПОРОЮ БІЛОЮ (*RYNCHOSPORA ALBA*) НА ТОРФ’ЯНИХ СУБСТРАТАХ (Natura 2000: 7150 Depressions on peat substrates of the *Rynchosporion*) (НПП “Синевір”, Рівненський ПЗ);
- КАРБОНАТНІ НИЗИННІ БОЛОТА З *CLADIUM MARISCUS* ТА З ВИДАМИ *CARICION DAVALLIANAE* (Natura 2000: 7210) (НПП “Північне Поділля”, НПП “Дермансько-Острозький”);
- БОЛОТА НА ЛУЖНИХ СУБСТРАТАХ (КАРБОНАТНІ БОЛОТА) (Natura 2000: 7230 Alkaline fens) (Карпатський БЗ, Верховинський НПП).

Для досягнення мети проведені комплексні еколого-ценотичні дослідження із застосуванням методологічних підходів еколого-флористичної школи Браун-Бланке, фітоіндикаційні дослідження за Елленбергом. Раритетний компонент флори встановлений за міжнародними та національними списками видів, а фітоценозів – за “Зеленою книгою України” (2009). Для ризиків втрати типів оселищ використана розроблена європейськими колегами і апробована авторами (Кіш та ін., 2012) методика класифікації ризиків втрат типів оселищ та їх категоризації (Кліматогенні..., 2016).

Упровадження оселищної концепції збереження біорізноманітності в Україні супроводжується дослідженням передовсім рідкісних типів оселищ, які знаходяться під загрозою зникнення, тобто включені у відповідні переліки раритетних типів оселищ за європейськими класифікаціями EUNIS та NATURA-2000 (Кіш та ін., 2006; Дідух, 2011; Каталог..., 2012; Данилик та ін., 2013; Борсукевич та ін., 2019). Серед таких оселищ на особливу увагу заслуговують болотні типи оселищ, зокрема, такий тип оселища як “Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae*”. Цей тип оселища відзначається низкою рідкісних і зникаючих видів рослин, що включені до Червоної книги України (2009) та регіональних списків видів, які підлягають охороні в територіально-адміністративних областях України. Разом з цим такі оселища представлені в Українських Карпатах, Волино-Поділлі та Західному Поліссі на територіях об’єктів ПЗФ. Слід також зазначити, що болотні екосистеми є достатньо чутливими індикаторами на кліматичні зміни в контексті глобального потепління, ендегенних процесів і антропогенних чинників.

В Українських Карпатах (Закарпатська обл.), цей тип оселища (“Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae*”) був досліджений на території двох місцезнаходжень: урочище Примаратик полонина Рогнеска (Чорногора) та урочище Гереджівка смт Ясіня (Горгани). Обидва вони дещо подібні за еколого-фітоценотичними параметрами (представлені угрупованнями союзу *Caricion davallianae*), проте мають багато відмінностей, зокрема, чітко різняться висотним градієнтом, ступенем антропогенного навантаження тощо. Спільною рисою є наявність в обох оселищах рідкісного в Карпатах виду – *Carex davalliana* Sm., який, проте, проявляє себе по-різному в кожному з них.

В ур. Гереджівка, з колись домінантного виду, осока Девелла стала субдомінантом в однойменній асоціації (Зиман, 1964; Життєздатність..., 2009). Сприяла цьому низка факторів, зокрема, ендегенного характеру – ценотична активність видів конкурентів, антропогенна трансформація – дренавання заболоченої луки з метою покращення сінокоосу та, очевидно,

кліматичні зміни – загальне підвищення температурного балансу з одночасним зменшенням кількості опадів та зміщення їх розподілу за місяцями (Канарський, 2016). В ур. Примаратик *C. davalliana* з колись значної участі в ценозі перейшла на позиції асектатора, тобто пригнічується більш агресивними видами в цьому оселищі. Тобто, з підвищенням висотного градієнта відчутність негативних наслідків дії комплексу факторів на типові гігрофільні види цього типу оселища, у тому числі кліматичних змін, імовірно збільшується. Відповідний тренд зафіксований не тільки в гірських типах цього оселища, а й рівнинних.

На території Волино-Поділля (Львівська обл.), зокрема, Малого Полісся заказник “Волицький” (с. Хлівчани), тип оселища (“Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae*”) займає значну площу. Проте, упродовж останніх років зафіксоване значне підсушення окремих частин цього карбонатного болота, а колись відкриті ділянки активно заселяють деревно-чагарникові види. У східній його частині підступає дедалі зімкнутіший сосновий (*Pinus sylvestris* L.) ліс, а в центральній частині значно побільшало куртин верби сірої (*Salix cinerea* L.), натомість рідкісна на Малому Поліссі *S. lapponum* L. трапляється поодинокі, а *Carex dioica* L. стала дуже рідкісною в колись типових еколого-ценотичних умовах існування. Стійкішим до кліматичних змін виявився *Schoenus ferrugineus* L., який майже повністю замінив *C. davalliana*. Посилення впливу дисбалансу температури та опадів, матиме дедалі зростаючий негативний вплив, передовсім, на стенотопні болотні види рослин, а в подальшому й на структуру цього оселища загалом.

Цікавим, на нашу думку, є цей тип оселища на території Шацького НПП (Західне Полісся, Волинська обл.) на північному березі озера Світязь, де він представлений характерним видом – *Cladium mariscus* (L.) Pohl. Від часу його виявлення пройшло менше 30 років, проте агресивність цього третинного релікту під впливом сприятливих екологічних чинників очевидна. Поступово з окремих куртин цей геофіт став домінантом і сформував однойменну асоціацію, хоча й з низкою характерних видів інших класів болотної рослинності, а представники водного типу рослинності за відсутності в останні роки мілководдя цілковито зникли (*Aldrovanda vesiculosa* L., *Potamogeton gramineus* L. тощо). Водночас виявлено морфологічну мінливість (можливо випадкову) *C. mariscus* на рівні габітусу рослини. Була знайдена особина, яка складалася з кількох мономерів генеративних пагонів, тобто на стеблі центрального генеративного пагону містилося кілька бічних генеративних пагонів. Це можна пояснити, зокрема, й вірогідним проявом генетичної “пам’яті” виду, адже загальний еволюційний тренд родини осокових базується на значній регресії морфологічних ознак. Можна припустити

також, що така морфологічна відміна від типової форми утворилася внаслідок комплексної дії факторів кліматичного характеру.

Таким чином на прикладі гідрофільного типу оселища (“Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae*”), у різних географічних регіонах, встановлено різноманітні наслідки та потенційні тренди змін параметрів рідкісних видів рослин в умовах кліматичних змін, ендегенних процесів і антропогенних чинників.

5.4. ОБГРУНТУВАННЯ ПРИНЦИПІВ АКТИВНОГО ПРИРОДООХОРОННОГО (СОЗОЛОГІЧНОГО) МЕНЕДЖМЕНТУ ДОМІНАНТНИХ ТИПІВ ОСЕЛИЩ З МЕТОЮ ЗБЕРЕЖЕННЯ РЕГІОНАЛЬНОЇ САМОБУТНОСТІ ПРИРОДНОГО ФІТОРІЗНОМАНІТТЯ *

Збереження регіональної самобутності біорізноманіття в сучасних умовах середовища є завданням природоохоронних територій. Але діяльність поліфункціональних природоохоронних територій, перш за все – національних природних парків і біосферних заповідників (резерватів), передбачає реалізацію декількох, іноді взаємовиключних, завдань. Зокрема, низки функцій, що стосуються збереження біотичної й ландшафтної різноманітності, а також великого обсягу завдань, спрямованих на реалізацію рекреаційної, дидактичної, наукової та інших функцій.

Як свідчить аналіз світового досвіду, найефективніше реалізація цих завдань, їх узгодження та уникнення суперечливих і конфліктних ситуацій здійснюється в рамках комплексного плану управління територією та ресурсами природоохоронного об’єкта (менеджмент-план природоохоронної території, *land and resource management plan*).

Разом з цим, незважаючи на наявність у нашій країні значного числа національних природних парків і біосферних заповідників, реально функціонуючий менеджмент-план має лише заповідник “Дунайські плавні”, тоді як інші об’єкти будують свою діяльність на підставі проектів влаштування територій, які затверджені установою, якій підпорядкований об’єкт, і, здебільшого, не передбачають усього обсягу питань, які виникають в ході діяльності території.

Оскільки такий стан речей не сприяє оптимізації діяльності природоохоронних територій, зокрема, реалізації ними природоконсервуючої функції в умовах впливу екзогенних та ендегенних чинників, вважаємо за доцільне, на підставі узагальнення світового досвіду побудови менеджмент-планів, проаналізувати основні положення

* У написанні розділу взяла участь Н.М. Сичак

щодо його структури й функціонального навантаження, як певного методичного шаблону для наступних практичних опрацювань конкретних менеджмент-планів реальних природоохоронних територій. Звичайно, запропонована структура є лише загальною схемою і має бути ретельно конкретизована відносно об'єкта, для якого обґрунтовується менеджмент-план.

Обов'язковими складовими плану є система моніторингу й оцінки як процесів, що відбуваються в природних екосистемах, так і людської діяльності та її впливу на природні комплекси. Особливо важливою комплексністю є у випадку необхідності врахування впливу на екосистеми кліматичних змін, які можуть певною мірою нівелюватися різними формами антропогенної діяльності. Така система моніторингу є необхідною умовою забезпечення зворотного зв'язку між об'єктами природоохоронної території (природними та антропогенними) та керуючими структурами. Вона забезпечує громадськості, керівні установи й служби, інші зацікавлені організації та партнерів природоохоронної території інформацією щодо реалізації програмних завдань. Процес оцінки забезпечує зворотній зв'язок між ними, який сприяє врегулюванню й узгодженню дій, планів та бюджетів зацікавлених сторін. Як правило, реалізуються три рівні моніторингу в рамках менеджмент-плану:

моніторинг виконання планових завдань, що передбачає аналіз виконання розроблених планів, проектів, дій тощо у відповідності з планом розвитку території;

моніторинг ефективності виконання проектів і планів у зв'язку з програмними завданнями природоохоронної території;

моніторинг дієвості застосованих форм керування, що передбачає відповідь на питання, чи немає інших, ефективніших способів розв'язання поставлених перед природоохоронною територією завдань.

Реалізація моніторингу й оцінки дій в рамках менеджмент-плану природоохоронної території передбачає чіткий поділ функцій між партнерами з реалізації програмних завдань об'єкта. Причому вирішальна роль в реалізації програмних завдань належить керівництву природоохоронної території. Вищим по відношенню до природоохоронної установи керівним структурам надається функція контролю за ефективністю й дієвістю системи заходів, планованих партнерами з використання й збереження природоохоронної території.

Важливе значення в системі моніторингу має визначення розділів програми (плану), базових питань моніторингу (об'єктів) та пріоритетів. Як один з прикладів визначення програми й базових питань одного з розділів менеджмент-плану наводимо схему системи заходів щодо формування системи стеження й оцінки стану біорізноманітності на природоохоронній території (рис. 5.2.).

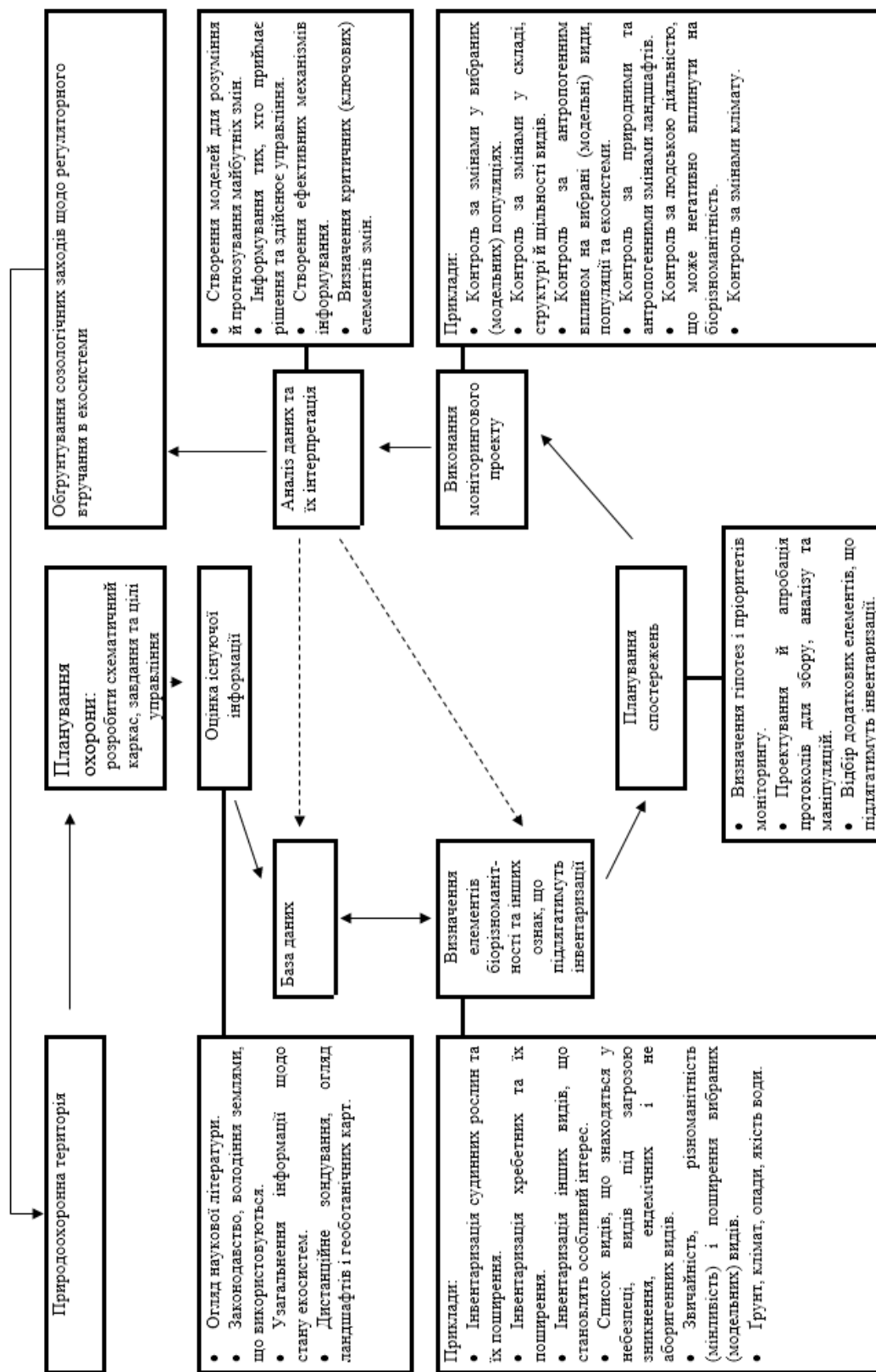


Рис. 5.2. Послідовність заходів щодо формування інформаційної основи й системи моніторингу біорізноманітності на природоохоронних територіях (на основі F. Dallmeier, 1996 зі змінами й доповненнями (Кагало, 2008))

Пріоритети моніторингу стану природоохоронної території (як стосовно природних комплексів, так і антропогенних об'єктів) мають визначатися з урахуванням таких критеріїв:

ступеня впевненості в гарантованому успіху реалізованого заходу чи дії;

ступеня рівності умов отримання як негативного, так і позитивного результату;

ймовірності сторонніх впливів, негативний ефект яких буде вищий за результати втручання в природне середовище;

обсягів очікуваних результатів втручання щодо реалізації планів і дій керування природними комплексами, як з точки зору біорізноманітності, так і з точки зору громадськості й соціальних аспектів;

ступеня важливості проблеми (наскільки вона є “ключовою”) і спроможності опосередковано розв'язувати, або створювати, інші проблеми й питання;

співвідношення легкості й вартості отримання очікуваних результатів з огляду на можливість пошуку інших шляхів реалізації намічених планів і дій.

Важливим є визначення масштабу оцінок планованих дій і заходів як у межах природоохоронної території, так і регіону, особливо коли мова йде про прикордонні зони, коли наслідки керівного втручання у функціонування природних комплексів можуть мати наслідки, що виходять за межі держави.

Періодичність моніторингу, його методичні засади й конкретні методи визначаються на підставі загальних концептуальних положень Національної програми екологічного моніторингу та її складових, щодо стану довкілля, біорізноманітності тощо з урахуванням загальноєвропейських підходів до оцінки стану довкілля й біорізноманітності з огляду на формування національної екомережі як складової частини Паневропейської екомережі.

Наведені нижче дослідження проведені для гігрофільних та ксеро-мезофільних екосистем території НПП “Північне Поділля” за умов антропогенного впливу та кліматичних змін. Для флори Вороняків нами виділено 11 екотопічних комплексів макрорівня, найбільш розвинені з яких представлені у регіоні 6 екотопокомплексами мезорівня і, відповідно, загальна структура фітонаселення охоплює 30 екотопічних комплексів мікрорівня.

Зв'язки між екотопічними комплексами високих топічних рівнів є досить інертними показниками динаміки їх структури, оскільки на регіональному рівні видовий склад комплексів лишається стабільним навіть за умови досить інтенсивного антропогенного впливу, а тим більше впливу кліматичних змін. Наприклад, структурні зв'язки за останні 7 років

змінилися лише стосовно гігрофільних екотопічних комплексів унаслідок осушення більшості ставів регіону й зміни гідрорежиму в прибережно-водних екотопах.

Розв'язання цієї проблеми полягає у переході до аналізу динаміки структурних зв'язків реальних флороценотичних комплексів, що формуються видами певних екотопічних комплексів у конкретних умовах існування (локалітетах, що відповідають певному типу оселища). Це можливе в межах моніторингових полігонів, закладених на найбільш цікавих з фітосозологічної точки зору територіях.

У ході проведення досліджень у Вороняках закладено 4 моніторингових полігони. Три з них призначені для стеження за динамікою лучно-степових, степових і лісових комплексів у різних формах їх взаємозв'язку в умовах різноманітних варіантів антропогенного навантаження. Вони розташовані, відповідно, на Лисій горі поблизу с. Червоне (Золочівський р-н Львівської обл.) – площа 10 га; на Білій горі біля с. Підлисса (Золочівський р-н Львівської обл.) – площа близько 80 га; на г. Свята й Висока біля сс. Білий Камінь та Жуличі (Золочівський р-н Львівської обл.) – сумарна площа 5 га. Четвертий полігон призначений для стеження за динамікою унікальних заплавних болотних і болотно-чагарникових комплексів в процесі їх трансформації під впливом зміни гідрологічного режиму території, що зумовлена осушувальною меліорацією та іншими формами антропогенного освоєння території, а також посилюється в останні роки через зміни в кількості опадів. Закладений він у верхів'ях р. Західний Буг у межах болотного масиву між селами Колтів, Кругів та Верхобуж (Золочівський р-н Львівської обл.) – площа 6,0 га.

Динаміку флороекотопічних комплексів запlavно-долинних елементів ландшафту вивчали на прикладі полігону у верхів'ях р. Західний Буг, на ділянці Колтівської улоговини, яка зберегла найбільш стабільний режим надлишкового зволоження. Це сприяло збереженню фрагментів унікальних угруповань та популяцій цілої низки раритетних видів, у тому числі включених до Червоної книги України. Тут наявні репрезентативні фрагменти екотопічного флорокомплексу середньоевропейських карбонатних боліт (*Calcipaludophytum*) – оселища 7210 Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davalliana* й 7230 Лужні низинні болота. Це специфічні за флористичним складом та ценотичною структурою реліктові угруповання з домінуванням *Cladium mariscus*, *Carex davalliana*, *Schoenus ferrugineus*, а також їх похідних, що сформувалися внаслідок зміни гідрорежиму території: торфові луки з *Deschampsia cespitosa*, *Molinia caerulea*, *Carex nigra*, *C. flava*, болотно-чагарникові формації з домінуванням *Salix* sp.sp. та *Betula humilis*, інвазійні лісові угруповання з домінуванням *Betula*

pubescens, а також ліси формації *Alneta glutinosae*.

Загалом полігон охоплює 4 типи екотопічних комплексів мікрорівня, які, відповідно до тенденцій розвитку в умовах зміни гідрорежиму, формують низку флороценотичних комплексів. У межах єдиного постмеліоративного сукцесійного ряду вони розбиті нами на 6 підрядів або варіантів сукцесії. Формування кожного з варіантів зумовлене особливостями мезоекотопу й має тимчасовий характер, оскільки, унаслідок розвитку сукцесії, спостерігається конвергенція флороценотичних комплексів у напрямку флороекотопічного комплексу прихованогігромезофільних сосново-дубових лісів (*Metahygroquercetalophytum*) першої надзаплавної тераси, які формуються на супіщаних алювіальних субстратах. Формування угруповань, які відповідають флороценокомплексам цього типу екотопічного комплексу флори можливе на завершальних етапах сукцесії внаслідок “спрацювання” органічної речовини високомінералізованих торфів, які характерні для цих екосистем.

Коефіцієнти ступеня подібності видового складу виділених комплексів та зв'язки між ними відображають тенденції і напрямки змін, які відбуваються у досліджуваній фітосистемі. Обраховані для певного року – ці коефіцієнти можуть слугувати вихідними параметрами для оцінки подальших змін екосистем. Слід відзначити, що параметри видового складу флороценотичних комплексів на рівні елементарних виділів, зафіксованих на полігоні, виявилися досить чутливими до зміни умов екотопу. Так, відображені кореляційні зв'язки, обраховані для цих угруповань станом на 1988 рік, коли проводилися розвідувальні геоботанічні спостереження. Нині, хоча не спостерігається зміни структури зв'язків, простежується чітка зміна коефіцієнтів подібності, яка свідчить про прогресуючу трансформацію болотних угруповань у лучні та лісові. Ураховуючи, що ця тенденція притаманна заплавним фітосистемам регіону взагалі (Жижин, Кагало, 1989), отримані для полігону дані можуть бути екстрапольовані на фітосистеми такого типу в межах усього північно-західного Поділля.

Як приклад моніторингових досліджень зміни параметрів структурної організації фітосистем **вододільно-грядових** елементів ландшафту нами розглядається полігон на г. Свята біля с. Жуличі Золочівського р-ну Львівської обл. У межах цього полігону досліджували зміни флористичного складу екотопічних комплексів нано- та мікротопічного рівня у резерватогенних сукцесійних рядах угруповань класів *Festuco-Brometea* та *Quercu-Fagetum* (відповідно, домінантні типи оселищ 6210 Напівприродні лучні степи, остепнені луки й чагарникові зарості на вапнякових субстратах (*Festuco-Brometalia*) та 9130 Букові ліси *Asperulo-Fagetum* (крім цього, можливо, 9150 Середньоевропейські букові ліси *Cephalanthero-Fagion* на вапняках). Аналізовані сукцесії зумовлені, з

одного боку, припиненням розорювання стрімких схилів і демуатацією на них лучно-степових угруповань, чому сприяють загальні тренди кліматичних змін останніх років, а з другого, створенням культур сосни на місці корінних лучно-степових угруповань з наступним введенням заповідного режиму, що стимулює експансію видів неморального комплексу. Такий тип сукцесій є характерним для регіону й має важливе як негативне, так і позитивне екологічне значення.

Аналіз отриманих даних свідчить, що в межах аналізованого полігону відбувається інтенсивна демуатація перелогів. Протягом 10 років відбулося істотне зближення за видовим складом нанотопічних комплексів деградованих мікрофацій з аналогічними комплексами непорушених лучно-степових виділів. Разом з цим, спостерігається виразна експансія елементів комплексів неморальнолісового флороценотипу на ділянки, де лучно-степові фітосистеми порушені внаслідок створення лісових культур.

Загалом, аналізована взаємодія трьох форм антропогенного впливу (заповідання, припинення оранки, лісові культури), що є характерною нині для регіону та кліматичних змін, призводить до розвитку взаємно конкурентних відносин між лучно-степовими та фагетальними флороценотипами, а відповідно й флороекотопічними комплексами, які їм відповідають, на всіх рівнях їх структурної організації. Лімітаційним фактором стійкості лучно-степових комплексів є достатньо висока інсольованість, тому створення культур і, відповідно, часткове затінення, сприяє проникненню деревних та чагарникових видів та експансії фагетальної світи загалом.

Значно повільніше проникнення до складу трансформованих степових комплексів видів фагетальної світи, порівняно з процесом демуатації лучних степів, пояснюється певними екологічними обмеженнями, що зумовлені специфікою екотопу. Хоча види, які формують флористичне ядро фагетального комплексу відзначаються достатньо широкою амплітудою екологічної толерантності, однак поширення важливіших з них, зокрема едифікаторів та субедифікаторів, крім температурного та гідрорежимів екотопу, обмежується показниками потужності ґрунтового горизонту з певними фізико-хімічними властивостями. Достатньо стабільні угруповання фагетальної світи формуються лише за наявності ґрунтового горизонту потужністю не менше 40 см.

Дослідження структури й динаміки основних домінантів та едифікаторів угруповань **лучно-степового** комплексу та **лісових** фітосистем перехідного типу, що відповідають різним етапам сукцесій (Жижин, Кагало, 1989; Жижин и др., 1989; Жижин, Кагало, Шеляг-Сосонко, 1990; Кагало, 1990; Кагало и др., 1991; Кагало, 2002, 2003;

Кагало, Царик, Дорошенко, 2007 та ін.) свідчить, що в умовах природного розвитку сукцесій можлива динамічна рівновага між лісовими та лучно-степовими флороекотопічними комплексами. Однак, антропогенна діяльність, яка зумовлює докорінну зміну параметрів екотопу (лісові культури), призводить до розвитку умов, сприятливих для експансії видів фагетальної світи. За таких умов власне спостерігаємо явище, коли антропогенна діяльність нівелює сприятливий вплив кліматичних змін для демутації лучно-степової рослинності й формування відповідних типів оселищ.

Таким чином, параметри екотопічної структури регіональної флори й флороценотичної диференціації окремих її екотопологічних підрозділів, які відповідають домінантним типам оселищ, а також їх динамічні тенденції, які піддаються аналізу із застосуванням елементарних методів непараметричної статистики, можуть слугувати зручними інтегральними показниками антропогенних тенденцій фітосистем у межах певного регіону в умовах заповідання та антропогенного впливу. Крім цього, дослідження видового складу флороценотичних комплексів певних територій і регіонів сприяє виявленню реального видового складу регіональних флор та їх хорологічних закономірностей, що є необхідним для забезпечення інформаційної основи комплексного моніторингу біотичної різноманітності фітобіоти.

Зміни гідрорежиму внаслідок осушувальної меліорації та будівництва водозаборів підземних вод у заплавно-долинних елементах ландшафту призводять до поступової дигресії гігрофільних комплексів. Сучасні зміни режиму опадів, що пов'язані, очевидно, з кліматичними змінами, також цьому сприяють. Зменшуються популяції найбільш характерних для них видів, значна їх частина стає рідкісними й перебуває у загрозовому стані. Відповідно змінюються ценотичні позиції провідних домінантів рослинних угруповань (види роду *Carex* тощо). Комплекси гігрофітона та палюдофітона заміщуються комплексами лучних і лучно-рудеральних типів. У процесі поступової мезофітизації екотопу створюються умови, сприятливі для розвитку елементів чагарникових комплексів які є передумовою експансії видів-сільвантів. Загалом, за умови відсутності антропогенної деградації, сукцесія триває у напрямку формування угруповань різного типу неморально-лісових комплексів.

Для фітосистем вододільно-грядових елементів ландшафту найважливіші форми антропогенного впливу мають дещо складнішу результуючу дію. З одного боку, припинення розорювання та пасовищного використання стрімких схилів сприяє інтенсивній демутації угруповань, що відповідають комплексам пратостепофітона, спеофітона тощо. З другого, – створення екологічно необґрунтованих лісових культур з наступним заповідним режимом сприяє експансії видів

неморальнолісових комплексів і поступовій деградації популяцій ксеротермофільних видів.

Таким чином, подальша дія названих вище антропогенних та природних чинників буде призводити до поступової деградації гігрофільних і термофільних флороекотопічних комплексів і відповідних типів домінантних оселищ, експансії лісових видів неморальнолісового флороценотипу й відповідної зміни видового складу регіональної флори та всіх її структурних параметрів. Однак, слід зауважити, що другий процес не зумовить збільшення площ домінантного типу оселища 9130 Букові ліси *Asperulo-Fagetum*, оскільки екологічні умови цьому не відповідають. Наслідком такої трансформації буде певне зменшення, з одного боку, популяційно-біотичного й таксономічного різноманіття флори регіону загалом, а з другого, – зменшення гетерогенності синтаксономічної структури рослинного покриву й, відповідно, оселищного різноманіття, що відобразиться не лише на фіто- але й зообіоті регіону. Певні наслідки цього процесу спостерігаються вже зараз (катастрофічна деградація видового складу гідрофітона), а його істотний вплив на структурні параметри елементарної флори Вороняків, ураховуючи часові рамки проведених досліджень, можна очікувати у найближчі 10-15 років. Реальним чином запобігти цьому процесові можна лише у спосіб формування репрезентативної мережі природно-заповідних територій з комбінованим режимом. Цілком очевидною є необхідність поєднання, з одного боку, абсолютного заповідання об'єктів, що зберегли свою природну структурно-функціональну організацію, а з другого, – штучного сприяння реставрації екологічних режимів та функціонування фітосистем, спонтанне відтворення яких неможливе. Здійснення відповідної низки заходів можливе в національному природному парку “Північне Поділля”.

Як вже зазначалося, серед домінантних типів оселищ Західного Полісся та Волино-Поділля на особливу увагу заслуговують болотні типи оселищ, оскільки болотні екосистеми є достатньо чутливими індикаторами на кліматичні зміни в контексті глобального потепління, ендегенних процесів і антропогенних чинників. Цей тип оселища відзначається низкою рідкісних і зникаючих видів рослин, що включені до Червоної книги України (2009) та регіональних списків видів, що підлягають охороні в територіально-адміністративних областях України.

Аналогічні Північному Поділлю закономірності динаміки болотних екосистем виявлені й на території Західного Полісся. Так, наші дослідження були зосереджені в межах об'єктів ПЗФ цього регіону (Шацький НПП, НПП Прип'ять-Стохід, ПЗ Черемський, Рівненський ПЗ, НПП Дермансько-Острозький). Оселища сфагнових кислих боліт характерні переважно для об'єктів ПЗФ Західного Полісся, а карбонатних низинних боліт – для

Волино-Поділля, що відзначалося й вище. Загалом встановлено, що загальним для усіх типів болотних оселищ у системі менеджменту є підтримання належного гідрологічного режиму, причому в дуже вузькій амплітуді коливань рівня ґрунтових вод, особливо для карбонатних боліт. Також визначено спеціальні для кожного типу оселищ принципи активного природоохоронного менеджменту з метою збереження регіонального природного фіторізноманіття. Нижче наводимо досліджені типи оселищ.

7. Верхові болота, трясовини та низинні болота

71. Сфагнові кислі болота

7110 Активні верхові (оліготрофні) болота

Синтаксономія: *Sphagnion medii* Kästner et Flössner 1933.

Структура: Оселища представлені оліготрофними болотами, які місцями займають великі площі з чітко вираженими межами поширення болотної рослинності. Угруповання, що їх формують, переважно двоярусні. У першому ярусі переважає чагарничково-осоково-трав'яний покрив, представлений *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Empetrum nigrum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium uliginosum*, *Drosera rotundifolia*, *Eriophorum vaginatum*. У другому ярусі домінують сфагнові мохи – *Sphagnum fallax*, *S. fuscum*, *S. magellanicum*, *S. rubellum*, *Polytrichum strictum*.

Екологічна характеристика. Оліготрофні верхові болота та високогірні торфовища, які формуються на вододілах та у депресіях рельєфу (льодовикових котлах, моренах, западинах тощо) на кислих (рН 3,5-4,5) ґрунтах із застійним зволоженням та низькою трофністю в умовах атмосферно-ґрунтового живлення (Chytrý, Kučera, Kočí, 2001; Rastlinné spoločenstvá, 2001; Katalóg biotopov, 2002; Vegetace, 2011; Біотопи, 2011; Національний каталог, 2018).

Загрози. Осушення та освоєння боліт і прилеглих територій, зниження рівня ґрунтових вод та обводнення, видобуток торфу, пожежі у посушливий період, заліснення.

Менеджмент. Підтримання належного гідрологічного режиму територій, запобігання порушенню цілісності угруповань та поширенню деревних і чагарникових видів широкої екологічної амплітуди, заборона вилучення торфу.

7120 Деградовані верхові (оліготрофні) болота, що здатні до природного відновлення

Синтаксономія. *Sphagnion medii* Kästner et Flössner 1933:

Структура. Оселища представлені олігомезотрофними та мезотрофними болотами, що сформувалися на більш-менш вирівняних схилах або на терасах долин річок. Оселища займають невеликі площі з

чітко вираженими межами поширення болотної рослинності. Угрупування, що їх формують переважно двоярусні: у першому ярусі переважає чагарничково-осоково-трав'яний покрив, у другому – сфагнові мохи. Порівняно з попереднім оселищем, видовий склад збіднений.

Екологічна характеристика. Сформоване на торфових, торф'янисто- та торфово-глейових ґрунтах. За умови змін гідрологічного режиму процеси торфонагромадження змінюються інтенсивною гуміфікацією органогенної товщі. Таким чином, у торфово-глейових ґрунтах утворюються гумусово-аккумулятивні горизонти потужністю до 80 см (Chytrý, Kučera, Kočí, 2001; Rastlinné spoločenstvá, 2001; Katalóg biotopov, 2002; Vegetace, 2011; Біотопи, 2011; Національний каталог, 2018).

Загрози. Найбільше потерпає від змін гідрологічного режиму (осушення), зниження рівня ґрунтових вод внаслідок видобування торфу, чи викопування меліоративних каналів. Такі дії можуть привести до незворотних змін і так уже деградованих верхових боліт.

Менеджмент. Обмеження впливу будь-яких чинників, що призводять до подальшої деградації боліт – видобування торфу, збору лікарської сировини та ягід у великих масштабах; загачування меліоративних каналів для підвищення рівня ґрунтових вод.

7140 Перехідні трясовини та сплавини

Синтаксономія. *Sphagno-Caricion canescentis* Passarge (1964) 1978.

Структура: До оселища належать мезотрофні ділянки боліт. Зазвичай вони займають малу площу, однак в північній частині басейну їх площі збільшуються. Угрупування низькорослі, маловидові, зі значним проєктивним покриттям. Зазвичай формується два яруси. Перший ярус представлений *Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *C. echinata*, *Agrostis canina*. У другому зазвичай домінують мохи – *Sphagnum cuspidatum*, *S. fallax* та *S. palustre*. Для угруповань характерна незначна участь *Salix rosmarinifolia*, *S. aurita*, *S. lapponum*, *Betula pubescens*.

Екологічна характеристика. Мезоевтрофні і мезотрофні осоково-сфагнові болота на кислих (рН 4,5-5,5), добре зволжених і бідних субстратах; плави льодовикових озер; зниження на торф'янистих луках (Chytrý, Kučera, Kočí, 2001; Rastlinné spoločenstvá, 2001; Katalóg biotopov, 2002; Vegetace, 2011; Біотопи, 2011; Національний каталог, 2018).

Загрози. Осушення та освоєння боліт і прилеглих територій, зниження рівня ґрунтових вод, зміна гідрологічного режиму торфовищ.

Менеджмент. Підтримання належного гідрологічного режиму територій, запобігання порушенню цілісності угруповань, заборона меліоративних робіт на торфовищах та прилеглих територіях.

7150 Западини на торф'яних субстратах з *Rhynchosporion*

Синтаксономія. *Rhynchosporion albae* Koch 1926

Структура. До оселища належать особливо рідкісні в Центральній Європі прибережні ділянки оліго-мезотрофних водойм з океанічним угрупованням союзу *Rhynchosporion albae*, що знаходяться на східній межі поширення, тому його неможливо відновити у разі втрати. Вони займають малу площу. Угруповання низькорослі, маловидові, з незначним проективним покриттям (до 60%). Зазвичай сформовані два яруси. Наводний (наземний) – представлений *Utricularia minor* та мохами. У надземному ярусі домінує *Rhynchosporion albae*, або *Juncus bulbosus*. У складі угруповання виявлено кілька рідкісних океанічних видів, які також знаходяться у регіоні досліджень на східній межі поширення (*Hydrocotyle vulgaris*, *Juncus bulbosus*).

