



Я.П. ДІДУХ

РОСЛИННИЙ СВІТ УКРАЇНИ В АСПЕКТІ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН



НАЦІОНАЛЬНА
АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ
ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

NATIONAL ACADEMY
OF SCIENCES OF UKRAINE
M.G. KHOLODNY INSTITUTE
OF BOTANY

YA.P. DIDUKH

WORLD OF PLANTS
OF UKRAINE
IN ASPECT
OF THE CLIMATE
CHANGE

«SCIENTIFIC BOOK»
PROJECT

KYIV • NAUKOVA DUMKA • 2023

Я.П. ДІДУХ

РОСЛИННИЙ СВІТ
УКРАЇНИ
В АСПЕКТІ
КЛІМАТИЧНИХ
ЗМІН

ПРОЄКТ
«НАУКОВА КНИГА»

КИЇВ • НАУКОВА ДУМКА • 2023

<https://doi.org/10.15407/978-966-00-1868-6>

УДК 581.5:551.58(477)

У монографії висвітлено питання взаємозв'язків між кліматом і рослинним світом, що є предметом біокліматології, інтенсивний розвиток якої в останні десятиліття зумовлений глобальними кліматичними змінами. Досліджено характеристики, ознаки, біотичні об'єкти різних рівнів існування з використанням оригінальних підходів і методів (синфітоіндикації, оцінювання екологічної стратегії видів), розроблених автором. Залучено сучасний арсенал методів і програм, оцінено взаємозв'язки між екофакторами, виокремлено кліматичний складник, розкрито механізми та спрогнозовано реакцію фітоценозів. Наведено приклади фенологічних змін, поширення адвентивних видів і зміщення ареалів природних видів флори, можливої втрати оселищ рідкісними видами, зміни структури та ризиків втрат ценозів України як реакції на прямий і потужніший опосередкований вплив кліматичних змін. Встановлено, що критичною межею ризику втрати оселищ рідкісними видами є підвищення середньорічної температури на 2,0 °С. Підвищення ж середньорічної температури на 2,5 °С може призвести до незворотних змін більш як половини природних біотопів, хоча темпи таких змін і трансформація біотопів повільні й відбуватимуться тривалий час. Відповідно до специфіки умов існування та розподілу рослинних угруповань, виділено чотири біокліматичні регіони України. Запропоновано рекомендації, основою яких є ідея Європейського зеленого курсу, щодо адаптації біотопів та їх протидії можливим негативним наслідкам. Ключовий висновок досліджень — неможливо стабілізувати зміни клімату, не зберігаючи біосферу, завдання ж екологів — передбачити негативні наслідки «каскадних процесів» кліматогенних змін.

Для біологів, екологів, фахівців у сфері охорони навколишнього середовища.

Р е ц е н з е н т и:

член-кореспондент НАН України, професор,
доктор географічних наук *М.Д. Гродзинський*,
член-кореспондент НАН України, професор,
доктор географічних наук *В.І. Осадчий*,
доктор біологічних наук, професор *І.І. Чорней*

*Рекомендовано до друку вченою радою
Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол № 6 від 15 червня 2021 р.)*

**Видання здійснено за кошти Цільової комплексної програми НАН України
«Наукові основи функціонування та забезпечення умов розвитку
науково-видавничого комплексу НАН України»**

Науково-видавничий відділ медико-біологічної,
хімічної та геологічної літератури

Редактор *К.С. Потійчук*

© Я.П. Дідух, 2023

© НВП «Видавництво “Наукова думка”
НАН України», дизайн, 2023

ISBN 978-966-00-1868-6

ПЕРЕДМОВА

Останні події в Україні (COVID-19, воєнне вторгнення Російської Федерації) відсунули проблеми кліматичних змін на другий план. Однак ці зміни вже виявляються, охоплюють різні сфери нашого життя, породжують похідні каскадні непередбачувані процеси, вирішення яких є складним і тривалим. Отже, значущість цієї екологічної проблеми загострюється. Вже наприкінці ХХ ст. вона турбувала не лише наукову спільноту, а й суспільство, зокрема політичні, громадські та релігійні кола, що відображено у різних документах і заходах. В останні десятиліття науковці доволі глибоко і всебічно досліджують зміни клімату, що висвітлено у шести звітах Міжурядової групи експертів ООН з питань змін клімату (МГЕЗК, англ. — IPCC), які видаються кожні п'ять років. Другий том останнього Шостого звіту оприлюднено 28 лютого 2022 р. Він присвячений екологічним проблемам, містить велику інформаційну базу, ілюстративний матеріал, глосарії, що важливо як для практичного використання, так і стимуляції розвитку нових наукових напрямів.

Під час підготовки одного із ключових розділів Шостого звіту «Наземні та прісноводні екосистеми та їх послуги» автор цієї монографії як науковий редактор постійно відчував велику зацікавленість і науковців, і представників урядових та громадських організацій. На проміжному етапі підготовки звіту (SOD) було отримано близько 7 тис. пропозицій та зауважень, на кінцевому етапі (FOD) — близько 3 тис., що вказує на небайдужість і серйозну стурбованість світового суспільства. Разом із тим інформації чи зауважень із країн Східної Європи, зокрема й України, досить мало. Це певною мірою стимулювало наші дослідження стосовно одного із важливих аспектів — реакції фотобіоти на зміни клімату і проблеми її збереження. Не лише біота чутливо реагує на такі зміни, тобто має високе індикаційне значення, на кліматичні процеси впливає й фітострома. Біоіндикаційні дослідження у сфері біокліматології лише починають розвиватися, розробляються відповідні методи, програми, які відображають складні нелінійні закономірності взаємозв'язків між біотою та кліматом і слугують основою для відповідного прогнозування та розробки заходів практичного спрямування. Саме оцінювання швидких темпів втрати біотичного різноманіття та встановлення критичного порога незворотних змін з підвищенням середньорічної температури на планеті на 2,0 °C є одними з вагомих аргументів щодо заходів декарбонізації, спрямованих на обмеження викидів газів у атмосферу, з метою стабілізації підвищення температури на рівні 1,5 °C.

Монографія відображає відповідний зріз наукових досліджень, виконаних нами протягом останніх 30 років, з використанням сучасних методів, спеціально розроблених автором, а також аналізу літературних джерел. Проте, отримавши певні результати та здобутки стосовно значущості екологічних проблем, ми розуміємо, що необхідні комплексні тривалі моніторингові дослідження з охопленням різних типів екосистем, а також проведення відповідних польових експериментів. Знання загальних тенденцій і проблем потребує відображення регіональних особливостей територій та розроблення конкретних упереджувальних заходів.

Передмова

Деякі висновки наших досліджень для підвищення надійності потребують додаткової аргументації, глибшого аналізу матеріалу на основі ширшої репрезентативності даних, що стимулюватиме подальші дослідження. Для цього необхідне розроблення комплексної державної програми, у якій поряд із практичними завданнями мають виконуватись наукові дослідження різних екологічних напрямів. Зокрема, треба звернути увагу на роль біоти (фітостроми), яка має ключове значення у функціонуванні біосфери, забезпечує стабілізацію навколишнього середовища та поліпшення умов існування суспільства.

Монографію підготовлено за результатами виконання теми у рамках цільової комплексної міждисциплінарної програми наукових досліджень НАН України «Фундаментальні засади прогнозування та упередження негативного впливу змін кліматичних умов на біотичні системи України».

Автор щиро вдячний за велику допомогу у підготовці монографії до видання Л.В. Зав'яловій, О.О. Чусовій, О.О. Кучер, К.Г. Соколовій, Ю.В. Розенбліт і В.П. Гайовій.

ВСТУП

Зміна клімату є однією з найактуальніших проблем сьогодення, вона торкається економічної, соціальної та екологічної сфер, передусім — збереження навколишнього природного середовища. У цьому контексті важливі три аспекти: причини зміни клімату, вектор (напрямок і швидкість) процесів і можливі наслідки впливу цих змін. Перші два аспекти, які стосуються власне кліматології, ми не аналізуємо, а розглядаємо лише можливі наслідки впливу зміни клімату на рослинний світ (фітострому), спираючись у власних висновках на результати й прогнози кліматологів. Небезпека наслідків зміни клімату для рослинного світу — одного із регуляторів процесу функціонування біосфери, полягає в загрозі незворотних і навіть катастрофічних перетворень, яких цей світ зазнає і може зазнати у майбутньому.

Клімат — ключовий компонент біосфери, він тісно пов'язаний з іншими її компонентами, на які не лише впливає, а й залежить від них. Сучасне потепління клімату відбувається надзвичайно стрімко. Середня температура планети ще ніколи не зростала з такою неймовірною швидкістю. Біологічні види й екосистеми не встигають виробити відповідні пристосування до таких умов.