Екологічна характеристика. Угруповання цього типу є піонерними і формуються здебільшого на піщовому, рідше слабо торф'яному субстраті в ґрунтових депресіях (часто поміж піщовими дюнами). Субстрат переважно добре зволожений протягом року (пересихає лише наприкінці літа, або не пересихає зовсім), дуже бідний на мінеральні сполуки та гумус. Витримує тимчасовий антропогенний вплив (Паритетні фітоценози, 1998; Chytrý, Kučera, Kočí, 2001; Rastlinné spoločenstvá, 2001; Katalóg biotopov, 2002; Червона книга, 2009; Vegetace, 2011; Біотопи, 2011; Національний каталог, 2018).

Загрози. Природна сукцесія, заліснення, видобуток піску, осушення внаслідок викопування меліоративних каналів, евтрофізація внаслідок змиву органічних добрив з навколишніх сільськогосподарських угідь.

Менеджмент. Відновлення угруповань шляхом повторних механічних втручань (знищення деревних видів, створення порушених відкритих місць, придатних для проходження первинних сукцесійних стадій), підтримання рівня ґрунтових вод.

72. Карбонатні низинні болота (фени)

7210 Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae*

Синтаксономія. *Caricion davallianae*

Структура. Цей тип оселища представлений у заплавах долинах річок. Оселища займають невеликі площі з чітким домінуванням *Cladium mariscus* і високотравних осок або злаків. *Cladium mariscus* утворює перший ярус високого та густого травостою з участю *Phragmites australis*, *Cirsium rivulare*, *Cirsium palustre*. На менш обводнених ділянках субдомінантом є *Schoenus ferrugineus*, який утворює другий ярус. Флористичний склад угруповання відзначається низкою рідкісних видів, наприклад, *Carex davalliana*, *Pinguicula vulgaris*, *Swertia perennis*,

Epipactis palustris тощо. Часто трапляються *Moliniaceae rulea*, *Potentilla erecta*, *Galium palustre*.

Екологічна характеристика. Сформоване на карбонатних болотах в обводнених заплавах невеликих річок і реліктових долинах. Шар торфу неглибокий (1-2 м), торф драговинний, рН 6-7. Ценози іноді формуються на антропогенно порушених локалітетах, зокрема, на оголеному субстраті внаслідок добування торфу, будівництва дамб, чи доріг (Раритетні фітоценози, 1998; Chytrý, Kučera, Kočí, 2001; Rastlinné spoločenstvá, 2001; Борсукевич, 2008; Vegetace, 2011; Біотопи, 2011; Національний каталог, 2018).

Загрози. Найбільше потерпає від змін гідрологічного режиму (осушення), евтрофізації. Може зникнути також у ході природних сукцесійних процесів внаслідок заростання і формування деревного ярусу.

Менеджмент. Підтримання відповідного рівня ґрунтових вод, викошування раз у кілька років, знищення (вирубубування, викорчовування) дерев.

7230 Лужні низинні болота

Синтаксономія. *Caricion davallianae* Klika 1934; *Sphagno warnstorffiani-Tomenthyrnion* Dahl 1957:

Структура. Відзначається високим ступенем фіторізноманітності раритетних видів. Угрупування, що формують цей тип оселища, переважно триярусні: у першому ярусі зі значним проективним покриттям переважають трав'яні види (пухівки, злаки), у другому – домінує *Carex davalliana*, у третьому – моховий покрив.

Екологічна характеристика. Оселища сформовані на торфовищах і ґрунтах з великим вмістом карбонатів. Це переважно мезо- або евмезотрофні болота зі значним ґрунтовим живленням, високим рівнем ґрунтових вод, частим витокм джерел (Chytrý, Kučera, Kočí, 2001; Rastlinné spoločenstvá, 2001; Katalóg biotopov, 2002; Vegetace, 2011; Біотопи, 2011; Національний каталог, 2018).

Загрози: Найбільше потерпає від змін гідрологічного режиму (осушення), зниження рівня ґрунтових вод з подальшою мінералізацією субстрату, заліснення, евтрофізації (внаслідок використання добрив на прилеглих сільськогосподарських угіддях), а також пасквальних навантажень.

Менеджмент. Щорічне викошування наприкінці літа, знищення (вирубубування, викорчовування дерев), загачування меліоративних каналів.

Зважаючи на необхідність забезпечення універсального, методологічно сучасного, способу накопичення та аналізу інформації для

цілей моніторингу й, відповідно, менеджменту домінантних типів оселищ, як і біорізноманіття загалом, особливого значення набувають комплексні бази даних щодо біорізноманіття. В рамках зазначеної теми були використані матеріали в рамках співпраці в межах української науково-дослідної платформи щодо біорізноманіття (UkrBIN) як інтегрованих бази даних, аналітично-експертної системи та відкритої системи накопичення інформації, що сприяє покращенню рівня пізнання просторової диференціації фіто- та зообіоти України та її окремих регіонів. Особливо важливе значення, на нашу думку, ця система має власне для вивчення та експертної оцінки динамічних трендів адвентивної складової біоти завдяки оперативності накопичення інформації та великому охопленні території.

Сучасні стандарти досліджень в екології та біорізноманіття зумовлюють необхідність аналізу Big Data, моделювання поширення видів та моделювання екологічних ніш. Крім цього, останніми роками, стандартом дослідження стає STEM (spatio-temporal exploratory model). Усі ці типи аналізу базуються на PAM (presence-absence matrix), де елементарною одиницею розрахунку є унікальна комбінація SPT (species/place/time) або SPTA (species/place/time/abundance). GIS-основою аналізу є grid cells у різних масштабах (Сичак, 2019). Ці підходи реалізовані в системі UkrBIN, що дає змогу використовувати актуальну інформацію щодо поширення та статусу видів фіто- й зообіоти.

РОЗДІЛ 6.

КЛІМАТОГЕННА ТРАНСФОРМАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ І УГРУПОВАНЬ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Метою досліджень є визначення популяційних маркерів пристосування фітосистем до змін умов середовища, популяційно-індикаційного моніторингу змін фітосистем ценотичного рівня організації та флороценокомплексів, розкриття механізмів впливу кліматичних змін на структуру популяцій, угруповань і динаміку популяційних ареалів видів у високогір'ї Українських Карпат.

6.1. РЕАКЦІЯ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ НА КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ

Кліматичні зміни, відзначені упродовж останніх десятиліть, стосуються насамперед поступового підвищення температури повітря і ґрунту, зокрема у високогір'ї. Тому особливо чутливими до цих змін є холодолюбні види рослин, які трапляються лише (або здебільшого) у високогір'ї. Згідно зі зведеннями, що містять індикаційні шкали екологічних потреб видів (Landolt, 1977; Zarzycki, 2002; Ellenberg, 2010), найбільш холодолюбними є такі представники флори Українських Карпат: *Achillea oxyloba* (DC.) Sch. Bip. subsp. *schurii* (Sch. Bip.) Heimerl, *Agrostis alpina* Scop., *A. rupestris* All., *Alchemilla flabellata* Buser, *Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff & Fingerh., *Arabidopsis neglecta* (Schult.) O'Kane & Al-Shehbaz (= *Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hayek), *Callianthemum coriandrifolium* Rchb., *Campanula alpina* Jacq., *Carex atrata* L. subsp. *aterrima* (Hoppe) Čelak., *C. bicolor* All., *C. curvula* All., *C. fuliginosa* Schkuhr, *C. lachenalii* Schkuhr, *C. rupestris* All., *Cerastium cerastoides* (L.) Britton, *C. lanatum* Lam., *Crepis jacquinii* Tausch, *Cystopteris alpina* (Lam.) Desv., *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Draba aizoides* L., *D. siliquosa* M. Bieb., *Dryas octopetala* L., *Epilobium anagallidifolium* Lam., *Erigeron alpinus* L., *Festuca airoides* Lam., *F. picta* Schult., *F. versicolor* Tausch, *Gentiana nivalis* L., *G. punctata* L., *Geum montanum* L., *Gnaphalium supinum* L., *Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz & Thell., *Hieracium alpinum* L., *H. atratum* agg., *Juncus trifidus* L., *J. triglumis* L., *Juniperus communis* L. subsp. *alpina* Čelak., *Leontodon pseudotaraxaci* Schur, *Leucopoa carpatica* (F. Dietr.) H. Scholz (= *Festuca carpatica* (F. Dietr.)), *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Linum extraaxillare* Kit., *Lloydia serotina* (L.) Rchb., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Luzula alpinopilosa* (Chaix) Breistr., *L. spicata* (L.) DC., *Minuartia verna* subsp. *gerardii* (Willd.) Fenzl (incl. *M. pauciflora* (Kit. ex Kanitz) Dvořáková), *Myosotis alpestris* F. W. Schmidt, *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Oxyria digyna* (L.) Hill,

Pedicularis oederi Vahl, *P. verticillata* L., *Pinguicula alpina* L., *Plantago atrata* Hoppe, *Poa granitica* Braun-Blanq. (incl. *P. deylii* Chrtek & V. Jirásek), *Polygonum viviparum* L., *Primula halleri* J. F. Gmel., *P. minima* L., *Pulsatilla alpina* (L.) Delarbre, *Ranunculus pseudomontanus* Schur, *R. thora* L., *Rhodiola rosea* L., *Salix alpina* Scop., *S. bicolor* Willd., *S. herbacea* L., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Saxifraga adscendens* L., *S. aizoides* L., *S. androsacea* L., *S. bryoides* L., *S. carpatica* Sternb., *S. oppositifolia* L., *Sedum alpestre* Vill., *S. atratum* L., *Sempervivum montanum* L., *Senecio carpathicus* Herbach, *Taraxacum alpinum* Hegetschw., *Trifolium badium* Schreb., *Veronica alpina* L., *V. aphylla* L., *V. bellidioides* L. Переважна більшість цих видів є рідкісними, а чимало з них внесено до “Червоної книги України” (2009).

Можна виділити декілька функціональних груп рідкісних високогірних видів, що мають спільні еколого-ценотичні потреби і поведінкову реакцію щодо кліматичних змін та приурочені до певних типів оселищ. Вони трапляються у таких типах оселищ: 1) привершинних і прихребтових ділянках, 2) місцях тривалого залягання снігу, 3) крутих дрібнокам’янистих післяснігових осипищах, 3) високогірних наскельних оселищах, 4) гігрофітних (перезволожених) ділянках – (болотних, приджерельних, приструмкових), 5) високотравних і високозлакових угрупованнях, 6) дрібнозлакових альпійських луках (Kobiv, 2018).

Найбільш загроженими виявилися спеціалізовані кріофільні види (*Agrostis rupestris*, *Carex curvula*, *Dryas octopetala*, *Gentiana nivalis*, *Luzula spicata*, *Oreochloa disticha*, *Saxifraga bryoides*, *Veronica aphylla*, *V. bellidioides*), приурочені до найвищих, а отже найхолодніших привершинних і прихребтових ділянок, незахищених від впливу вітру й екстремальних температур, що становлять мікрорефугіуми, де збереглися згадані види, зосереджені здебільшого у трьох флористичних районах – Чорногорі, Свидовці і Мармароських горах, де виразно представлений альпійський пояс. На цих ділянках не нагромаджується сніг, що спричиняє суворі температурні умови, які витримують лише найбільш пристосовані види. Рослинність таких ділянок, що належить до порядку *Caricetalia curvulae*, дуже розріджена (проективне покриття становить 10-30%). На відміну від інших типів оселищ, прихребтові біотопи є відносно стійкими до проникнення експансивних видів, тому скорочення площі незарослих ділянок тут майже не спостерігається. Отже, регресування кріофільних видів у цих оселищах спричинене більшою мірою безпосереднім впливом потепління, аніж несприятливими змінами фітоценотичних умов. Згідно з екологічними шкалами Елленберга (Ellenberg et al., 1992; Zarzycki et al., 2002), це найбільш холодолюбні представники карпатської флори, тому в Українських Карпатах трапляються на нижній межі свого висотного поширення у Центральній Європі. Унаслідок кліматогенних змін їхні карпатські оселища опиняються поза рамками екологічної амплітуди

відповідних видів. Таким чином, для цих спеціалізованих кріофільних рослин не залишається ділянок, придатних для існування, які вони могли б заселяти при висхідному зміщенні нижньої межі висотної амплітуди їхнього трапляння. Згадані кріофільні види, для яких температурний оптимум відповідає вищим гіпсометричним рівням, улітку досягають межі своєї екологічної амплітуди внаслідок кліматогенного зростання максимальних температур, які відіграють роль лімітаційного чинника. Як стверджував Е. Даль (Dahl, 1998), саме максимальна літня температура обумовлює поширення холодолюбних видів на відступальній (тобто, нижній) межі їхнього розповсюдження. Деякі з видів цієї групи (*Agrostis rupestris*, *Saxifraga oppositifolia*) уже вимерли в Українських Карпатах, що підтверджено при обстеженні їхніх колишніх оселищ (Кобів, 2009; Kobiv, 2017). Натомість, інші види (*Luzula spicata*, *Oreochloa disticha*, *Saxifraga adscendens*, *Veronica bellidioides*) перебувають на межі зникнення. Наприклад, при обстеженні восьми засвідчених давніми гербарними й літературними джерелами локалітетів *Luzula spicata*, приурочених до найвищих прихребтових ділянок у Чорногорі, Мармароських і Чивчинських горах, у 2017 р. вдалося підтвердити його наявність лише в одному оселищі на г. Піп Іван Чорногірський на висоті 1990 м н.р.м. (рис. 6.1). Виявлено тільки 6 генеративних особин, а найбільша дернина

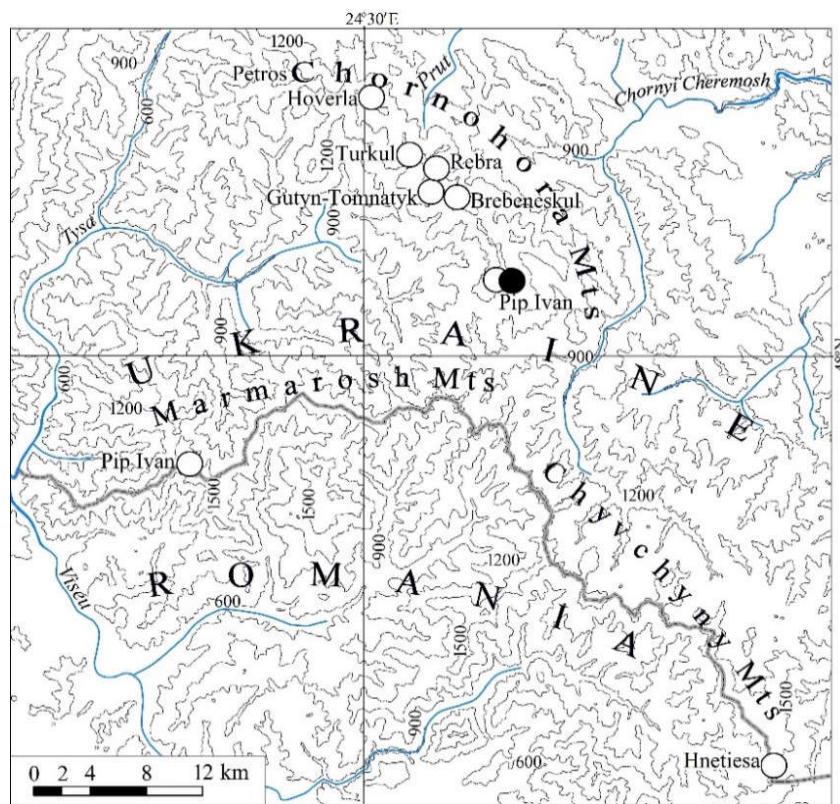


Рис. 6.1. Поширення *Luzula spicata* в Українських Карпатах: ● – наявний локалітет; ○ – вимерлі локалітети

займала площу лише 15 см². Чисельність і площа (10 м²) популяції є критично малими, а її виживання у середньотерміновій перспективі проблематичне (Kobiv et al., 2017). Прикметно, що ця знахідка виду, задокументована гербарним зразком KW 001002884, є єдиною за післявоєнний період. Як впливає з продромусів рослинності деяких країн Карпатського регіону (Moravec, 1995; Matuszkiewicz, 2002), *L. spicata* часто трапляється сукупно з іншими виразно кріофільними високогірними видами – *Agrostis rupestris* і *Oreochloa disticha*, вимирання чи регресування яких було відзначене нещодавно (Кияк, 2013; Kobiv, 2017), що теж можна пояснити несприятливими кліматогенними чинниками.

Унаслідок потепління у Карпатах зменшується тривалість снігового покриву (Балабух, Лук'янець, 2015; Місу, 2009), а отже скорочуються площі ділянок тривалого залягання снігу у високогірних улоговинах, що є оселищами хіонофільних видів (зокрема, *Cerastium cerastoides*, *Gnaphalium supinum*, *Salix herbacea*, *Saxifraga carpatica*, *Veronica alpina*). Рослинність тут представлена угрупованнями *Salicetum herbaceae*, *Polytrichetum sexangularis*, *Polytricho-Poetum deylii*, *Luzuletum alpinopilosae* із класу *Salicetea herbaceae*. Хіонофільні види особливо вразливі до кліматичних змін на нижній межі свого поширення, про що свідчить регресування популяцій двох їх рідкісних представників, внесених до “Червоної книги України” (2009) – *Saxifraga carpatica* і *Veronica alpina* – в оселищі, розташованому на відносно невисокому гіпсометричному рівні (1565 м н.р.м.) на Свидовці. Виявлено їхню негативну динаміку, що зокрема стосується щільності генеративних особин (рис. 6.2).

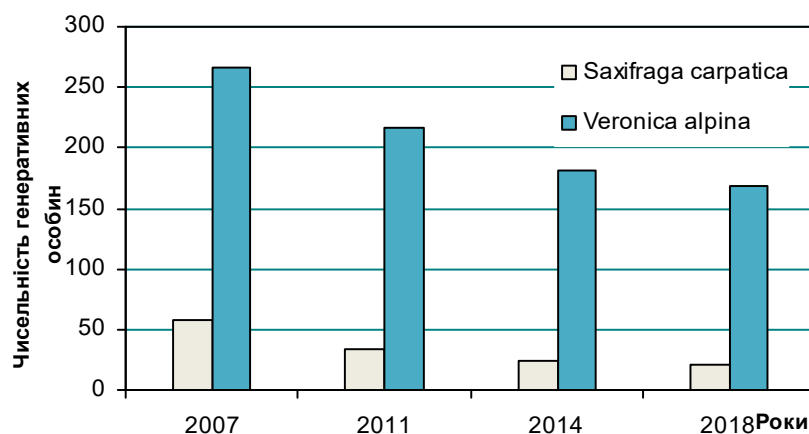


Рис. 6.2. Динаміка чисельності популяцій *Saxifraga carpatica* і *Veronica alpina* у хіонофільному оселищі у Ворожеському льодовиковому карі на Свидовці (1565 м н.р.м.)

Це пов'язане з поступовим скороченням площі мохових куртин, до яких приурочені згадані види (див. вкладку рис. 6.3), які зазнають витіснення більш конкурентоспроможними рослинами, наприклад: *Poa*

deyllii, *Festuca picta*, *Luzula alpinopilosa*, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.

Схильність до регресування виявляють також рідкісні високогірні види-гляреофіти, приурочені до оголених ділянок на крутих дрібнокам'янистих післяснігових осипищах (наприклад, *Arabidopsis neglecta*, *Biscutella laevigata*, *Leontodon pseudotaraxaci*, *Oxyria digyna*, *Rumex scutatus* L., *Saxifraga oppositifolia*, *Trifolium badium*. Ці ділянки, рослинність яких представлена союзом *Androsacion alpinae* (клас *Thlaspietea rotundifolii*), сформувалися завдяки ерозії, викликаній сповзанням снігових надувів. Гляреофітам властива стенотопність і пристосування підземних органів до нестабільного субстрату. Кліматогенне зменшення снігового покриву призводить до послаблення ерозії, а відтак до поступового заростання оголених осипищ трав'яною та чагарничковою рослинністю, що витісняє згадані вище низькоконкурентні гляреофіти (Kobiv, 2018). Рисунок 6.4 демонструє регресування малої субпопуляції *Rumex scutatus* на Свидовці унаслідок заростання кам'янистого осипища, що слугує її оселищем.

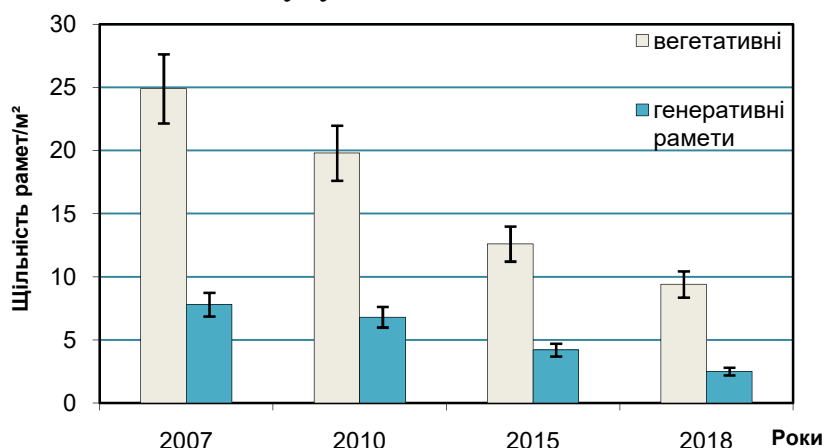


Рис. 6.4. Динаміка субпопуляції *Rumex scutatus* на крутому дрібнокам'янистому післясніговому осипищі у Ворожеському льодовиковому карі на Свидовці (1540 м н.р.м.)

Подібного кліматогенного заростання зазнають також високогірні наскельні оселища рідкісних петрофітів, як от: *Achillea oxyloba* subsp. *schurii*, *Antennaria carpatica*, *Carex rupestris*, *Draba siliquosa*, *Erigeron alpinus*, *E. atticus* Vill., *Hedysarum hedysaroides*, *Lloydia serotina*, *Minuartia pauciflora*, *Primula halleri*, *P. minima*, *Saussurea alpina*, *Noccaea dacica* (Heuff.) F.K.Mey (= *Thlaspi dacicum* Heuff.). Вони належать до наскельних угруповань, приурочених до слабкозарослих відслонень, де представлено союз *Cystopteridion* (клас *Asplenieta trichomanis*), або до задернованих ділянок – союз *Festuco-saxatilis-Seslerion bielzii* (клас *Elyno-Seslerieta*). Крім демураційного постантропогенного чинника, пов'язаного з занедбанням випасання, такі сукцесії мають виразну кліматогенну

складову, яка сприяє висхідному заселенню альпійських оселищ термофільнішими видами, більш властивими субальпійській зоні. Йдеться про щільнодернинні злаки (насамперед *Deschampsia cespitosa*), чагарнички (*Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.) і чагарники (*Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Salix* spp.), які інтенсивно витісняють zagrożені низькорослі альпійські трав'яні види.

Регресування високогірних петрофітів засвідчено на прикладі малої субпопуляції рідкісного карпатського ендеміка *Minuartia pauciflora* на Свидовці. Упродовж 11-річного періоду спостережень чисельність його генеративних особин скоротилася у 3,2 рази (рис. 6.5) і досягла критично низького для подальшого виживання рівня.

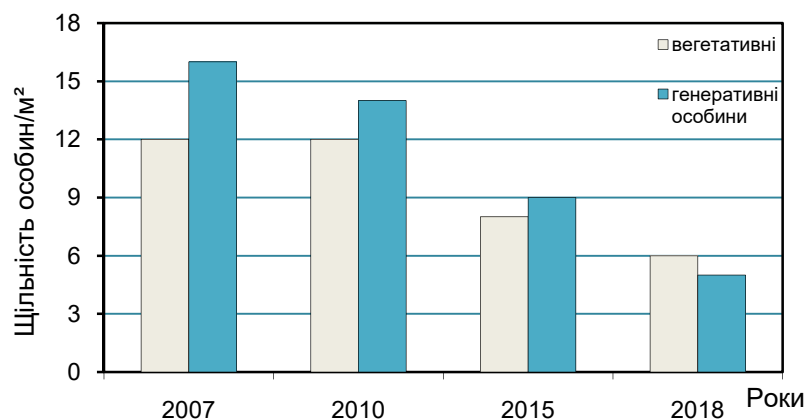


Рис. 6.5. Динаміка чисельності малої субпопуляції *Minuartia pauciflora* у наскельному оселищі на г. Котел на Свидовці (1750 м н.р.м)

Перевірка оселищ високогірних петрофітних видів, задокументованих літературними і гербарними даними, виявила вимирання низки їхніх популяцій, а саме: *Hedysarum hedysaroides* (г. Шпиці у Чорногорі); *Carex rupestris* (г. Смотрич у Чорногорі, г. Жид-Магура на Боржаві); *Draba siliquosa* (г. Пожижевська у Чорногорі); *Erigeron alpinus* (г. Драгобрат на Свидовці); *Erigeron atticus* (г. Данцир у Чорногорі) (Kobiv, 2008; Кобів, 2009; Kobiv 2017).

Інша група вразливих до кліматичних змін високогірних рідкісних видів – це гігрофіти, приурочені до боліт, приджерельних та приструмкових ділянок (*Carex bicolor*, *Pedicularis oederi*, *P. verticillata*, *Saxifraga aizoides*, *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Fuss.) Simonk.). Рослинність їхніх приджерельних оселищ належить до класу *Montio-Cardaminetea*, натомість болотних локалітетів – до союзів *Magnocaricion elatae* (клас *Phragmito-Magnocaricetea*) і *Caricion nigrae* (клас *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*). Унаслідок тенденції до зменшення опадів у літній період і підвищення температури (Балабук, Лук'янець, 2015), а отже посилення евапотранспірації, деякі з їхніх оселищ зазнають

пересихання, що негативно позначається на популяціях згаданих гігрофітів.

Зокрема, упродовж 19-річного моніторингу популяції *Swertia perennis* subsp. *alpestris* на карбонатному болоті на південному схилі г. Петрос у Чорногорі (1550 м н.р.м.) відзначено зменшення щільності проростків у 6,0 разів, а генеративних рамет – у 6,6 разів (рис. 6.6).

Цілком протилежну динаміку демонструють рідкісні таксони, що входять до складу високотравних і високозлакових угруповань із класу *Mulgedio-Aconitetea*, а саме: *Achillea lingulata* Waldst. & Kit, *Aconitum moldavicum* Hacq. subsp. *hosteanum* (Schur) Graebn. & P. Graebn., *Bupleurum longifolium* L., *Campanula serrata* (Schult.) Hendrych, *Centaurea kotschyana* Heuff., *Delphinium elatum* L. subsp. *nacladense* (Zapał.) Holub, *Dianthus superbus* L. subsp. *alpestris* Čelak. (= *D. speciosus* Rchb.), *Gentiana punctata*, *Heracleum carpathicum* Porcius, *Heracleum sphondylium* L. subsp. *transsilvanicum* (Schur) Brummitt (= *H. palmatum* Baumg.), *Leucopoa carpathica*, *Pedicularis hacquetii* Graf. Про це свідчить спостереження за високочисельною популяцією *Gentiana punctata* на г. Драбини у Чорногорі. За період спостережень (2007-2020 рр.) щільність генеративних рамет у ній зросла понад утричі (рис. 6.7). Відзначене останнім часом поширення конкурентноздатних високотравних і високозлакових видів у високогір'ї є наслідком як демутаційних (відновлення первинної рослинності після припинення випасання), так і кліматогенних змін, що уможливлюють посилення життєвості цих видів на вищих висотних рівнях і розселення в альпійських оселищах (Kobiv, 2017; Czortek, 2018).

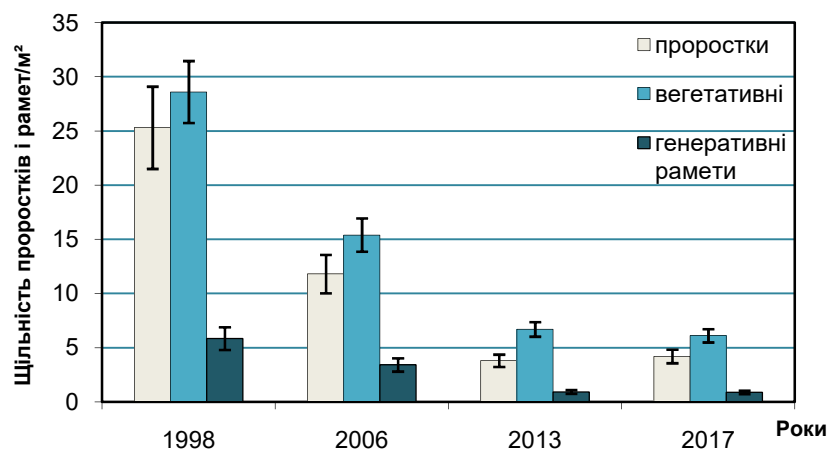


Рис. 6.6. Динаміка щільності популяції *Swertia perennis* subsp. *alpestris* на карбонатному болоті на південному схилі г. Петрос у Чорногорі (1550 м н.р.м.)

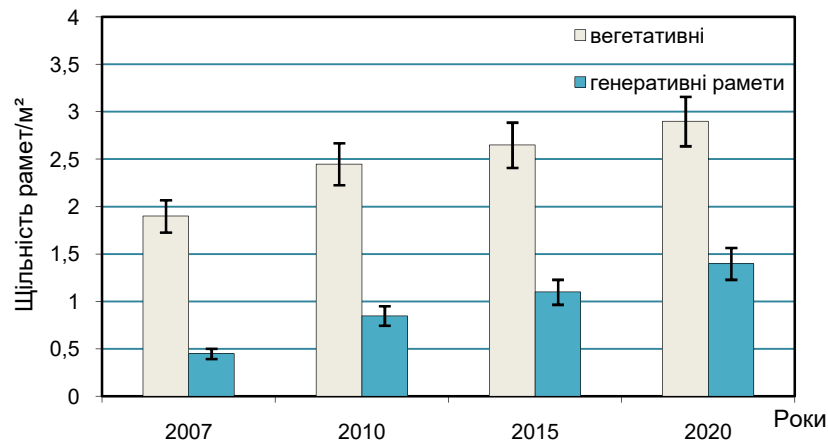


Рис. 6.7. Динаміка щільності популяції високотравного виду *Gentiana punctata* на г. Драбини у Чорногорі (1730 м н.р.м.)

Прогресивну динаміку виявляють також деякі рідкісні високогірні види, приурочені до дрібнотравових альпійських лук, що сформувалися на відносно пологих схилах. Це стосується, зокрема, *Callianthemum coriandrifolium* і *Senecio carpathicus*, які, незважаючи на свій низькорослий габітус, не потребують прогалин у рослинному покриві для ефективного самовідновлення своїх популяцій і є конкурентоспроможними навіть серед досить щільно задернованих низькотравових угруповань, що здебільшого належать до союзу *Festuco saxatilis-Seslerion bielzii* (клас *Elyno-Seslerietea*). Наприклад, 10-річне стеження за популяцією *Senecio carpathicus* на південно-західному схилі г. Ребра у Чорногорі виявило збільшення щільності вегетативних особин цього виду в 1,3 рази і генеративних особин – в 1,5 разів (рис. 6.8). Натомість, інші високогірні рідкісні види, що тяж

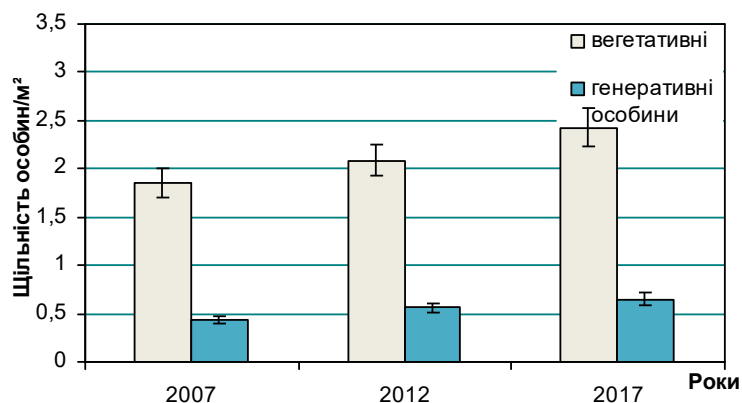


Рис. 6.8. Динаміка популяції високогірного виду *Senecio carpathicus* у дрібнотравовому альпійському оселищі на південно-західному схилі г. Ребра у Чорногорі (1900 м н.р.м.)

трапляються у дрібнотравових альпійських угрупованнях, як-от *Polygonum viviparum* і *Saxifraga adscendens*, упродовж останніх років демонструють протилежну динаміку. Їхня найвища щільність

спостерігається на ділянках з розрідженим рослинним покривом, а самовідновлення популяцій найефективніше відбувається на незарослих локусах. Так, моніторинг популяції модельного високогірного виду *Polygonum viviparum* на східному схилі г. Туркул у Чорногорі (1900 м н.р.м.) засвідчив її поступове регресування унаслідок ущільнення задерніння у ході сукцесії (рис. 6.9).

Існування локусів з нещільною рослинністю чи оголених ділянок є критичним чинником, що лімітує самовідновлення популяцій багатьох високогірних холодолюбних видів (наприклад, *Cerastium cerastoides*, *Saxifraga carpatica*, *Veronica alpina*, *V. bellidioides*). Наявність таких локусів і динаміка їхньої площі можна вважати маркерами життєздатності і стійкості популяцій цих видів.

Досліджені об'єкти можуть слугувати індикаційними видами, що характеризують реакцію високогірної біоти на зміни кліматичних параметрів у їхніх оселищах. Інтенсивність цієї реакції свідчить про глибину еколого-ценотичних перетворень в оселищах та їхню потенційну придатність для подальшого виживання представників високогірної флори.

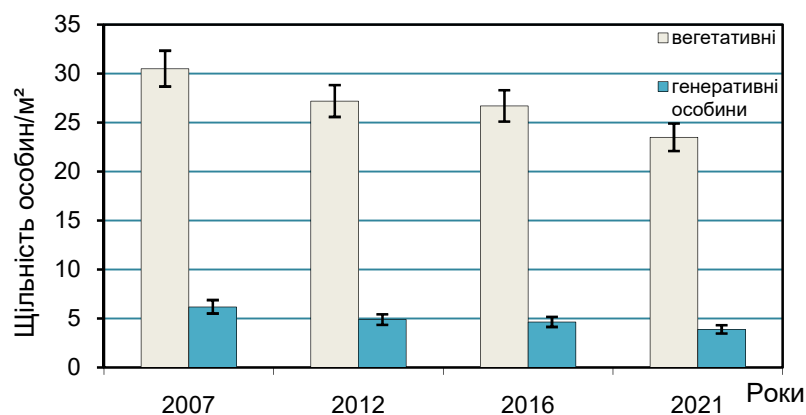


Рис. 6.9. Динаміка популяції високогірного виду *Polygonum viviparum* у дрібнозлаковому альпійському оселищі на східному схилі г. Туркул у Чорногорі (1900 м н.р.м.)

Отже, важливими параметрами для біоіндикаційного моніторингу, що дозволяють оцінити стан і прогнозувати динаміку популяцій, є ефективність насінневого чи вегетативного самопідтримання, чисельність популяції та частка генеративної групи у її складі, площа оселища. Крім того, важливо визначити чинники, що лімітують динаміку популяції залежно від біологічних особливостей конкретного виду або функціональної групи видів, наприклад, стенотопність (тобто, вузька приуроченість до певного типу оселищ з обмеженою площею), низька насіннева продуктивність, потреба придатних локусів для успішного

вегетативного чи генеративного розмноження. Особливе значення має правильна оцінка швидкості динамічних процесів у популяціях видів, які регресують, що дозволяє адекватно окреслити ступінь загрози виживанню їхніх популяцій у різних умовах.

Вплив випасання на стійкість високогірних холодолюбних видів в умовах кліматичних змін на прикладі *Cerastium cerastoides*

Вивчено відмінності індивідуальних і групових показників модельного холодолюбного виду *Cerastium cerastoides* у високогір'ї Чорногори в непорушених та атропогенно змінених оселищах у різних еколого-ценотичних умовах.