У Шостому оціночному звіті МГЕЗК (2021—2022) наголошено, що глобальне потепління прискорюється: останні п'ять років були найспекотнішими за всю історію спостережень з 1850 р., а до 2040 р. температура може підвищитися на 1,5 °C. Якщо ж викиди вуглецю не вдасться скоротити протягом найближчих років, то цей поріг буде подолано раніше. Основною і беззаперечною причиною глобального потепління є антропогенна діяльність, а її наслідками — кліматичні катастрофи.

Процеси, що відбуваються у природі, визначені енергетичними потоками, а отже, їх описують, послуговуючись законами термодинаміки. Одним із ключових кількісних показників, який корелює з показниками енергії, є характеристики сполук карбону, тому проблема декарбонізації дуже актуальна. Порушення балансу карбону особливо загрозливе, оскільки спричинює кліматичні зміни та посилення антропогенного впливу, що в комплексі призводять до негативних синергетичних наслідків. Найбільші запаси цих сполук знаходяться у атмосфері (42 %), на суходолі (32 %) та в океані (24 %). При цьому за розподілом на суходолі найбільше CO₂ концентрується в ґрунті (35,5 %), торфі (31 %), значно менше в горючих корисних копалинах (16 %), повітрі (14 %) та біомасі (9 %) (Friedlingstein et al., 2020; Tubiello et al., 2021). Хоча запаси карбону в біоті наземних типів екосистем найнижчі, але саме біострома є тим каналом, який протягом мільйонів років забезпечував запаси вуглецю в ґрунті, горючих корисних копалинах, атмосфері й власне визначає життя на Землі, тобто наше існування.

Природні регулятори, такі як рослинність (ліси), ґрунти й океани, внаслідок широкомасштабного впливу й деградації досягають порогу можливого насичення CO₂, що не дає їм змоги надалі поглинати й акумулювати його надлишки.

Незважаючи на такі тривожні прогнози, катастрофи все ще можна уникнути, якщо у світі швидко будуть задіяні ефективні механізми регуляції на всіх рівнях: від регіонального до глобального. Запобігти найстрашнішим наслідкам і змінити ситуацію можна лише в результаті зменшення викидів вуглецю й парникових газів і збільшення площ природної рослинності, зокрема лісів та збереження інших типів природних екосистем.

Протидіяти кліматичним змінам неможливо без оцінювання взаємозв'язків усіх компонентів біосфери, оскільки клімат не лише впливає на ці процеси, а й залежить від зворотної реакції. Отже, потрібен глобальний і всебічний аналіз оцінювання ролі клімату у функціонуванні біосфери загалом. Механізм протидії зміні клімату полягає не лише в обмеженні викидів парникових газів у атмосферу, розвитку зеленої енергетики, тобто у сфері технології та економіки. Такого механізму потребує передусім екологічна сфера, яка забезпечує баланс між емісією та акумуляцією, накопиченням запасів енергії екосистемами та оптимізацією її витрат, збереженням біорізноманіття як носія життя на планеті. У зв'язку з цим проблему кліматичних змін слід розглядати з ширших позицій — функціонування біосфери загалом. Ключова ідея, підхід наших досліджень полягає в тому, що *не можна забезпечити стабілізацію клімату, не зберігаючи, не рятуючи біосферу*.

Клімат є доволі динамічним компонентом біосфери, що характеризується високим ступенем лабільності, релевантності, здатності до швидкого відновлення. І якщо й у цій сфері фіксуються суттєві флуктуаційні зміни, турбулентні процеси, тобто відновлення не відбувається, то подальші тенденції таких змін можуть призвести до катастрофічних наслідків. Ми розглядаємо клімат як тригерний (пусковий) механізм, що впливає на багато процесів, але залежить від зворотної дії компонентів екосистем. Прямий вплив клімату не такий катастрофічний, як його опосередковані наслідки, тобто процеси каскадного характеру. Стресові ситуації мають більше лімітаційне значення, ніж певна тенденція змін. Можливі загрози кліматичних змін, які спричинюють стресові ситуації, відомі, однак передбачити їх появу, частоту й силу неможливо, тому заходи протидії мають низьку ефективність. З метою підвищення ефективності протидії негативним наслідкам і адаптації екосистем до зміни клімату необхідні глибокі комплексні дослідження, моніторинг та експерименти, що потребує кадрового і фінансово-технічного забезпечення. Саме від ефективності таких досліджень залежить прийняття правильних і своєчасних рішень.

Науковій спільноті вдалося донести ці проблеми до суспільства, політичних діячів, результатом чого стала Рамкова конвенція ООН зі зміни клімату (Конференція ООН; Ріо-де-Жанейро, 1992), ратифікована й Україною. Згодом було прийняття Кіотського протоколу (1997, діє з 2005 р.), Паризької угоди (2015, діє з 2020 р.) та проведення 26-ї Конференції ООН у Глазго (30.10—11.11.2021).

Паризька угода 2015 р., ратифікована Україною в липні 2016 р., містить зобов'язання щодо реагування на загрози зміни клімату. У ній окреслено два

Вступ

основні напрями боротьби зі зміною клімату: запобігання зміні (або пом'якшення впливу на клімат) через скорочення викидів і збільшення поглинання парникових газів; адаптація (пристосування) до зміни клімату. Інакше кажучи, крім обмеження викидів парникових газів йдеться про розроблення засобів поглинання газів, їх акумулювання екосистемами, що, на жаль, залишається поза увагою в Україні.

Важливою позицією є рішення Конференції ООН у Глазго (2021) щодо запровадження заходів недопущення підвищення середньорічної температури вище 1,5 °C, оскільки після підвищення на 2,0 °C можуть відбутися незворотні зміни.

Біота тут є чутливим індикатором змін біосфери, вона «сигналізує» про небезпеку існуванню життя на Землі. За нашими даними, в Україні за підвищення таких температур на 2,0 °C може змінитися до 40 % оселищ видів, на 2,5 °C — загрожує існуванню понад 50 % природних біотопів. При цьому поріг, за яким відбуваються незворотні зміни, тобто настає катастрофічний стан, може бути подоланий до 2040 р.

У останніх доповідях МГЕЗК (Climate Change 2014, 2022) запропоновано запровадити різні адаптаційні механізми щодо пом'якшення негативного впливу та протидії зміні клімату. Зазначено й про можливість розроблення різних технічних засобів для зниження викидів парникових газів в атмосферу. Однак наголошено, що це може призвести також до побічних негативних наслідків, як відбулося з перетворенням природи. У зв'язку з цим основну увагу зацентовано на розробленні екологічно безпечних інноваційних технологій. Пріоритетними є також збереження й відновлення природних екосистем, зокрема лісів, оскільки лісові екосистеми є найефективнішим механізмом фотосинтезу, отримання та депонування енергії, а отже, акумуляції вуглекислого газу. Найнеобхіднішими заходами визнано збільшення лісистості та лісовідновлення до оптимального стану. Наголошено, що йдеться про **ВІДНОВЛЕННЯ** чи створення лісів у придатних для цього умовах, а не вирощування штучних лісів з інтродукованих порід або насадження їх там, де ці ліси не формують повноцінних екосистем.

Значну увагу приділено збереженню боліт і торфовищ як акумуляторів та регуляторів водного режиму і депонентів величезних запасів органічного вуглецю. Інші необхідні заходи такі: використання відновлювальної енергії декарбонізованого типу, тобто не пов'язаної з викидами вуглецевих сполук в атмосферу, заміна транспорту з двигунами внутрішнього згоряння на електричні, збереження та збільшення ресурсів прісної питної води (не за рахунок штучних водосховищ).

Великого значення надано соціально-економічним аспектам, які стосуються не лише ведення господарства, а й формування поведінки певного типу, способу життя та екологічної свідомості населення. Суспільство має не лише пристосовуватися до таких змін, а й усвідомити відповідальність за свої дії. Дбати про «спадок» прийдешнім поколінням треба вже сьогодні, необхідно об'єднувати зусилля зі світом і починати активно діяти. І не слід вважати, що це проблеми лише державного рівня, вони стосуються діяльності кожної людини безпосередньо. Ефективна реалізація цього потребує підвищення відповідальності, а отже, формування певного типу екологічної свідомості, чого поки все ще бракує нашому суспільству.

Р О З Д І Л 1

ВПЛИВ КЛІМАТУ НА РОСЛИННИЙ СВІТ

1.1. ВЗАЄМОЗВ'ЯЗОК МІЖ РОСЛИННИМ СВІТОМ І КЛІМАТОМ

Зв'язок між рослинним світом і кліматом багатогранний: клімат є визначальним у еволюції живого з часу виникнення життя на Землі, проте біота впливає на нього у процесі розвитку. Реакція біоти на зміну умов існування внаслідок прямого чи опосередкованого впливу клімату виражена різними проявами (табл. 1.1).

Клімат передусім впливає на будову окремих органів чи організму загалом, фізіологічні процеси, онтогенетичний розвиток. Тому класифікації життєвих форм (екобіоморф) засновані на морфологічних ознаках організмів з урахуванням характеристики зовнішнього впливу екофакторів, зокрема й клімату. На основі впливу клімату побудовано систему життєвих форм Раункієра за ознаками розміщення бруньок і пагонів відновлення відносно поверхні землі (фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, терофіти тощо). Із кліматом тісно пов'язані фенологічні процеси, фази розвитку рослин протягом вегетації, змін аспектів і структури фенологічних спектрів рослинних угруповань. Прикладом адаптації до екстремальних кліматичних умов є структура крони в місцях сильної дії вітрів чи потужних снігових наметів. Численні дослідження ролі кліматичних чинників на розвиток біоти узагальнено у праці Г. Лундегарта (Lundegarth, 1925).

Іншою категорією ознак є характер поширення видів і структура їх ареалу, що корелюють і лімітовані зміною кліматичних показників. Зокрема, Г. Вальтер (1982) вказував, що поширення *Ilex aquifolium* обмежене середньосічневою ізотермою 0 °С або ізохорою 345 діб позитивних температур, а північна межа поширення *Quercus robur* відповідає 4-місячному вегетаційному періоду вище 10 °С, і таких прикладів можна навести безліч. Ареали і центри таксономічного різноманіття видів є основою флористичного районування, причому кліматична складова має велике значення.

Розподіл рослинних угруповань за кліматичними особливостями покладено в основу уявлення про широтну зональність і висотну поясність, що переконливо довели засновник ботанічної географії та кліматології О. Гумбольдт (Humboldt, 1805), а пізніше А. Грізебах (Grisebach, 1872), А. Декандоль (Candolle, 1884), Ф. Кеппен (Köppen, 1900). Інші дослідники (Merriam Hart, 1894; Lingvist, Shreve 1921) замість температурних використовували показники суми тепла за певний період. Згодом зональність рослинного покриву досліджували й інші вчені Х. Брокман-Єрош, Є. Рюбель (Brockmann-Jerosch, Rübél, 1912), Л.С. Берг (Берг, 1947), Г. Вальтер (Walter, 1976). Вивчення особ-

1.1. Взаємозв'язок між рослинним світом і кліматом

Таблиця 1.1. Ознаки змін біоти та умов її існування внаслідок зміни клімату

Швидка реакція на сезонні чи короткотривалі зміни клімату	Реакція на довготривалі зміни клімату	Реакція на зміну умов існування через опосередкований вплив клімату	Реакція на руйнівний розвиток похідних явищ
Початок і завершення вегетації; фенологічні зміни (квітнення); флуктуаційні зміни (поява однорічників, сезонна та щорічна зміна домінувальної ролі трав'яних рослин)	Поява та інвазія нових (включно з адвентивними) видів; зміна адаптивних властивостей та поведінки видів; зникнення видів із оселищ або їх вимирання; усихання і хвороби лісів; зміна ценотичної структури (домінантів), що визначаються сукцесіями	Зміна оселищ (біотопів) та їх характеристик внаслідок: а) підвищення температури; б) хімічних властивостей ґрунту, зокрема засолення; в) гідрологічних умов, зокрема, зміни рівня ґрунтових вод, підняття рівня моря; г) евтрофікації водойм через надмірний розвиток ціанобактерій	Зміна структури ценозів внаслідок: пожеж, повеней, вітровалів, ожеледиць, селей, сходження лавин, ерозії ґрунту та пилових бур

ливостей зонального розподілу рослинності узагальнено в теорії біомів і їх класифікації (Odum, 1945; Udvardy, 1975; Bailey, 1998, 2014; Olson et al., 2001; Beerling, Osborne, 2006; Mucina et al., 2006; Rutherford et al., 2006; Hopper, 2009; Mucina, Wardell-Johnson, 2011; Jiang et al., 2017; Mucina, 2019, 2020; Shukla et al., 2019; Keith et al., 2020), у якій кліматичні показники визначено як доволі важливу ознаку їх функціонування та поділу. Встановлено, що клімат є одним із визначальних чинників розселення, формування адаптаційних властивостей видів, будови та розвитку організмів. Взаємозв'язок між кліматом і рослинністю досліджено достатньо глибоко й комплексно (Körppen, 1948; Walter, 1976; Prentice et al., 1992; Box, 1996; Woodward, Cramer, 1996; Foley et al., 1998; Gavilan et al., 1998; Rivas-Martínez, Loidi, 1999; Rivas-Martínez et al., 1999; González-Rebollar, Ibáñez, 2000; Oturbay, Loidi, 2001; Gordon et al., 2003; Hossell et al., 2003; Parmesan, Yohe, 2003; Sanz-Elorza et al., 2003; del Río, 2005; Gavilán, 2005; del Río et al., 2005, 2007; Thuiller et al., 2005; del Río, Penas, 2006; Parmesan, 2006; Gavilán et al., 2007; Gordo, Sanz, 2010; Rios-Cornejo et al., 2012; Wolkovich et al., 2014; Sattar et al., 2021).

Численні дослідження присвячені впливу клімату на ґрунт та змінам кліматичних показників у ґрунті, наприклад, класичні праці В.В. Докучаєва (Докучаєв, 1883) про походження чорнозему. При цьому вплив клімату значно глобальніший, оскільки формування не лише ґрунту, а й геологічних відкладів (кам'яного вугілля, вапняків, крейди, лесу), які є основою утворення ґрунтів, та оселищ видів рослин протягом усієї історії розвитку Землі залежало від клімату (Берг, 1947). Клімат і його зміни як прямо, безпосередньо впливають на біоту, так і опосередковано. Непрямий, опосередкований вплив на ґрунтові процеси та ґрунтоутворення, гідрорежим, забезпечення доступу рослин до ресурсів живлення, формування консортивних зв'язків, спалахи осередків хвороб та їх поширення, природні катаклізми (пожежі, повені, селі,

вітровали тощо) відіграють значно більшу роль, особливо в аспекті функціонування й динаміки рослинного світу, ніж власне кліматичні характеристики.

Одним із ключових питань, що викликало гострі дискусії геоботаніків наприкінці XIX — на початку XX ст. і багато дослідників розглядали його саме крізь призму клімату (Докучаєв, 1883; Бекетов, 1896; Крылов, 1915; Келлер, 1923; Высоцкий, 1937; Лавренко, 1940), стала проблема взаємовідносин між лісом і степом. Отже, оцінювання клімату зачіпає всі аспекти як сучасного існування біоти, так і її історичного формування.

Разом з тим рослинний покрив суттєво впливає на клімат. Йдеться про зміну певних кількісних параметрів кліматичних показників (температури, освітлення, випаровування у вертикальній структурі ценозів і ґрунті) та хімічного складу повітря (вплив на баланс CO_2 й O_2 у процесі фотосинтезу). Такі дослідження описано у численних публікаціях на різних територіальних рівнях: від регіонального до глобального, планетарного масштабу. Зокрема, дослідження В.В. Докучаєва (Докучаев, 1883) щодо формування чорноземів, праці Г.М. Висоцького (Высоцкий, 1937) про сильніше висушування ґрунту лісом, ніж степом, та ін. Узагальненням результатів цих досліджень стали фундаментальні системи поглядів, засновані на взаємозв'язку біоти і клімату, такі як учення про лісову пертиненцію Г.М. Висоцького (Высоцкий, 1930) і біосферу В.І. Вернадського (Вернадский, 1967), гіпотеза Геї Дж. Лавлока (Lovelock, Margulis, 1974). Гея представлена як геофізіологічна система, здатна до саморегуляції і стабілізації навколишнього середовища, в якій фітострома впливає на властивості клімату. Механізм такої регуляції Дж. Лавлок розглядає на прикладі утворення хмар внаслідок емісії водоростями сірчистих сполук, в яких сконцентрована водяна пара, що випадає у вигляді дощу. Велике значення для клімату мають ліси, які не лише поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень, а й охолоджують атмосферу. В.Г. Горшков і А.М. Макар'єва (Горшков, Макарьева, 2006) висунули концепцію «лісового насосу», згідно з якою ліси закачують вологу з океану на континент, через конденсацію та випаровування листовою поверхнею крон вона повертається в атмосферу, а потім випадає у вигляді опадів. Автори дійшли висновку, що в результаті такого процесу ліси сприяли формуванню річок, а суцільний добре збережений (непорушений) природний лісовий покрив уздовж берегової лінії моря або океану здатний до стійкого утримання вологи на оптимальному для життя рівні на будь-яких як завгодно віддалених ділянках суходолу (Горшков, Макарьева, 2006). Цей механізм є частиною біотичного регулювання довкілля, теорії, заснованої на поясненні стійкості сучасного земного клімату функціонуванням біоти, яку розвивають В.Г. Горшков, А.М. Макар'єва та співавт. (Горшков и др., 1999; Горшков, Макарьева, 2002, 2006; Макарьева, Горшков, 2020).