Попередніми дослідженнями (Kobiv, 2017; Kobiv et al., 2017) встановлено істотну чутливість *C. cerastoides* щодо кліматичних змін у високогір'ї, зокрема вимирання його (суб)популяцій на нижній висотній межі поширення у Чорногорі й Мармароських горах. Наприкінці ХІХ ст. нижня межа поширення цього виду становила 1445 м н.р.м. у Чорногорі, і 1580 м н.р.м. у Мармароських горах (Zarałowicz, 1889). Натомість, згідно з нашими попередніми публікаціями, в заповідних умовах вона тепер становить 1735 і 1745 м н.р.м., відповідно (Kobiv, 2017; Kobiv et al., 2017). Крім того, істотно скоротилася кількість оселищ цього виду, зокрема він цілковито зник на південно-західному (закарпатському) макросхилі Чорногірського хребта.

Cerastium cerastoides є приземкуватим слабкоконкурентним видом, що виявляє найвищу щільність на пологих ділянках тривалого залягання снігу, позбавлених злакової рослинності (див. вкладку рис. 6.10, табл. 6.1).

Тому істотну роль у його зникненні відіграє заростання оселищ злаками *Poa deylii*, *Deschampsia cespitosa* та ожикою *Luzula alpinopilosa*, що колонізують оголені ділянки внаслідок кліматогенної первинної сукцесії, спричиненої зменшенням тривалості снігового покриву. Пригніченим популяціям, приуроченим до найнижчих локалітетів, властива низька щільність і малі розміри куртин, розташованих поміж дернин злаків, що протидіють як вегетативному, так і генеративному розмноженню *C. cerastoides* (див. вкладку рис. 6.11, табл. 6.1).

Крім того, у східному льодовиковому котлі ур. Гаджина у Чорногорі виявлено популяцію *C. cerastoides*, розташовану на незвичайно низькому висотному рівні, а саме 1688 м н.р.м. на березі мілкого озерця, що слугує водопоем для нечисленного поголів'я худоби, яку продовжують випасати на цій території. Часте відвідування худобою озерця супроводжується інтенсивним випасанням прибережної рослинності. Це призвело до прорідження трав'яної рослинності і створило сприятливі умови для збереження популяції *C. cerastoides*, яка виявляє тут вищі індивідуальні й групові показники (див. вкладку рис. 6.12, табл. 6.1), ніж у всьому

пригніченій малій популяції, розташованій у сусідньому льодовиковому котлі на вищому гіпсометричному рівні (1750 м н.р.м.). Остання з перелічених популяцій, що перебуває на грані зникнення, зазнає інтенсивного витіснення через заростання оселища *Deschampsia caespitosa* унаслідок кліматогенної сукцесії.

Отже, формування низького розрідженого травостою, спричиненого випасанням, забезпечує умови, необхідні для збереження популяцій *C. cerastoides* на нижній межі поширення цього холодолюбного виду. Експерименти із штучним підвищенням температури, проведені на високогірному Тибетському плато (Klein et. al., 2004), довели, що випасання нівелює негативний вплив цього чинника на життєздатність різних холодолюбних видів. Це свідчить про можливість застосування регламентованого випасання помірної інтенсивності в оселищах холодолюбних карпатських видів з метою збереження цих загрожених реліктових осередків фіторізноманіття.

Таблиця 6.1

Індивідуальні та групові параметри *Cerastium cerastoides* (L.) Britton у контрастних еколого-ценотичних умовах та різному антропогенному навантаженні

Розташування популяції	Характер оселища, антропогенний вплив	Середня щільність генератив. пагонів у куртинах, шт./100 см ²	Максимальна щільність генератив. пагонів у куртинах, шт./100 см ²	Максимальний діаметр куртин, см	Висота генеративного пагона, см
г. Бребенескул, пн.-сх. схил, 1980 м н.р.м.	післясніжникове угруповання, заповідання	15,3±3,1	21	85	7,6±0,6
пол. Гаджина, пн. льодовиковий котел, 1750 м н.р.м.	<i>Deschampsietum caespitosae</i> , заповідання	1,4±0,4	4	18	10,6±0,6
пол. Гаджина, пд. льодовиковий котел, 1688 м н.р.м.	околиці озера, випасання	2,2±0,4	9	15	6,8±0,3

Отже, кліматичні зміни відображаються на альпійських видах подвійним чином: 1) шляхом безпосереднього впливу (позитивного чи негативного) на їхню життєздатність, 2) через трансформацію фітоценотичних взаємин під час сукцесії в їхніх оселищах. Ці фактори часто є синергічними, а їхні впливи накладаються, що утруднює їхнє розділення. Очевидно, що чим щільнішим є рослинний покрив, тим більшу роль відіграє міжвидова конкуренція. Реакція кожного конкретного виду щодо потепління зумовлюється його екологічними

(зокрема температурними) потребами, конкурентоспроможністю і приуроченістю даного оселища до певного сегменту висотної амплітуди поширення виду (верхнього, оптимального, нижнього). Відповідно, регресивна реакція більшості кріофільних видів на нижній (відступальній) межі їхнього поширення цілковито відрізняється від експансивної динаміки більш термофільних рослин на верхній (наступальній) межі.

Реакція рідкісних високогірних видів залежить від їхніх еколого-ценотичних потреб. Найвразливішими є види, приурочені до типів оселищ, що виявляють тенденцію до скорочення, а саме: післясніжникових улоговин, високогірних дрібнокам'янистих осипищ, оголених скель, гігрофітних ділянок (болотних, приджерельних, приструмкових). Оскільки Українські Карпати – це середньовисокі гори, площа оселищ, придатних для холодолюбних видів тут дуже обмежена і вони зазнають скорочення і зникнення. Це особливо стосується кріофільних видів, що заселяють прихребтові частини найвищих гір з найсуворішими кліматичними умовами. Крім безпосереднього впливу потепління, рідкісні холодолюбні види зазнають негативної дії кліматогенних змін рослинності і витіснення їх більш конкурентними видами, що проникають до їхніх оселищ. Тому популяції деяких рідкісних видів, зокрема відносно термофільних представників високотрав'я, останнім часом прогресували.

Збереження або відновлення випасання помірної інтенсивності нівелює наслідки кліматогенної сукцесії, а отже протидіє регресування холодолюбних видів. Випасання і потепління мають протилежний вплив на високогірну флору. Цим пояснюються менші втрати деяких альпійських видів та їхнє виживання на нижчих висотних рівнях у деяких регіонах Українських Карпат, де зберігся режим помірного випасання на відміну від його повного припинення. Тому рішення про введення режиму абсолютної заповідності чи повне припинення будь-якого пасовищного землекористування у Карпатському регіоні повинні враховувати їх можливі негативні наслідки щодо рідкісних видів та ймовірних змін в їхніх оселищах.

Кліматичні зміни істотно впливають на поширення видів і чисельність їхніх популяцій в Українських Карпатах, зокрема у високогір'ї. Регресування і вимирання холодолюбних видів становить загрозу біорізноманіттю у цьому регіоні, де багато високогірних видів трапляється на північно-східній межі свого поширення у Центральній Європі (Kobiv, 2018). Особливого занепокоєння викликає перспектива виживання малих популяцій загрозених ендемічних та вузькоареальних таксонів, наприклад *Arabidopsis neglecta*, *Noccaea dacica* (Kobiv, 2018).

6.2. МЕХАНІЗМИ ВПЛИВУ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦІЙ ВИСОКОГІРНИХ ВИДІВ РОСЛИН

Кліматичні зміни становлять найбільшу сучасну загрозу раритетній фітобіоті високогір'я Українських Карпат. Вони полягають передусім у підвищенні температури повітря, істотному збільшенні суми ефективних температур; зменшенні глибини і тривалості залягання снігового покриву; збільшенні тривалості вегетаційного періоду; зменшенні кількості опадів протягом року і, зокрема, під час вегетаційного періоду (Дідух, 2009; Кияк, Штупун, Білонога, 2016; Кобів, 2009; Кууак et al., 2015).

Дослідні площі охоплюють найбільш поширені альпійські фітоценози, окремі лісові й субальпійські угруповання, оселища популяцій рідкісних і ендемічних видів рослин Українських Карпат в діапазоні висот 1200-2000 м н.р.м.

Використано методику досліджень, яка детально розкрита у попередніх публікаціях авторів (Внутрішньопопуляційна..., 2004; Кияк, 2013). Під час досліджень застосовано методи, спрямовані на вивчення параметрів структури популяцій рідкісних і ендемічних видів рослин на індивідуальному та груповому рівнях. На індивідуальному рівні досліджено: онтогенез і життєвість особин, репродуктивні особливості; на груповому рівні: чисельність, щільність, вікову, просторову і віталітетну структури, динаміку елементів популяцій, тощо (Внутрішньопопуляційна..., 2004; Злобин, Скляр, Клименко, 2013).

У дослідженнях використано метеорологічні дані Сніголавинної станції “Пожежевська” Івано-Франківського центру з гідрометеорології Державної служби з надзвичайних ситуацій, яка розташована в районі досліджень у Чорногорі на верхній кліматичній межі лісу на г. Пожижевська на висоті 1450 м н.р.м.

У ході досліджень проведено порівняльний аналіз метеорологічних даних, зокрема ефективних температур, і сезонного розвитку видів рослин на моніторингових трансектах в альпійських фітоценозах Карпат у 1981-85 рр. і 2010-21 рр.

Внаслідок потепління істотно збільшилася тривалість вегетаційного сезону у високогір'ї, а сума ефективних температур вище 7 °С на висоті 1450 м н.р.м. вагомо підвищилася: від 388-604 °С у 1981-85 рр. до 686-953 °С у 2010-21 рр. (див. вкладку рис. 6.13).

Початок ефективного росту і розвитку рослин пришвидшився на 2-3 тижні. Внаслідок цього прискорилися фенофази цвітіння і плодоношення. На кінець вегетаційного сезону (кінець вересня) різниця ефективних температур між цими періодами становить у середньому більше 200°С. Тобто, у перерахунку на тривалість вегетаційного сезону в 150 днів, середньодобове підвищення температури повітря складає 1,3°С. Відповідно

до висотного температурного коефіцієнта (0,5-0,8 °C на 100 м висоти), це зумовлює висотне зміщення літніх ізотерм приблизно на 200 м. Уже зараз це спричиняє висхідне зміщення рослинних поясів на 150 м по вертикалі. На вищі гіпсометричні рівні піднімається верхня границя лісу, субальпійські чагарникові й альпійські лучні угруповання (див. вкладку рис. 6.14). Кліматичні зміни зумовлюють як вертикальне висотне зміщення рослинних поясів, так і суттєву їх внутрішню трансформацію. Ці процеси зумовлюють загрозу для численних популяцій і угруповань рідкісних видів.

Така тенденція потепління стабільно зберігається протягом 2003-2021 рр. Водночас зі збільшенням температури повітря зменшується кількість опадів як протягом року, так і протягом вегетаційного періоду. Кількість опадів істотно зменшилася у липні й серпні. Якщо порівняти періоди 2003-2011 рр. і 2012-2021 рр., то середньомісячна кількість опадів у червні дещо збільшилася – на 33 мм, однак у липні знизилася на 101 мм, а у серпні – на 41 мм.

У підсумку, середина і друга половина вегетаційного сезону стали теплішими і, водночас, більш сухими. Це спричиняє швидші темпи сезонного росту і розвитку рослин. Криві цвітіння стали більш стрімкими, а їхні піки змістилися на кінець червня – початок липня, у той час, як у 80-90-ті роки вони припадали здебільшого на середину – кінець липня. Еколого-фітоценотичні оптимуми змістилися на користь ксеротермніших видів: стали більш сприятливими для мезо- і ксерофітів і менш сприятливими – для гігро- і гідрофітів. Для психрофітів вони змістилися на вищі гіпсометричні рівні.

Одним з головних факторів у високогір'ї є сніговий режим. Від термінів танення снігового покриву, які корелюють з глибиною і густиною снігу, залежить тривалість вегетаційного сезону. Порівняно з вісімдесятима роками терміни танення снігового покриву на хіонофільних площах прискорилися на 1-1,5 місяця (Зміни..., 2018).

З потеплінням і зменшенням глибини й тривалості залягання снігу, відбувається швидка зміна фітоценозів, приурочених до багатосніжних ділянок. Ці площі активно колонізують чагарники, зникається надземний трав'яний покрив. За таких умов витісняються малоконкурентні низькорослі геліофіти.

Найбільш вразливими до кліматогенної трансформації середовища є малі за обсягом популяції й угруповання холодо-, волого- і світлолюбних малоконкурентних видів. За потепління вони витісняються більш евритопними конкурентними видами. У високогір'ї Карпат внаслідок висхідного зміщення рослинних поясів загрози зазнають численні популяції рідкісних і ендемічних трав'яних видів, які витісняються деревними і чагарниковими видами, перш за все, у нижній частині альпійського та

субальпійському поясах. Експансія чагарникових видів спостерігається також у рідкісних петрофітних фітоценозах у межах висот 1400-1800 м н.р.м. в усіх високогірних масивах Українських Карпат. У лучних фітоценозах характерне також ущільнення травостою і задерніння за рахунок прогресивного розвитку висококонкурентних тривіальних трав'яних видів віолентної стратегії.

У підсумку, деградації зазнають популяції багатьох гігро-, гідро-, петрофітних та геліо- і хіонофільних видів Червоної книги України.

Для розкриття механізмів впливу кліматичних змін на структуру популяцій і динаміку популяційних ареалів досліджено низку високогірних видів, які відрізняються за висотною приуроченістю своїх ареалів, обсягами і просторовими типами популяцій, а також ступенем стенотопності.

Проведено, зокрема, дослідження високогірних альпійських видів, які поширені на найвищих гірських масивах – переважно в альпійському і частково субальпійському поясі: *Carex curvula*, *Loiseleuria procumbens*, *Senecio carpatensis* і *Doronicum clusii*. Серед рідкісних стенотопних видів, які представлені у високогір'ї Карпат виключно малими популяціями і збереглися локально в окремих оселищах за специфічних умов середовища, модальними об'єктами є *Linnaea borealis*, *Leontopodium alpinum* і *Oreochloa disticha* (Червона книга., 2009). Серед більш евритопних видів досліджено популяції ендемів, зокрема, *Festuca carpatica*, *Heracleum carpatense* і *Pedicularis hircynica*.

Проведено багаторічні спостереження за динамікою популяцій *Carex curvula* в Українських Карпатах. Це високогірний вид, який поширений у Карпатах лише в альпійському поясі, а на висотах вище 1950 м н.р.м. належить до головних ценозоутворюючих видів, де формує зігнутоосочники. Фітоценози з домінуванням *C. curvula* поширені лише на Чорногорі, з найвищою концентрацією на найхолоднішому її масиві в центральній частині хребта на вершині та схилах г. Бербенеска у діапазоні висот 1950-2030 м. Саме ці площі за сукупністю чинників абіотичного середовища належать до найекстремальніших у межах Українських Карпат. Тут притаманні низькі температури повітря і ґрунту, а середньорічна температура повітря (згідно з висотним температурним коефіцієнтом) становить від 1 до 1,5° нижче нуля. Висока хмарність зумовлює велику кількість опадів – біля 1500 мм на рік.

Для видів рослин, які поширені виключно у межах альпійського поясу Чорногори (*Doronicum clusii*, *Loiseleuria procumbens*, *Oreochloa disticha*, *Senecio carpatensis*, *Carex curvula*), внаслідок запровадження заповідного режиму, припинилося пасторальне навантаження в усіх їхніх локалітетах. Водночас, лише у *Carex curvula* встановлено істотну різницю динаміки популяцій на різних висотах. Пришвидшено деградує

популяція, яка розташована на нижній висотній межі свого поширення (г. Драбини, 1850 м н.р.м.). Водночас субпопуляція, що на проміжних висотах (між Гутином і Бербенескою, 1950 м н.р.м.), значно повільніше поступається своїми фітоценотичними позиціями на користь *Loiseleuria procumbens*. На противагу нижче розташованим популяціям утримує позиції домінанта і едифікатора без істотних динамічних змін субпопуляція на найбільших висотах (вершина г. Бербенеска, 2030 м н.р.м.). Це є свідченням не постпасторальних демутаційних, а виключно кліматогенних змін популяцій *Carex curvula*.

У таблиці 6.2 наведено динаміку чисельності особин різних вікових груп *C. curvula* в оселищі на г. Драбини за період 1999-2018 рр. Це ізольована популяція, яка розташована на відстані біля 4 км від інших популяцій виду, на висоті 1840-1860 м н.р.м., на нижній висотній межі поширення. Площа популяції становить біля 0,2 га. Вона розташована на вершинній хребтовій ділянці з дуже інтенсивним вітровим режимом і неглибоким сніговим покривом взимку (до 0,5 м).

Таблиця 6.2

Зміни чисельності вікових груп популяції *Carex curvula* на г. Драбини (Чорногора, Українські Карпати) протягом 1999-2018 рр.

Рік	Популяційні локуси, №	Загальна чисельність, особин (%)	Чисельність вікових груп, особин (%)						
			J+im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
1999	1	780	45	530	76	8	-	115	6
	2	75	5	16	21	9	19	4	1
	3	41	4	23	10	2	2	-	-
	Загалом	896 (100)	54(6)	569(64)	107(12)	19(2)	21(2)	119(13)	7(1)
2018	1	190	112	39	-	-	-	37	2
	2	43	15	13	3	-	2	10	-
	3	36	11	16	1	-	1	7	-
	Загалом	269 (100)	138(51)	68(25)	4(2)	-	3(1)	54(20)	2(1)

Популяційні локуси розташовані на відстані у декілька десятків метрів між собою й відрізняються експозицією (у межах від південно-східної до південно-західної), стрімкістю схилу (від 0 до 10 градусів); мікрорельєфом (від вирівняного до купинчастого); проективним покриттям видами (від 85 до 100%). Кам'янистість і глибина ґрунту, вітровий і сніговий режим відрізняються незначно. Однак сукупність відмінностей мікроумов спричиняє достатньо істотну різницю в онтогенезі й віталітеті особин у різних просторових складових популяції. Усі популяційні локуси розміщені в приземкуватокостричнику ситниковому, у якому найвище проективне покриття має *Festuca airoides* – до 50% і *Juncus trifidus* – біля 40%. Фітоценоз формують також: *Carex*

curvula, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* – по 5-7% за проективним покриттям; *Rhododendron myrtifolium*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina*, *Helictotrichon versicolor* – по 3-4%; трапляються ще *Campanula alpina* і *Loiseleuria procumbens*.

Через угруповання проходить туристична стежка з помірним навантаженням. Впливу витоптування зазнає менше 10% популяції *Carex curvula*. Однак, зважаючи на високу резистентність *C. curvula* до витоптування, локуси під цим навантаженням не справляють істотного впливу на загальну динаміку популяції. Інші антропогенні чинники відсутні. Випасання на цій площі припинене у 1985 році. З цього часу спостерігаються демутаційні зміни, які характерні повільними темпами. Вирішальне значення у негативній динаміці популяції *C. curvula* відіграють кліматичні зміни – підвищення температурних режимів і зменшення зволоження ґрунту.

Протягом періоду досліджень на початковому етапі спостерігалася повільна негативна динаміка, яка прискорилося особливо в останні 10 років. Найістотніші зміни відбулися в підростовій і генеративній частині вікового спектру. Багатократно зменшилася чисельність генеративних особин: від 16 до 3% загальної чисельності. Від 2016 року генеративні середньовікові особини не формуються взагалі. Протягом досліджень зменшилися усі показники віталітету генеративних особин (висота пагонів, діаметр вертикальної і горизонтальної проекцій, кількість генеративних пагонів на особину, насіннева продуктивність). Це є притаманним для усіх популяційних локусів. Різко зменшилася чисельність також віргінільних особин: від 64 до 25%. Водночас, на фоні зменшення загальної чисельності популяції (від 896 до 269 особин) чисельність підросту значно збільшилася як в абсолютних (від 54 до 138 особин), так і відсоткових показниках (від 6 до 51%).

Варто відзначити, що загальний онтогенез *Carex curvula* – тривалий і становить біля 30 років. Тобто значна частина особин збереглася протягом усього періоду досліджень.

Зважаючи на отримані дані щодо варіабельності тривалості вікових станів у популяціях рослин залежно від умов існування (Кияк, 2012; Кияк, 2013), встановлено, що під впливом несприятливих кліматогенних змін зі структури популяції повністю випали середньовікові генеративні особини і різко зменшилася чисельність молодих і старих генеративних особин, оскільки вони формуються за найвужчого діапазону найсприятливіших умов, які в популяційному ареалі *C. curvula* станом на 2018 р. уже відсутні. Протягом періоду досліджень істотна частина генеративних особин поповнила субсенільну групу. Проте більша частина – відмерла. У 2019 р. не зафіксовано жодної репродуктивної особини.

Натомість тривалість перебування у підростових фазах (j, im) істотно збільшується за несприятливих умов існування. Окрім цього, особини підросту виживають і здатні до існування за ширшого діапазону умов середовища, порівняно з дорослими особинами.

Відтак за погіршення умов відбулося формування псевдоомолодженої структури популяції з переважанням особин підросту і цілком малою часткою генеративних особин.

Протягом періоду досліджень істотно зменшився віталітет популяції *C. curvula*. Зменшення життєвості найбільше притаманне для репродуктивних особин. Істотно знизилися усі облікові параметри: висота особин, діаметр дернин, фітомаса, кількість генеративних пагонів на генеративній особині. Якщо на початку спостережень (у 1999 р.) висота генеративних особин становила в середньому 36 см, то в останні роки – лише у межах 15-20 см. Кількість генеративних пагонів на генеративній середньовіковій особині зменшилася з роками від 8 до 2-3 шт., а з 2016 року генеративних середньовікових особин у популяції не формувалося взагалі. На молодих і старих генеративних особинах в останні роки формувалося лише по одному генеративному пагону. Діаметр дернин віргінільних особин зменшився від 2-3 (4) см до 1 см, що свідчить про зменшення віку й життєвості особин віргінільного стану.

У сукупності, зменшення показників головних популяційних параметрів, таких, як: загальна й ефективна чисельність, щільність, а також віталітет, визначений на основі параметрів росту, розвитку й репродукції, – засвідчуює процеси деградації цієї популяції. Можна зробити висновок, що за кліматогенних змін для популяції притаманне псевдоомолодження на фоні її деградації, а структура, аналогічна до інвазійної, може бути характерною також для регресивних популяцій за несприятливих умов середовища існування. Тому для індикації стану популяцій важливо враховувати ретроспективу їхньої динаміки у попередні роки.

Позитивна динаміка на усіх висотах свого поширення, у діапазоні 1750-2000 м н.р.м., притаманна для *Loiseleuria procumbens*. Це зумовлене впливом як заповідності, так і кліматичними змінами.

Loiseleuria procumbens на нижній межі свого поширення на г. Драбини (1800-1850 м н.р.м) у ситничнику приземкуватокострицевому представлена чотирма популяційними локусами. Протягом 5 років спостережень розміри локусів змінилися наступним чином.

Локус №1 розширився з 390×305 см до 400×340 см.

Локус №2, розмірами 157×138 см, залишився у своїх межах.

Локус №3 розширився від 130×90 см до 147×115 см.

Локус №4 – виявлено під час досліджень. Цей молодий локус, розмірами 55×54 см, формується на ділянці, де випадає *Festuca supina* внаслідок демутації.

Середні річні прирости пагонів *Loiseleuria procumbens* становлять 1,5-2 см, але на ділянках, сприятливих для колонізації, вони збільшуються до 3-6 (7) см/рік. Високу і навіть максимальну вегетативну активність відзначено у локусах №1 і №3. Окрім інтенсивного вегетативного розростання, в останній рік спостережень відзначено найвищу інтенсивність цвітіння особин. Ці прикмети свідчать про збільшення життєвості як особин, так і популяційних локусів, що зумовлюється сприятливими змінами умов існування *Loiseleuria procumbens*.

Неоднозначні зміни популяцій виявлено у *Doronicum clusii*. У тих популяційних локусах, які розташовані у зоні вітрової тіні на схилах східної експозиції, або у пониженнях рельєфу, тобто на площах, де глибина снігу більша протягом зими і менше підлягає впливу потепління, структура локусів і життєвість особин залишається стабільною. За таких умов вікові спектри протягом усього періоду досліджень (1999-2021 рр.) залишаються повночленими з піком чисельності на прегенеративних особинах, достатньо високою і стабільно квітучою часткою генеративних особин, які становлять до 18% чисельності дорослих особин.

Водночас виразну негативну динаміку відзначено у *D. clusii* на вершинних площах з мілким сніговим покривом взимку. Упродовж досліджень учетверо зменшилася загальна чисельність особин цих популяційних локусів; на більшості дослідних ділянок генеративні особини формуються нерегулярно; притаманні процеси псевдоомолодження – пік чисельності змістився на ювенільні та іматурні особини на фоні істотного зниження чисельності популяції. Знизилася життєвість особин: зменшилися їх вертикальна і горизонтальна проекції, кількість листків і пагонів, насіннева продуктивність та інші параметри.

Можна зробити висновок, що *D. clusii* лабільний до кліматичних змін опосередковано – через приуроченість до ділянок тривалого залягання снігу.

Попередніми дослідженнями показано кліматогенні негативні зміни, які для рідкісних трав'яних видів полягають у витісненні їх деревно-чагарниковою рослинністю, яка швидко поширюється на щоразу вищі гіпсометричні рівні (Змінін., 2018). Ці процеси підсилюється також відновленням площ деревної і чагарникової рослинності у межах верхньої границі лісу і субальпійського поясу внаслідок демутації.

Однак, останніми роками пришвидшеними темпами відбувається витіснення геліофітних низькорослих трав не лише деревно-чагарниковою рослинністю, а й конкурентними високорослими видами трав. Прикладом швидкої деградації популяції внаслідок прогресуючої динаміки

тривіальних видів трав є кардинальні негативні зміни популяції *Senecio carpaticus* на г. Пожижевській, 1760 м н.р.м., пн., в угрупованні *Deschampsietum calamagrostidosum*, які полягають у раптовому відмиранні значної її частини внаслідок кліматогенних змін фітоценозу. Центральний, південний і західний популяційні локуси *S. carpaticus* майже повністю відмерли, за винятком поодиноких особин. Це спричинене високим затіненням генеративними особинами *Deschampsia caespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa*, а також більш низькорослою, однак високої щільності *Festuca picta*, особини яких досягли високої життєвості на сучасному етапі демутаційно-кліматогенної сукцесії і витісняють низькорослі геліофіти, до яких належить *Senecio carpaticus*.

Важливо розглянути ретроспективу динаміки цієї популяції. Адже ще кілька років тому ця порівняно молода популяція, якій біля 40 років, швидко прогресувала. На початку спостережень – у 2011 році популяція *Senecio carpaticus* мала таку чисельність вікових груп: 27im, 39v, 14g1, 10g2, 12g3, 6ss, 4s і нараховувала 132 генеративні фітоценотичні облікові одиниці (особини). Потім спостерігався ріст популяції і збільшення її життєвості. У 2012 р. – сформувалося 340 генеративних особин. По периметру популяція розросталася завдяки вегетативній активності. Домінуючий вектор росту спостерігався у північному напрямку, де освітленість була достатньо високою серед низькорослих і розріджених особин *Juncus trifidus*, *Festuca supina*, *F. picta*, *Homogyne alpina*, *Ligusticum mutellina*, *Hypericum alpinum*, *Antoxantum alpinum*.

Особливо показовою була позитивна динаміка кількості квітучих особин, пік чисельності яких припав на 2015 р., коли сформувалося 570 генеративних особин (рис. 6.15).

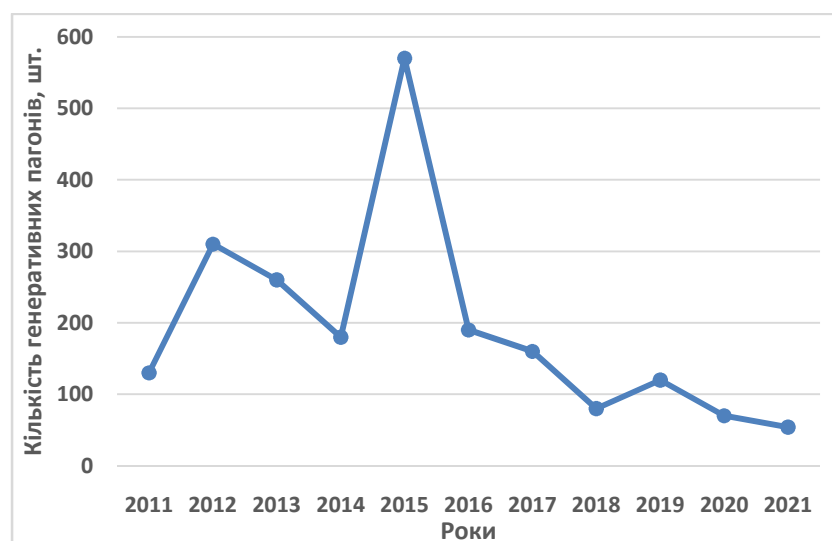


Рис. 6.15. Динаміка чисельності квітучих особин у популяції *Senecio carpaticus* на г. Пожижевська (1760 м н.р.м., пн.)

Однак у наступні роки відбувся спад чисельності квітучих особин.

У 2016 р. популяція налічує 190 квітучих особин. Відзначено сповільнення вегетативного розростання популяції, однак життєвість ще продовжувала збільшуватися за рахунок ущільнення особин, яке відбувалося у межах контурів популяції. У західному і південному локусах сформувалося суцільне вкриття особин.

У 2017 р. сформувалося 160 квітучих особин. Протягом 2015-17 рр. відзначено вегетативне розростання популяції переважно у східному (на 20-30 см) і південно-східному векторі (на 20-40 см). Найвища життєвість у південно-західному локусі, де утворилося суцільне проективне вкриття виду.

У 2018 р. квітучих особин – 80. Відзначене збільшення щільності популяції за рахунок внутрішнього вегетативного розростання. За зовнішні межі попереднього року поширення не спостерігалось.

У 2019 р. утворилося 120 квітучих особин. А у 2020 і 2021 рр. їхня чисельність знижується відповідно до 70-54, досягаючи десятирічних мінімумів.

Senecio carpaticus поширений у Чорногорі на вершинах гір Петрос, Шпиці, Ребра, Гутин, Бербенеска і Піп Іван. Популяції розташовані в альпійському поясі, зрідка у верхній частині субальпійського поясу на висоті 1750–2020 м н.р.м. На задернованих і кам'янистих вирівняних ділянках пологих і рідше стрімких привершинних схилів північної, південно-західної і південно-східної експозицій з інтенсивними вітрами і порівняно неглибоким снігом. Трапляється в базифільних одно- і двоярусних угрупованнях ендемічної для Східних і Південних Карпат асоціації *Senecio carpaticus-Seslerietum bielzii* (порядок *Seslerietalia albicantis*) на свіжих гумусних щербенистих альпійських ґрунтах, а також у первинних альпійських ацидофільних угрупованнях союзу *Caricion curvulae* (порядок *Caricetalia curvulae*), сформованих на альпійських торф'янистих ґрунтах (Малиновський, Крічфалушій, 2002).

Окремі малі популяційні локуси *Senecio carpaticus* відзначено і на нижчих висотах, наприклад, на пн. схилі Бербенески – на висоті 1600 м. А на північному схилі г. Кедроватий-Погорілка навіть на 1400 м н.р.м. В околицях біостанціону “Пожижевська” імені Костянтина Малиновського на висоті 1450 м інтродуковані особини *S. carpaticus* високої життєвості існували тривалий час – біля 30 років. Вони розмножувалися вегетативно, цвіли і плодоносили. Однак внаслідок потепління і демутації були витіснені на початку 2000-х років більш високорослими видами.

Найвищої життєвості чорногірські популяції виду досягають на привершинних ділянках хребта на висотах 1850-2000 м на вершинах гір Ребра, Бербенеска, Петрос і Піп-Іван. Оселище на г. Пожижевській належить до одного з найнижче розташованих. Тому можна стверджувати,

що сучасна швидка деградація цієї популяції є головним чином кліматогенно зумовленою, безпосередньо внаслідок збільшення життєвості і щільності її конкурентів. Демутаційний чинник лише підсилює прогресивний розвиток *Deschampsia caespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa* – головних конкурентів *Senecio carpaticus* за світло у даних умовах.

У підсумку високу кліматогенну вразливість рідкісного високогірного альпійського виду *Senecio carpaticus* спричиняє його низька резистентність до затінення. Навіть звичайні види трав'яного компоненту альпійських фітоценозів за умови їх високої життєвості й щільності витісняють цей геліофітний вид. Встановлено, що головною причиною цих процесів є кліматичні зміни, внаслідок яких фітоценотичний оптимум монтанних і субальпійських видів піднімається на вищі гіпсометричні рівні, де вони набувають вищої щільності й життєвості і витісняють низькоросліші альпійські види-геліофіти. Варто відзначити високу швидкість цих процесів, за яких, зокрема, прогресуюча молода популяція *S. carpaticus*, якій була притаманна позитивна динаміка протягом декількох років (у 2011-2016 рр.), швидко деградує внаслідок збільшення життєвості й щільності *Deschampsia caespitosa*, *Calamagrostis villosa* і *Festuca picta*. Протягом останніх трьох років у таких локусах *Senecio carpaticus*, маючи у попередні роки проективне вкриття у 80-90%, внаслідок затінення редукується до 10% покриття. Адаптивною реакцією *Senecio carpaticus* за цих умов є збільшення вегетативної рухливості, яка спрямована відцентрово від джерела затінення.

Подібна адаптивна реакція, яка полягає у значній активації вегетативного розмноження за умов пригнічення генеративного розмноження, притаманна також для інших вегетативно рухливих видів-геліофітів, зокрема *Gentiana acaulis*, *Rhododendron myrtifolium* та ін., що забезпечує їм вищу буферність порівняно з вегетативно малоактивними або неактивними видами.

Таким чином, у нижній висотній зоні альпійського поясу Чорногори, тобто на висотах 1750-1800 м н.р.м. окрім швидкого поширення чагарникових субальпійських угруповань, які витісняють численні види трав, передусім рідкісні малоконкурентні геліофіти, подібний негативний вплив спричиняють деякі трав'яні види. Це, насамперед, види конкурентної стратегії – *Deschampsia caespitosa*, *Luzula sylvatica* і *Calamagrostis villosa*. Їхня дія щодо пригнічення і витіснення пацієнтів і експлерентів полягає передусім у високому затіненні.

У рідкісних стенотопних видів, які представлені у високогір'ї Карпат виключно малими популяціями і збереглися локально в окремих оселищах за специфічних умов середовища (*Linnea borealis*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha* тощо), – здебільшого не йдеться про зміни їхніх

популяційних ареалів. Перспектива переміщення за висотним градієнтом, або освоєння ближніх чи дальніх околиць відсутня у багатьох з них у зв'язку з браком сприятливих екоотопів і відповідних потенційних екологічних ніш. Окрім цього, за низької і нерегулярної насінневої продуктивності такі популяції не здатні до поширення діаспор на істотні відстані. Відтак, дослідження їхнього стану і перспектив має сенс на основі внутрішньопопуляційних показників. Найбільш інформативними ознаками для таких видів є стан і динаміка параметрів загальної і ефективної чисельності, площі поширення, вікова структура і життєвість – як на рівні особовому, так і популяційному.

Протягом 2018-2020 років у єдиній для Українських Карпат популяції *Linnea borealis* (г. Пожижевська, пн., 1435 м н.р.м.), що представляє собою гляціальний реліктовий вид на південній межі ареалу, не виявлено квітучих особин. Водночас, у попередні періоди спостережень для популяції було притаманне періодичне цвітіння. З огляду на те, що фітоценотична ситуація в оселищі протягом останніх 25 років не зазнавала спрямованих змін, а лише флуктуаційних, можна зробити припущення про кліматогенні причини зменшення життєвості популяції. Це може бути пов'язане зі зменшенням вологості субстрату після малосніжних зим і швидшого танення снігу навесні.

У 2021 р. у популяції *Linnea borealis* знову зацвіло декілька особин.

Відсутність квітучих особин притаманна протягом 2017-2021 років у популяції *Leontopodium alpinum* на г. Шпиці (1800 м, пд.-сх.). Зважаючи на те, що протягом 1990-х років відзначалося регулярне цвітіння генеративних особин, а відтак, від початку 2000-х років характерні щоразу довші перерви у їхньому цвітінні, можна зробити висновок, що таке зниження життєвості популяції пов'язане з кліматичними змінами, які припадають на цей період. Адже істотних змін умов існування, пов'язаних з іншими чинниками – природними чи антропогенними, – не відзначалося.

Рекреаційний чинник у поєднанні з несприятливими кліматичними змінами спричинив повну деградацію структури популяції *Oreochloa disticha* на вершині г. Туркул у Чорногорі. Швидка деградація і відмирання єдиної в Українських Карпатах популяції *O. disticha* (виду Червоної книги України) відбувається внаслідок порушення ґрунтового покриву від збирання рекреантами каміння для “тура”. Варто зазначити, що він був “споруджений” в основному протягом 2017 р. Це є опосередкованим свідченням щоразу більшої інтенсивності рекреаційного навантаження на високогір'я, яке локально набуває катастрофічного характеру.

Оголенням ґрунту від переміщення каміння, а також витоптуванням, уражено центральну ядрову частину популяції. Локуси генеративних особин високої життєвості знищено. На периферії оселища, яке у діаметрі

становить лише 25 м, збереглися всього 4 генеративні й постгенеративні особини, які також зазнають безпосереднього негативного впливу від оголення ґрунту і витоптування. Окрім цього, виявлено ще 8 ювенільних й іматурних особин. Дорослі особини інших вікових груп еліміновані. Протягом останніх 20 років відбулося десятикратне падіння чисельності популяції – у 2000 році загальна її чисельність становила 130 особин (Стратегія..., 2001). Нові особини підросту не формуються, що свідчить про несприятливі кліматогенні зміни абіотичних умов оселища. Для збереження й відновлення цієї унікальної популяції *O. disticha* необхідним є закриття для відвідування туристами вершини Туркула. Потрібно проводити також еколого-просвітницьку роботу, зокрема, щодо високої вразливості природних систем високогір'я, повільного його відновлення навіть після незначних порушень, шкідливого впливу різних чинників рекреації на довкілля: засмічення, влаштування кострищ, “турів” тощо.

У евритопніших видів резистентність і буферність їхніх популяцій більша завдяки вищій пластичності та ширшому діапазону екологічної толерантності, що забезпечується, передусім, їх більшими обсягами як за чисельністю особин, так і територіями поширення. Завдяки цьому вони можуть достатньо успішно адаптовуватися до кліматогенних змін. До таких раритетних видів у високогір'ї Карпат належить низка ендемів, зокрема, *Festuca carpatica*, *Heracleum carpaticum*, *Pedicularis hacquetii* та ін.

У популяції *Festuca carpatica* виявлено неоднозначні зміни популяцій залежно від зволоження субстрату і видів-сусідів. Під час порівняння мезофітних і мезо-ксерофітних оселищ, встановлено, що на більш зволжених площах відбувається розширення популяційних ареалів і збільшення чисельності, щільності й життєвості особин. Це притаманне, зокрема, на більш вологих схилах північної експозиції у легких пониженнях мікрорельєфу, наприклад, у котлі Брескул-Пожижевська на висоті 1550-1600 м. На розширення площ популяцій *F. carpatica* позитивно впливає збільшення щільності *Alnus viridis*, з якою у *Festuca carpatica* позитивна спряженість. Зважаючи, що протягом останніх 10-15 років щільність *Alnus viridis* істотно збільшується під впливом кліматичних і демуаційних змін, це має на даному етапі сукцесій позитивний вплив на поширення *Festuca carpatica*. На стадії незімкнутих розріджених просторово відокремлених молодих особин *Alnus viridis* у їхньому сусідстві активно заселяється *Festuca carpatica*. Однак на ділянках зімкнутих заростей *Alnus viridis* під їхнім пологом особини *Festuca carpatica* пригнічуються і відмирають.

На мезо-ксерофітних ділянках динаміка популяцій *F. carpatica* має навпаки, – слабо виражений негативний характер. На підвищеннях з більш сухим ґрунтом (г. Пожижевська, пд-сх., 1700 м н.р.м.) морфометричні параметри середньовікових генеративних особин

протягом періоду спостережень (2017-2021 рр.) зменшилися. Це відбулося за рахунок зниження інтенсивності процесів росту й репродукції. Притаманні різкі перепади по роках чисельності генеративних пагонів на особинах.

Популяції *Heracleum carpathicum* достатньо вразливі до випасу. На більшості карпатських високогірних масивів вид вижив у віддалених місцях на скелястих схилах хребтів Чорногори, Чивчинів та Мармароша. На пасовищах з помірним навантаженням для популяцій притаманна низька щільність і домінування прегенеративних особин у вікових спектрах. За умов подальшого послаблення інтенсивності випасу і постпасторальної демутації, зокрема на луках верхньої границі лісу (г. Велика Рєгеска, пн.-сх., 1400-1500 м н.р.м.) і в окремих локалітетах на контакті субальпійського й альпійського поясу (г. Бербенеска, 1750 м н.р.м., пн.-сх.; г. Брескул, 1770 м н.р.м., пн.-сх), популяції цього виду відновилися до нормальних повночленних і більш багаточисельних. У цих популяціях генеративні особини становлять до 20% їх загальної чисельності, а віталітетна структура належить до категорії “процвітаючих” (Злобін та ін., 2013). Це є свідченням успішної адаптації популяцій виду до кліматичних змін.

У 2021 р. відзначено найменшу ефективну чисельність популяцій *Pedicularis hacquetii* за чотирирічний період на площі моніторингової популяції на г. Пожижевська, 1690 м н.р.м., пн.-сх. Це зумовлене двома головними причинами. По-перше, зменшенням вологості ґрунту, про що опосередковано свідчить зменшення чисельності й життєвості мезогігрофітного виду – *Trollius europaeus* у цьому фітоценозі. По-друге, – збільшенням щільності й життєвості *Deschampsia caespitosa* в угрупованні, яка почала витісняти *Pedicularis hacquetii* на нижчі ценозоутворюючі позиції. Обидва ці чинники є опосередковано кліматогенно зумовленими. Зважаючи на приуроченість виду до локалітетів з підвищеною вологістю ґрунту, які повсюдно у високогір’ї зазнають підсушування внаслідок потепління і меншої кількості опадів протягом вегетаційного періоду, перспективи популяцій *P. hacquetii* – негативні.

Отже, згідно з отриманими результатами, визначено, що параметрами для біоіндикаційного моніторингу, оцінки стану і прогнозування динаміки популяцій можуть слугувати передусім: загальні показники динаміки популяцій щодо чисельності та щільності, параметри генеративного і вегетативного розмноження, зокрема багаторічна регулярність генеративної репродукції, а також зміни життєвості особин.

Порівняльний аналіз оцінки стану і динаміки популяцій, за можливості, варто проводити у найширшому висотному діапазоні їхнього

поширення. Під впливом кліматогенних змін найбільш показово змінюються популяційні параметри на верхній і нижній межі ареалів.

Механізми впливу кліматичних змін на структуру популяцій, угруповань і динаміку популяційних ареалів видів найдостовірніше виявляються на основі багаторічних досліджень на моніторингових ділянках, які охоплюють вибірку видів різної стратегії, різних просторових типів і обсягів популяцій, порівняльного аналізу видів вузькоспеціалізованих і менш стенотопних.

Можна виділити наступні типи трансформації середовища існування популяцій і угруповань за впливу кліматичних змін у високогір'ї Українських Карпат:

1) безпосередня пряма зміна абіотичних чинників середовища існування. Ці зміни полягають передусім у потеплінні та зменшенні вологості ґрунту внаслідок меншої кількості опадів у середині і другій половині вегетаційного сезону;

2) опосередкована зміна абіотичних умов існування, зокрема швидше танення плитного снігу і, тим самим, збільшення тривалості вегетаційного періоду, а також сезонно пришвидшене підсушування ґрунту;

3) опосередкована зміна біотичних чинників: на вищі гіпсометричні рівні піднімаються угруповання дерев, чагарників і монотанних видів трав, рослинні пояси зміщуються у висхідному висотному напрямку; деревно-чагарникова рослинність витісняє лучну; посилюється конкуренція за поживні ресурси і за світло з боку конкурентних видів трав.

У високогір'ї Карпат найбільш вразливими до кліматогенної трансформації середовища є малі за обсягом популяції й угруповання холодо-, волого- і світлолюбних малоконкурентних видів, які витісняються більш евритопами конкурентними видами.

6.3. АДАПТАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЙ І УГРУПОВАНЬ РАКОПОДІБНИХ ВИСОКОГІРНИХ ВОДОЙМ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Для оцінки стану водних екосистем з-поміж популяційних характеристик ракоподібних у гідроекології найбільш часто використовують три параметри – чисельність, біомаса й продуктивність. Проте точний розрахунок функціональних характеристик (біомаси, продуктивності та інших) для популяцій ракоподібних потребує значної кількості проб, часту періодичність їх відбору (щонайменше кожні десять днів), визначення великої кількості абіотичних і біотичних параметрів, дослідження яких є методично складним; достатньо точні дані щодо продукції гідробіонтів і їх росту можна отримати лише в контрольованих лабораторних умовах, або з використанням постійних садків у водоймах

(Методические рекомендации..., 1984). Ці популяційні характеристики використовують переважно для розрахунку трофічного статусу водойми, оцінки його кормової бази й дуже рідко для екологічного моніторингу, оскільки вони вимагають великої затрати часу, коштів і відповідного устаткування, які не завжди виправдовують досягнення поставленої мети.

Для оцінки трансформації лентичних екосистем Чорногори, в першу чергу, використовували популяційні параметри монтанних видів – *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883) і космополітичних – *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), які заселяють подібні оселища – літораль озер, озерця, калюжі з глибинами 0,2-1,2 м зі слаболужним чи нейтральним значенням рН води; а також інші види планктонних ракоподібних та їх угруповання (Микітчак, 2016, 2017; Микітчак та ін., 2014).

Найбільш важливими наслідками кліматичних змін, які, в першу чергу, призводять до змін функціонування метапопуляцій планктонних ракоподібних на Чорногорі, Свидовці та інших високогірних масивах Українських Карпат, є висихання астатичних водойм чи занадто короткий час їхнього існування для розвитку у ньому хоча б однієї генерації гіллястовусих чи веслоногих. Часті й тривалі бездошові періоди в останнє десятиліття призвели до зникнення багатьох астатичних планктоценозів.

Типовий вид каланоїд мілководних водойм Чорногори (астатичні водойми, озерця) є ендеміком гірських систем південно-східної Європи, *Mixodiaptomus tatricus* (Боруцкий, Степанова, Кос, 1991). З 2019 року особини виду відзначені у водоймах масиву Чорногора тільки вище 1720 м н.р.м., хоча з 2001 р. вид відзначали з висоти 1500 м н.р.м., а в окремих водоймах і від 1000 м н.р.м.

З 2020 року вперше за період досліджень (2002-2020 рр.) у субальпійських калюжах г. Данціж не відзначено особин цього виду. Найбільша глибина калюж у 2020 р. сягала, переважно, 15-20 см, тоді як у червні-липні попередніх років – 25-35 см. Багато мілкіших водойм субальпіки на відтинку Бребенескул-Говерла обводнені лише в короткочасні періоди. Таким чином, кількість високогірних оселищ виду на цьому відтинку зменшилась з 24 (2001-2010 рр.) до 10 (2020 р.). Стабільні повночленні популяції виду тут зберігаються лише у п'ятих калюжах, а також в озерах Верхнє Озірне, Брескул та ще в трьох болотних озерцях. Зважаючи також на те, що діапаузні стадії діаптомід можуть зберігатись життєздатними упродовж десятиліть, наразі існування метапопуляцій і популяцій виду в Українських Карпатах є поза загрозою, проте навіть тимчасове зникнення особин виду з гідроекосистем, очевидно, порушує їхнє природне функціонування.

На відтинку масиву Чорногора між горами Бребенескул-Говерла упродовж 2001 по 2010 рр. відзначали стабільні планктоценози у 24

калюжах у діапазоні 1480-1927 м н.р.м. Упродовж 2010-2020 років кількість таких планктоценозів сягала лише 13, тобто кількість оселищ чорногірської метапопуляції *Mixodiaptomus tatricus* зменшилась майже вдвічі. Одинадцять високогірних калюж практично висохли, а деякі з них вже почали заростати лучною рослинністю.

Важливим показником розвитку популяцій гідробіонтів є їхня чисельність та її динамічні зміни. Для *M. tatricus* чисельність в оптимальних оселищах для виду впродовж червня сягає 3-25 тис. ос./м³. Зменшення чисельності вище зазначеного рівня вказує на трансформацію водного середовища як негативний вплив на якість оселища популяцій.

Важливим параметром популяцій *M. tatricus* у водоймах Українських Карпат є також статева структура. Для популяцій *M. tatricus* частка яйценосних самок є найбільшою у липні й вересні (20-29%); вид, принаймні в Чорногорі, поліциклічний, самці присутні в пробах упродовж червня-вересня. Відзначено збільшення частки самців з підвищенням значень рН (кореляція між цими показниками є середньою позитивною і достовірною, $r=0,402$, $p=99,1$). Якщо частка самців у популяції при значенні рН до семи коливається в межах 6–45% (у середньому становить 30%), то при значенні рН більше семи – коливається в межах 12-71% (у середньому 45%). Найбільша частка самців відзначена при значенні рН 7,7 (71%), і рН 7,5 (50-67%). Залуження високогірних водойм може відбуватися, у першу чергу, внаслідок дії антропогенних чинників (засмічення, руйнування рослинного покриву берегів і т.д.) і не є типовим явищем для природних процесів, що відбуваються в акваторіях і басейнах високогірних водойм. Тому збільшення частки самців у популяціях *M. tatricus* понад 50% свідчить про негативні зміни в гідроекосистемах його оселищ.

Daphnia obtusa заселяє значно ширший спектр водних оселищ в Українських Карпатах, де трапляється від висот 400 м н.р.м. до найвищих гіпсометричних рівнів. Проте у високогір'ї через висихання низки астатичних водойм кількість оселищ популяцій виду також різко скорочується, аналогічно як у випадку з *Mixodiaptomus tatricus*. Унаслідок існування виду практично по всій території Українських Карпат, такі наслідки кліматичних змін не є критичними для метапопуляційних елементів *Daphnia obtusa*.

Пік чисельності для *D. obtusa* в оптимальних для неї оселищах популяцій в умовах високогір'я припадає на липень і сягає 20-214 тис. ос./м³, що дозволяє виду повною мірою використовувати просторову й трофічну ємність оселищ і підтримувати життєздатність популяцій (таким оселищам властива висока чисельність і повночленність субпопуляцій дафнії у різні роки).

У модельних водоймах (субальпійських калюжах) на початку липня середня чисельність особин *D. obtusa* впродовж останнього десятиліття

сягала 30,8 тис. ос./м³, частка самок з партеногенетичними яйцями – у середньому 5,8%, а популяційна плодючість – 0,7 яй./самка, що є природним станом для часткових популяцій виду в цих водоймах. Середня глибина від 15 см не є лімітуючою для розвитку популяційних структур виду у високогір'ї. У калюжах з меншою глибиною відзначено лише поодинокі особини виду у липні, які, очевидно, розвивались з минулорічних ефіпіумів. Розмноження у таких водоймах *D. obtusa* 3 2019 року не відзначено.

В оселищах, де часткові популяції *D. obtusa* досягають оптимального розвитку (висока чисельність, повночленність популяції), рівень антропопресії сягає до 1,7 балів (антропопресія відсутня-помірна). Цим популяціям властива дициклія (ефіпіальні самки й самці з'являються у липні й вересні), що забезпечує підтримання генофонду для подальшого розвитку виду у високогір'ї; частка ефіпіальних самок від загальної чисельності виду в ці періоди сягає 10-12%; упродовж червня (інтенсивне партеногенетичне розмноження) частка самок з аміктичними яйцями сягає 2-22%; значення популяційної плодючості у червні коливаються у межах 0,2-3,4 яй./самка. Ці показники є дуже важливими для подальшого розвитку популяції, оскільки їхні зміни вказують на порушення гомеостазу системи й наявність негативних зовнішніх збурень. Частка самців у період статевого розмноження істотно коливається (0,1-53%) і їхня кількість не може слугувати однозначним показником негативних чи позитивних змін функціонування популяції чи гідроекосистеми загалом.

Чисельність *Chydorus sphaericus* й *A. vernalis* має дуже широку амплітуду й значно менше залежить від рівня антропопресії, ніж чисельність монтанних видів. Загалом для *Daphnia obtusa* й *Mixodiaptomus tatricus* характерна менша екологічна пластичність, їх динамічні зміни в популяціях і її структура є більш стабільними у різних водоймах, ніж для *Chydorus sphaericus* й *Acanthocyclops vernalis*, і, відповідно, більш адекватні в якості популяційних біомаркерів.

Показники статевої структури популяцій *Chydorus sphaericus* й *A. vernalis*, внаслідок високої екологічної пластичності цих видів, в умовах високогір'я залежать від гідрології водойм і їхнього гіпсометричного рівня, тому не можуть чітко вказувати на характер антропогенної трансформації високогірних водойм. Відзначено також, що молодь *Peracantha truncata* переважає у менш кислих водах – кореляція між часткою ювенільних особин і значеннями рН становить $r = -0,611$ при $p = 99,3$. При залуженні водойми відсоток ювенільних особин різко зменшується (менше 20%).

Отже, для оцінки стану водних екосистем з-поміж популяційних характеристик пропонуємо використовувати такі структурні показники популяцій планктонних ракоподібних високогірних водойм:

1. Відсоток заселених типових оселищ. Збільшення кількості оселищ *Chydorus sphaericus* й *Acanthocyclops vernalis*, а також зменшення оселищ *Daphnia obtusa* й *Mixodiaptomus tatricus* вказує на негативну трансформацію лентичних водойм високогір'я.

2. Частота трапляння у пробах *Chydorus sphaericus* й *A. vernalis*, *Daphnia obtusa* й *Mixodiaptomus tatricus*. Її збільшення для перших двох видів і зменшення для других двох вказує на негативну трансформацію лентичних водойм високогір'я.

3. Чисельність часткових популяцій монтанних видів. Менша чисельність, ніж 20 тис. ос./м³ у липні для *Daphnia obtusa*, і менша, ніж 3 тис. ос./м³ у червні для *Mixodiaptomus tatricus* в оптимальних для них оселищах (мілководні високогірні озерця та калюжі) свідчить про надмірний рівень антропопресії.

4. Статова структура часткових популяцій *Daphnia obtusa*. Зменшення частки від загальної чисельності ефіпіальних самок у липні й вересні понад 10%, зменшення частки самок з аміктичними яйцями понад 2%, зменшення показника популяційної плодючості понад 0,2 яй./самка у червні вказує на надмірний рівень аттропопресії чи інших зовнішніх чинників.

5. Статова структура часткових популяцій *Mixodiaptomus tatricus*. Зменшення частки яйценосних самок від загальної чисельності у липні й вересні понад 20% свідчить про надмірний рівень антропопресії у водних екосистемах. Збільшення частки самців понад 50% вказує на залуження водойм (переважна причина – надмірний вплив рекреації).

6. Вікова структура часткових популяцій *Peracantha truncata*. Зменшення частки ювенільних особин (менше 20%) вказує на залуження водного середовища (переважна причина – надмірний вплив рекреації).

Зміни різних параметрів угруповань і популяцій планктонних ракоподібних свідчать про тенденцію до негативної трансформації гідроекосистем Чорногори. Основною причиною цих змін, на нашу думку, є зростання кількості рекреантів на території масиву й недотримання ними норм поведінки на природоохоронних територіях.

Використовуючи наведені популяційні біомаркери й поєднуючи дослідження змін популяцій й угруповань ракоподібних високогірних водойм, можливо прослідкувати причинно-наслідковий характер трансформації гірських гідроекосистем й певною мірою розкрити її механізми. Польові й камеральні дослідження популяцій планктону є одним з перших етапів дослідження тенденцій розвитку трансформованих водойм. Їхні результати вказують напрям і потребу у більш детальному дослідженні трансформації певної території й чинників, які лежать в основі негативних природних і антропогенних змін.

Упродовж досліджень за останні роки і порівняння їх результатів з попередніми двома десятиліттями досліджень льодовикових озер

Чорногори (Wisniowski, 1888; Wolski, 1935; Terek, 1993) відзначено зміну якісного складу угруповань гіллястовусих та веслоногих ракоподібних. Ці зміни свідчать про інтенсифікацію процесів природної евтрофікації цих водойм, яка відбувається як завдяки сезонному перерозподілу кліматичних показників (малосніжні зими, тривалі періоди посухи, випадання великої кількості опадів за короткий час у вегетаційний сезон), так і завдяки антропогенному рекреаційному впливу (збільшення кількості рекреантів у басейнах високогірних озер, збільшення кількості місць їх таборування і розпалювання вогнищ, засмічення водойм і їх водозбірних площ побутовими відходами, знищення чагарникового і трав'янистого покриву на берегах і суміжних з акваторіями площ).

Зосередимо увагу на двох показниках. Перший. На інтенсифікацію рекреаційного впливу вказує кількість місць від вогнищ у басейнах високогірних водойм. У басейні озера Несамовите кількість таких місць у 2001 році сягала сім, а в 2020 році – 92. У басейні озера Бребенескул: 2001 рік – чотири, 2020 – 42. Для вогнищ використовують місцеві живі чагарники, ялівець та сосну сланку.

Другий. Ступінь сапробності цих водойм. Для озер Несамовите і Бребенескул відзначено значне підвищення сапробного статусу вод за останні 20 років: озеро Несамовите – від 1,7 (2001 р.) – до 2,1 (2020); озеро Бребенескул – від 1,4 (2001 р.) до 1,9 (2020 р.). Саме на ці високогірні водойми масиву Чорногора чиниться найбільш інтенсивний вплив рекреації, яка у їхніх басейнах фактично є неконтрольованою.

Кореляція між збільшенням кількості вогнищ у басейнах цих водойм і збільшенням ступеню їх сапробного статусу є: для озера Несамовите $r=0,992$ ($n\ 20$; $p\ 0,95$) – кореляція достовірна й тісна; для озера Бребенескул $r=0,740$ ($n\ 20$; $p\ 0,91$) – кореляція достовірна й тісна. Натомість кореляція між середньорічними температурами за останні 20 років і сапробного статусу для обох озер сягає менше 0,4 і є малою і недостовірною. Отже, основний негативний вплив на гідроекосистеми високогірних озер чиниться внаслідок зростання неконтрольованого потоку рекреантів.

Водночас, за таких умов відзначено випадання раритетних стенобіонтних видів з угруповань високогірних озер Українських Карпат. Наприклад, в озерах Несамовите й Бребенескул за останні 5 років не відзначено особин *Mixodiaptomus tatricus*, хоча раніше (до 2015 р.) вид тут відзначався регулярно з року в рік.

Зміни різноманітних параметрів угруповань і популяцій планктонних ракоподібних свідчать про тенденцію до негативної трансформації природних високогірних гідроекосистем Чорногори.

РОЗДІЛ 7.

РОЛЬ АДАПТИВНОЇ СТРАТЕГІЇ МОХІВ У ЗБЕРЕЖЕННІ ФУНКЦІЙ І РІЗНОМАНІТТЯ ПРИРОДНИХ БІОСИСТЕМ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН (НА ПРИКЛАДІ УРОЧИЩА ЗАЛИВКИ ЗАПОВІДНИКА РОЗТОЧЧЯ)

У 1984 р. на основі державного заказника “Страдчанський ліс”, заказника “Горбки та Ставки” і пам'ятки природи “Королева гора” було створено природний заповідник “Розточчя”. На сьогодні до складу заповідника належать чотири урочища: Верещиця, Горбки, Ставки та Заливки.

Урочище Заливки (площа 161 га) вважається найбільшим болотним масивом Українського Розточчя. У ландшафтному відношенні урочище являло собою заплаву річок Верещиці та її притоки Ставчанки. У 1984 р. на цій території переважала лучно-болотна рослинність. Луки зосереджені в північній частині урочища (заплава р. Ставчанки), крім того тягнуться вузькою смугою уздовж обвідного магістрального каналу. Тут можна виділити торф'янисті, справжні та пустищні луки. Справжні луки поширені на найбільш підвищених ділянках урочища і представлені формаціями *Calamagrostideta epigeios*, *Festuceta pratensis*, *Festuceta rubrae*, *Poa pratensis*, *Anthoxanthetoi odorati*. Власне болотна рослинність збереглася на мікропониженнях уздовж меліоративних та обвідних каналів. Лісові ценози панують у південній та частково центральній частинах і відходять пасмами до східної частини. Переважають ліси з домінуванням у деревостані *Betula pubescens* Ehrh. та *Pinus sylvestris* L, у чагарниковому ярусі – *Frangula alnus* Mill, травостої – *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.

Клімат. Відомо, що клімат території формується під впливом багатьох чинників, найважливішими з яких є сонячна радіація та атмосферна циркуляція, які зумовлюють перерозподіл тепла й вологи. Таким чином, кліматичні умови дають основний матеріал для встановлення причин загального розподілу рослинності, у тому числі й угруповань мохоподібних.

Згідно зі схемою кліматичного районування (Щербань, 1972), Розточчя знаходиться в межах атлантично-континентальної лісової та лісостепової області, для якої характерний помірно-континентальний клімат. Близькість вологих Прибалтійських низовин, Руської рівнини та Карпат зумовлюють особливості кліматичних умов – зміни циклонних і антициклонних циркуляцій та домінування морських або континентальних повітряних мас при загальному переважанні західного переносу. Коефіцієнт континентальності становить 31,6. Наводимо дані метеостанції Янівський Став (сmt Івано-Франкове, Яворівський район, природний заповідник “Розточчя”) за період від 1986 до 2017 рр. (табл. 7.1), коли

проводили інвентаризацію мохоподібних (Данилків, Сорока, 1989; Рабик, Данилків, 2004, 2005; Рабик, 2021).

Таблиця 7.1

**Основні кліматичні показники за 1986-2020 рр. роки на території
ПЗ “Розточчя” (Літопис природи, 2020)**

Роки	Температура повітря, С°			Кількість опадів, мм	Відносна вологість повітря, %
	середня	максимальна	мінімальна		
1986	7,5	30,6	-24,6	538,0	77
1987	6,6	33,0	-28,5	670,6	78
1988	7,8	32,1	-28,5	670,6	78
1989	9,1	31,6	-14,5	662,0	79
1990	8,8	30,5	-13,5	773,5	78
1991	7,7	33,0	-25,5	680,8	82
1992	7,7	33,7	-19,7	792,0	82
1993	7,8	29,6	-19,9	568,0	76
1994	10,0	38,2	-21,4	649,2	78
1995	8,4	33,8	-20,5	531,9	79
1996	7,6	34,0	-25,0	598,9	80
1997	7,9	33,0	-21,0	814,4	79
1998	8,3	37,0	-17,5	1054,1	79
1999	9,3	33,1	-20,0	784,8	79
2000	8,4	33,0	-22,0	689,3	76
2001	8,4	37,0	-22,0	783,9	74
2002	9,0	36,7	-23,5	694,0	75
2003	6,5	32,0	-23,0	637,8	79
2004	7,0	33,0	-20,7	819,5	78
2005	8,0	32,9	-24,3	709,2	79
2006	8,3	33,1	-20,4	765,0	82
2007	9,2	32,7	-19,8	678,8	78
2008	9,1	33,8	-17,4	613,4	79
2009	8,8	32,1	-19,3	854,0	82
2010	8,3	33,4	-29,3	969,0	84
2011	8,6	31,5	-20,0	638,2	79
2012	8,3	36,2	-29,0	783,1	78
2013	8,5	34,1	-19,5	728,7	78
2014	9,5	35,8	-18,1	720,6	79
2015	9,9	32,4	-20,0	738,7	81
2016	9,9	32,3	-18,7	866,3	82
2017	10,0	35,5	-23,2	778,5	80
2018	9,9	31,0	-23,0	637,6	78
2019	10,2	35,0	-11,3	801,4	80
2020	9,4	32,4	-15,1	879,2	85

Трохи тепліший і вологіший, порівняно з багаторічними даними, вегетаційний період 1997 р. змінився ще теплішим і надмірно вологим періодом 1998-го. Суми температур періодів активної вегетації підвищувалися до 2000 р. (цей показник для даного року – 30-32 °С відповідав середньому для Причорномор’я (Заставний, 1996), причому вегетаційний період року був значно сухіший від норми. Крім того

поступово збільшувалися середні річні температури: у 1998-1999 рр. вони вже відповідали нормі для Закарпатської низовини (Ужгород, 9,3 °С), а в 2000 р. – для Криму (Сімферополь, 10,0 °С).

За середніми показниками період 1997-2002 рр. відрізнявся значно вищими річними температурами та більшою кількістю опадів, порівняно з багаторічною нормою (Стрямець та ін., 2018). Після 2010 р. почала помітно збільшуватися кількість безсніжних зим, часто траплялися морозні періоди при повній відсутності снігового покриву, що у минулому було рідкісним явищем. Такі зміни суттєво впливають на стан екосистем. У вегетаційний період все частіше спостерігається тривала посуха. Наприклад, посушливість ґрунту влітку 2015 року була настільки тривалою, що багаті глиняні ґрунти втрачали вологу і кам'яніли, що обмежувало ріст та розвиток трав'яних рослин. За період з 1985 р. за даними метеостанції заповідника "Розточчя" середня річна температура повітря знаходилась у межах 7,0-7,8 °С. За наступний період цей показник підвищився до 8,8 °С і передбачається, що така тенденція збережеться надалі (Косик, Скобало, 2006; Літопис..., 2020). Характерною особливістю погодних умов в останні роки є зміна характеру опадів. Для Українського Розточчя характерні були довгі затяжні дощі малої інтенсивності. Зараз тривалість опадів стає коротшою, натомість інтенсивність – більшою, почастішали зливові дощі (Літопис..., 2020; Стрямець та ін., 2021).

Така значна мінливість кліматичних показників позначилися на видовому складі й структурі рослинних угруповань, а саме збільшенням кількості мезофітів і мезогігрофітів та зменшенням ксерофітів у період до 2005 р., а згодом – навпаки, збільшенням кількості ксерофітів та ксеромезофітів (2015 р. і дотепер).

Систематичне опрацювання бріофітів здійснювали за Г. Бачуриною, В. Мельничуком (1987, 1988, 1989, 2003), М. Ігнатовим, Є. Ігнатовою (Ігнатов, Ігнатова, 2003; Ігнатов, 2004), Я. Фрамом, В. Фреєм (Frahm, Frey, 2004), Б. Гофінетом та ін. (Goffinet et al., 2009). Класифікація та номенклатура видів мохів подана за Hill et al. (2006).

Для **таксономічного аналізу бріофітів** використовували систему Б. Гофінета та ін. (Goffinet et al., 2009).

Для **встановлення життєвих форм мохоподібних** використовували класифікацію К. Гімінгайма і Е. Робертсона (Gimingham, Robertson, 1950), модифіковану К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1982), П. Річардсом (Richards, 1984) та доповнену Д. Гляймом (Glime, 2006). Деякі із цих форм розділяють (Улична, 1980), наприклад, за щільністю на пухкі та щільні дернинки, килимки чи плетива.

Екологічні групи бріюфітів за вологістю та трофністю визначали на основі власних спостережень та додатково звіряючи за шкалами Г. Елєнберга та ін. (1992) та Г. Риковського (2004).

На території урочища Заливки (ПЗ “Розточчя”) для досліджень було відібрано 7 видів мохів: *Brachythecium mildeanum*^{*}, *Brachythecium salebrosum*, *Climacium dendroides*, *Calliergonella cuspidata*, *Ceratodon purpureus*, *Ptychostomum capillare* та *Didymodon rigidulus*. Зразки рослин збирали на 2 дослідних трансектах упродовж вегетаційного сезону 2020 року. Для аналізу використовували свіжозібраний рослинний матеріал.

Кількісний вміст хлорофілів та каротиноїдів оцінювали за методом Д. Арнона (Arnon, 1949). Для визначення хлорофільного індексу (ХІ) використовували величини вмісту хлорофілів *a* і *b* та показники фітомаси усіх компонентів угруповання (Шмакова, Кудрявцева, 2002). Запас наземної фітомаси визначали методом облікових ділянок розміром 0,25×0,25 м (Базилевич и др., 1978).

Для визначення вмісту розчинних цукрів використали метод У. Дюбойса (Sunkar, 2010). Оптичну густину розчину вимірювали на спектрофотометрі Specord 210 Plus за довжини хвилі 490 нм. Вміст цукрів виражали в мкмоль/ г маси сухої речовини. Для визначення загального вмісту вільних амінокислот застосовували реакційне середовище з нінгідриновим реактивом (Xiong et al., 2006). Пролін екстрагували та визначали за загальноприйнятим методом (Bates et al., 1973). Загальну антиоксидантну активність низькомолекулярних антиоксидантів оцінювали в реакції рослинного екстракту з розчином радикала — 1,1-дифеніл-2-пікридилгідразилом (ДФПГ) за методом В. Бранд-Вільямса зі співавторами (Brand-Williams et al., 1995). Проби фотометрували за довжини хвилі 517 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus.

Усі досліди повторювали тричі, одержані цифрові результати опрацьовували статистично.

7.1. ТАКСОНОМІЧНА, БІОМОРФО-ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ТА РЕПРОДУКТИВНА СТРАТЕГІЯ МОХОПОДІБНИХ ЯК ІНДИКАТОР КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

За період досліджень (Данилків, Сорока М.І., 1989; Рабик І.В., Данилків І.С., 2004; Рабик І.В., 2021) на території урочища Заливки виявлено 23 види, які належать до 1 відділу, 3 класів, 7 порядків, 11 родин, 18 родів. Родини за кількістю видів розміщуються так: Brachytheciaceae – 4 види; Mniaceae – 4; Polytrichaceae – 4; Bryaceae – 3; Amblystegiaceae – 2; Sphagnaceae, Ditrichaceae, Pottiaceae, Aulacomniaceae, Climaciaceae,

^{*} Автори назв видів наведені в анотованому списку.

Нурпасеае – по 1 виду. До родів *Brachythecium*, *Polytrichum*, *Bryum* належать по 2 види, решта родів представлені 1 видом (табл. 7.2).

Таблиця 7.2

Таксономічний склад мохоподібних урочища Заливки

Родина	К-сть родів	%	К-сть видів	%
Brachytheciaceae	3	17	4	17,3
Mniaceae	3	17	4	17,3
Polytrichaceae	2	10	4	17,3
Bryaceae	2	10	3	13,0
Amblystegiaceae	2	10	2	8,7
Sphagnaceae	1	6	1	4,4
Ditrichaceae	1	6	1	4,4
Pottiaceae	1	6	1	4,4
Aulacomniaceae	1	6	1	4,4
Нурпасеае	1	6	1	4,4
Climaciaceae	1	6	1	4,4
Всього	18	100	23	100

На перезволожених ділянках трапляються: *Sphagnum capillifolium* – гігрофіт, *Climacium dendroides* – мезогігрофіт; *Warnstorfia sarmentosa* – гігрофіт, *Aulacomnium palustre*, *Leptodictyum riparium*, *Plagiomnium cuspidatum*, *P. rostratum*, *Rhizomnium punctatum*, *Brachythecium salebrosum*, *Calliergonella cuspidata*; на берегах потоків: *Atrichum undulatum*, *Brachythecium mildeanum* (гігрофіт або мезогігрофіт); на сухих ділянках: *Polytrichum juniperinum*, *P. formosum*, *P. piliferum*, *Ceratodon purpureus*, *Didymodon rigidulus*, *Ptychostomum capillare*, *Bryum caespiticium*, *Pohlia nutans*, *Oxyrrhynchium hians*, *Cirriphyllum piliferum*.