Узагальнення таких досліджень засвідчує, що біосфера — це відкрита система взаємозалежних і взаємопов'язаних компонентів. Їх взаємодія регулюється як за рахунок зовнішнього впливу атмосфери, так і відповіді, реакції системи, зумовленої характером внутрішньої самоорганізації, тобто її структурою (Голубець, 2000). Самоорганізація визначається певною послідовністю («порядком») фізико-хімічних і біологічних явищ у природних системах під дією

1.2. Загрози і ризики втрат біорізноманіття, пов'язані зі зміною клімату

зовнішніх і внутрішніх чинників (Реймерс, 1990). Отже, реакція системи та взаємодія її компонентів передбачає не лише оцінювання зовнішнього впливу, а й певну відповідь. Інша справа, наскільки ця відповідь є потужною, тобто якою мірою наслідки впливають на причину.

Пошук і оцінювання механізмів впливу та взаємодії чинників дає можливість виявити закономірності функціонування та розвитку екосистем, а отже, зробити певні прогнози. Загальні уявлення про характер взаємозалежності засновані на принципах синергетичного підходу до самоорганізації, впорядкованості екосистем, а уявлення щодо механізмів взаємодії — на законах термодинаміки, які з фізичних стали законами природи (Дідух, Лисенко, 2010). Використання показників енергії, тісно пов'язаних із кліматом, є базовим у оцінюванні його впливу. Ми не ставили за мету таке оцінювання, хоча, можливо, у майбутньому воно стане предметом біокліматології, а розглянули лише окремі аспекти залежності показників власне біоклімату і рослинного світу.

Всебічне й довготривале вивчення зв'язків біоти (зокрема, рослинного світу) і клімату зумовили формування біокліматології з відповідними методами досліджень. В останні десятиліття через глобальні кліматичні зміни такі дослідження активно розвиваються і дають вагомий результати.

1.2. ЗАГРОЗИ І РИЗИКИ ВТРАТ БІОРІЗНОМАНІТТЯ, ПОВ'ЯЗАНІ ЗІ ЗМІНОЮ КЛІМАТУ

Джерелом небезпеки існуванню біорізноманіття є загрози, спричинені як природними процесами і явищами, так і антропогенною діяльністю. Починаючи з другої половини ХХ ст. низку загроз викликав прямий і опосередкований вплив зміни клімату. Проте виокремити кліматичний складник загроз неможливо, а зміна клімату в поєднанні з іншими чинниками (кумулятивний ефект) суттєво перевищує їх сумарну дію. Водночас відповідно до загальновідомих законів лімітувальних чинників (закон мінімуму Лібіха, закон толерантності Шелфорда), важливе значення може мати вплив чинника, який хоч і незначно, але виводить систему за межі стабільного стану і спричинює катастрофічний стан або руйнацію.

Загальні тенденції кліматогенних змін добре відомі, однак існують проблеми щодо оцінювання їх впливу ландшафтно-регіонального характеру, а також дії екстремальних чинників у конкретних умовах. За висновками доповідей МГЕЗК з оцінювання змін клімату, Україна не входить до переліку регіонів найуразливіших до глобального потепління нашої планети, кліматичний індекс ризику для людей та економіки (*CRI*), обчислений на основі оцінювання екстремальних подій, за 2000—2019 рр. становив 77,17, 2019 р. — 88,83 (Eckstein et al., 2021). Проте, як свідчать численні результати досліджень, зміна клімату в Україні вже спостерігається і протягом найближчих десятиліть буде посилюватися.

До основних загроз природним екосистемам України, спричинених зміною клімату, належать підвищення температури та сезонної зміни опадів, забруднення атмосфери, пожежі, повені та селі, підтоплення та засолення ґрунтів, буревії, суховії, смерчі, град, інвазії чужорідних видів, хвороби тощо

(Climate Change, 2014). Зокрема, збільшення кількості днів із високою температурою призводить до зростання ймовірності посух у літній період, усихання лісів через зниження вологості ґрунту. Пожежі в лісах, на торфовищах (збільшується кількість, частота і масштаби) не лише знищують відповідні біотопи та змінюють природний хід сукцесійних процесів, а й є додатковим джерелом забруднення атмосфери. До переліку загроз належать: зоонози, хвороби спричинені більш раннім розвитком шкідників, збільшенням кількості циклів їх розмноження, також розвитком специфічних мікроорганізмів і грибів; евтрофікація («цвітіння») водойм через забруднення органічними сполуками і надмірним розвитком ціанобактерій (синьозелених водоростей), які потім масово гинуть і гниють, що разом із нестачею кисню призводить до загибелі тварин і є причиною зниження рибних запасів; експансія адвентивних (занесених) видів рослин і тварин, серед яких є чимало збудників хвороб; скорочення популяцій рідкісних видів та їх зникнення, що веде до втрати біорізноманіття; деградація, фрагментація і трансформація природних біотопів, що знижує природні функції екосистем (акумуляцію енергії); заростання степів чагарниками, що перетворює процеси гумусоутворення в чорноземах на опідзолення і спричинює втрату гумусу; засолення ґрунтів на півдні з негативними наслідками для сільського господарства та умов проживання; втрати врожаю окремих сільськогосподарських культур і, як наслідок, продовольчо-економічні збитки; хвороби тварин і людини (наприклад, COVID-19).

Значні зміни зафіксовано в настанні весняного сезону (переходу температури повітря через 0 °C), тобто початку вегетації, що на всій території спостерігається раніше: у Криму — на 5—6 і більше діб, на південному заході — 4—5, заході — 3—4, узбережжях Чорного і Азовського морів — 2—4, решті території — на 1—2 доби порівняно з кліматичною нормою (Бабіченко та ін., 2009). Відповідно осінній і весняний сезони настають пізніше.

В Україні відбувся регіональний і сезонний перерозподіл кількості опадів. Узимку вона зменшилась, восени — дещо збільшилася, навесні й улітку — змінилася несуттєво. Середньорічна кількість опадів загалом залишилася практично без змін (Клімат України, 2003).

Зафіксовано зниження стоку малих і середніх річок (на 10—20 % на півночі та 20—50 % на півдні), зменшення запасів підземних вод (Зміна клімату ..., 2020), і цей процес посилюється. Як результат, зміни гідрорежиму річок і зменшення запасів прісної води. У Передкарпатті, на Закарпатті, Поліссі очікуються посилення руйнівних паводків, підтоплення і затоплення територій. В Україні змінився льодовий режим річок: льодостав настає на 2—4 доби пізніше, скресання криги — раніше. Очікуване підвищення температури може спричинити нестабільність снігового покриву, що призведе до погіршення забезпечення річок талими водами. За найгіршого сценарію це може викликати обміління малих річок (Заключний звіт ..., 2014). Можливі зміни просторового розподілення водних ресурсів негативно вплинуть на забезпечення водою південних і східних регіонів України, де вже нині спостерігається дефіцит води. На половині річок у басейнах Південного Бугу, Дніпра, Сіверського Дінця, а також Причорномор'я, Приазов'я та Степового Криму триває маловодна фаза циклу водності, а в другій половині року спостерігається їх зневоднення (Заклучний звіт ..., 2014).

1.2. Загрози і ризики втрат біорізноманіття, пов'язані зі зміною клімату

За подальшого глобального потепління можливе підвищення рівня моря, що спричинить інтенсивне збільшення площі засолення ґрунтів. Зі зміною клімату і потужними опадами пов'язано посилення ерозійних процесів, а також замулення і забруднення річок.

Особливої шкоди завдають непередбачувані, непрогнозовані стихійні метеорологічні явища. В Україні перше місце серед них займає дуже сильний дощ, що призводить до катастрофічних злив, селей, повеней, і, як наслідок — до затоплення значних територій сільськогосподарських угідь, житлових і виробничих приміщень і навіть — до зміни ландшафту (Стихійні метеорологічні явища ..., 2006; Зміна клімату ..., 2020). За 1986—2010 рр. зафіксовано 1355 випадків такого дощу (це 44 % загальної кількості сильних стихійних метеорологічних явищ, у середньому 53 випадки за рік). Найбільшої шкоди вони завдають у гірських і передгірських районах (Багнюк, Дідух, 2002). На другому місці (398 випадків) — сильний вітер (19 %) і явища, пов'язані з ним (шквал, смерч, пилова буря), що призводять до масштабних вітровалів деревостану (Осадчий, Бабіченко, 2012). У зимовий період на території України досить часто спостерігаються сильні снігопади, катастрофічні наслідки яких у вигляді пошкодження крон дерев, зафіксовано у 2000 р. в Одеській і Вінницькій областях (Шеляг-Сосонко та ін., 2002).

Зміна клімату негативно впливає на лісові екосистеми. Наслідки такого впливу можуть спричинити: зміну ареалів деяких деревних порід; втрату окремих видів у сучасних місцезростаннях; переважно негативні зміни стабільності й відновлення лісових екосистем, продуктивності лісових деревних і недеревних видів. Також можлива зміна ефективності екологічного функціонування лісових екосистем, порушення біогеохімічних циклів, балансу поживних елементів, зниження обсягів депонування вуглецю. За суцільних рубок лісові території з накопичувачів вуглецю перетворюються на джерела викидів; зазнають змін цикли відновлення лісових порід, динаміка сукцесій, трофічні ланцюги (Climate Change, 2022). Це призведе до порушення екологічних, соціальних функцій лісів, їх стабілізуючого, рекреаційного, бальнеологічного, естетичного значення. Рівень біорізноманіття знизиться, передусім за рахунок втрати стенотопних вузькоспеціалізованих, ендемічних видів і таких, що знаходяться на межі ареалів. Зміняться режими, типи, інтенсивність і частота розмноження різних шкідників, посиляться шкодочинні явища: хвороби, пожежі тощо (Лир и др., 1974; Швиденко та ін., 2018).

Так, зміна вологості ґрунту спричинює ураження шкідниками й фітопатогенними грибами, що викликає епіфітотії та усихання лісів. За даними Держлісагентства, площа усихання деревостанів збільшилася з 203 тис. га у 2010 р. до 440 тис. га у 2018 р. Довготривала господарська діяльність призвела до зниження лісистості Українських Карпат майже у 2 рази (з 98—95 до 55 %), у передгір'ях — у 5 разів (до 15—20 %), верхня межа лісу знизилася на 150—200 м (Іванюта та ін., 2020).

Зміна клімату негативно впливає на екосистеми міст, які знаходяться в екстремальних умовах внаслідок потужного техногенного й антропогенного навантаження. Зелені насадження втрачають свої захисні функції, що призводить до теплового стресу; зменшення площ і порушення видового складу міських зелених зон; надмірного обрізання крон дерев; стихійних гідрометео-

рологічних явищ; дефіциту вологи та надмірного засолення ґрунту; хвороб. Сукупно все це негативно позначається на життєзабезпеченні міст, викликає дискомфорт, хвороби населення.

Таким чином, біота піддається багатьом загрозам, які характеризуються різними масштабами, потужністю, наслідками, а їх кількісна оцінка виходить за межі лінійних закономірностей, описаних простими математичними рівняннями. Оцінювання значно ускладнюють якісні стрибкоподібні (емерджентні) зміни. Незважаючи на це, вчені розробляють і удосконалюють підходи та методики визначення можливих наслідків впливу загроз, однією з яких є оцінювання ризиків.

Ризик — результат взаємодії вразливості й небезпеки, ймовірність виникнення небезпечних подій або тенденцій, помножена на несприятливий наслідок, якщо б ці події або тенденції відбулися (Climate Change, 2014; Демиденко, 2017). Ризик розглядають як якісне оцінювання небезпеки, відношення кількості тих чи інших несприятливих наслідків до їх імовірної кількості за визначений період часу:

$$NnR = n/N,$$

де N — загальна кількість імовірних подій; n — кількість несприятливих подій; R — ризик несприятливих наслідків (Лановенко, Остапішина, 2013). Разом із тим доведено, що більше лімітаційне значення, тобто ризик, викликають стресові ситуації, ніж певна тенденція змін (Parmesan et al., 2013; Roman-Polosios, Wiens, 2020).

Для оцінювання природних змін використовують поняття «**екологічний ризик**» як імовірність виникнення негативних змін довкілля або віддалених несприятливих наслідків цих змін, що спостерігатимуться у результаті негативного впливу на навколишнє середовище (Zach, Keey, 1995; Benjamin, Belluck, 2001; Clarkson et al., 2001; Дикань и др., 2002). До цього класу належать ризики зміни чи втрати біорізноманіття. Важливою характеристикою небезпеки та ризиків є шкода — якісне або кількісне оцінювання збитків. Кожен окремий елемент шкоди має кількісне вираження: зміна чисельності особин чи площі території, її фрагментація, порушення структури системи, ступінь і швидкість її відновлення та ін. Для оцінювання цих елементів ми використали різні ознаки, характеристики рослинного покриву із застосуванням відповідних методів аналізу і математичних обчислень у поєднанні зі способами їх візуалізації й порівняння (Тарасова та ін., 2008). Зокрема, виділено три зони: безризикова, допустимого і катастрофічного ризиків. *Безризикова зона* має стабільні показники, значення яких не виходять за межі довірчих інтервалів $\pm 2\sigma$. У *зоні допустимого ризику* середні значення виходять за межі довірчих інтервалів, але амплітуди перекриваються. У результаті зайняті оселища стають ізольованішими, фрагментованішими. У *зоні катастрофічного ризику* амплітуди довірчих інтервалів не перекриваються, тобто об'єкт зникає з відповідного місця.

З поняттям ризику пов'язані такі характеристики, як структура, стійкість, відновлюваність, розвиток, що дають змогу оцінити результати змін екосистем (оселищ, біотопів) чи їх втрати. Відповідні підходи оцінювання ризиків використано у монографії.

Р О З Д І Л 2

БІОКЛІМАТ ТА ЙОГО ХАРАКТЕРИСТИКИ

2.1. УЯВЛЕННЯ ПРО БІОКЛІМАТОЛОГІЮ

Біоклімат у літературі трактують як сукупність кліматичних показників, умов, що визначають існування, розмноження, розвиток і поширення живих організмів (Дедю, 1989). Добре відомо, що біота та кліматичні ресурси взаємозалежні, тому, на нашу думку, біокліматологію слід розуміти ширше, *як науку, що вивчає взаємозв'язки та взаємодію клімату і біологічних систем різних рівнів організації*. У цьому контексті біоклімат характеризується кліматичними параметрами, які визначають існування, поведінку й розвиток біоти, а також показниками, обумовленими структурою і функціонуванням біосистем. У такий спосіб оцінювання біокліматичних характеристик враховує як зовнішній вплив, так і відповідь еко-(біосистем) на нього. Запропонований підхід передбачає урахування безпосереднього й опосередкованого впливів, зокрема, взаємозв'язків з біотичною компонентою через ґрунт, гідросферу. Це трактування дещо розширює предмет досліджень, що можна обмежити встановленням взаємозв'язку між кліматом, його впливом на умови існування та біотою.

На сьогодні існує багато напрямів біокліматології: медична (біокліматологія людини), екологічна, фенологія, дендрохронологія, палеокліматологія, агрокліматологія та ін. Ми не ставимо за мету схарактеризувати їх усі, зосередимося лише на дослідженнях, присвячених вивченню й оцінюванню взаємозв'язків клімату та рослинного світу в аспекті можливих його змін.

Історичні корені встановлення взаємозв'язків живих організмів і клімату сягають у давнину. З XVIII ст. наукові дослідження проводили Д.-А. Скополі, К. Генке, К. Лінней та ін. Так, ще Р. Реомюр (Reaumur, 1735) спостерігав залежність сезонних періодів розвитку рослин від суми денних температур, Дж. Прістлі у 1770—1780 рр. проводив досліди з фотосинтезу ще до його відкриття. У XIX ст. дослідження характеризувалися різноспрямованістю, основні біокліматології формувалися на засадах розвитку як власне кліматології, так й інших дисциплін: географії, геоботаніки, екології, ґрунтознавства, фізіології, гідробіології тощо.

На основі закономірностей сезонного розвитку рослин як самостійна наукова дисципліна сформувалася фенологія (термін ввів Ш. Морран у 1853 р.). У XIX ст. фенологічний розвиток рослин досліджували А. Декандоль, Дж. Дрейпер, Дж. Закс, В. Пфеффер, А.І. Воєйков, Д.М. Кайгородов, В. Поггенполь та ін. У XX ст. багато країн організували відповідні служби фенологічних спостере-

жень, удосконалили методику, узагальнили результати (Hopkins, 1938; Бейдеман, 1954; Шульц, 1981; Стрижев, 1993).

Досліджено й інші аспекти залежності розвитку й поведінки організмів від клімату. Зокрема, С. Мебіус (Möbius, 1877) ввів поняття «евритермні та стенотермні організми»; Ю. Лібіх (Liebig, 1840) сформулював закон мінімуму значень впливу екологічних чинників; В. Шелфорд (Shelford, 1913) — закон екологічної толерантності, відповідно до якого встановлено комплексність взаємодії та взаємовпливу чинників; І. Сеченов (Сеченов, 1861) — принцип єдності організмів з навколишнім середовищем. Суть останнього полягає не лише в тому, що організм отримує із навколишнього середовища ресурси й енергію, а й у тому, що він виділяє продукти обміну, які впливають на довкілля. У 1842 р. Р. Маєр встановив, що рослини перетворюють енергію сонячного світла на хімічну, в 1877 р. В. Пфеффер дав цьому процесу назву «фотосинтез». Згодом встановлено залежність фотосинтезу від довжини світлових хвиль. Характер спектрів поглинання хлорофілом від довжини хвиль вивчав К.А. Тимірязєв, чим започатковано глибші й всебічніші дослідження.