Для урочища Заливки виділено 6 життєвих форм (рис. 7.1):

1) високі пухкі дернинки – *Polytrichum juniperinum*, *P. formosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Aulacomnium palustre*;

2) низькі пухкі дернинки – *Plagiomnium rostratum*, *Polytrichum piliferum*, *Atrichum undulatum*;

3) низькі щільні дернинки – *Ceratodon purpureus*, *Didymodon rigidulus*, *Bryum caespiticium*, *Pohlia nutans*;

4) пучкувато-гілчаста дернинка – *Sphagnum capillifolium*;

5) пухке плетиво – характерні для лісового ярусу помірної зони, легко відокремлюються від субстрату – *Leptodictyum riparium*, *Warnstorfia sarmentosa*, *Calliergonella cuspidata*, *Brachythecium salebrosum*;

6) деревця – ростуть на вологому ґрунті; стебла з пучками бічних гілок на верхівці (*Climacium dendroides*).

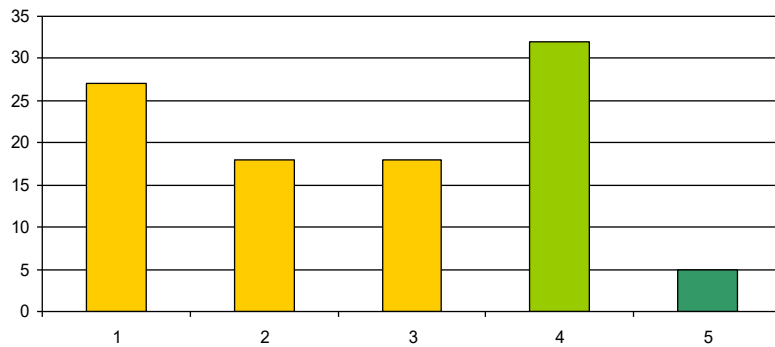


Рис. 7.1. Життєві форми мохоподібних ур. Заливки: 1 – низька щільна дернинка (27%), 2 – низька пухка дернинка (18%), 3 – висока пухка дернинка (18%), 4 – пухке плетиво (32%), 5 – дендроїд (5%)

На території урочища Заливки найбільше видів з життєвою формою пухке плетиво (32%) і низька щільна дернинка (27%). Бокоспорогонні мохи з родин Brachytheciaceae (4 види), Amblystegiaceae (2 види), Нурпасеае (1 вид) представлені біоморфою плетиво. В щільній дернині стебла верхоплідних мохів скріплені ризоїдною повстю. Життєву форму низької щільної дернини утворюють 6 видів з 4-х родин. З них 2 види є представниками родини Вруасеае, 2 – Мніасеае та по 1 виду з родин Ditrachaceae і Pottiaceae. Види, що мають життєву форму щільної дернини, на території дослідження зростають в умовах регулярного достатнього або надмірного зволоження.

Одним із найважливіших чинників поширення мохів є вологість середовища, за яким виділено такі групи (рис. 7.2): мезофіти (36%), гігрофіти (27%), ксеромезофіти (17%), гігромезофіти (15%), гігрогідрофіти (5%) і мезоксерофіти (5%).

Поява ксеромезофітів та мезоксерофітів, очевидно, пов'язана з поширенням мохів, які більш залежні від вологості субстрату, ніж від вологості повітря, трапляються на сухих та помірно зволжених субстратах. Кількісне переважання вологолюбних видів (мезофітів, гігрофітів, гігрогідрофітів, мезогігрофітів, гігромезофітів) зумовлене наявністю великої кількості помірно та перезволжених ділянок. Незадерновані ділянки осушених боліт, які, очевидно, стають пористими і швидко, насичуються киснем, добре прогріваються, їх починають заселяти піонерні види мохів (ксеромезофіти: *Bryum caespiticium*, *Atrichum undulatum*; оліготрофи та олігомезотрофи: *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*) з високою репродуктивною здатністю. Значною мірою збільшується частка мезофітних видів, а гігромезофітних та мезогігрофітних видів мохів, навпаки, зменшується.

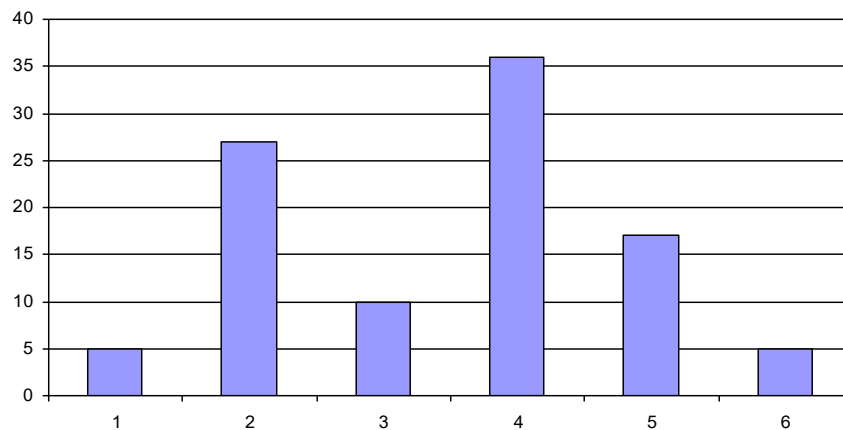


Рис. 7.2. Екологічні групи мохоподібних за вологістю на території урочища Заливки: 1 – гігрогідрофіти (5%), 2 – гігрофіти (27%), 3 – гігромезофіти (10%), 4 – мезофіти (36%), 5 – ксеромезофіти (17%), 6 – мезоксерофіти (5%)

За трофністю субстрату, як одним із важливіших чинників поширення мохів, виділено такі групи бріофітів (Рис. 7.3): мезоевтрофи (32%), евтрофи (27%), мезотрофи (18%), олігомезотрофи (13%), мезооліготрофи (5%), оліготрофи (5%). Виявлені нами групи оліготрофів і мезооліготрофів свідчать про появу мохів, які ростуть на дуже бідних на елементи живлення субстратах (болота, сухі піщані ґрунти). Домінантними групами залишаються мезоевтрофи й евтрофи – мохи характерні для заболочених лук. Збільшується кількість олігомезотрофів, які заселяють збіднені зволожені субстрати.

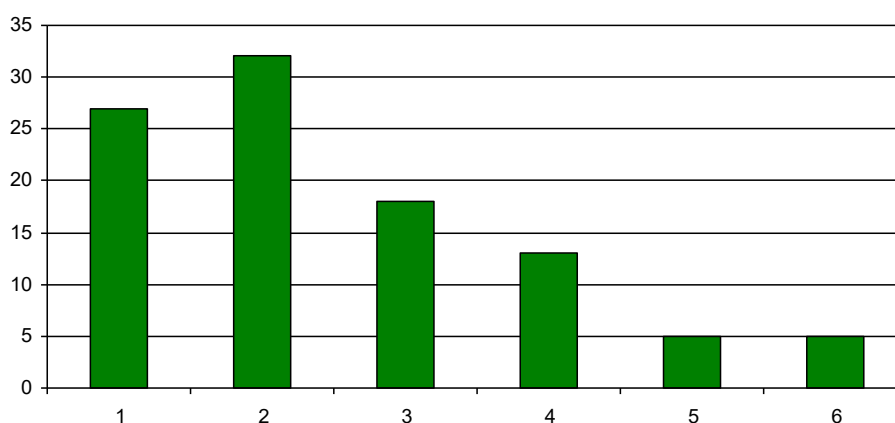


Рис. 7.3. Екологічні групи мохоподібних за трофністю субстрату на території урочища Заливки: 1 – евтрофи (27%), 2 – мезоевтрофи (32%), 3 – мезотрофи (18%), 4 – олігомезотрофи (13%), 5 – мезооліготрофи (5%), 6 – оліготрофи (5%)

Проаналізовано показники проективного покриття та частоти трапляння домінантних видів мохів сухих та перезволожених екотопів (табл. 7.3). На вологих ділянках встановлено зменшення проективного покриття та частоти трапляння для *Sphagnum capillifolium* та їх збільшення для *Climacium dendroides*, що свідчить про подальший процес олущення заболочених екотопів. На сухих ділянках встановлено мінливість проективного покриття та частоти трапляння видів-поселенців: *Didymodon rigidulus* та *Bryum caespiticiu*m, які мають низьку конкурентну здатність, але швидко захоплюють порушені субстрати. Мабуть, їх поширення пов'язано з відносно високою швидкістю росту і розмноження не лише спорами, а й спеціалізованими органами вегетативного розмноження.

Таблиця 7.3

Динаміка проективного покриття та частоти трапляння домінантних видів мохоподібних

Параметри	Екотоп	Вологі ділянки		Сухі ділянки	
	Роки	<i>Sphagnum capillifolium</i>	<i>Climacium dendroides</i>	<i>Didymodon rigidulus</i>	<i>Bryum caespiticiu</i> m
Проективне покриття, %, ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$)	2000	73,7 $\pm$ 4,1	8,1 $\pm$ 2,0	21,8 $\pm$ 1,7	7,2 $\pm$ 2,1
	2009	31,3 $\pm$ 6,2	48,3 $\pm$ 6,4	44,1 $\pm$ 2,4	15,6 $\pm$ 5,3
	2019	16 $\pm$ 9,4	73,2 $\pm$ 6,4	40,0 $\pm$ 7,2	18,1 $\pm$ 4,7
Частота трапляння, %	2000	100	85	90	100
	2009	80	85	100	100
	2019	50	100	80	60

Відомо, що за достатньо високих показників проективного покриття сфагнові мохи впливають на видовий склад судинних рослин (Dorrepaal et al., 2006; Keuper et al., 2011; Keuper, 2012) та мікробіологічні особливості рослинного покриву (Tsyganov, 2012) в умовах кліматичних змін. Установлено, що підвищення температур негативно впливає на ріст і продукування біомаси сфагнових мохів (Breeuwer et al., 2011). Проте виявлено позитивний вплив покриву брієвих мохів на приріст та продуктивність саджанців деревних порід за підвищених температур (Lett et al., 2016). Участь мохоподібних у екосистемах визначається їх високою толерантністю до висушування, а також здатністю до поглинання і утримання вологи (Proctor et al., 2007), що за наявності стабільного проективного покриття сприяє збереженню оптимального температурного режиму. Така властивість бріофітів може використовуватись для

відновлення порушених ділянок природних екосистем (Aronson, Alexander, 2013; Alexander et al., 2016; Cortina-Segarra et al., 2016).

На основі порівняльного аналізу результатів дослідження бріофітного різноманіття на території урочища Заливки встановлено, що за 30 років видовий склад мохоподібних території досліджень суттєво змінився: не знайдено печіночників та майже зникли сфагнові мохи (виявлено лише *Sphagnum capillifolium*). Результати досліджень свідчать, що зникнення гідрофітних та гігрогідрофітних видів мохів, мабуть, є наслідком змін гідротермічного режиму. Проте відзначено збільшення різноманіття екотопів і відповідно екологічних груп бріофітів, що вказує на зменшення загальної площі перезволожених ділянок та болотних ценозів, а поява мезоксерофітів та ксеромезофітів – про появу помірно зволжених місцевиростань. Видовий склад мохів істотно змінився, кількість типових представників болотних біотопів зменшилася.

Видовий склад бріофітів лучно-болотного комплексу ур. Заливки

Bryophyta Schimp.
Sphagnopsida Ochyra
Sphagnaceae Dumort.

1. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw.

Мезооліготрофний гігрофіт. Пучкувато-гілчаста дернинка. Багатодомний.

Polytrichopsida Doweld.
Polytrichaceae Schwägr.

2. *Atichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv.

Евтрофний мезофіт. Низька пухка дернинка. Дводомний.

3. *Polytrichum juniperinum* Hedw.

Олігомезотрофний мезоксерофіт. Висока пухка дернинка. Дводомний.

4. *Polytrichum piliferum* Hedw.

Оліготрофний ксеромезофіт. Низька пухка дернинка. Дводомний.

5. *Polytrichum formosum* Hedw.

Сціофільний мезотрофний мезофіт. Висока пухка дернинка. Дводомний.

Bryopsida Rothm.
Ditrichaceae Limpr.

6. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.

Олігомезотрофний ксеромезофіт. Низька щільна дернинка. Дводомний.

Pottiaceae Schimp.

7. *Didymodon rigidulus* Hedw.

Евтрофний ксеромезофіт. Низька щільна дернинка. Дводомний.

Bryaceae Schwägr.

8. *Bryum caespiticium* Hedw.

Мезоевтрофний ксеромезофіт Низька щільна дернинка. Дводомний.

9. *Ptychostomum capillare* (Hedw.) Holyoak & N. Pedersen

Мезотрофний мезофіт. Щільна низька дернинка. Дводомний.

10. *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* (Screb.) Holyoak & N. Pedersen

Евтрофний гігрозомеозофіт. Однодомний.

Mniaceae Schwägr.

11. *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb.

Олігомеозотрофний мезофіт. Низька щільна дернинка. Однодомний.

12. *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.J. Kop.

Мезоевтрофний гігрофіт. Низька щільна дернинка. Дводомний.

13. *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop.

Мезоевтрофний мезофіт. Висока пухка дернинка. Однодомний.

14. *Plagiomnium rostratum* (Schrader) T.J. Kop.

Мезоевтрофний мезофіт. Низька пухка дернинка. Однодомний.

Aulacomniaceae Schimp.

15. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr.

Мезотрофний гігрофіт. Висока пухка дернинка. Дводомний.

Climaciaceae Kindb.

16. *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber. et D. Mohr

Евтрофний мезогігрофіт. Дендроїдна форма. Дводомний.

Amblystegiaceae G. Roth

17. *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst.

Евтрофний гігрогідрофіт. Пухке плетиво. Однодомний.

18. *Warnstorfia sarmentosa* (Wahlenb.) Hedenäs

Евтрофний гігрофіт. Пухке плетиво. Дводомний.

Brachytheciaceae Schimp.

19. *Brachythecium mildeanum* (Schimp.) Schimp.

Мезоевтрофний гігрофіт. Пухке плетиво. Однодомний.

20. *Brachythecium salebrosum* (Web. et Mohr) Schimp.

Мезотрофний мезофіт. Пухке плетиво. Однодомний.

21. *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout

Мезоевтрофний мезофіт. Пухке плетиво. Однодомний.

22. *Oxyrrhynchium hians* (Hedw.) Loeske

Мезоевтрофний гігрозомеозофіт. Пухке плетиво. Дводомний.

Hypnaceae Schimp.

23. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske

Евтрофний гігрофіт. Пухке плетиво. Дводомний.

Мохоподібні ур. Заливки належать до двох основних статевих типів: дводомних (одностатевих), однодомних (двостатевих) та багатодомних (наявні дво- й одностатеві гаметангії). Загалом, кількість дводомних видів (15 видів, 63%) переважає над однодомними (8 видів, 32%). Виявлено

лише один багатодомний вид сфагнів – *Sphagnum capillifolium*. Майже усі дводомні види-поселенці (*Polytrichum piliferum*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticium*, *Orthodicranum montanum*) мають низьку конкурентну здатність, але швидко захоплюють порушені субстрати, їх поширення пов'язане з відносно високою швидкістю росту завдяки ефективному використанню ресурсів середовища, а не з гідротермічними умовами їх місцевиростань (Лобачевська, 2011; 2012). Здебільшого для цих видів мохів характерне високе репродуктивне зусилля (утворення великої кількості спорогонів з коробочками). На території ур. Заливки в дернинах *Ceratodon purpureus* переважно (до 98%) траплялися жіночі особини зі спорогонами. Чоловічих особин не було виявлено, проте є стерильні особини (2%), які за потреби зможуть утворювати у майбутньому чоловічі гаметангії. У гінецеях виявлено від 10 до 14 архегоніїв. Поодинокі спорогони виявляли в одностатевих жіночих дернинках *Bryum caespiticium* (27%) та *Orthodicranum montanum* (18%), у гінецеях яких визначено від 8 до 12 архегоніїв та від 4 до 8 архегоніїв відповідно.

Дводомні види мохів виявилися життєздатнішими завдяки більш різноманітним способам розмноження: окрім високої регенеративної здатності та фрагментації гаметофіту, вони утворюють органи безстатевого розмноження – *Didymodon rigidulus* (вивидкові тільця), *Ptychostomum capillare* (вивидкові нитки), які повністю замінюють статеве розмноження. Види роду *Plagiomnium*: *P. cuspidatum* та *P. rostratum* розмножуються, утворюючи “крокуючі пагони” – довгі вегетативні дугоподібні стебла, які завдяки активному розвитку та прикріпленню до ґрунту ризоїдами, продовжують рости і заселяти значні площі. На верхівках пагонів *Orthodicranum montanum* утворює короткі ламкі вивидкові гілочки.

Однорідні види мохів переважно належать до багаторічних стаєрів з повільним темпом росту, низьким репродуктивним зусиллям, які дуже рідко утворюють спори. Лише для однорідних мохів-поселенців *Pohlia nutans* та *Ptychostomum pseudotriquetrum* var. *bimum* відзначено високе репродуктивне зусилля: у дернинах встановлено до 100% генеративних особин. Зокрема, в гаметангіях однорідного моху *P. pseudotriquetrum* var. *bimum* визначено від 4 до 6 антеридіїв та від 6 до 10 архегоніїв.

На території ур. Заливки коефіцієнт співвідношення видів мохоподібних, які утворюють спорогони (5), до кількості видів без коробочок (19), становить 0,26, що вказує на наявність порушених ділянок. Однак, треба відзначити, що за 30 років спостережень кількість видів мохів, які часто утворюють спорогони, зросла в 2,5 разів, що може свідчити про сповільнену трансформацію екологічних умов.

Отже, результати дослідження особливостей репродукції мохоподібних свідчать про нестабільність умов на території ур. Заливки,

оскільки порівняно з однодомними майже в два рази переважають дводомні види, 33% яких з високою активністю вегетативного та генеративного розмноження. Низьке (< 1) співвідношення кількості видів мохоподібних, які утворюють спорогони, до кількості видів без коробочок, свідчить про незначний рівень порушення природних умов.

7.2. АНАЛІЗ ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНОЇ МІНЛИВОСТІ МОХІВ ЯК ПОКАЗНИКА ПРОДУКТИВНОСТІ ТА ТОЛЕРАНТНОСТІ МОХОВИХ УГРУПОВАНЬ

Порівняння результатів кількісних та якісних змін пігментів пластид у рослинах у природних умовах розкриває суть пластичності чи консервативності обмінних процесів під впливом екологічних факторів, виявляє ступінь пристосованості окремих видів до умов існування. Функціонування фотосинтетичного апарату рослин визначає, у кінцевому результаті, продуктивність рослинного покриву у мінливих умовах природного середовища. Важливим фактором, який впливає на кількісний та якісний склад пігментного апарату, фотосинтетичну активність та продуктивність рослинного покриву є водний режим місцевиростань. Тому метою роботи було оцінити пластичність функціонування фотосинтетичного апарату різних видів бріофітів та їх роль у асиміляційній продуктивності на сухих та перезволожених ділянках урочища Заливки (Природний заповідник “Розточчя”).

На дослідних ділянках урочища Заливки для аналізів було відібрано 7 видів, які найчастіше трапляються на цій території і приурочені до різних умов місцевиростань (із неоднаковим рівнем освітлення та вологості). Сумарний уміст хлорофілів у пагонах досліджуваних мохів був у досить широкому діапазоні – 0,93-1,91 мг/г маси с.р., каротиноїдів – 0,17-1,12 мг/г маси с.р. (табл. 7.4). У представників родини Brachytheciaceae *Brachythecium mildeanum*, *Brachythecium salebrosum*, представника родини Climaciaceae – *Climacium dendroides* визначено найбільший уміст хлорофілів 1,42-1,98 мг/г маси с.р. та найменше каротиноїдів 0,24-0,32 мг/г маси с.р. Ці види ростуть у затінених мезофітних місцевиростаннях з інтенсивністю світла до 55 тис. лк та вологістю субстрату 42-48%, що значно впливало на кількісний і якісний склад їх пігментного апарату. Рослини пристосувалися до низької інтенсивності освітлення унаслідок зростання частки хлорофілу *b* до 60-65% у загальній сумі хлорофілів асимілюючих органів, що підвищило світлозбиральну здатність пігментного апарату в ділянці далекого червоного світла.

Співвідношення хлорофілів *a/b* становило в середньому 0,6, що є типовим для показників рослин тіньового типу. Деяко меншу кількість

хлорофілів (0,93-1,22 мг/г маси с.р.) визначено у представника родини Нурпасеае – *Calliergonella cuspidata*, який приурочений до перезволожених ділянок у пониженнях мікрорельєфу.

Таблиця 7.4

**Вміст фотосинтетичних пігментів (мг/г маси сухої речовини)
у пагонах мохів на території урочища Заливки**

Зразки мохів	Вміст хлорофілу <i>a</i>	Вміст хлорофілу <i>b</i>	Сума хлорофілів <i>a+b</i>	Вміст каротиноїдів	Співвідн. Х/К	Співвідн. <i>a/b</i>
Ділянка 1						
<i>Calliergonella cuspidata</i>	0,46±0,02	0,76±0,04	1,22±0,12	0,22±0,01	5,5	0,6
<i>Brachythecium mildeanum</i>	0,49±0,01	0,87±0,03	1,36±0,09	0,22±0,01	6,1	0,6
<i>Brachythecium salebrosum</i>	0,65±0,03	1,14±0,02	1,79±0,11	0,28±0,02	6,3	0,6
<i>Climacium dendroides</i>	0,68±0,04	1,23±0,10	1,91±0,09	0,29±0,03	6,5	0,6
Ділянка 2						
<i>Ceratodon purpureus</i>	0,86±0,02	0,50±0,01	1,36±0,11	0,62±0,01	2,2	1,7
<i>Didymodon rigidulus</i>	0,60±0,02	0,49±0,03	1,09±0,11	1,21±0,06	0,9	0,8
<i>Ptychostomum capillare</i>	0,65±0,03	0,43±0,01	1,08±0,09	1,12±0,09	0,9	1,5

Відношення сумарного вмісту хлорофілів до каротиноїдів (Хл/К) також є важливим показником роботи фотосинтетичного апарату, який чутливо реагує на зміну екологічних факторів середовища. У видів затінених місцевиростань визначено високий показник Хл/К (5,6-7,2), водночас у мохів на відкритих ділянках *Ceratodon purpureus* (Ditrichaceae), *Ptychostomum capillare* (Bryaceae), та *Didymodon rigidulus* (Dicranaceae), які ростуть в умовах значної інсоляції (100-110 тис. лк) співвідношення Хл/К зменшувалося до 0,9-2,2, що зумовлено збільшенням кількості каротиноїдів до 0,62-1,12 мг/г маси с.р., які забезпечують у таких умовах захист апарату фотосинтезу від фотоінгібування. У цих видів також виявлено збільшення частки хлорофілу *a* до 65%, порівняно з видами затінених місцевиростань, що свідчить про широку норму реакції мохів до зміни інтенсивності світла.

Накопичення органічного вуглецю у субстраті визначається здатністю фітоценозів поглинати CO₂ у процесі фотосинтезу і, відповідно, опосередковано залежить від вмісту хлорофілів у рослинах. Тому метою роботи було оцінити роль бріофітів у продукційному процесі рослинного покриву.

Вміст хлорофілів є важливим показником потенційної здатності рослинного покриву до зв'язування атмосферного вуглецю. Досить інформативним є його використання для оцінки фотосинтетичної продуктивності рослин (Цельникер, Малкина, 2002; Шмакова и др., 2006). Як показник продуктивності використовують хлорофільний індекс (ХІ), що характеризує валовий вміст хлорофілу в рослинному покриві та може бути параметром для порівняння рослин різної морфології та систематичного положення. Визначено хлорофільний індекс (ХІ) для мохового покриву на дослідних ділянках урочища Заливки (табл. 7.5).

Таблиця 7.5

Хлорофільний індекс мохового покриву на ділянці №1 урочища Заливки

Вид рослин	Вміст хлорофілів (a+b), мг/г маси с. р.	Надземна фітомаса, г/м ²	Хлорофільний індекс, г/м ²
<i>Calliergonella cuspidata</i>	1,16±0,05	64,2±2,13	0,074±0,002
<i>Brachythecium campestre</i>	1,69±0,08	114,3±5,8	0,194±0,009
<i>Brachythecium salebrosum</i>	1,76±0,11	92,2±5,1	0,162±0,005
<i>Climacium dendroides</i>	1,79±0,09	78,8±4,2	0,141±0,011
Всього		349,5	0,571

Видовий склад мохових угруповань на перезволоженій ділянці невеликий, з домінуванням видів родини *Brachytheciaceae*. Структура надземної фітомаси представлена переважно асимілюючими органами. Запас фітомаси становив ~ 350 г/м². Найбільша величина фітомаси і найвищий хлорофільний індекс визначено для видів *Brachythecium mildeanum* і *Brachythecium salebrosum*. ХІ для мохового покриву становив до 0,571 г/м², що зумовлено більшим проєктивним покриттям мохів та домінуванням видів, які мають значну масу асиміляційних органів та високий уміст хлорофілів.

На дослідній ділянці з нижчим рівнем зволоження субстрату оцінювали хлорофільний індекс для мохового покриву, сформованого ксеромезофітними низькодернинними видами *Ceratodon purpureus*, *Ptychostomum capillare* та *Didymodon rigidulus* (табл. 7.6). Для рослин цих видів визначено значно нижчий показник фітомаси і, відповідно, нижчий хлорофільний індекс (0,161 г/м²).

Отже, отримані результати свідчать, що хлорофільний індекс бріофітного покриву на території урочища Заливки є цілком співставним із величинами ХІ, визначеними для рослинних угруповань із домінуванням судинних рослин (наприклад, для чагарничково-мохових угруповань ХІ становив 0,5-0,6 г/м²) (Шмакова, Кудрявцева, 2002). Окрім

того, варто відзначити, що хлорофільний індекс суттєво залежав від видових особливостей мохів та екологічних умов середовища, тому його доцільно використовувати як маркер фотосинтетичної продуктивності мохів. Отримані значення ХІ засвідчують важливу участь бріофітів у продукційному процесі рослинних угруповань ПЗ “Розточчя”.

Таблиця 7.6

**Хлорофільний індекс мохового покриву на ділянці №2 урочища
Заливки**

Вид рослин	Вміст хлорофілів (<i>a+b</i>), мг/г маси с. р.	Надземна фітомаса, г/м ²	Хлорофільний індекс, г/м ²
<i>Ceratodon purpureus</i>	1,36±0,15	43,5±2,4	0,060±0,018
<i>Didymodon rigidulus</i>	1,09±0,12	56,3±3,3	0,062±0,026
<i>Ptychostomum capillare</i>	1,08±0,09	35,6±3,1	0,039±0,009
Всього		135,4	0,161

Вивчення впливу на рослинний організм екологічних факторів є однією з центральних проблем сучасної біології, яка набуває особливої актуальності у зв’язку з глобальними кліматичними змінами.

Бріофіти реагують на зміну кліматичних факторів значно швидше, ніж судинні рослини (Лобачевська, 2014). Мохоподібні чутливі не лише до глобального підвищення температури, а й нестабільного водного режиму місцевиростань, збільшення вмісту вуглекислого газу в атмосфері, збільшення рівня УФ- випромінювання (Tuba et al., 2011; Choudhury et al., 2017), тому вони є зручною моделлю для дослідження механізмів стійкості до дії екологічних стресів та виявлення шляхів адаптації до змінених умов середовища. Крім того є чутливими біоіндикаторами кліматичних і антропогенних трансформацій природного середовища для прогнозування та попередження негативного впливу змін кліматичних умов на біотичні системи.

В умовах дефіциту вологи у бріофітів захисні функції виконують цукри, вільні амінокислоти, антиоксидантні системи, які знешкоджують негативні наслідки зневоднення, та протеїни – гомологи LEA-білків судинних рослин, які синтезуються у відповідь на втрату вологи рослинним організмом унаслідок дії водного, осмотичного і низькотемпературного стресів (Кияк, Буньо, 2016; Proctor et al., 2007; Ayala et al., 2014; Demidchik, 2015; Onele et al., 2018). Водночас показано відмінності у реакції толерантних і чутливих до дефіциту вологи видів бріофітів на однакові стресові навантаження (Wu et al., 2012). Тому досліджували сезонні зміни показників водного режиму (внутрішньоклітинний осмотичний тиск, нагромадження осмотично активних речовин) у мохів із різною

толерантністю до дефіциту вологи – *Ptychostomum capillare* та *Brachythecium salebrosum* на території урочища Заливки.

На території урочища Заливки досліджувані види мохів приурочені до різних локалітетів із досить відмінними мікрокліматичними умовами та відрізняються своєю водоутримуючою здатністю. Рослини *Brachythecium salebrosum* ростуть у мікропониженнях рельєфу, у вологих та затінених ділянках, де вологість субстрату навіть у сухий літній період становила 35,1-42,3%, а інтенсивність світла не перевищувала 60 тис. лк, тому менше залежні від водного дефіциту. Дернини *Ptychostomum capillare* трапляються на відкритих місцях, де отримують надлишок світлової енергії.

Збільшення концентрації розчинних вуглеводів, що супроводжується підвищенням осмотичного потенціалу клітини, є одним із найважливіших механізмів адаптації бріофітів до водного дефіциту. Розчинні цукри (насамперед, сахароза та рафіноза) приєднуються до полярних кінцевих груп фосфоліпідів мембран і таким чином стабілізують мембранну структуру клітин мохів в умовах осмотичного стресу (Zivkovic et al., 2005; Hasanuzzaman et al., 2020; Ren et al., 2021). Окрім того, високі концентрації цукрів у клітині забезпечують вітрифікацію цитоплазми та мембран, що надає клітинним структурам стабільності та мінімізує денатурацію білків (Hoekstra et al., 2005).

Проаналізовано вміст розчинних цукрів у пагонах мохів протягом вегетаційного сезону. У *Brachythecium salebrosum* визначено невисоку концентрацію розчинних вуглеводів (13,9-16,3 мкмоль/г маси сухої речовини) у весняно-осінній період і незначне їх збільшення у літні місяці (до 21,6 мкмоль/г маси сухої речовини) (рис. 7.4).

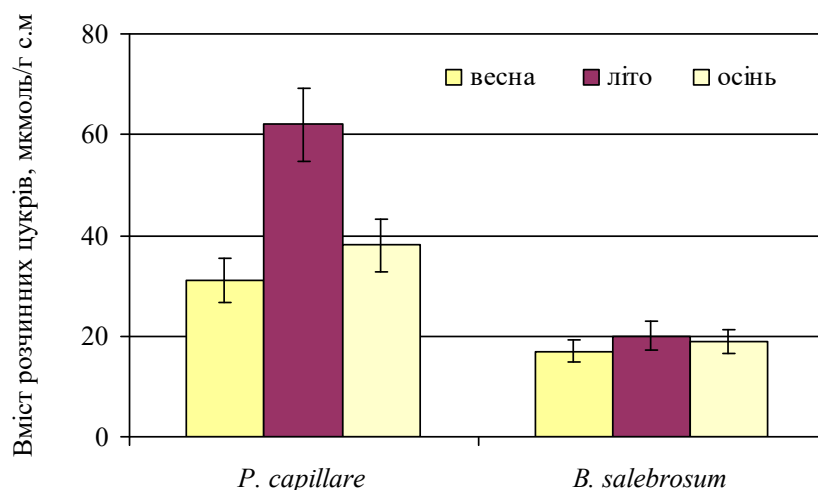


Рис. 7.4. Вміст розчинних цукрів у пагонах *Ptychostomum capillare* та *Brachythecium salebrosum* з території урочища Заливки (ПЗ “Розточчя”) протягом вегетаційного сезону

У пагонах *Ptychostomum capillare* зафіксовано вищу інтенсивність вуглеводного обміну: сумарний вміст цукрів у весняні та осінні місяці становив 29,8-38,6 мкМ/г маси сухої речовини, у червні-липні підвищувався майже утричі. На підставі цих результатів можна стверджувати, що бріюфіти з різною чутливістю до водного дефіциту мають неоднакову спрямованість вуглеводного обміну. Толерантним видам властива більша пластичність обмінних процесів, які у стресових умовах зміщені у бік накопичення редукованих цукрів, що сприяє швидкій адаптації до мінливих умов існування.

Особлива роль у протекторно-адаптивних механізмах належить нітрогеновмісним сполукам, насамперед, пулу вільних амінокислот. Важливість цих осмопротекторів зумовлена поліфункціональністю дії, оскільки вони забезпечують регуляцію осмотичного тиску, детоксикацію вільних радикалів, стабілізацію енергетичного метаболізму. Із загальної кількості амінокислот виділяють групу “стресових”, які беруть участь у загальній відповіді рослинного організму на стрес. До них належать аланін, фенілаланін, аміномасляна кислота та пролін. Проаналізовано сумарний вміст вільних амінокислот у пагонах досліджуваних видів. За сприятливого гідротермічного режиму їх концентрація була подібною: у *Ptychostomum capillare* становила 0,76-0,83 мкмоль/г маси сухої речовини, у *Brachythecium salebrosum* – 0,62-0,68 мкмоль/г маси сухої речовини (рис. 7.5, А).

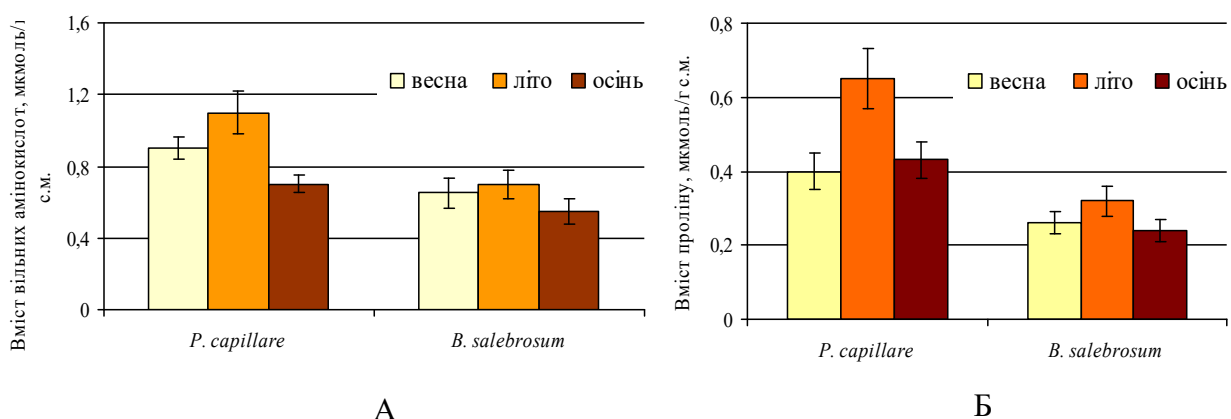


Рис. 7.5. Вміст вільних амінокислот (А) і проліну (Б) у пагонах *Ptychostomum capillare* та *Brachythecium salebrosum* з території урочища Заливки (ПЗ “Розточчя”) протягом вегетаційного сезону

Влітку в посушливий період інтенсивність і спрямованість метаболізму нітрогеновмісних сполук в обидвох видів відрізнялися, оскільки в рослинах *Brachythecium salebrosum* зміни у концентрації вільних амінокислот були незначними, а в *Ptychostomum capillare*

відзначено збільшення їх вмісту. Імовірно, це могло бути зумовлене як нагромадженням цих сполук шляхом синтезу, так і протеазною активністю в умовах осмотичного стресу. Помірна дія несприятливого фактора спричинює нагромадження вільних амінокислот переважно шляхом синтезу, проте висока напруженість стресового чинника може призвести до активації протеаз.

Такі зміни метаболізму нітрогеновмісних сполук, які призводять до нагромадження вільних амінокислот і певної стабілізації внутрішньоклітинного середовища, виявлені у рослинах за дії різноманітних стресових чинників, що свідчить про неспецифічність цієї захисної реакції. Однак, у клітинах рослин із вищою толерантністю до дефіциту води загальна кількість амінокислот є істотно більшою.