У класичних працях з екології та геоботаніки (Weaver, Clements, 1929; Лавренко, 1940; Walter, 1967; Сукачев, 1972, 1975 та ін.) значну увагу приділяли впливу клімату на розподіл рослинних угруповань.

Протягом останніх 20 років ХХ ст. опубліковано велику кількість праць, присвячених вивченню взаємовпливу фітостроми і клімату з використанням різноманітних підходів до такого складного явища. Деякі автори намагалися інтерпретувати цей взаємозв'язок, використовуючи екофізіологічні реакції рослин на клімат як спосіб прогнозування їх поширення (Woodward, Williams, 1987; Woodward, 1987). Праці інших дослідників (Box, 1981a, b, 1982, 1987) засновані на ідеї, що біологічні форми (біотиби) рослин певною мірою відображають пристосування до клімату, тому є інструментом для оцінювання таких зв'язків (Entrocassi et al., 2020).

Клімат визначає умови існування живого на різних рівнях — від організмів до їх спільнот (біоценозів) у всіх середовищах: повітряному, ґрунтовому, водному. Еволюція організмів відбувалася за тісної взаємодії між кліматом і середовищем існування, внаслідок чого виникали різні ознаки та функції, що забезпечували адаптацію біоти до відповідних зовнішніх змін. Ще О. Друде (Drude, 1913) зазначав, що за зовнішніми ознаками рослин можна визначити їх екологічні потреби. Вплив клімату на біоту відображено у класифікації життєвих форм (Warming, 1884; Raunkier, 1905; Drude, 1913; Высоцкий, 1915).

Як зазначено вище, велике значення має опосередкований вплив клімату на біоту через характеристики ґрунту, властивості якого зумовлюють зміни біотичного компоненту. Ж. Фур'є (Fourier, 1827) сформулював чотири закони коливання температури в ґрунті:

- 1) період коливання температур не залежить від глибини та фізико-хімічних властивостей ґрунту;
- 2) амплітуди коливання температури залежать від глибини: за збільшення глибини в арифметичній прогресії амплітуда знижується в геометричній;
- 3) термін максимальних і мінімальних температур запізнюється відповідно до глибини ґрунтів;

4) глибина шарів із постійною добовою і річною температурою відноситься як корінь квадратний періоду їх коливання; на глибині річна температура в 19 разів більша за добову.

Як показав Г.М. Висоцький (Высоцкий, 1930, 1950, 1962), температурний режим ґрунту відображає динаміку процесів внутрішньої взаємодії компонентів лісового біогеоценозу. Різні аспекти ґрунтового клімату висвітлено у працях В.Р. Волобуєва (Волобуев, 1963), О.М. Шульгіна (Шульгин, 1972), М.Г. Костюкевича (Костюкевич, 1975), Х.Н. Гасанова (Гасанов, 1980), Л.О. Карпачевського (Карпачевский, 1989, 2005), Е.П. Галенка (Галенко, 1983), школи дніпропетровських геоботаніків (Бельгард, 1960, 1971).

Численні публікації присвячено різним аспектам впливу організмів, ценозів, екосистем на кліматичні показники (Prentice et al., 1992; Box, 1996; Woodward, Cramer 1996; Foley et al., 1998; Gavilán et al., 1998, 2007; Rivas-Martínez, Loidi, 1999; Rivas-Martínez et al., 1999; González-Rebollar, Ibáñez, 2000; Oturbay, Loidi, 2001; Rivas-Martínez, 2002; Gordon et al., 2003; Hossell et al., 2003; Sanz-Elorza et al., 2003; Gavilán, 2005; Penas, Pérez-Romero, 2005; del Río et al., 2007; Rios-Cornejo et al., 2012; Wolkovich et al., 2014; Sattar et al., 2021). Накопичення значного обсягу емпіричних даних у подальшому втілюється в гіпотезах, концепціях, теоріях, таких як вчення про лісову пертиненцію (Высоцкий, 1930), уявлення про сукцесії та клімакс (Clements, 1916; Сукачев, 1942) тощо.

Проте найвагомішими для біокліматології стали ботаніко-географічні дослідження, присвячені розподілу й розселенню видів рослин залежно від кліматичних умов (Willdenow, 1792; von Humboldt, 1807; Grisebach, 1838a, b). Засновником ботанічної географії вважають О. Гумбольдта (Humboldt, 1805, 1807), який створив перші кліматичні карти розподілу температур Землі й фактично започаткував кліматологію. Проаналізувавши особливості поширення видів, А. Декандоль встановив зональність та висотність їх розподілу. В подальшому ці дослідження стали підґрунтям фітокліматології.

У середині ХХ ст. сформовано наукові основи біокліматології. Численні дослідження цієї проблематики узагальнено в оглядових працях (Emberger, 1930; Thornthwaite, 1931, 1948; Philippis, 1937; Bagnouls, Gaussen, 1954; Daget, 1977; Tuhkanen, 1980; Entrocassi et al., 2020).

Узагальнення щодо географічного розподілу видів, структури та функції ценозів, їх сезонного розвитку залежно від кліматичних змін покладено в основу класифікацій, кліматичних районувань та побудови біокліматичних карт. Таких класифікацій, як й картографічних матеріалів, є доволі багато. До класифікацій біоклімату з використанням ознак рослинності належать дослідження В. Кеппена (Кёппен, 1900), який виділив 5 кліматичних зон та 11 типів клімату, а пізніше (1918, 1930—1936) удосконалив запропоновану схему. Л.С. Берг (Берг, 1925) виділив 12 кліматичних поясів Землі, А.Д. Хопкінс (Hopkins, 1938) — по 3 зони на північ і на південь від екватора та 34 біокліматичні провінції. Згодом дослідники вивчали зв'язок опадів з континентальністю і посушливістю (Angot, 1906, 1918; de Martonne, 1926). На основі оцінювання річних опадів і температурних режимів з урахуванням середньомісячних значень цих показників, тривалості холодного і теплого, сухого і вологого періодів запропоновано глобальну класифікацію клімату (Gaussen 1949; Gaussen, Bagnouls, 1952; Bagnouls, Gaussen, 1954, 1957).

Л. Ембергер (Emberger, 1930, 1932, 1954) розробив схему середземноморських біокліматичних поясів, яку широко застосовували. Дослідження середземноморського клімату, проведені Г. Гаусеном, Л. Ембергером та іншими вченими, завершилися розробкою класифікації біокліматичних поясів рослинності (Ozenda, 1975; Quézel, 1979), яка суттєво вплинула на праці С. Ріваса-Мартінеца.

Г. Вальтер (Walter, 1973) поділив біосферу на великі біоми зонального типу (зонобіоми), до складу яких увійшли субзонобіоми і підпорядковані їм біоми з характерними співвідношеннями опадів і температур. Цей поділ графічно відображено у кліматичних діаграмах (Walter, Lieth, 1964; Walter, 1976, 1985).

Паралельно з публікаціями Е. Мартонна, Л. Ембергера, Г. Гауссена та ін. з'явилися не менш важливі праці: огляд кліматичних показників і класифікацій А. Філіппіса (Philippis, 1937) в Італії, А. Джакоббе (Giacobbe, 1938, 1964), присвячені оцінюванню літньої посушливості. Крім розмежування тривалості сухого сезону на основі співвідношення температури (T) та опадів (P) було запропоновано інші показники відмежування Середземноморського регіону. Зокрема, оцінювання співвідношення цих показників для території Середземномор'я дало змогу враховувати такі критерії: тип плювіотермічного режиму; кількість днів літніх опадів; плювіотермічний відсоток між найвологішим і найсухішим сезонами; ступінь змінності омброклімату в літній період. Співвідношення показників літньої посухи, сезонного плювіоетричного діапазону, літнього термоплювіоетричного коефіцієнта використав Ж. Вернет (Wernet, 1966) для обчислення індексу континентальності або океанічності, як показника між середземноморським і атлантичним кліматом.

Перші праці щодо клімату, опубліковані в ХХ ст. у Північній Америці, були засновані на різних підходах до його вивчення. Однак найважливішим внеском дослідників США в біокліматологію стали праці Ц. Торнтвейта і Л. Холдріда. Ц. Торнтвейт розробив дві незалежні системи класифікації клімату, перша з яких ґрунтувалася на індексах теплової ефективності та ефективності опадів (Thornthwaite, 1931), друга — на потенційному випаровуванні та індексі вологості (Thornthwaite, 1948). За результатами обчислень цих індексів він виділив 8 типів кліматичних зон від найменш ефективної, або найхолоднішої (тундри), до найефективнішої, або найтеплішої (мегатермальної). За значеннями індексу вологості типи клімату варіюють від посушливого до гіпергумідного.