Частка “стресової” амінокислоти проліну у сумарній кількості вільних амінокислот також змінювалася упродовж вегетаційного сезону та залежала від видових особливостей мохів. У *Brachythecium salebrosum* її вміст був досить стабільним: у весняно-осінній період зафіксовано 0,25-0,28 мкмоль/г маси сухої речовини проліну та незначне збільшення концентрації у літні місяці (до 0,34 мкмоль/г маси сухої речовини). У пагонах *Ptychostomum capillare* відзначено більший діапазон вмісту цієї амінокислоти залежно від мікрокліматичних умов: її більша кількість протягом усього періоду вегетації порівняно з *Brachythecium salebrosum* і значне посилення акумуляції (до 0,62 мкмоль/г маси сухої речовини) улітку (рис. 7.5, Б).

Тобто, нагромадження вільного проліну має переважно неспецифічний характер і є складовою загальних клітинних захисних систем. Посилення синтезу проліну у пагонах мохів за стресових умов пояснюється багатограним захисним біологічним ефектом, який виявляється не лише в осморегуляторній та протекторній, а також і в антиоксидантній, енергетичній та інших функціях, які забезпечують підтримку клітинного гомеостазу та його перехід у новий адаптивний стан (Лобачевська, 2008; Ashraf et al., 2008). Показано також, що пролін стабілізує молекули білків. Він добре розчиняється у воді, утворюючи колоїдні полімерні структури, внаслідок чого при взаємодії з молекулами білків не спричиняє денатурації, що сприяє збереженню їх нативної конформації в умовах стресу (Wu et al., 2012; Moys et al., 2017).

Необхідно відзначити, що в несприятливих умовах у бріофітів важливими компонентами неспецифічних клітинних захисних систем є низькомолекулярні антиоксиданти. Ці сполуки відіграють вагомую роль в умовах температурного й осмотичного стресів, за дії важких металів (Кияк, 2007; Panda, 2000; Noctor et al., 2016; Thakur, Kapila, 2017), тому було проаналізовано загальну антиоксидантну активність низькомолекулярних антиоксидантів, яка визначається антирадикальною

активністю аскорбінової кислоти, глутатіону, α -токоферолу, флавоноїдів та інших низькомолекулярних сполук (Adedapo et al., 2008; Wadavkar et al., 2017; Zhang et al., 2017).

Із літератури відомо, що бріофіти володіють набагато вищим антиоксидантним потенціалом, порівняно зі судинними рослинами, який зумовлений як низькомолекулярними антиоксидантами (флавоноїдами, фенольними сполуками, аскорбатом), які у високих концентраціях містяться у їх клітинах, так і активністю ферментних систем (Dey, De, 2012), що є важливою адаптивною реакцією мохів до існування в несприятливих умовах середовища.

Виявлено, що у весняні та осінні місяці антиоксидантна активність у пагонах *Ptychostomum capillare* становила 40,8-51,2% та значно підвищувалася у літній період (рис. 7.6). У пагонах *Brachythecium salebrosum* величина антиоксидантної активності протягом вегетаційного сезону була значно нижчою (28,1-33,2%), проте істотної різниці між рослинами із дослідних трансект не виявлено.

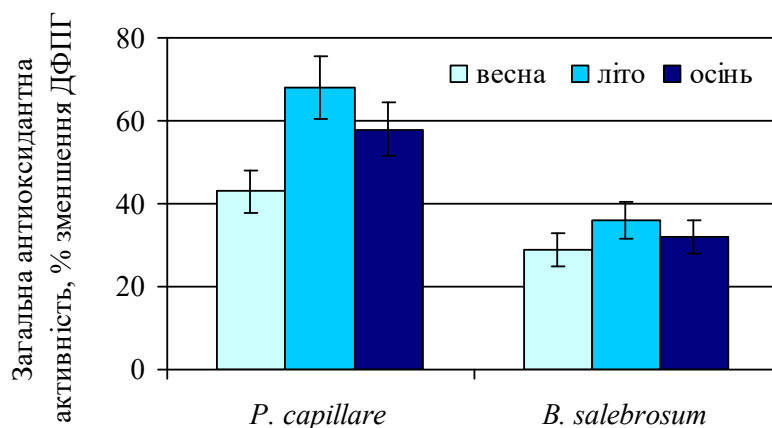


Рис. 7.6. Загальна антиоксидантна активність у пагонах мохів *Ptychostomum capillare* й *Brachythecium salebrosum* з території урочища Заливки (ПЗ “Розточчя”) протягом вегетаційного сезону

На підставі отриманих результатів можна зробити висновок, що виживання рослин у гетерогенному навколишньому середовищі забезпечується певною пластичністю їхньої організації у відповідь на зміни екологічних чинників, яка має пристосувальний характер, спрямована проти порушень в онтогенезі і забезпечує швидку адаптацію у відповідь на добові та сезонні флуктуації екологічних факторів. Рослинам *Ptychostomum capillare* властивий високий рівень пластичності компонентів осморегуляторної системи (вуглеводного обміну та метаболізму нітрогеновмісних сполук), що, очевидно, зумовлене функціонуванням систем ендогенної регуляції, котрі нівелюють несприятливий вплив факторів середовища. Відомо, що показники, які

мають найбільшу пластичність, переважно, і забезпечують адаптацію рослин до мінливих екологічних умов (Bongers, Porra, 2006).

У рослинах *Brachythecium salebrosum* виявлено нижчу мінливість фізіологічних показників упродовж вегетаційного сезону, що зумовлено сприятливішими умовами їх оселищ. Із літератури відомо, що консервативна, більш стабільна реакція організму характерна для рослин, котрі займають певну вузьку екологічну нішу у вже сформованих рослинних угрупованнях і задовольняються тими залишковими ресурсами, які не використовуються домінантними видами (Valladares et al., 2000). Така реакція організму є максимально “економною”, оскільки суттєво зменшуються енергетичні витрати, спрямовані на підтримання пластичності метаболічних процесів.

Таким чином, незважаючи на неспецифічність проаналізованих захисних реакції мохів до несприятливого температурного та водного режимів середовища, виявлено значні відмінності у здатності нагромаджувати осмотично активні речовини у *Ptychostomum capillare* і *Brachythecium salebrosum*, що може свідчити про генетично детерміновану норму реакції у бріофітів із різною чутливістю до дефіциту вологи.

ПІДСУМКИ

Найбільш відчутні кліматичні зміни у 1991-2020 роках на рівнинних територіях західних регіонів України спостерігалися на Західному Поліссі. На Волино-Поділлі вони загалом менше виражені, але посилюються в міру збільшення континентальності клімату окремих пунктів (Львів – Рівне – Чернівці). Найслабше виражені зміни в передгірних районах Карпат (Івано-Франківськ, Ужгород), очевидно в силу кліматостабілізаційної ролі прилеглої гірської системи. У високогір'ї Карпат (Пожижевська), навпаки, відзначене найбільше зростання сум температур і тривалості вегетаційних періодів, що у 2011-2020 роках відповідали нормі для нижньої частини поясу смерекових лісів (950-1050 м н.р.м.).

Загальними рисами кліматичних змін у західних регіонах України протягом 1991-2020 років порівняно з кліматичною нормою 1961-1990 рр. є такі:

- підвищення середніх річних температур на 0,8-1,6 °С, а особливо температур найхолоднішого (січень) і найтепліших (липень-серпень) місяців – до 2,2-2,7 та 1,7-2,3 °С, причому середні річні та температури липня і серпня у всіх регіонах виходять за межі статистичного інтервалу кліматичної норми;

- збільшення сум температур (на 170-350°) і тривалості вегетаційних періодів (на 8-16 діб), скорочення періоду метеорологічної зими (місцями на 14-16 діб);

- зміна умов тепло- і вологозабачення у напрямі тепліших і більш аридних біокліматичних зон, що більшою чи меншою мірою виявляється у всіх регіонах;

- значне загострення кліматичних змін у 2011-2020 роках, із найбільшими аномаліями режимів температур та опадів у 2015-2020 роках.

Аналіз трендів чисельності денних лускокрилих лучно-степових екосистем Північного Поділля за період 1995-2020 рр. показав значне зменшення частоти трапляння видів євросибірського суббореального екогеографічного комплексу, дещо меншою мірою – палеарктичного температного, натомість – збільшення чисельності космополітних і субсередземних видів, що очевидно пов'язане з кліматичними змінами в регіоні.

Кліматичний фактор загрози, разом з описаними вище випадками, опосередковано підтверджується різкою депресією чисельності більшості ксерофільних лучно-степових видів турунів і денних лускокрилих, що спостерігається у 2018-2021 роках – після низки аномально теплих зим з нестабільними періодами від'ємних температур. У таких умовах для

суббореальних видів, пристосованих до континентального клімату, погіршуються умови необхідних для їх життєвого циклу діапаузи та зимового спокою, і вони регресують, тоді як термофільні європейсько-середземноморські (субсередземні) види навпаки, з потеплінням клімату виявляють експансію в значно північніші регіони.

Зокрема, після 2010 року спостерігалось проникнення термофільних субсередземних і середземноморських видів комах у гірські райони південно-західного макросхилу і навіть високогір'я Карпат.

Загалом, рецентні кліматичні зміни зумовлюють регресію ареалів окремих видів бореального та суббореального екогеографічних комплексів, і водночас сприяють міграціям та експансії термофільних видів середземноморського, субсередземного і частково скіфського (степового) комплексів.

Показники чисельності альпійського комплексу та екологічної ємності середовища високогірних угруповань турунів однозначно вказують на сприятливі (2015, 2017, 2019) та несприятливі (2014, 2016, 2018) роки. Головним негативним фактором, що впливає на ці угруповання, є рання весна, що супроводжується надто швидким сходженням снігового покриву та раннім початком вегетації – сталим переходом добових температур через 5 °C. Водночас, показники угруповань турунів не виявляють помітної залежності від режиму тепло- і вологозабезпечення вегетаційного періоду поточного сезону.

Як свідчать результати багаторічних еколого-фауністичних досліджень у Західному Поліссі, Волино-Поділлі та Українських Карпатах, найбільша кількість рідкісних та зникаючих видів комах приурочені до локально поширених екстразональних та азональних екосистем, зокрема болотних, лучно-степових і високогірних оселищ. Власне ці оселища тепер зазнають негативного, а місцями й катастрофічного впливу господарського освоєння (осушення, розорювання, забудова), спонтанного залісення, випалювання трави, рекреаційного пресу, а відтак – подальшого зменшення площ і фрагментації, що відбувається на тлі кліматичних змін з погано передбачуваними для біотичних угруповань наслідками.

Кліматичні зміни, які особливо відчутно проявилися у високогір'ї після 2010 року, в цьому контексті є потенційно важливим негативним фактором. Зокрема, аномально посушливі (субгумідні та субаридні) умови спостерігалися в кінці літа 2013, 2015, 2016, 2018 і 2020 років, що призводило до пересихання більшості струмків. Очевидно, що нинішня тенденція до потепління клімату становить істотну загрозу для локальних ендемічних і реліктових популяцій кріофільних та гігрофільних видів альпіколів, як унаслідок зміни режиму тепло- і вологозабезпечення, надто

раннього танення снігового покриву і початку вегетації, так і зумовленого цим вертикального зміщення висотно-рослинних поясів.

Виходячи з цього, вважаємо, що природоохоронні установи, території яких охоплюють високогір'я Чорногори, мали б приділяти більшу увагу врегулюванню господарської та рекреаційної діяльності в цьому районі. Необхідне також закладення дослідних моніторингових площ і проведення відповідних стаціонарних досліджень з метою встановлення трендів багаторічних змін в угрупованнях турунів і мезофауни загалом.

Важливу роль у формуванні, підтриманні й збереженні різноманіття гірських угруповань ентомофауни відіграють струмки і потоки, які є оселищами цілого комплексу гігрофілів, а також слугують екологічними коридорами для поширення видів, які діють у двосторонньому напрямі. Тому в контексті охорони біорізноманіття особливу увагу слід приділяти охоронним заходам, спрямованим на запобігання руйнуванню русел, знелісенню водозборів та берегів, забрудненню й засміченню високогірних водойм. Це, знову ж таки, потребує врегулювання й обмеження господарської та рекреаційної діяльності у високогір'ї.

Значна антропогенна трансформація біогеоценотичного покриву гірських регіонів Українських Карпат зумовила низку негативних екологічних наслідків: зміну деревних порід лісового покриву, нераціональне розташування орних земель, зменшення біотичної продуктивності та водорегуляційної ролі рослинного покриву, деградацію ґрунтів внаслідок активізації ерозійних процесів, поширення осередків ослаблення та всихання монодомінантних ялинових лісів. Такі глибокі зміни біогеоценотичного покриву роблять гірські регіони ще більш вразливими до явища глобального потепління, зокрема почастищення катастрофічних погодних явищ і активізації комах-фітофагів, тому потребують всебічного вивчення та розроблення стратегії адаптації території до сучасних викликів в умовах кліматичних змін.

Дослідження, проведені в лісових екосистемах Карпатського національного природного парку, виявили, що зі збільшенням висоти над рівнем моря змінюється співвідношення запасів Карбону грубих деревних залишків між стадіями розкладу зі збільшення частки мертвої деревини останніх стадій розкладу, що зумовлено кліматичними особливостями досліджуваної території. Встановлено, що при розрахунках запасів органічного Карбону грубих деревних залишків з використанням щільності деревини живого дерева значення запасів є більшими в 1,3-2,2 рази в залежності від породи та її стадії розкладу. Зважаючи на це, вважаємо за необхідно при розрахунках балансу Карбону в лісових екосистемах враховувати щільність деревини для зменшення неточностей, пов'язаних з використанням лише морфометричних показників для оцінки

як пулу мертвої деревини, так і кількості CO_2 , який виділяється в разі її мінералізації.

Для лісових екосистем Карпатського національного природного парку віком 100-120 років встановлена значна варіабельність запасів Карбону мертвої деревини (від 4,2 до 21,2 $\text{т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$). Основним структурним компонентом мертвої деревини, який зумовлює таку варіабельність, є запаси ламані. Виявлено середній кореляційний зв'язок між запасами ламані та великими гілками ($r=0,36$) та сильний між запасами ламані та пнів ($r=0,78$), що є свідченням інтенсивності процесів мінералізації цих компонентів в умовах високогір'я. Встановлено тісний кореляційний зв'язок між втратою маси зразків мертвої деревини в лабораторних умовах та *in situ* ($r=0,8-0,9$). Виявлено кореляцію між водорозчинним Карбоном в зразках мертвої деревини ранніх стадій розкладу (I-III) і втратою маси *in situ* ($r=0,67-0,71$).

Кількість мертвої деревини, яка детермінована природно-кліматичними особливостями регіону, може бути розрахована на підставі її запасів у природних пралісових та квазіпралісових лісах. Так, загальна площа пралісів та квазіпралісів Говерляньського лісництва Карпатського національного природного парку становить – 774 га, з яких найбільші площі займають природні ялинові ліси (481 га), вдвічі менше буково-ялицево-ялинові (278 га) та лише 12 га ялицево-ялинові ліси. Загальний запас мертвої деревини цих лісів становить близько 6330 т органічного Карбону. Така щільність запасів органічного Карбону ($8,2 \text{ т} \cdot \text{С} \cdot \text{га}^{-1}$) може бути еталонною для природоохоронних територій та враховуватися при реконструкції експлуатаційних лісів на засадах наближеного до природи лісівництва.

У контексті прогнозування змін стану біосистем під впливом зміни клімату необхідно враховувати доступні ретроспективні дані, такі, як палеопалінологічні дослідження змін рослинного покриву протягом голоцену під впливом кліматичних змін і, в останні періоди, антропогенного фактору.

На основі комплексного флороісторичного та палеопалінологічного аналізу показана значна залежність оселищного різноманіття фагетального комплексу в рівнинних умовах України від дії кліматичних чинників і, дещо менша, – від антропогенних. При цьому, на сучасне поширення дубових лісів на цій території мав вплив, переважно, антропогенний фактор, оскільки дуб масово вирубували заради цінної для будівництва деревини.

Біорізноманіття розглядається як прояв усіх форм варіабельності живих систем. Відповідно, це флористичне й фітоценотичне різноманіття, різноманіття популяцій і ценопопуляцій, їхня диференціація за структурно-функціональними параметрами й стратегією в залежності від

умов існування, різноманітність окремих систематичних і функціональних груп тваринних організмів як важливіших консортів тощо. Головною є ідея аналізу й соціологічної оцінки автоінтеграції живого в антропогенно змінене середовище й пошук шляхів збереження біорізноманітності в умовах антропогенно перетвореного середовища (ландшафту).

Загальне оселищне різноманіття регіонів є дуже великим, тому в моніторингових дослідженнях немає можливості охопити всі їх типи комплексними дослідженнями. Однак, відомо, що лише певні типи оселищ відіграють визначальну роль у визначенні регіональної самотності фіто- й зообіоти. Таким оселищам характерні певні особливості, зумовлені геоморфогенезом та флороценогенезом, а, подекуди, й зоогенезом, певного регіону. Такі типи оселищ запропоновано вважати домінантними (або ключовими). При цьому, домінантність у цьому випадку визначається не площею, яку займає певний тип оселища, а його роллю у формуванні самотності біорізноманіття регіону та його відмінностей від суміжних територій. Тобто, мова йде про функціональну домінантність оселища. Наприклад, для Північно-Західного Поділля до таких оселищ можна зарахувати різні типи оселищ букових лісів, карбонатних боліт та екстразональних лучних степів. Натомість на Західному Поліссі, попри інші типи, до домінантних можуть бути зараховані оселища болотних екосистем різних типів тощо.

У системі комплексного моніторингу зміни фітосистем в умовах кліматичних змін та антропогенних чинників запропоновано використовувати такі їхні параметри, які є відображенням функціональної взаємодії фітобіоти з факторами середовища, а також фітосистем та їх компонентів між собою. Це, перш за все, закономірності флороекотопологічної структури фітобіоти регіону, структура популяцій індикаторних і раритетних видів та її динаміка й, відповідно, структура оселищного різноманіття території, зумовлена її ландшафтним різноманіттям. Визначена послідовність заходів щодо формування інформаційної основи й системи такого моніторингу біорізноманітності на природоохоронних територіях.

Апробація такого моніторингу проведена на прикладі домінантних типів оселищ вододільно-грядових (6210 Напівприродні лучні степи, остепнені луки й чагарникові зарості на вапнякових субстратах (*Festuco-Brometalia*) та 9130 Букові ліси *Asperulo-Fagetum* (крім цього, можливо, 9150 Середньоевропейські букові ліси *Cephalanthero-Fagion* на вапняках) та заплавно-долинних (7210 Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae* й 7230 Лужні низинні болота) елементів ландшафту Північно-Західного Поділля. За результатами апробації показано, що сучасні тренди антропогенного впливу на природні комплекси, зокрема резерватогенні зміни внаслідок припинення оранки,

створення лісових культур, осушувальної меліорації тощо) у поєднанні з кліматичними змінами призводять до розвитку взаємно конкурентних відносин між лучно-степовими та фагетальними, а також болотними та чагарниково-лісовими флороценотипами, а відповідно й флороекотопічними комплексами, які їм відповідають, на всіх рівнях їх структурної організації. Регулювання цих процесів можливе в рамках активного природоохоронного менеджменту територій, спрямованого на збереження оселищного різноманіття й притаманного йому різноманіття біоти.

На прикладі гігрофільного типу оселища (“Карбонатні низинні болота з *Cladium mariscus* та з видами *Caricion davallianae*”), у різних географічних регіонах, встановлено різноманітні наслідки та потенційні тренди змін параметрів рідкісних видів рослин в умовах кліматичних змін, ендегенних процесів і антропогенних чинників.

Зважаючи на необхідність забезпечення універсального, методологічно сучасного, способу накопичення та аналізу інформації для цілей моніторингу й, відповідно, менеджменту домінантних типів оселищ, як і біорізноманіття загалом, особливого значення набувають комплексні бази даних щодо біорізноманіття. У рамках зазначеної теми були використані матеріали в рамках співпраці в межах української науково-дослідної платформи щодо біорізноманіття (UkrBIN) як інтегрованих бази даних, аналітично-експертної системи та відкритої системи накопичення інформації, що сприяє покращенню рівня пізнання просторової диференціації фіто- та зообіоти України та її окремих регіонів.

Реакція рідкісних високогірних видів залежить від їхніх еколого-ценотичних потреб. Найвразливішими є види, приурочені до типів оселищ, що виявляють тенденцію до скорочення, а саме: післясніжникові улоговини, високогірні дрібнокам’янисті осипища, оголені скелі й гігрофітні ділянки (болотні, приджерельні, приструмкові). Оскільки Українські Карпати – це середньовисокі гори, площа оселищ, придатних для холодолюбних видів тут дуже обмежена і вони зазнають скорочення і зникнення. Це особливо стосується кріофільних видів, що заселяють прихребтові частини найвищих гір з найсуворішими кліматичними умовами. Крім безпосереднього впливу потепління, рідкісні холодолюбні види зазнають негативної дії кліматогенних змін рослинності і витіснення їх більш конкурентними видами, що проникають до їхніх оселищ. Тому популяції деяких рідкісних видів, зокрема відносно термофільних представників високотрав’я, останнім часом прогресували.

Збереження або відновлення випасання помірної інтенсивності нівелює наслідки кліматогенної сукцесії, а отже протидіє регресування холодолюбних видів. Випасання і потепління мають протилежний вплив на високогірну флору. Цим пояснюються менші втрати деяких

альпійських видів та їхнє виживання на нижчих висотних рівнях у деяких регіонах Українських Карпат, де зберігся режим помірного випасання на відміну від його повного припинення. Тому рішення про введення режиму абсолютної заповідності чи повне припинення будь-якого пасовищного землекористування у Карпатському регіоні повинні враховувати їх можливі негативні наслідки щодо рідкісних видів та ймовірних змін в їхніх оселищах.

Кліматичні зміни істотно впливають на поширення видів і чисельність їхніх популяцій в Українських Карпатах, зокрема у високогір'ї. Регресування і вимирання холодолюбних видів становить загрозу біорізноманіттю у цьому регіоні, де багато високогірних видів трапляється на північно-східній межі свого поширення у Центральній Європі. Особливе занепокоєння викликає перспектива виживання малих популяцій загрожених ендемічних та вузькоареальних таксонів, наприклад *Arabidopsis neglecta*, *Noccaea dasyca*.

Можна виділити наступні типи трансформації середовища існування популяцій і угруповань за впливу кліматичних змін у високогір'ї Українських Карпат:

1) безпосередня пряма зміна абіотичних чинників середовища існування. Ці зміни полягають передусім у потеплінні та зменшенні вологості ґрунту внаслідок меншої кількості опадів у середині і другій половині вегетаційного сезону;

2) опосередкована зміна абіотичних умов існування, зокрема швидше танення плитшого снігу і, тим самим, збільшення тривалості вегетаційного періоду і ще більше підсушування ґрунту;

3) опосередкована зміна біотичних чинників: на вищі гіпсометричні рівні піднімаються угруповання дерев, чагарників і монтанних видів трав, рослинні пояси зміщуються у висхідному висотному напрямку; деревно-чагарникова рослинність витісняє лучну; посилюється конкуренція за поживні ресурси і за світло з боку конкурентних видів трав.

У високогір'ї Карпат найбільш вразливими до кліматогенної трансформації середовища є малі за обсягом популяції й угруповання холодо-, волого- і світлолюбних малоконкурентних видів, які витісняються більш євритопними конкурентними видами.

Найбільш важливими наслідками кліматичних змін, які, в першу чергу, призводять до змін функціонування метапопуляцій планктонних ракоподібних на Чорногорі, Свидовці та інших високогірних масивах Українських Карпат, є висихання астатичних водойм чи занадто короткий час їхнього існування для розвитку у ньому хоча б однієї генерації гіллястовусих чи веслоногих. Часті й тривалі бездошові періоди в останнє десятиліття призвели до зникнення багатьох астатичних планктоценозів.

Упродовж 2010-2020 років кількість оптимальних планктоценозів метапопуляції *Mixodiaptomus tatricus* на масиві Чорногора зменшилась удвічі. У досі існуючих планктоценозах відзначено збільшення частки самців у популяціях *M. tatricus* понад 50%, що свідчить про негативні сукцесійні зміни в природних високогірних гідроекосистемах. Відзначено випадання раритетних стенобіонтних видів з угруповань високогірних озер Українських Карпат. Наприклад, в озерах Несамовите й Бребенескул за останні 5 років не відзначено особин *M. tatricus*, хоча раніше (до 2015 р.) вид тут відзначався регулярно з року в рік.

Daphnia obtusa заселяє значно ширший спектр водних оселищ в Українських Карпатах, де трапляється від висот 400 м н.р.м. до найвищих гіпсометричних рівнів. Проте у високогір'ї через висихання низки астатичних водойм кількість оселищ популяцій виду також різко скорочується, аналогічно як у випадку з *Mixodiaptomus tatricus*.

Збільшення частоти трапляння у пробах з високогірних водойм Українських Карпат *Chydorus sphaericus* й *Acanthocyclops vernalis* вказує на негативну трансформацію лентичних водойм високогір'я, оскільки ці космополітні й еврибіонтні види мають широку екологічну валентність й часто використовують просторову ємність і трофічну базу конкурентних високогірних видів.

Кореляція між збільшенням кількості вогнищ у басейнах цих водойм і збільшенням ступеню їх сапробного статусу є: для озера Несамовите $r=0,992$ ($n=20$; $p=0,95$) – кореляція достовірна й тісна; для озера Бребенескул $r=0,740$ ($n=20$; $p=0,91$) – кореляція достовірна й тісна. Натомість кореляція між середньорічними температурами за останні 20 років і сапробного статусу для обох озер сягає менше 0,4 і є малою та недостовірною.

Отже, основний негативний вплив на гідроекосистеми високогірних озер чиниться внаслідок зростання неконтрольованого потоку рекреантів у їхні басейни.

Зміни різноманітних параметрів угруповань і популяцій планктонних ракоподібних свідчать про тенденцію до негативної трансформації гідроекосистем Чорногори, насамперед, унаслідок впливу неконтрольованої рекреації, і, меншою мірою, кліматичних змін.

Хлорофільний індекс бріофітного покриття на території урочища Заливки є цілком співставним із величинами ХІ, визначеними для рослинних угруповань із домінуванням судинних рослин (наприклад, для чагарничково-мохових угруповань ХІ становив 0,5-0,6 г/м²) (Шмакова, Кудрявцева, 2002). Крім того, варто відзначити, що хлорофільний індекс суттєво залежав від видових особливостей мохів та екологічних умов середовища, тому його доцільно використовувати як маркер

фотосинтетичної продуктивності мохів. Отримані значення ХІ засвідчують важливу участь бріофітів у продукційному процесі рослинних угруповань природного заповідника “Розточчя”.

Виживання рослин у гетерогенному навколишньому середовищі забезпечується певною пластичністю їхньої організації у відповідь на зміни екологічних чинників, яка має пристосувальний характер, спрямована проти порушень в онтогенезі і забезпечує швидку адаптацію у відповідь на добові та сезонні флуктуації екологічних факторів. Рослинам *Ptychostomum capillare* властивий високий рівень пластичності компонентів осморегуляторної системи (вуглеводного обміну та метаболізму нітрогеновмісних сполук), що, очевидно, зумовлене функціонуванням систем ендогенної регуляції, котрі нівелюють несприятливий вплив факторів середовища. Відомо, що показники, які мають найбільшу пластичність, переважно, і забезпечують адаптацію рослин до мінливих екологічних умов (Bongers, Popma, 2006).

У рослинах *Brachythecium salebrosum* виявлено нижчу мінливість фізіологічних ознак упродовж вегетаційного сезону, що зумовлено сприятливішими умовами їх оселищ. Із літератури відомо, що консервативна, більш стабільна реакція організму характерна для рослин, котрі займають певну вузьку екологічну нішу у вже сформованих рослинних угрупованнях і задовольняються тими залишковими ресурсами, які не використовуються домінантними видами (Valladares et al., 2000). Така реакція організму є максимально “економною”, оскільки суттєво зменшуються енергетичні витрати, спрямовані на підтримання пластичності метаболічних процесів.

Таким чином, незважаючи на неспецифічність проаналізованих захисних реакції мохів до несприятливого температурного та водного режимів середовища, виявлено значні відмінності у здатності нагромаджувати осмотично активні речовини у *Ptychostomum capillare* і *Brachythecium salebrosum*, що може свідчити про генетично детерміновану норму реакції у бріофітів із різною чутливістю до дефіциту вологи.

Загалом на рівнині і в Карпатах найбільш вразливими до кліматогенної трансформації середовища є малі за обсягом популяції й угруповання холодо-, волого- і світлолюбних малоконкурентних видів, які витісняються більш євритопними конкурентними видами.

У високогір’ї Карпат сума ефективних температур вище 7 °С за вегетаційний сезон протягом 40-річного періоду зросла більше, ніж на 200 °С. Це спричиняє висхідне зміщення рослинних поясів на 150 м по вертикалі. Трансформація угруповань зумовлює загрозу для численних популяцій і угруповань рідкісних видів. Для упередження негативного впливу кліматичних змін на біорізноманіття необхідним є застосування активних заходів збереження, зокрема помірного випасання.

На території болотних біотопів потепління та падіння рівня ґрунтових вод спричинили істотні зміни видового складу мохів: кількість типових представників зменшилася удвічі, майже зникли печіночники та сфагнові мохи в урочищі Заливки, зросла частка мезофітної та мезоксерофітної груп до 60%. Ефективними маркерами прогнозування змін болотних екосистем є видовий склад мохоподібних, зміна співвідношення їх екологічних груп, проективне покриття і репродуктивна структура.

Узагальнюючи дослідження, проведені на територіях Західного Полісся, Волино-Поділля й Карпат, встановлено, що визначальними маркерами стану і перспектив фітосистем за впливу кліматичних змін є їх обсяг, зміни видового складу, ефективність самопідтримання і динаміка життєвості популяцій; для зоосистем – статева структура і динаміка популяцій стенобіонтів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Андрєєва О.О. Матеріали до історії розвитку рослинності Північно-Західного Поділля в голоцені. *Актуальні проблеми ботаніки та екології: Мат. конф. молодих вчених-ботаніків України*. Одеса, 2003: 34-35.
- Андрєєва О.О. Оценка роли буковых лесов в растительном покрове Подолья в голоцене. *Мат. междунар. конф. молодых ботаников в Санкт-Петербурге* (21-26 мая 2006). СПб: Изд-во ГЭТУ, 2006: 333.
- Андрєєва О.О. Участие пыльцы бука (*Fagus sylvatica* L.) в спорово-пыльцевых комплексах голоцена Подолья (Украина). *Живые объекты в условиях антропогенного пресса. Мат. X междунар. науч.-практ. экологической конф. г. Белгород*, 15-18 сентября 2008 г. Белгород: ИПЦ "ПОЛИТЕРРА", 2008: 7-8.
- Андрєєва О.О. Палінологічна характеристика відкладів середнього голоцену Північно-Східного Поділля. *Наук. зап. Держ. природозн. музею*. Львів, 2009; 25: 245-250.
- Антонов В.С. (2002) Як змінився клімат Чернівців за останні 50 років. Чернівці: Місто, 44 с.
- Антропогенні зміни біогеоценотичного покриття в Карпатському регіоні (1994). Голубець М.А., Козак І.І., Козловський М.П. та ін. К.: Наукова думка, 165 с.
- Артюшенко А.Т. (1970). Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа). Киев: Наук. думка, 173 с.
- Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. (1982). История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде. Киев: Наук. думка, 136 с.
- Артюшенко А.Т., Мельничук И.В., Паришка-Турло С.И. Климатические изменения в антропогене Украины на основании палинологических и малакофаунистических данных. *Физическая география и геоморфология*. К.: Вища школа, Вып. 26. 1981: 119-126.
- Бабаев А.Г., Дроздов Н.Н., Зонн И.С., Фрейкин З.Г. (1986). Пустыни (Природа мира). М.: Мысль, 318 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В. и др. (1978). Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Изд-во "Наука", 349 с.
- Балабук В.О., Лук'янець О.І. Зміна клімату та його наслідки у Рахівському районі Закарпатської област. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2015, 2: 132-148.
- Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. (1987, 1988, 1989). Флора мохів Української РСР. К.: Наук. думка. Вип. I, 180 с.; Вип. II, 179 с.; Вип. III, 176 с.
- Бачурина Г.Ф., Мельничук В.М. (2003) Флора мохів України. К.: Академперіодика, IV, 255 с.
- Безусько А.Г., Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Ярема І.В. Про можливість участі дуба у складі рослинності рівнинної частини України протягом максимуму останнього зледеніння (за палінологічними даними). *Наукові записки*. 2007, Том 67. Біологія та екологія: 3-9.
- Биогеоценотический покров Бескид и его динамические тенденции (1983). К.: Наук. думка, 240 с.
- Білоус А.М. Розроблення моделей для оцінювання мортмаси деревної ламані осикових лісів Українського Полісся. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2014, Вип. 24.10: 23-29.
- Біотопи лісової та лісостепової зон України (2011). За ред. чл.-кор. НАН України Я.П. Дідух. К.: ТОВ "МАКРОС", 288 с.
- Борсукевич Л. М. Поширення та еколого-ценотичні особливості *Cladium mariscus* (L.) Pohl. на Львівщині. *Укр. ботан. журн.* 2008; Т. 65, № 1: 58-65.
- Борсукевич Л. М., Данилик І. М., Кузярін О. Т., Сосновська С. В., Гончаренко В.І. Рідкісні водні та перезволожені оселища басейну Західного Бугу. *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*. 2019; том 21: 133-143.
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. (1991). Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 504 с.
- Боуэн Р. (1969). Палеотемпературный анализ. Ленинград: Недра: 132 с.

Боярская Т.Д., Муратова М.В. Возможность детальных палеоклиматических построений на основе результатов палинологического анализа в целях долгосрочного географического прогноза. *Проблемы общей физической географии и палеогеографии*. М.: 1976: 323-328.

Букреева Г.Ф. Применение математических методов в палинологических исследованиях. *Известия ВГО*. 1987: Т. 119, Вып. 5: 427-433.

Букреева Г.Ф. Решение некоторых задач палинологии математическими методами. *Палинология в СССР*. Новосибирск : Наука, 1988: 157-160.

Букреева Г.Ф., Вотах М.Р., Бишаев А.А. (1986). Методика определения палеоклиматов по палинологическим данным методами целевой интерационной классификации и регрессионного анализа. Новосибирск: Изд. ИГиГ., 190 с.

Ванин С.И. (1930). Гниль дерева, ее причины и меры борьбы. М.: Сельхозгиз., 166 с.

Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат (2004). Царик Й.В., Жиляєв Г.Г., Кияк В.Г. та ін.; за ред. М. Голубця і К. Малиновського. Львів: Поллі, 198 с.

Гелета И.Ф., Спиридонова Е.А. Опыт восстановления климата голоцена по данным палинологии методами многомерного статистического анализа. *Палинология голоцена и плейстоцена*. Ленинград: Изд-во ЛГУ им. А.А. Жданова, 1981: 52-70.

Геряк Ю.М. (2021). Екологічні комплекси ноктуїдних лускокрилих (Lepidoptera, Noctuoidea) Українських Карпат. Автореферат дисер. ... канд. біол. наук. Львів: 20 с.

Голубець М.А. Сучасний та відновлений лісовий покрив Українських Карпат. *Матеріали III з'їзду Українського ботанічного товариства*. К. Наук.думка, 1965: 94-96

Голубець М.А. (1978). Ельники Украинских Карпат. К.: Наук. думка, 264 с.

Голубець М.А., Малиновский К.А. Принципы классификации и классификация растительности Украинских Карпат. *Ботан. журн.* 1967; 52, №2: 189-201.

Голубець М.А. (2019). Основи відновлення функціональної суті Карпатських лісів. Львів: Компанія Манускрипт, 144 с.

Голубець М.А., Малиновский К.А. Классификация растительности Украинских Карпат. *Проблемы ботаники*. 1969, № 11: 237-254.

Голубець М.А., Малиновский К.А., Стойко С.М. (1965). Геоботаническое районирование Украинских Карпат. Львов: Изд-во Львов. ун-та, с. 10-13.

Гричук В.П. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время. Тр. Ин-та географии АН СССР, 1950; 46: 79-80

Гричук В.П. (1989). История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 183 с.