Л. Холдрідж та співавт. (Holdridge, 1959, 1966, 1967; Holdridge et al., 1971) запропонували тривимірну класифікацію клімату на основі «зон життя» (система життєвих зон): річних опадів, потенційного випаровування, висоти та середньої річної біотемператури.

С. Тухканен (Tuhkanen, 1980, 1984) провів вичерпний бібліографічний огляд запропонованих показників і класифікацій, особливо тих, що стосувалися північних територій Голарктики.

Особливе місце, з нашого погляду, належить класифікації С. Ріваса-Мартінеца (Rivas-Martínez, 1981a, b, 1983), яка на відміну від інших ґрунтується на дуже деталізованих знаннях рослинних угруповань, що дало можливість створити модель поясів біоклімату. Такі пояси виділено за даними середньо

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

річної температури та мінімумами найхолоднішого місяця (Rivas-Martínez, 1981a). Згодом запропоновану модель було доповнено даними індексів термічності й омброрежиму (Rivas-Martínez, 1981a, b, 1983, 1984), а в межах кліматичних поясів описано біогеографічні регіони. Останні характеризуються індексами континентальності, річної кількості опадів та характером їх сезонного розподілу. Такий підхід використано для розроблення світової біокліматичної класифікації (Rivas-Martínez, 1993).

На території колишнього СРСР і, відповідно, в Україні інтеграційні підходи до оцінювання клімату розвивалися здебільшого в агрокліматології (Колосков, 1963; Агроклиматический атлас ..., 1964; Шашко, 1985; Мищенко, Кирнасовская, 2005, 2011; Ляшенко, 2008; Кирнасівська, 2016). Агрокліматичну класифікацію засновано передусім на тих показниках, які визначають або впливають на розвиток сільськогосподарських культур. Інакше кажучи, потреби сільського господарства значно стимулюють розвиток агрокліматичного напрямку.

В останні десятиліття дослідження активізувалися у зв'язку з підготовкою звітів МГЕЗК. На сьогодні опубліковано п'ять звітів, які відображають оцінку наслідків зміни клімату (Climate Change, 1990, 1995, 2001, 2007, 2014). Перший том шостого звіту видано у 2021 р., другий і третій — у лютому та березні 2022 р. Діяльність МГЕЗК разом із колишнім віцепрезидентом США А. Гором високо оцінено світовою спільнотою ще в 2007 р. і відзначено Нобелівською премією за зусилля з накопичення та значне поширення знань про антропогенний вплив на зміну клімату, обґрунтування заходів, необхідних для протидії такій зміні.

Науковим аспектам проблеми зміни клімату приділено значну увагу на різних рівнях — від світового до регіонального та місцевого, що відображено у великій кількості публікацій, численних різноманітних міжнародних і регіональних форумах, таких як Всесвітній науковий конгрес «Зміна клімату та виклики в ботанічній науці», Міжнародних ботанічних конгресах тощо. Методичні питання цієї проблематики висвітлено у спеціальному виданні «Hand book of Climate Change Mitigation and Adaptation» (2012, 2016, 2021), що вказує на високий рівень таких досліджень і стимулює їх розвиток.

2.2. БІОКЛІМАТИЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОЦІНЮВАННЯ ФІТОСТРОМИ

Розвиток і розподіл біоти всіх рівнів існування визначає гідротермічний режим, характеристиками якого є температура й вологість. У таких дослідженнях ми спираємось на термо-, кріо-, омброрежим і континентальність клімату, які тісно пов'язані з іншими показниками і рослинним світом.

2.2.1. Терморежим

Терморежим (T_m) відображає кількість тепла, яку отримує поверхня певної території за певний період, що залежить від широти і висоти над рівнем моря, розміщення, циркуляції атмосферних мас, характеру земної поверхні. Існують різні показники та методи його оцінювання, зокрема середні й екстремальні температури року чи певного періоду, значення радіації, для яких

встановлено характер кореляції та відповідні формули обчислень на основі даних, отриманих з метеостанцій. Найзагальнішим показником є радіаційний баланс. Він визначається різницею між сумарною сонячною радіацією, що надходить до поверхні планети, та відбитою, яка залежить від альbedo і змінюється від 200 МДж/м² в Арктиці до 3700—4000 МДж/м² у тропічному поясі (Школьнік, 2003). У наших широтах цей показник характеризується доволі широким діапазоном — від 1200 МДж/м² на північному заході Волинського Полісся до 2100 МДж/м² у Криму, досягаючи максимальних значень влітку (700 і 1050 МДж/м² відповідно), а взимку має від’ємні значення (–80 і –70 МДж/м² відповідно) (Ліпінський та ін., 2003).

Значні коливання суттєво впливають на розподіл і розвиток біоти, але найбільше — у теплу пору року під час вегетаційного сезону. Тепловий режим у цей період (фотосинтетична активна радіація — ФАР) забезпечує процеси фотосинтезу, дихання, розвитку рослинності, накопичення та розкладання енергії, колообіг поживних речовин, тобто основу життєдіяльності, тому його оцінювання дуже важливе. Виходячи з цього, для своїх досліджень ми брали за основу показники ФАР, ізохори яких характеризують зміни зональності рослинного покриву. Ізохори мають широтне розміщення, підвищуються з північного сходу України — 1600 МДж/м² до Південного берега Криму (ПБК) — 2400 МДж/м² (Гойса, Перелет, 2003).

Між показниками ФАР, середньорічною температурою та періодом вегетації ми обчислили прямолінійну кореляційну залежність

$$Y = 135,6x + 729,65,$$

де Y — середньорічна температура, °C; x — ФАР, МДж/м².

Ці показники корелюють із тривалістю вегетаційного сезону:

$$Y = 10,04x + 79,58 \quad (R^2 = 0,98),$$

де x — середньорічна температура, °C; Y — кількість днів активної вегетації за $t > 10$ °C.

$$Y = 0,0495x + 177,14 \quad (R^2 = 0,65),$$

де x — ФАР, МДж/м²; Y — кількість днів вегетації за $t > 0$ °C.

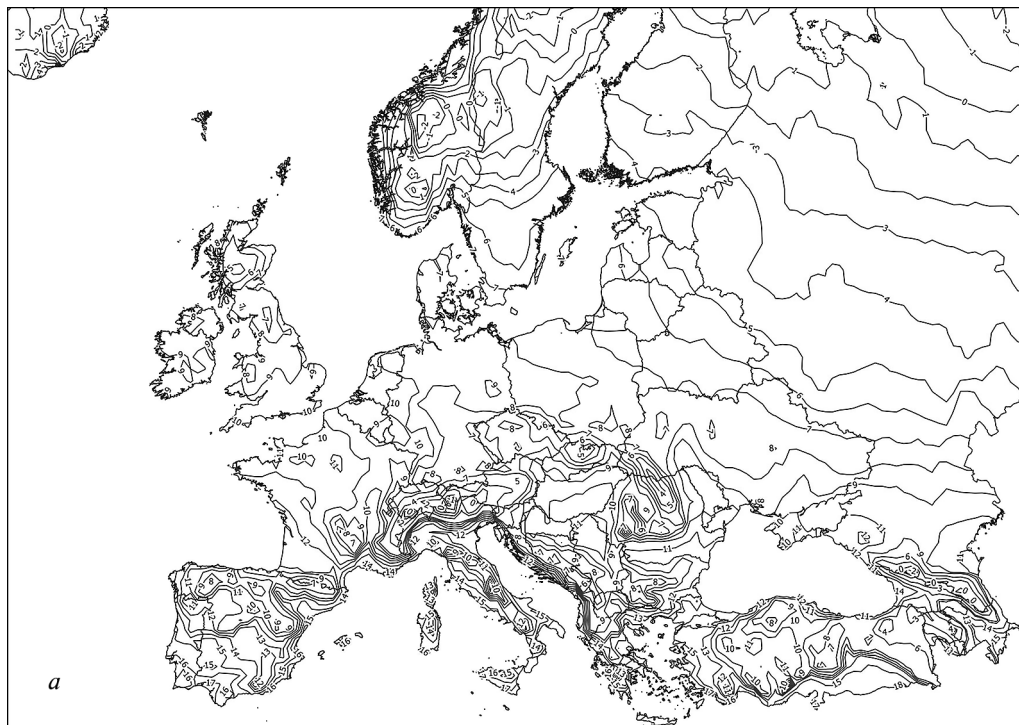
Найкоротший вегетаційний період у високогір’ї Українських Карпат (195 днів) і на північному сході (202—210 днів), найдовший — на Закарпатті (234 доби) та в Криму (243 доби), тобто збільшується на 14—19 %. Період активної вегетації відповідно становить від 157—162 днів на Східному Поліссі до 182 на Закарпатті та понад 190 днів в Криму (Сніжко та ін., 2007).