Данилик І.М., Борсукевич Л.М., Кузярін О.Т., Сосновська С. В., Гончаренко В.І. Рідкісні оселища (NATURA-2000) верхів'я басейну ріки Західний Буг. Львів, 2013 / <http://gcs.org.ua/habitats>.

Данилків І.С., Сорока М.І. (1989). Мохоподібні державного заповідника "Розточчя". Львів, 78 с.

Дідух Я.П. Екологічні аспекти глобальних змін клімату: причини, наслідки, дії. *Вісн. НАН України*. 2009; №2: 34-44.

Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А., Якушенко Д.М., Пашкевич Н.А. (2011). Біотопи лісової та лісостепової зон України. Ред. чл.-кор. НАН України Я.П. Дідух. К.: ТОВ "МАКРОС", 288 с.

Домашовець Г.С. (2008). Зональна біопродуктивність лісів Львівщини та її динаміка. *Дис. канд. с.-г. наук: 06.03.02*. Національний аграрний ун-т. К., 2008, 248 с.

Жижин М.П., Кагало О.О. Особливості охорони заплавної рослинності заповідника "Розточчя". *Укр. ботан. журн.* 1989; 46, № 2: 81-85.

Жижин Н.П., Кагало А.А. Проблемы сохранения структуры дериватов реликтовых сосняков Вольно-Подолья. Развитие лесного хоз-ва в западных областях УССР за годы Советской власти. *Тез. Докл. Республиканской научн.-техн. Конф. (Львов, 13-15 июня 1989)*.

Секция III. Рекреационное лесопользование и садово-парковое строительство. Львов, 1989: 78-79.

Жижин Н.П., Загульский М.Н., Кагало А.А., Куковица Г.С. Перспективы охраны и интродукции вяза увенчанного. Роль ботан. садов в охране и обогащении растит. мира. Тез. докл. республ. научн. конф. Посвященной 150-летию Бот. Сада им. Акад А.В. Фомина (25-28 мая 1989). Киев, 1989. Т. 1: 107-108.

Жижин М.П., Кагало О.О., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Стан і перспективи охорони ценопопуляцій *Crambe Tataria* Sebeok. на Опіллі (УРСР). *Укр. ботан. журн.* 1990: 47, № 6: 77-83.

Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат (2009). За ред. Й. Царика. Львів: Меркатор, 172 с.

Заверуха Б.В. (1985). Флора Волино-Подолії і її генезис. К.: Наук. думка, 190 с.

Загайкевич І.К. (1958). Комахи – шкідники деревних і чагарникових порід західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 134 с.

Заставний Ф.Д. (1996). Фізична географія України. За ред. проф. Я.С. Кравчука. Львів, 232 с.

Зелена книга України. Ліси (2001). За ред. Ю.Р.Шеляг-Сосонка. Київ: Наукова думка, 256 с.

Зелена книга України (2009). Під заг. ред. члена-кореспондента НАН України Я.П. Дідуха. Київ: Альтерпрес, 448 с.

Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества (1987). Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. К.: Наук. думка, 216 с.

Зиман С. М. Деякі цікаві та рідкісні рослини з околиць с. Ясиня Закарпатської області. *Укр. ботан. журн.* 1964; 21, № 4: 102-104.

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

Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження (2018). За ред. В. Кияка. Львів: Видавництво ННБК "АТБ", 280 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. (2003). Флора средней части европейской России. 1: Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: КМК, 608 с.

Игнатов М.С. (2004). Флора средней части европейской России. 2: Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М.: КМК, 335 с.

Кагало О.О. Фітосозологічна характеристика болотного масиву у верхів'ях р. Західний Буг. *Укр. ботан. журн.* 1990. 47, № 1: 80-84.

Кагало О.О. Розвиток рослинного покриву західних регіонів у польодовиковий період та антропогенні зміни його ценотичної різноманітності Волино-Поділля. *Раритетні фітоценози західних регіонів України*. Львів, Поллі, 1998: 22-26.

Кагало А.А. Базовые категории системной флорологии как основа охраны биразнообразия. Мат-лы междунар. научн. конф., посвященной 160-летнему юбилею Сухумского ботанического сада. Сухум, Изд-во АГУ, 2003: 141-144.

Кагало О.О. Зміни фітосистем на природоохоронних територіях: методологія созологічної оцінки, прогнозування й моніторингу. *Відновлення порушених природних екосистем. Мат-ли Першої міжнар. наук. конф.* (Донецьк, 24-27.09.02 р.). Донецьк, 2002: 177-181.

Кагало О.О. Деякі методичні аспекти созологічної оцінки динамічних трендів рослинного покриву. *Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку: Мат-ли IV міжнар. наук. конф.* (Донецьк, 17-19 вер. 2003 р.). Донецьк: ТОВ "Лебідь", 2003: 192-195.

Кагало О.О. Екомережа як організаційна та об'єктна основа комплексного моніторингу біорізноманітності. *Відновлення порушених природних екосистем: Мат-ли Третьої міжнар. наук. конф.* (м. Донецьк, 7-9 жовтня 2008 р.). Донецьк, 2008: 243-250.

Кагало О.О., Андреева О.О. Проблеми палеоботанічних реконструкцій на тлі розвитку ландшафтів. Роль природно-заповідних територій Західного Поділля та Юри Ойцовської у

збереженні біологічного та ландшафтного різноманіття. *Збірник наукових праць*. Гримайлів-Тернопіль: Лілея, 2003: 179-186.

Кагало О.О., Воронцов Д.П., Андреева О.О. Доповнений конспект флори судинних рослин національного природного парку “Сколівські Бескиди”. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2011; Том 2(9), № 1: 87-182.

Кагало А.А., Загульский М.Н., Быченко Т.М. *Cypripedium calceolus* L. в разных частях ареала – взгляд с позиций флоро-ценогенеза. *Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Тез. докл. конф., посвященной памяти Л.М. Черепнина*. Красноярск, 1991: 26-28.

Кагало О.О., Царик Й.В., Дорошенко К.В. Структурно-функціональні параметри популяцій як біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища – постановка проблеми. *Промислова ботаніка: стан та перспективи розвитку. Мат-ли між-нар. конф.* (Донецьк, 24-26 вер. 2007 р.). Донецьк, 2007: 181-189.

Канарський Ю.В. Екогеографічна характеристика денних лускокрилих (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2015; Т.6(13), № 1: 235-248.

Канарський Ю.В. Кліматичні зміни в регіоні Українських Карпат на початку ХХІ століття та їх вплив на біотичне різноманіття. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2016; Том 7(14), № 1: 15-36.

Канарський Ю. Принципи екогеографічного аналізу ентомофауністичних комплексів. *Конструктивна географія і картографія: стан, проблеми, перспективи: матеріали міжнародної науково-практичної онлайн-конференції, присвяченої 20-річчю кафедри конструктивної географії і картографії Львівського національного університету імені Івана Франка* (Україна, Львів, 1–3 жовтня 2020 р.). Львів: Простір-М, 2020: 212-216.

Канарський Ю.В. Рецентні зміни ентомофауни у лучно-степових оселищах північно-західного Поділля (на прикладі Lepidoptera). *Вид у біології: теорія та практика* (за ред. І. Загороднюка). Національний науково-природничий музей НАН України (Серія: Природнича музеологія, Випуск 6). Київ, 2021: 315-325.

Канарський Ю.В., Панін Р.Ю. Еколого-біогеографічні аспекти формування угруповань турунів (Coleoptera, Carabidae) у високогір'ї Чорногори (Українські Карпати). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2017; Т.8(15), № 1: 185-216.

Каталог типів оселищ Українських Карпат і Закарпатської низовини (2012). Ред. Б. Проць, О. Кагало. Львів: Меркатор, 294 с.

Кияк В.Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. Львів: Інститут екології Карпат НАНУ, 2012; Т. 3(10), № 1: 77-92.

Кияк В.Г. (2013). Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 248 с.

Кияк В.Г., Штупун В.П., Білонога В.М. Кліматогенні загрози популяціям рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат. *Вісник Львівського Національного університету. Серія біологічна*. 2016; Вип. 74: 104-115.

Кияк Н.Я. Особливості накопичення іонів свинцю та їх вплив на стан прооксидантно-антиоксидантної системи у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. *Чорноморськ. бот. ж.* 2007; 3(1): 56-64.

Кияк Н.Я., Буньо Л.В. Механізми пристосування моху *Bryum argenteum* Hedw. до нафтового забруднення. *Біологічні Студії*. 2012; Том 6, №3: 165-176.

Кіш Р.Я., Андрик Є.Й., Мірутенко В.В. (2006). Біотопи Natura 2000 на Закарпатській низовині. Ужгород: Мистецька лінія, 64 с.

Кіш Р.Я., Проць Б.Г., Кагало О.О., Чорней І.І., Данилик І.М. Принципи созологічної категоризації раритетних типів оселищ. *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації*. 2012; К. Львів, 151-158.

Клеопов Ю.Д. (1990). Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. К.: Наук. думка, 352 с.

Климанов В.А. Климат Северной Евразии в позднеледниковье (последний климатический ритм). *Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 тысяч лет*. М.: Изд-во РАН, 1994: 61-93.

Климанов В.А. Связь субфоссильных спорово-пыльцевых спектров с современными климатическими условиями. *Известия АН СССР. Сер. геогр.* 1981; № 5: 101-114.

Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат (2016). Наук.ред. Я.П. Дідух, І.І. Чорней. Чернівці: Друк Арт, 280 с.

Ключко З.Ф., Плющ И.Г., Шешурак П.Н. (2001). Аннотированный каталог совок (Lepidoptera, Noctuidae) фауны Украины. Київ: Вид-во ІЗШ НАНУ, 884 с.

Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат. *Укр. ботан. журн.* 2009; 66. № 4: 451-465.

Ковбаса Я.В. Моделювання мортмаси деревної ламані березових лісів Східного Полісся України. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2014; Вип. 24.9: 94-100.

Кожевников Ю.П. Проблемы интерпретации спорово-пыльцевых спектров в реконструкции растительного покрова. *Ботанический журнал*. 1995; Т. 80, № 9: 1-19.

Кожевников П.П. Типи лісу та лісові асоціації Поділля. *Праці Всесоюз. наук.-досл. ін-ту ліс. г-ва та агролісомеліорації. Сер. біол. наук.* Харків, 1931; 10: 78-82.

Колаковский А.А. К истории бука Евразии. *Труды Московского общества испытателей природы. Секция биолог.* 1960; № 3: 141-156.

Колішук В.Г. (1958). Сучасна верхня межа лісу в Українських Карпатах. К.: вид-во АН УРСР, 48 с.

Коновалов А.А., Иванов С.Н. К методике реконструкции палеоклимата по палинологическим данным (на примере севера Западной Сибири). *Криосфера Земли*. 2006; Т. 10, № 1: 74-80.

Концептуальні засади сталого розвитку гірського регіону (2007). Львів: Поллі, 288 с.

Корінько О.М. Букові ліси подільської височини (флористичні та еколого-ценотитичні особливості, наукові основи охорони). Автореф. ... канд. биол. наук. К., 2004, 21 с.

Косик Л.Б., Скобало О.С. Кліматична та фенологічна характеристика природного заповідника "Розточчя". *Міжвідомчий науково-технічний збірник Національного лісотехнічного університету України*. 2006; 32, 82-86.

Котов М.И. Геоботанический очерк буковых лесов на р. Збруч (Сатановская лесная дача на Подолии). *Журн. русс. бот. об-ва*. 1930; 4 (1-2): 23-30.

Лавренко Е.М. Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. *Журнал Русского ботанического общества*. 1930; 15, № 4: 351-363.

Лазорко В. Фавна хрущів Лисої гори в Золочівському повіті. *Збірник Фізіографічної Комісії*. 1938; 7: 3-11.

Літопис природи (2020). Природний заповідник "Розточчя", смт. Івано-Франкове, 2005 – 2020. Кн. 24-34.

Лобачевська О.В. Вміст вільного проліну та активність антиоксидантного захисту у мохоподібних за стресових умов. *Чорноморськ. бот. ж.* 2008; 4(2): 230-236.

Лобачевська О.В. Екологічні особливості та репродуктивна стратегія мохоподібних на антропогенно трансформованих територіях. *Наукові записки Тернопільського держ. педагог. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2011; 2(47): 109-113.

Лобачевська О.В. Репродуктивна стратегія мохоподібних на девастрованих територіях видобутку сірки (Львівська область). *Укр. ботан. журн.* 2012; 69(5): 406-416.

Лобачевська О.В. Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища. *Чорн. бот. журн.* 2014; 10(1): 48-60.

Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. (2002). Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород, 244 с.

Малиновський К.А. (1980). Рослинність високогір'я Українських Карпат. К.: Наук. думка, 278 с.

Мельник В.І., Корінько О.М. Внутрішньовидова мінливість і генезис ареалу *Fagus sylvatica* L. на Поділлі. *Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука. Мат-ли читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д.Клеопова* (Київ, 10–13 лист. 2002 р.). Київ: Фітосоціоцентр, 2002: 263-267.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах (1984). Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 33 с.

Микітчак Т.І. Гіллястовусі (Cladocera) й веслоногі (Copepoda) ракоподібні масиву Свидівець (Українські Карпати). *Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна*. 2016; Вип. 72: 149-160.

Микітчак Т.І. Трансформація екосистем льодовикових озер Українських Карпат. *Екологія та ноосферологія*. 2017; 28, 3-4: 28-36.

Микітчак Т.І., Решетило О.С., Костюк А.С. та ін. (2014). Екосистеми лентичних водойм Чорногори (Українські Карпати). Львів: ЗУКЦ, 288 с.

Молотков П.И. (1966). Буковые леса и хозяйство в них. М.: МГУЛ, 224 с.

Муратова М.В., Боярская Т.Д., Либман А.А. Применение теории вероятностей для восстановления палеоклиматических условий по данным палинологического анализа. *Новейшая тектоника, новейшие отложения и человек*. Сб. 3. М.: Изд-во Московского ун-та, 1972: 239-246.

Мухортова Л.В., Ведрова Э.Ф. Вклад крупных древесных остатков в динамику запасов органического вещества послерубочных лесных экосистем. *Лесоведение*. 2012; № 6: 55-62.

Научно-прикладной справочник по климату СССР (1990). Серия 3: Многолетние данные. Выпуск 10: Украинская ССР. Части 1-6. Ленинград: Гидрометеиздат, 605 с.

Національний каталог біотопів України (2018). За ред. А.А. Куземко, Я.П. Дідуха, В.А. Онищенко, Я. Шеффера. К. : ФОП Клименко Ю.Я., 442 с.

Нейштадт М.И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. Москва: Изд-во АН СССР, 402 с.

Олійник В.С. (2008). Водоохоронно-захисна роль гірських лісів Українських Карпат, її антропогенні зміни та шляхи оптимізації. *Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора сільськогосподарських наук за спеціальністю 06.03.03 – лісознавство і лісівництво*. Національний лісотехнічний університет України. Львів, 2008, 384 с.

Парпан В. І., Олійник В.С. Паводкорегулювальна роль гірських лісів Карпат та шляхи їх оптимізації. *Екологія та ноосферологія*. 2009; Т. 20, № 1–2: С. 121-127

Пастернак В.П. (2011). Біопродуктивність лісів Північного Сходу України в контексті змін клімату: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. с.-г. наук: спец. 06.03.02, 06.03.03. К., 49 с.

Пашкевич Г.А. Распространение бука на Украине в плейстоцене. *Флора. Систематика и филогения растений*. К.: Наук. думка, 1975: 288-298.

Погребняк П.С. Лісорослинні умови Поділля. *Праці Всесоюз. наук.-досл. ін-ту ліс. гос-ва та агролісомел. Сер. біол. наук*. Харків, 1931; 10: 112-116.

Полубояринов В.И. (1976). Плотность древесины. М.: Лесная промышленность, 200 с.

Попов М.Г. (1949). Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во Моск. о-ва испытателей природы, 303 с.

Попов С.Г., Плющ И.Г. (2004). Булавоусые чешуекрылые (Lepidoptera: Papilionoidea & Hesperioidea) Западной Украины. Ужгород: М-Студия, 578 с.

Природа Українських Карпат (1968). Львів: Вид-во Львівського університету, 266 с.

Рабик І.В. (2021). Мохоподібні (Bryobionta) в екосистемах Українського Розточчя: *автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.16 – екологія*. Львів, 20 с.

Рабик І.В., Данилків І.С. Мохоподібні (Bryophyta) та антоцеротоподібні (Anthocerotophyta) Українського Розточчя. *“Пачоський і сучасна ботаніка”*. Збірник

наукових праць міжнародної наукової конференції “IV ботанічні читання пам’яті Й. К. Пачоського” (22 – 24 вересня 2004, Херсон). Херсон, 2004: 66-72.

Рабик І.В., Данилків І.С. Життєві форми мохоподібних Українського Розточчя. *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. Випуск 25, №1-2. Тернопіль, 2005: 6-11.

Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональна “Зелена книга”) (1998). Стойко С. М. та ін. Львів: “Поллі”, 190 с.

Рідкісні та зникаючі види тварин Львівської області (2013). Ред. А.-Т.В. Башта, Ю.В. Канарський, М.П. Козловський. Львів: Ліга-Прес, 224 с.

Різун В.Б. (2003). Туруни Українських Карпат. Львів, 210 с.

Рожак В. П. Особливості формування запасів мертвої деревини в лісових екосистемах Стрийсько-Сянської Верховини (Українські Карпати). *Наукові записки ТНПУ ім. Володимира Гнатюка. Серія біологія*. 2014; № 2 (59): 18-24.

Рыковский Г.Ф. Масловский О.М. Флора Беларуси. (2004). Мохообразные. В 2 т. под ред. В.И. Парфенова. Мн.: Тэхналогія, 437 с.

Симакова А.Н. (2008). Развитие растительного покрова Русской равнины и Западной Европы в позднем неоплейстоцене – среднем голоцене (33-4,8 тыс. л. н.) (по палинологическим данным): *Автореф. дис. на соискание уч. степ. канд. геолого-минералог. наук*. М., 32 с.

Синская Е.Н. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа в связи с историей видов. *Ботанический журнал*. 1933; Т. 18, № 5: 370-406; № 6: 487-515.

Сичак Н.М. Платформа національної мережі інформації з біорізноманіття UkrBIN – як інструмент для збору, управління та обміну даними. *Синантропізація рослинного покриву України: III Всеукраїнська наукова конференція* (26-27 вересня 2019 р., м. Київ.) Збірник наукових статей. Київ: Наш формат, 2019: 159-163.

Сіренко О. Нові палинологічні матеріали до реконструкції ранньоплейстоценової рослинності Подільської височини. *Палеонтологічний збірник*. № 40. 2008: 8-16.

Смирнова О.В., Турубанова С.А. Изменение видового состава и распространение ключевых видов деревьев (эдикаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена. *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность*: В 2 кн. / Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. / Отв. ред. О.В. Смирнова. 2004: 118-133.

Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В., Коротков В.Н., Ханина Л.Г. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия. *Успехи современной биологии*, 2001; 121 (2): 144-159.

Справочник по климату Беларуси Часть I: Температура воздуха и почвы (2017). Минск, 85 с.

Справочник по климату Беларуси. Часть II: Осадки (2017). Минск, 64 с.

Стойко С.М. Наслідки антропогенної трансформації лісових екосистем Карпат та шляхи елімінації шкідливих екологічних процесів. *Український ліс*, 1993; № 2: 11-17.

Стойко С.М. (2009). Дубові ліси Українських Карпат: екологічні особливості, відтворення, охорона. Львів, 220 с.

Стойко С.М., Жижин М.П., Кагало О.О. Флороценотична структура та охорона раритетних лісів Pineto-Fageto sylvaticae на північно-східній межі поширення. *Укр. ботан. журн.*, 1990; 47 (3): 68-73.

Стойко С.М., Мілкіна Л.І., Ященко П.Т., Кагало О.О., Тасенкевич Л.О. (1998). Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональні “Зелена книга”). Львів: Поллі, 190 с.

Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат (2001). За ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євровіт, 160 с.

Стрянець Г.В., Гребельна В.О., Скобало О. С., Стрянець С.П. Локальні прояви змін клімату на прикладі природного заповідника “Розточчя”. *Науковий вісник ЛНТУ України*, 2018, 28(11): 24-28.

- Стрямець Г.В., Гребельна В.О., Скобало О.С. Основні характеристики температурного режиму повітря Розточчя в розрізі тривалих і короточасних змін. *Науковий вісник ЛНТУ України*. 2021, 31(1): 14-19.
- Удра И.Ф. (1988). Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. К.: Наук. думка, 200 с.
- Украинские Карпаты. Природа. (1988). Киев: Наук.думка, 208 с
- Український гідрометеорологічний центр. Транскордонне співробітництво в басейні р. Дністер: <https://dnister.meteo.gov.ua> [електронний ресурс].
- Улична К.О. Форми росту мохоподібних Карпатського високогір'я. *Укр. ботан. журн.* 1970; 27, №2: 189-195.
- Фізико-географічне районування. *Географічна енциклопедія України*. Т.3. Київ, 1993: 340-343.
- Хорология флоры Украины. (1986). Киев: Наук. думка, 272 с.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофильный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода деревостоями леса. *Физиология растений*. 1994. Т. 41. №3: 325-330.
- Червона книга України. Рослинний світ (2009). За ред. Я.П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 912 с.
- Чернявський М.В., Іжик Г. Відмерла деревина у букових пралісах як комплекс мікросередовищ існування грибів. *Вісник Львівського національного університету ім. Івана Франка. Сер. Географічна*. Львів: Вид-во центр ЛНУ ім. Івана Франка. 2014; Вип. 45: 144-149.
- Чубатий О. (1965). Соснове криволісся Українських Карпат. К.: Урожай, 136 с.
- Шашко Д.И. (1967). Агроклиматическое районирование СССР. М.: Колос, 335 с.
- Швиденко А.З., Щепанченко Д.Г., Нильссон С. Оценка запасов древесного детрита в лесах России. *Лесная таксация и лесоустройство*. 2009; № 1(41): 133-147.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р. История развития фитоценофона Украины / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух, Л.Г. Безусько. *Зеленая книга Украинской ССР*. К.: Наук. думка, 1987: 28-34.
- Шмакова Н.Ю., Кудрявцева О.В. Сравнительная оценка листового и хлорофильного индексов для определения годичной продукции органического вещества в сообществах горной тундры Хибин. *Бот. журн.* 2002; Т. 87. №3: 85-97.
- Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М., Булычева Т.М., Кудрявцева О.В. (2006). Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. Апатиты, 125 с.
- Шпаківська І.М., М.П. Козловський, В.П. Рожак, Козловський В.І. Едафо-кліматичні чинники ослаблення ялинових лісів Сколівських Бескидів (Українські Карпати). *Матер. міжн. наук.-практ. конф.: "Збереження та відтворення біорізноманіття природно-заповідних територій"*. Львів: ЗУКЦ, 2014: 179-188.
- Шубер П. Динаміка змін клімату у другій половині ХХ і на початку ХХІ століття та її вплив на лісові фітоценози гірської частини Львівської області. *Науковий вісник ЛНТУ України*. 2009; Вип. 19(15): 276-284.
- Шубер П. Особливості динаміки клімату високогір'я Українських Карпат в другій половині ХХ і початку ХХІ століття. *Вісник Львів. ун-ту. Серія географічна*. 2014; Вип. 48: 187-193.
- Шубер П., Березяк В. Тенденції змін температури повітря та кількості опадів у гірській частині басейну ріки Прут у 2007–2009 роках. *Вісник Львів. ун-ту. Серія геогр.* 2012; Вип. 40. Ч. 2: 237-244.
- Щербань М. И. Климат. *Украина и Молдавия*. М.: Наука, 1972: 84–120.
- Adams J.M. Global land environments since last interglacial. Oak Ridge National Laboratory, TN, USA, 1997. Електронний ресурс. Режим доступу: <http://www.esd.ornl.gov/projects/qen/nercEUROPE.html>
- Adedapo A., Jimoh F., Afolayan A., Masika P. Antioxidant activities and phenolic contents of the methanol extracts of the stems of *Acokanthera oppositifolia* and *Adenia gummifera*. *Complementary and Alternative Medicine*. 2008; 8(54): 246-254. doi:10.1186/1472-6882-8-54

- Albann D.H., Pastor J. Decomposition of aspen, spruce and pine boles on two sites in Minnesota. *J. For. Res.* 1993; № 23: 1744-1749.
- Alexander, S., Aronson, J., Whaley, O., & Lamb, D. (2016). The relationship between ecological restoration and the ecosystem services concept. *Ecology and Society*, 21(1): 34-43. doi: <https://doi.org/10.5751/ES-08288-210134>
- Andryeyeva O. The plant cover of North-Western Podolya before human impact. *Proceeding of the III International Young scientists conference "Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution."*, dedicated to 100 anniversary from birth of famous Ukrainian lichenologist Mari Makarevych (Odesa, 15-18 May, 2007). Odesa: Pechatnyi dom, 2007: 270.
- Andrzejowski A. (1823). Rys botaniczny krain zwiędzonych w podróżach pomiędzy Bohem i Dniestrem od Zbruczy aż do Morza Czarnego. Wilno, 128 s.
- Arnon D. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 1949; 24: 1-15.
- Aronson J., Alexander S. Ecosystem restoration is now a global priority: time to roll up our sleeves. *Restoration Ecology*, 2013; 21: 293-296. doi: <https://doi.org/10.1111/rec.12011>
- Ashraf M., Foolad M.R. Role of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*. 2008; № 59: 206-216.
- Ayala A., Muñoz M.F., Argüelles S. Lipid Peroxidation: Production, Metabolism, and Signaling Mechanisms of Malondialdehyde and 4-Hydroxy-2-Nonenal. *Oxid Med Cell Longev.* 2014; 360-438. doi: 10.1155/2014/360438
- Bates L.S., Waldern R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil*, 1973; Vol. 39: 205-207.
- Blab J., Riecken U., Ssymank A. Proposal on a criteria system for a National Red Data Book of Biotopes. *Landscape Ecology*. 1995; Vol. 10: 41-50.
- Böhm C., Berchtold S., Keim D.A. Searching in high-dimensional spaces: Index structures for improving the performance of multimedia databases. *ACM Computing Surveys*. 2001; Vol. 33, № 3: 322-373.
- Bongers F., Popma J. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*. 2006; Vol. 75, № 4: 625-632.
- Borza A. Cercetări fitosociologice asupra pădurilor Basarabene. *Bull. Grăd. Bot. și al. Muz. Bot. dela Univer. din Cluj*. 1937; 17: 1-2.
- Brand-Williams W., Cuvelier C., Berset M.E. Use of a free radical method to evaluate antioxidant activity. *LWT - Food Science and Technology*. 1995; Vol. 28, Issue 1: 25-30. [https://doi.org/10.1016/S0023-6438\(95\)80008-5](https://doi.org/10.1016/S0023-6438(95)80008-5)
- Breeuwer A., Heijmans M., Robroek B., Berendse F. The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species. *Oecologia*. 2008; 156(1): 155-167. doi: 10.1007/s00442-008-0963-8.
- Brown J.K., Roussopoulos P.J. Eliminating biases in the planar intersect method for estimating volumes of small fuel. *Forest Science*. 1974; Vol. 20, № 4: 350-356.
- Carpathian Convention (2011). Protocol on sustainable forest management to the Framework Convention on the Protection and Sustainable Development of the Carpathians. URL: [http://www.carpathianconvention.org/tl_files/carpathiancon/Protocol on Sustainable Forest Managementsigned 27may2011.pdf](http://www.carpathianconvention.org/tl_files/carpathiancon/Protocol%20on%20Sustainable%20Forest%20Managementsigned%2027may2011.pdf) [електронний ресурс]
- Chen X., Wei X., Scherer R. Influence of wildfire and harvest on biomass, carbon pool, and decomposition of large woody debris in forested streams of southern interior British Columbia. *Forest Ecology and Management*. 2005; Vol. 208: 101-114.
- Choudhury F.K., Rivero R.M., Blumwald E., Mittler R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J.* 2017; 90(5): 856-867. doi: 10.1111/tpj.13299
- Chytrý M., Kučera T., Koči M. (2001). Katalog biotopů České republiky. Interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. Praha: AOPK ČR, 304 p.

- Cienciala E., Tomppo E., Snorrason A., Brodamedov M., Colin A., Dunger K., Exnerova Z., Lfsierre B., Petersson H., Priwitzer T., Sanchez G., Preparing emission reporting from forests: Use of National Forest Inventories in European countries. *Silva Fennica*. 2008; Vol. 42: 73-88.
- Climate data: Europe: <https://en.tutiempo.net/climate/europe.html> [электронный ресурс].
- Coomes D.A., Allen R., Scoty N.A., Goulding C., Beets P. Designing systems to monitor carbon tocks in forests and shrublands. *Forest Ecology and Management*. 2002; Vol. 164: 89-108.
- Cortina-Segarra J., Decler K., Kollmann J. Speed restoration of EU ecosystems. *Nature*, 2016. 535, 231. doi: <http://doi.org/10.1038/535231d>
- Czortek P., Kapfer J., Delimat A., Eycott A.E., Grytnes J.-A., Orczewska A., Ratyńska H., Zięba A., Jaroszewicz, B. Plant species composition shifts in the Tatra Mts as a response to environmental change: A resurvey study after 90 years. *Folia Geobot.* – 2018; 52: 1-16.
- Dahl E. (1998). The phytogeography of Northern Europe: British Isles, Fennoscandia, and adjacent areas. Cambridge: Cambridge University Press, 297 p.
- Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*. 2015; 109: 12-228. doi:10.1016/j.envexpbot.2014.06.021
- Dey Abhijit A., De Nath J. Antioxidative Potential of Bryophytes: Stress Tolerance and Commercial Perspectives: A Review. *Pharmacologia*. 2012; 3(6): 1246-1258. doi:10.5567/pharmacologia.2012.151.159
- Dorrepaal E., Aerts R., Cornelissen J.H.C., Van Logtestijn R.S.P., Callaghan T.V. *Sphagnum* modifies climate-change impacts on subarctic vascular bog plants. *Functional Ecology*. 2006; 20: 31-41.
- Dudley N., Vallari D., Lazarov A S. Dead wood – living forest, WWF, Sofia, 2004: 20.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. und verbesserte Auflage. *Scripta Geobotanica*. 1992; P.18: 1–258.
- Essl F., Egger G., Ellmauer T., Aigner S. (2002). Rote Liste gefährdeter Biotoptypen Österreichs. Wälder, Forste, Vorwälder. Wien, Bd. 156, 143 s.
- Feller M.C. Coarse woody debris in the old growth forests of British Columbia. *Environmental Review*. 2003, 11: 135-157.
- Field Measurments for forest Carbon Monitoring, Springer Science + Business Media B.V. Hoover C.M. (ed.) 2008.
- Finsinger, W., Heiri, O., Valsecchi, V., Tinner, W. and Lotter, A. F.. Modern pollen assemblages as climate indicators in southern Europe. *Global Ecology and Biogeography*. (2007; 16: 567-582. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00313.x
- Frahm J.-P., Frey W. (2004). Moosflora. Stuttgart: Ulmer, 537 s.
- Gajewski W. Szczątki flory pierwotnej w jarze Dniestru. *La Protection de la Nature*. 1931; 11: S.10-39.
- Gimingham C.H., Robertson E. T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. *Transaction of British Bryological Society*. 1950; 1: 330-344.
- Glime J.M. Bryophyte Ecology. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, Houghton, 2007. <http://www.bryoecol.mtu.edu>
- Goffinet B., Buck W., Shaw J. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. *Bryophyte Biology*. Second Edition. ed. A.J. Shaw & B. Goffinet Cambridge University Press, 2009: 55–138.
- Hanssen-Bauer I., Nordli P.Ø. (1998). Annual and seasonal temperature variations in Norway 1876–1997. KLIMA Report 25/98. Oslo: Norwegian Meteorological Institute, 29 p.
- Harmon M.E., Krankina O.N., Sexton J. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*. 2000; Vol. 30: 76-84.
- Harmon M., Sexton J. Guidelines for Measurements of Woody Detritus in Forest Ecosystems. Seattle, US LTER Network Ofce, University of Washington US LTER Publication № 20. 1996: P. 73.

- Harmon M.I., Cromack K.J., Smith J. Coarse woody debris in mixed – conifer forests, Sequoia National Park, California. *Canadian Journal of Forest Research*. 1987; Vol. 17: 1265-1272.
- Hasanuzzaman M., Borhannuddin Bhuyan M.H.M., Zulfiqar F., Raza A., Mohsin M.S., Mahmud J. A., Fujita M., Fotopoulos V. Reactive Oxygen Species and Antioxidant Defense in Plants under Abiotic Stress: Revisiting the Crucial Role of a Universal Defense Regulator. *Antioxidants*. 2020, 9, 681. doi:10.3390/antiox9080681
- Heikkilä, M., Seppä, H. 2010: Holocene climate dynamics in Latvia, eastern Baltic region: a pollen-based summer temperature reconstruction and regional comparison. *Boreas*, Vol. 39: 705-719. 10.1111/j.1502-3885.2010.00164.x. ISSN 0300-9483.
- Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryology*. 2006; 28(3): 198-267.
- Hirschler J., Romaniszyn J. Motyle większe z okolic Lwowa. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*. 1909; 43: 80-151.
- Hładyłowicz K.J. (1931). Zmiany krajobrazu w ziemi Lwowskiej od połowy XV wieku do początku XX wieku. *Studia z historii społecznej i gospodarczej pośw. prof. F. Bujakowi*. Lwów.
- Hock F. Begleitpflanzen der Buche. *Bot. Zentralbl.* 1892, 50.
- Hoekstra F.A., Golovina E.A., Buitink J. Mechanisms of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.* 2001; Vol. 6: 431-438.
- http://www.bfn.de/0322_biotope_kat+M52087573ab0.html [електронний ресурс]
- IPCC Good Practice guidance for land use, land-use change and forestry. 2003. http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp/public/gpplulucf/gpplulucf_contents.htm (Accessed: 20.01.2020) [електронний ресурс]
- Issar A. (2003). Climate changes during the Holocene Epoch in Europe. In *Climate Changes during the Holocene and their Impact on Hydrological Systems* (International Hydrology Series, pp. 31-60). Cambridge: Cambridge University Press. doi:10.1017/CBO9780511535703.003
- Jones P.D., Osborn T.J., Briffa K.R. The evolution of climate over the last millennium. *Science*. 2001; Vol. 292: 662-667.
- Kanarsky Yu., Geryak Yu., Lyashenko E. Ecogeographic structure of the moth fauna (Lepidoptera, Drepanoidea, Bombycoidea, Noctuoidea) in Upper Tisa river basin and adjacent areas (Ukraine). *The Upper Tisa River Basin: Transylvanian Review of Systematic and Ecological Research*. Sibiu, 2011; Vol.11: 143-168.
- Kanarsky Yu.V. The indicator value of Insect species (Coleoptera, Lepidoptera) as the markers of natural ecosystems conditions within the Ukrainian Carpathians region. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2017; T.8(15), № 1: 147-184.
- Kanarsky Yu.V., Geryak Yu.M. Macrolepidoptera (Insecta, Lepidoptera) of the Pozhyshevsk site in Chornohora Mts. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2014; T.5(12), №1: 145-162.
- Katalóg biotopov Slovenska (2002). Stanová V., Valachovič M. (eds.). Bratislava: DAPHNE., 225 p.
- Keuper F., Dorrepaal E., van Bodegom P.M., Aerts R., Van Logtestijn R.S.P., Callaghan T.V., Cornelissen J.H.C. A Race for Space? How *Sphagnum fuscum* stabilizes vegetation composition during long-term climate manipulations. *Global Change Biology*, 2011; 17: 2162–2171. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02377.x>
- Keuper F., Parmentier F.-J.W., Daan B., van Bodegom P.M., Dorrepaal E., van Hal J.R., van Logtestijn R.S.P., Aerts R. Differential Vegetation Responses to Three Years of Experimentally Doubled Summer Precipitation in Siberian Shrub and Swedish Bog Tundra. *AMBIO. A Journal of the Human Environment*. 2012; 41. Suppl 3: 269-280.
- Kimmings J.P. (2004). *Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Forest Management and Environmental Ethics in Forestry*. Prentice Hall. 618 p.
- Klein, J.A., Harte, J. & Zhao, X.Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecol. Lett.* 2004; 7: 1170-1179.

- Klemensiewicz St. Beitrage zur Lepidopterenfauna Galiziens. *Verhlandl. d. k. k. zool.-botan. Ges. in Wien*. 1894; XLIV: 167-191.
- Kobiv Y. *Erigeron atticus* Vill. (Asteraceae) in the Ukrainian Carpathians. *Ukr. Botan. Journ.* 2008; 65, № 3: 361-369.
- Kobiv Y. Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians. *Folia Geobot.* 2017; 52: 217-226.
- Kobiv Y. Trends in population size of rare plant species in the alpine habitats of the Ukrainian Carpathians under climate change. *Diversity*. 2018a, 10(3): 62.
- Kobiv Y. *Luzula spicata* (Juncaceae) in the Ukrainian Carpathians: On the brink of extinction. *Ukr. Bot. J.* 2018b, 75(1): 70-76.
- Kobiv Y., Prokopiv A., Nachychko V., Borsukevych L., Helesh M. Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians). *Ukr. Bot. J.* 2017; 74(2): 163-176.
- Krankina O.N., Harmon M.E, Griazkin A.V. Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level I. *Canadian Journal of Forest Research*. 1999; Vol. 29: 20-32.
- Krankina O.N., Harmon M.E, Kukuev Y.A., Treyfeld R.F., Kaspor N.N., Kresnov V.G., Skudin V.M., Protason N.A., Yatskov M. Coarse woody debris in forest regions of Russia. *Canadian Journal of Forest Research*. 2002; Vol. 32: 768-778.
- Krankina O.N., Harmon M.E. Dynamics of the dead wood carbon pool in Northwestern Russian boreal forests. *Water, Air and Soil Pollution*. 1995; Vol. 82: 227-238.
- Kulczyński S., Motyka J. Zespoły lesne i stepowe okolicy Łysej Gory koło Złoczowa. *Kosmos*. 1936; 61(1): 187-218.
- Kuntze R. Charakterystyka faunistyczna Łysej Gory pod Lackiem w powiecie złoczowskim. *Kosmos*. 1936; 61(1):109-136.
- Kuntze R., Noskiewicz J. Zarys zoogeografii polskiego Podola. *Prace Naukowe. Wydawnictwo Towarzystwa Naukowego we Lwowie*. 1938; II (IV), 538 s.
- Kyyak V., Bilonoha V., Dmytrakh R., Gynda L., Nesteruk Y., Shtupun V. Trends in plant population pattern changes under natural and man induced ecosystem transformation of the high mountain zone in the Ukrainian Carpathians. *Studia Biologica*. 2015; 9. №2: 169-180.
- Lämmermayr L. Die Entwicklung der Buchenassoziation seit dem Tertiär. *Band Dahlem-Berlin*, 24.1923.
- Landolt, E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröffentlichungen des Geobot. Institut. ETH*. 1977; (64): 1–208.
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*. 2008; Vol. 320: 1768-1771.
- Lett S., Nilsson M.-C., Wardle D., Dorrepaal E. Bryophyte traits explain climate-warming effects on tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 2016; 105(2). doi:10.1111/1365-2745.12688
- Łomnicki A.M. Fauna Lwowa i okolicy. I. Chrząszcze (Coleoptera). (Tęgoskrzydłe). Cz. I. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*. 1890; 25: 141-217.
- Łukasiewicz Sz. Propozycja modyfikacji metody wykreślenia okresu wilgotnego, “humidowego” w “diadramie klimatycznym Gaussena-Waltera”. *Badania fizjograficzne nad Polską Zachodnią. Seria A – Geografia Fizyczna*. 2006; Tom 57: 95-99.
- Mägdefrau K. Life-forms of bryophytes. *Bryophyte ecology*. Ed. A.J.E. Smith. Chapman a. Hall. London. 1982: 45-58.
- Matuszkiewicz W. (2002). Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. – Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 537 p.
- Merganičová K., Merganič J. Coarse woody debris carbon stocks in natural spruce forests of Babia hora. *Journal of Forest Science*. 2010; Vol. 56, № 9: 397-405.
- Micu D. Snow pack in the Romanian Carpathians under changing climatic conditions. *Meteorol. Atmos. Phys*. 2009; 105: 1–16.

- Molnár J., Izsák T. Trendek és töréspontok a léghőmérséklet kárpátalja időszakaiban. *Légekőr.* 2011; 56: 49-54.
- Moravec J. Rostlinná společnostva České republiky a jejich ohrožení. 2nd ed. *Severočeskou Přírodou*, Suppl. 1995: 1–206.
- Moyo C.E., Beckett R.P., Trifonova T.V., Minibayeva F.V. Extracellular redox cycling and hydroxyl radical production occurs widely in lichenized Ascomycetes. *Fungal Biology*. 2017; 121: 582-588. doi: 10.1016/j.funbio.2017.03.005 PMID: 28606353
- Müller A., Panin R., Kanarskyi Y. Über die Verbreitung und Biologie von *Carabus (Morphocarabus) excellens* Fabricius, 1798, in der Westukraine nebst Beschreibung einer neuen ssp. aus den Vorkarpaten (Coleoptera, Carabidae, Carabini). *Lambillionea*. – Bruxelles: Union des entomologistes Belges. 2019; CXIX 1: 35-45.
- Müller-using, S., Bartsch N. Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in Central Germany European. *Journal of Forest Research*. May 2009; Vol. 128, Issue 3: 287-296.
- Noctor G., Mhamdi A., Foyer C.H. Oxidative stress and antioxidative systems: recipes for successful data collection and interpretation. *Plant, Cell & Environment*. 2016; 39: 1140–1160. doi: 10.1111/pce.12726
- Nowicki M. Motyle Galycii. W drukarni instytutu staupigianskiego. Lwów, 1865: 70-152.
- Nowicki M. Verzeichniss galizischer Käfer. *Beitrage zur Insektenfauna Galiziens*. – Kraków. 1873: 7-52.
- Ódor P., Standovár T. Changes of physical and chemical properties of dead wood during decay (Hungary). The NatMan Project, Working Report, 2003: 23-29.
- Onele A.O., Chasov A., Viktorova L., Beckett R. P., Trifonova T., Minibayeva F. Biochemical characterization of peroxidases from the moss *Dicranum scoparium*. *South African Journal of Botany*. 2018; 119: 132-141. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.08.014>
- Panda S.K. Heavy metal phytotoxicity induces oxidative stress in moss, *Taxithelium* sp. *Curr. Sci*, 2000; 84: 631-663.
- Paul F., Kääb A., Haeberli W. Recent glacier changes in the Alps observed from satellite: Consequences for future monitoring strategies. *Global and Planetary Change*. 2007; Vol. 56, № 1-2: 111-122.
- Proctor M.C.F., Oliver M.J., Wood A.J., Alpert P., R. Stark L., Cleavitt N.L., Mishler B.D. Desiccation-tolerance in bryophytes: A review. *Bryologist*. 2007; Vol. 110, № 4: 595–621.
- Radtke P.J., Pringle S.P., Amateis R.L., Copenheaver C.A., Burkhart H.E. A proposed model for deadwood C production and decay in loblolly pine plantations. *Environmental Management*. 2004; Vol. 33 (Special Issue): Supplement 1: 856-864.
- Rahman M.M., Frank G., Ruprecht H., Vacik H. Structure of coarse woody debris in Lange-Leitn Natural Forest Reserve, Austria. *Journal of Forest Science*. 2008; Vol. 54: 161-169.
- Ranius T., Jonsson B., Kruys N. Modelling dead wood in Fennoscandian old-growth forests dominated by Norway spruce. *Can J For Res*. 2004; Vol. 34: 1025-1034.
- Rastlinná spoločnosť Slovenska. 3. Vegetácia mokradi (2001). Ed. Valachovič M. Bratislava :Veda, 435 s.
- Ren X., Wang M., Wang Y., Huang A. Superoxide anion generation response to wound in *Arabidopsis* hypocotyl cutting. *Plant Signaling & Behavior*. 2021; 16(2): 27-58. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1848086>
- Richards P. W. The ecology of tropical forest bryophytes. *New Manual of Bryology*. The Hattori Botanical Laboratory: Nichinan. 1984; vol. 2: 1233-1270
- Romaniszyn J., Schille F. Fauna motyli Polski (Fauna Lepidopterorum Poloniae). T.1. *Prace monograficzne Komisji fizjograficznej PAU*. 1929; 6, 552 s.
- Rybiński M. Wykaz chrząszczów zebranych na Podolu galicyjskiem przy szlaku kolejowym Złoczów-Podwołoczyska w latach 1884-1890. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*. 1903; 37: 57-175.

- Saltré F., Saint-Amant R., Gritti E. S., Brewer S., Gaucherel C., Davis B. A. S., Chuine I. Climate or migration: what limited European beech post-glacial colonization?. *Global Ecology and Biogeography*, (Global Ecol. Biogeogr.). 2013; 22: 1217-1227.
- Saniga M., Schütz J.P. Relation of dead wood course within the development cycle of selected virgin forests in Slovakia. *Journal of Forest Science*. 2002; Vol. 48: 513-528.
- Sefidi K., Moharder M. Characteristics of coarse woody debris in successional stages of natural beech (*Fagus orientalis*) forests of Northern Iran. *Journal of Forest Science*. 2010; Vol. 56 (1): 7-17.
- Środon A. Gurna granica lasu na Czarnogorze i w Gurach Czywczyńskich. *Rozp. wydziału Matematyczno-Przyrodn.*, 72, driał, B. 1948; № 7: 1-96.
- Środoń A. Buk w historii łąsów Polskiu Buk Zwyczajnu *Fagus sylvatica* L. Warszawa: PWN, 1990: 7-25.
- Środoń A. *Fagus* in the forest history of Poland. *Acta Paleobotanica*. 1985; 23 (1-2): 119-137.
- Sunkar R. Plant Stress Tolerance, Methods in Molecular Biology. Springer Science+Business Media, LLC, 2010, 639 p, DOI 10.1007/978-1-60761-702-0_22, © 2010
- Swiatkiewicz M. Motyle rzadsze i nowe dla Polski z okolic Podola. Przyczynek II. *Polskie pismo entomologiczne*. 1930; IX (1-2): 87-92.
- Szafer W. The beech and the beech forests in Poland. Die Bochen wälder Europas. *Veröffentlichungen des geobot. Inst. Rübel in Zürich*, 8, 1930.
- Szafer W. Niczeczenie kosodrzewiny w Karpatach Wschodnich. *Ochrona przyrody*, 1932, № 12: S. 182.
- Szafer W. Las i step na zachodniem Podolu. (The Forest and Steppe in West Podolia). *Rozprawy Wydz. Matem.-Przyr.*, 1935; LXXI. B, (2): 1-130.
- Szafer W. Flora. *Romer E. Powszechny Atlas Geograficzny*. Lwow, 1938, 53 s.
- Terek J. Zooplankton of mountain lakes near Hoverla. *Мат. міжнар. конф. "Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона."* Ужгород, 1993: 294-296.
- Thakur S., Kapila S. Seasonal changes in antioxidant enzymes, polyphenoloxidase enzyme, flavonoids and phenolic content in three leafy liverworts. *Biology. Lindbergia*. 2017; 40(5): 39-44. <https://doi.org/10.25227/linbg.01076>
- Tsyganov A.N., Keuper F., Aerts R., Beyens L. (2012). Flourish or Flush: Effects of Simulated Extreme Rainfall Events on *Sphagnum*-dwelling Testate Amoebae in a Subarctic Bog (Abisko, Sweden). *Microbial Ecology*, 65(1), doi 10.1007/s00248-012-0115-x
- Tuba Z, Slack NG, Stark LR (2011) *Bryophyte ecology and climate change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Valladares F., Ferri-Martínez E., Balaguer L., Perez-Corona E., Manrique E. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource use strategy? *The New Phytologist*. 2000; Vol. 148: 79-91.
- Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace. (2011). Ed Chytrý M. Praha: Academia, 828 s.
- Viertl A. Przyczynek do fauny Galicyi. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*. 1872; 6: 57-59.
- Viertl A. Beitrage zur Lepidopterenfauna der Osterreichisch-Ungarischen Monarchie. *Entom. Zeitschr.* 1897; XI: 69-77; 101-109; 125-141; 149-173.
- Vincent G. Topografie Les v Československ Republice. Čast. 2. (1936). Rachovsko, Praha, 160 s.
- Wadavkar D.S., Murumkar C.V., Deokule S.S., Chavan S.J. Secondary metabolite and enzyme activity on some moss species from Western Ghats, Maharashtra, India. *Bioscience Discovery*. 2017; 8(4): 716-719. <http://jbsd.in> ISSN: 2229-3469 (Print); ISSN: 2231-024X (Online).
- Wierdak Sz. Rozsiedlenie świerka, jodły i buka w Małopolsce. *Sylvan*. 1927; № 5: 347-370.
- Wierzejski A. Zapiski z wycieczki podolskiej. *Sprawozdanie Komisji Fizjograficznej*. 1867; 1: 165-179.

Wirth I.C., Czimczik C.I., Schulze E.-D. Beyond annual budgets: carbon flux at different temporal scales in fire-prone Siberian Scots pine forests. 2002; № 54 B: 611-630. doi:10.1034/j.1600-0889.2002.01343.x.

Wiśniowski T. Report of the faunistical trips to Chornohora lakes in the years 1885 and 1886. *Report of the physiographic commission of the Academy of Krakov*. 1888; 22: 71-78.

Wolski T. Cladocera. *Contribution to the knowledge of Chornohora fauna*. The work of the State Forest Research Institute. A hearings and reports. Seria A. Warszawa. 1935; 8: 37-42.

Woodall C.W., Heath L.S., Smith J.E National inventories of down and dead woody material forest carbon stocks in the United States: Challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management*. 2008; 221-228.

Woodall C.W., Liknes G.C. Climatic regions as an indicator of forest coarse and fine woody debris carbon stocks in the United States. *Carbon Balance and Management*. 2008; Vol. 3: 5.

World Meteorological Organization: <https://community.wmo.int> [електронний ресурс].

Wu N., Zhang Y.M., Downing A., Zhang J., Yang Ch. Membrane stability of the desert moss *Syntrichia caninervis* Mitt. during desiccation and rehydration. *Journal of Bryology*. 2012; Vol. 34, № 1: 1-8.

Xiong Z.-T., Liu C., Geng B. Phytotoxic effects of copper on nitrogen metabolism and plant growth in *Brassica pekinensis* Rupr. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2006; № 64: 273-280.

Yousefpour R., Temperli C., Jacobsen J.B., Thorsen B.J., Meilby H., Lexer M., Lindner M., Bugmann H., Borges J., Palma J., Ray D., Zimmermann N., Delzon S., Kremer A., Kramer K., Reyer C., Lasch-Born P., Garcia-Gonzalo J., Hanewinkel M. A framework for modeling adaptive forest management and decision making under climate change. *Ecology and Society*. 2017; 22(4). URL: <https://doi.org/10.5751/ES-09614-220440>

Zapałowicz H. Roślinna szata Gór Pokucko-Marmaroskich. *Spraw. Komis. Fizjogr.* 1889; 24: 1-390.

Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W., Szeląg Z., Wołek J., Korzeniak U. (2002). Ecological indicator values of vascular plants of Poland. Kraków: W. Szafer Inst. Bot., Polish Acad. Sci., 183 p.

Zhang X., Zhao Y., Wang S. Responses of antioxidant defense system of epilithic mosses to drought stress in karst rock desertified areas. *Acta Geochim.* 2017; 36(2): 205-212.

Zivkovic T., Quartacci M. F., Stevanovic B., Marinone F., Navari-Izzo F. Low-molecular weight substances in the poikilohydric plant *Ramonda serbica* during dehydration and rehydration. *Plant Sci.* 2005; № 168: 105-111.

Zlatník A. Vegetationsstufen und deren Indikation durch Pflanzenarten am Beispiel der Wälder der ČSSR. *Preslia*. 1963; No 35: S. 31-51

До розділу 3. Аналіз біогеоценотичного покриття території досліджень

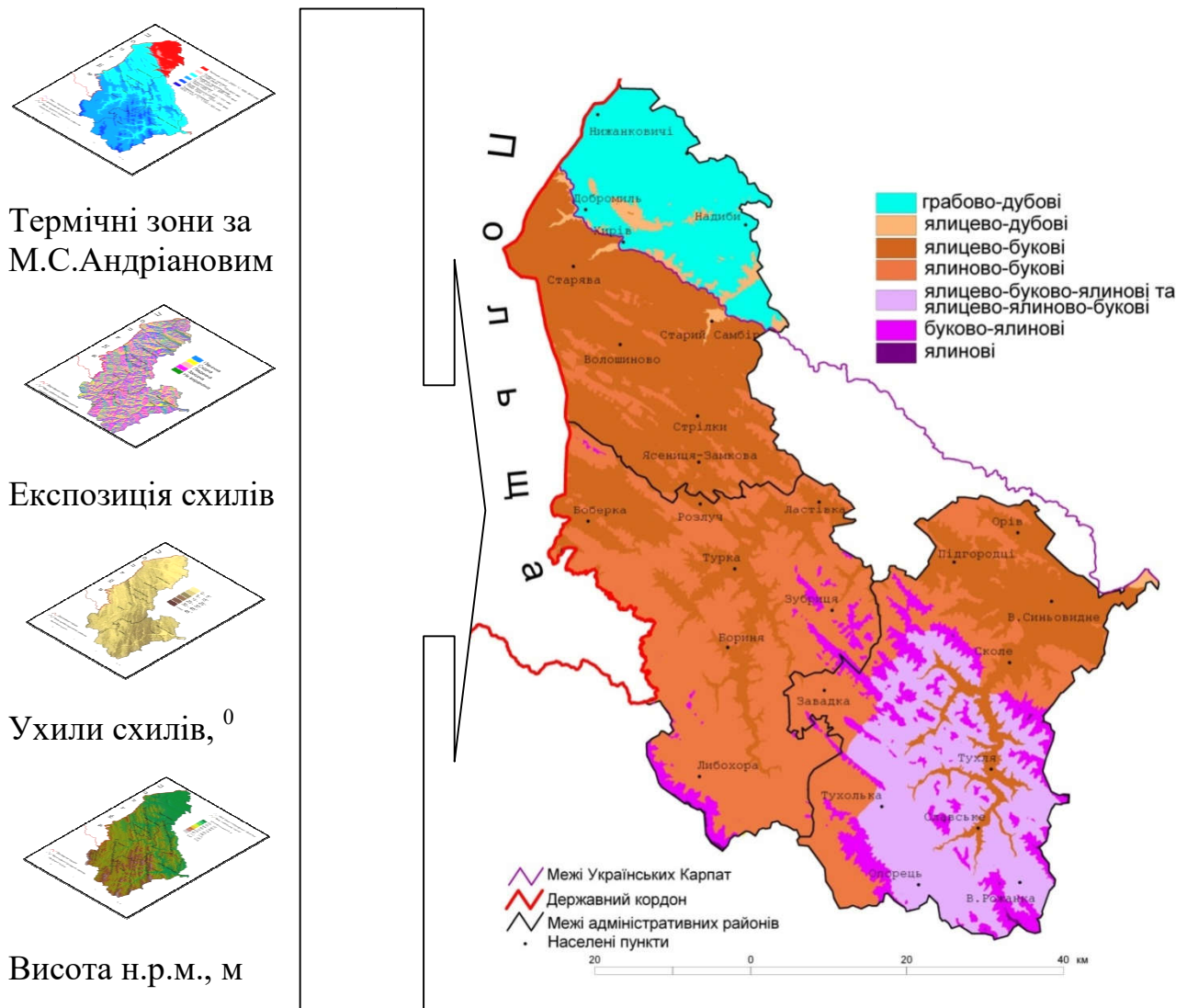


Рис. 3.1. Алгоритм побудови і геопросторовий шар первинного біогеоценотичного покриття Бескидського регіону

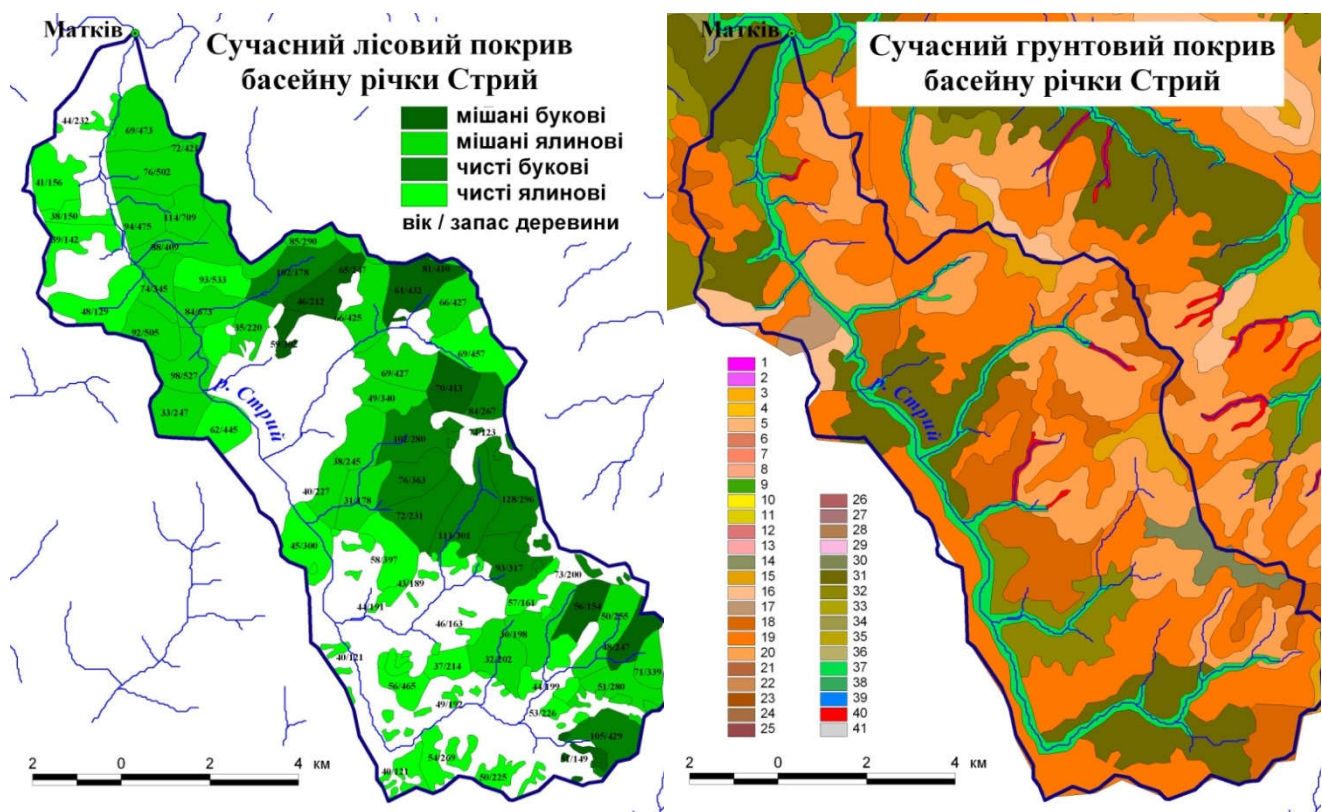


Рис. 3.3. Геопросторовий шар басейнової екосистеми р.Стрий

До розділу 4. Запаси мертвої деревини в лісових екосистемах та їх роль в пом'якшенні кліматичних змін на прикладі природоохоронних територій Карпатського регіону



Рис. 4.1. Розташування дослідних полігонів для дослідження грубих деревних залишків на території Говерлянського ПОНДВ Карпатського НПП

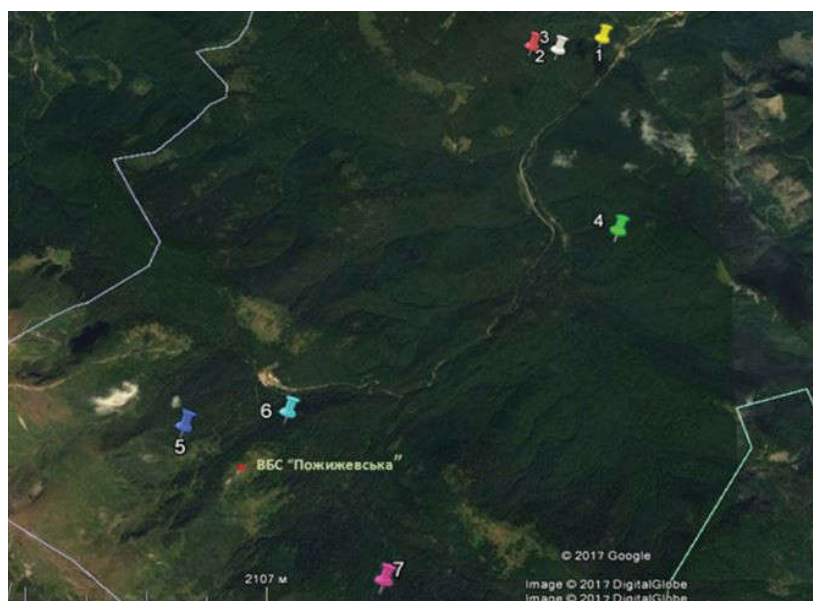


Рис. 4.2. Локалізація ділянок дослідження грубих деревних залишків на дослідних полігонах Говерлянського ПОНДВ Карпатського НПП (1 – ялицева бучина різнотравна; 2 – букова смеречина чорницева, 3 – смеречина різнотравно-гілокомієва; 4 – смерекова бучина зеленчуково-квасеницева; 5 – смеречина чорницева; 6 – смеречина чорницево-зеленомохова; 7 – смеречина ожикова)

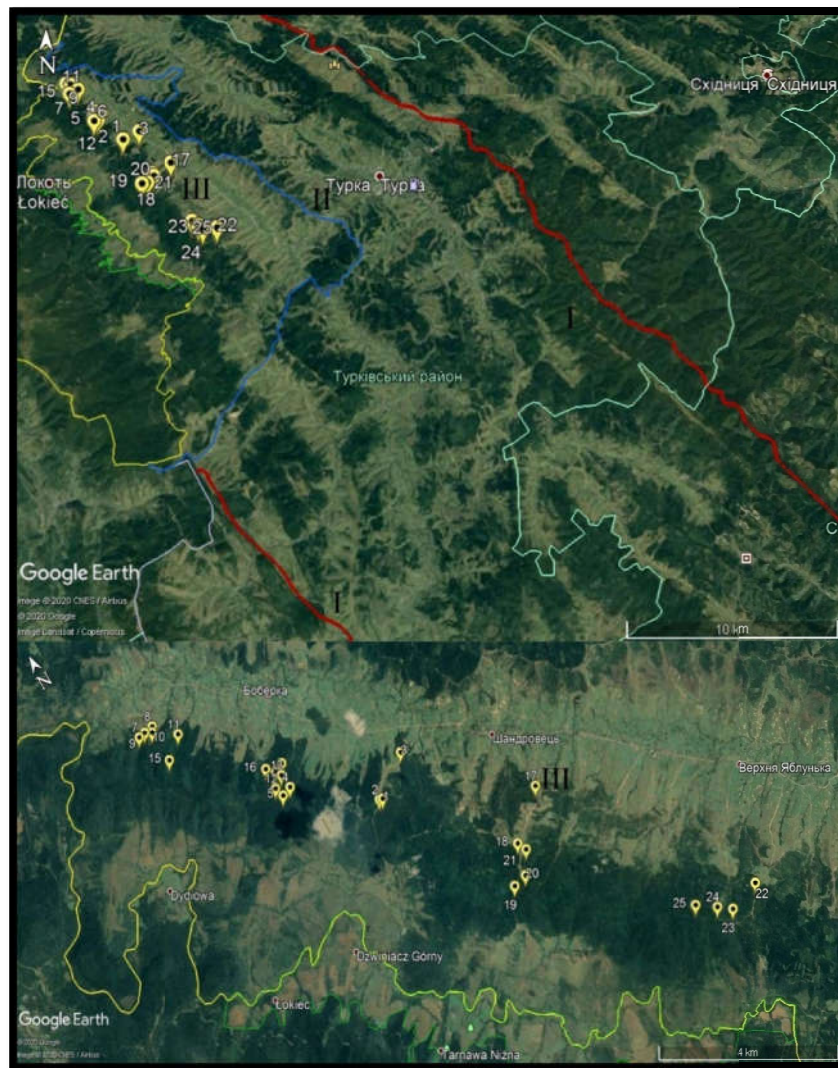
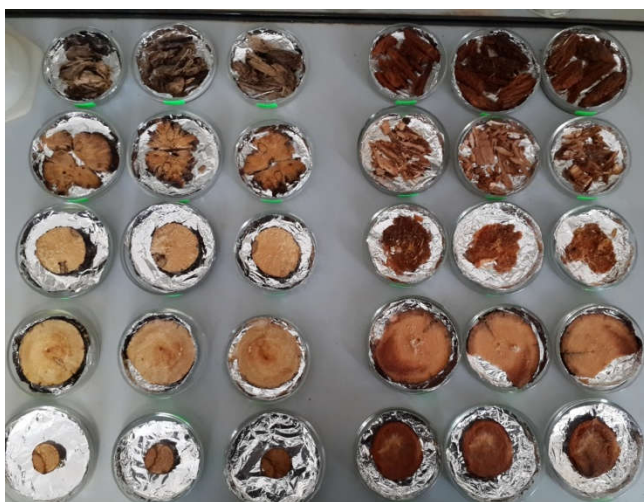


Рис. 4.3. Локалізація ділянок дослідження грубих деревних залишків на дослідних полігонах Яблунського лісництва РЛП Надсянський



а



б

Рис 4.9. Лабораторний (а) та польовий (б) методи вивчення мінералізації ламані різних сталій розкладу Говерляньського ПОНДВ.

До розділу 6. Кліматогенна трансформація популяцій і угруповань високогір'я Українських Карпат



Рис. 6.3. Високогірні холодолюбні види *Saxifraga carpatica* і *Veronica alpina* у хіонофільному оселищі у Ворожеському льодовиковому карі на Свидовці (1565 м н.р.м.)



Рис. 6.10. *Cerastium cerastoides* в оптимальних умовах у післясніжниковому оселищі на г. Бребенескул у Чорногорі (1970 м н.р.м.)



Рис. 6.11. *Cerastium cerastoides* у песимальних умовах у злаковому оселищі в ур. Гаджина у Чорногорі (1750 м н.р.м.)



Рис. 6.12. *Cerastium cerastoides* в умовах випасання в ур. Гаджина у Чорногорі (1688 м н.р.м.)

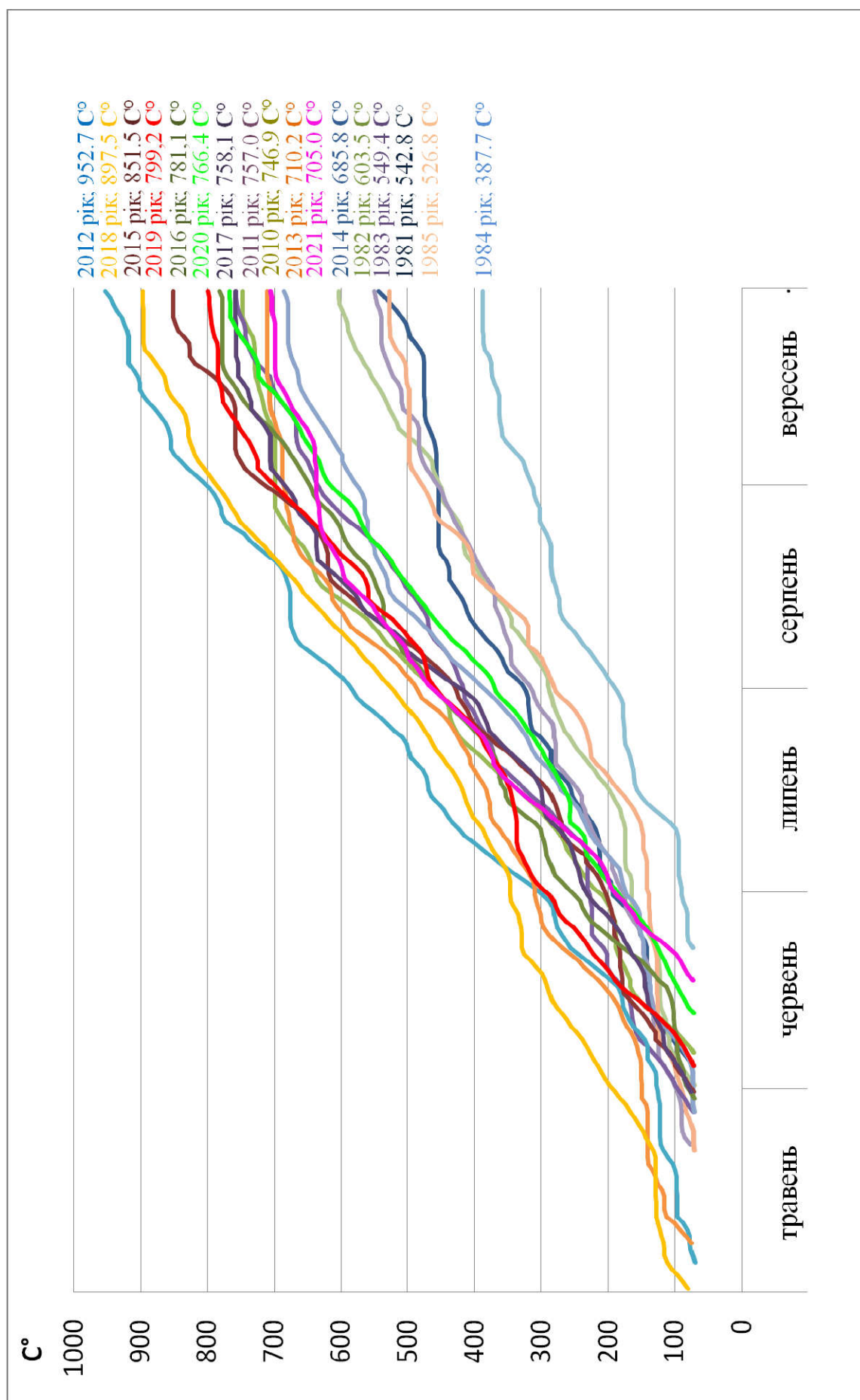


Рис. 6.13. Сума ефективних температур вище +7°C протягом 1981-85 і 2010-21 рр. на г. Пожижевська (Чорногора), 1450 м н.р.м. (дані Сніголавинної станції "Пожежевська")



Рис. 6.14. Альпійські луки, які були поширені на Чорногірському хребті вище 1750 м н.р.м., заростають деревно-чагарниковою рослинністю (на фото – зеленої барви), г. Брескул, пд.-сх., 1910 м

Наукове видання

Володимир Григорович КИЯК, Іван Миколайович ДАНИЛИК,
Ірина Миронівна ШПАКІВСЬКА, Олександр Олександрович КАГАЛО,
Оксана Василівна ЛОБАЧЕВСЬКА, Юрій Васильович КАНАРСЬКИЙ,
Оксана Георгіївна МАРИСКЕВИЧ, Ольга Олегівна АНДРЕЄВА,
Юрій Йосифович КОБІВ, Тарас Ігорович МИКІТЧАК,
Наталія Ярославівна КИЯК, Ірина Володимирівна РАБИК

ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ У ГІРСЬКИХ І РІВНИННИХ РЕГІОНАХ УКРАЇНИ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Монографія

Авторська редакція

Комп'ютерний набір та верстка:
В.П. Штупун

Обкладинка:
автор світлини – Ю.Й. Кобів;
дизайн - В.П. Штупун

Оригінал-макет виготовлено
В Інституті екології Карпат НАН України
79026, Львів, вул. Козельницька, 4

Підписано до друку 12.12.2022 р.
Формат 60×84/16. Папір офсетний.
Ум.-друк. арк. 10,98.
Наклад 300 прим.

Друк ТзОВ “Простір-М”
79000, м.Львів, вул. Чайковського, 8
Тел.: (032) 261-09-05, e-mail: prostir.druk@gmail.com
Свідоцтво суб'єкта видавничої діяльності
Серія ДК № 5068 від 22.03.2016 р.