Одним із важливих аспектів аналізу є встановлення характеру часових змін біокліматичних показників, що має важливе значення для прогнозування оцінки їх впливу. Для цього на основі баз глобальних кліматичних даних високої роздільної здатності Worldclim 2.0 та Climatic Research Unit обчислено показники і створено растрові карти із відповідним масштабом ізоліній, що відображають 30-річні часові проміжки (1900—1929, 1930—1959, 1960—1989, 1990—2019). Методику побудови карт термо-, кріо-, омброрежиму та континентальності клімату описано раніше (Дідух, Винокуров, 2021).

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

Для оцінювання терморежиму ми побудували карти ізотерм середньорічних температур (рис. 2.1), що корелюють зі зміною широтної зональності, хоча орографічні особливості гір суттєво впливають на цей розподіл. Зміна показників упродовж 30-річних періодів вказує на певні часові відхилення їх значень. Для кількісного оцінювання цих відхилень ми проаналізували показники на території до широти 52° , яка визначає північні кордони України і характеризується вологим континентальним (холодним) кліматом з теплим літом (*Dfb*), та до широти 47° , лінія якої перетинає південну частину степової зони України і характеризується вологим континентальним (холодним) зі спекотним літом кліматом (*Dfa*) (Körpen, 1936; Peel et al., 2007). Поняття «вологий» та «континентальний» досить відносні. Першому, з нашого погляду, відповідає субгумідний, вологий клімат, обумовлений впливом західного циклону, другому — субаридний сухий, пов'язаний із впливом східного сибірського антициклону. Клімати чітко розмежовуються за віссю Воейкова (Coffin et al., 1875). Аналіз зміни показників середньорічних температур у межах Європи на широті 47° за період 1900—1929 рр. показує, що протягом 1930—1959 рр. вони майже не змінювалися (1 %). З 1960 до 1989 р. середньорічна температура в межах Європи підвищилась на 4,6 %, з 1990 до 2019 р. зростання було досить суттєвим (17 %) і становило $0,9^\circ\text{C}$ (рис. 2.2).

Середньорічні показники ФАР відповідно зростають від 1821 ± 417 , 1836 ± 412 , 1869 ± 414 до 2009 ± 411 МДж/м², тобто на $187,6$ МДж/м² (або 12 %), кількість днів вегетації за $t > 10^\circ\text{C}$ — з $160,4 \pm 31$ до $174,3 \pm 30$, тобто збільшилася на 14 днів.



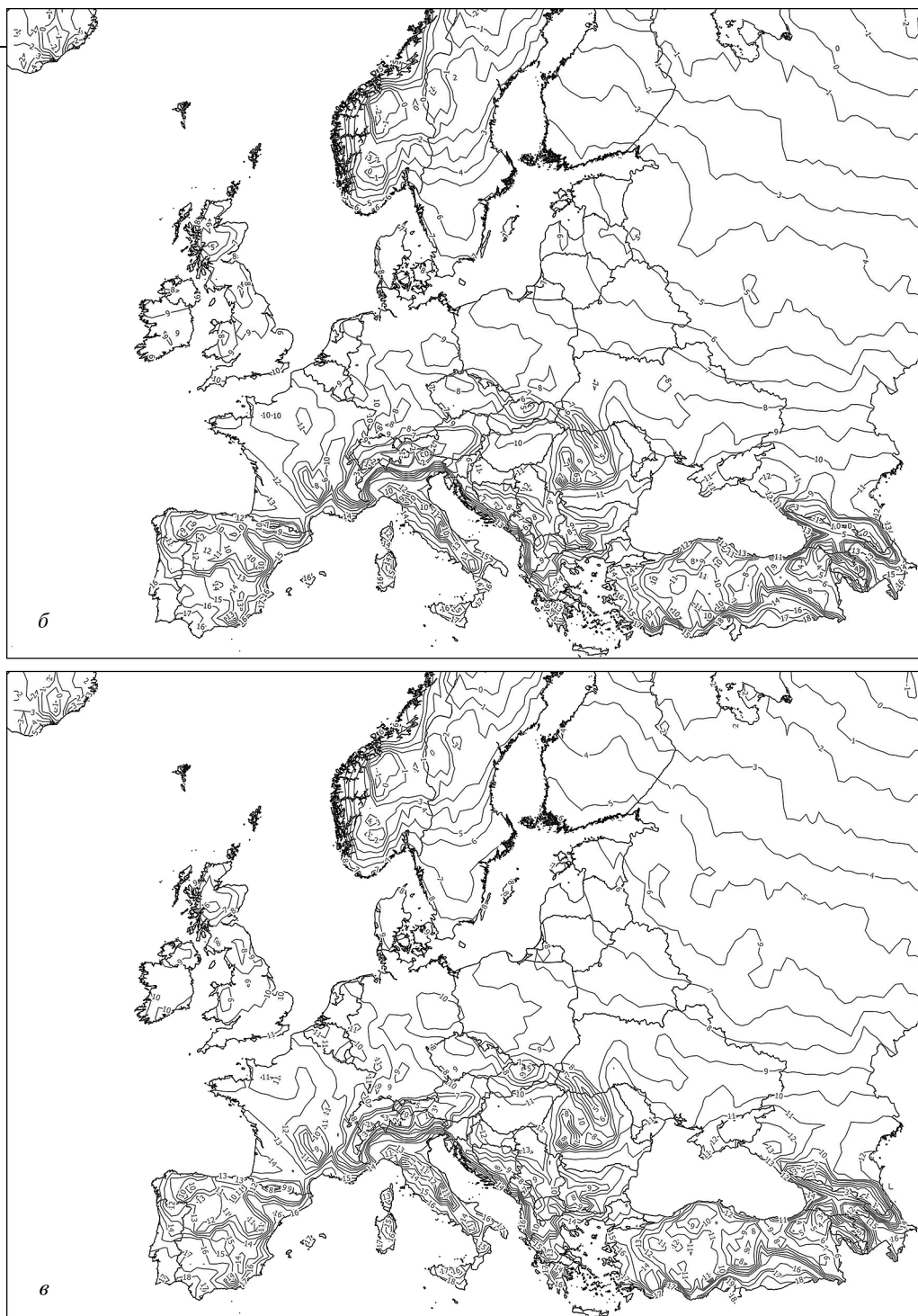


Рис. 2.1. Зміна показників температури протягом 30-річних періодів з 1900 до 2019 р.:
a — 1900—1929 рр.; *б* — 1960—1989; *в* — 1990—2019 рр.

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

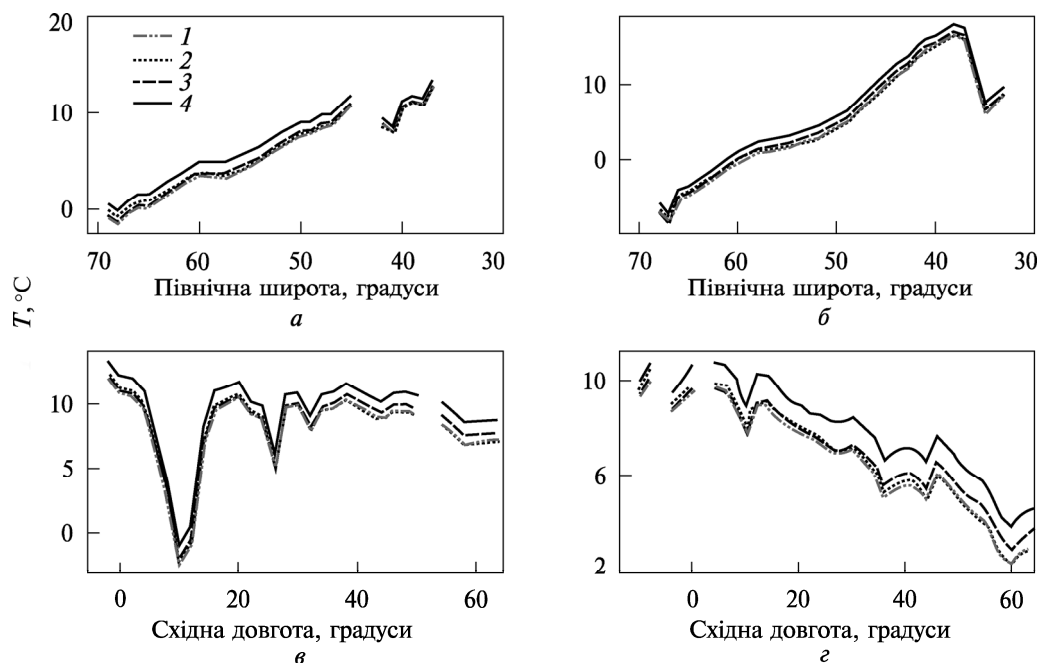


Рис. 2.2. Зміна показників температури (T) для рівнинної території Європи за 120-річний період за 33° сх. д. (а), 65° сх. д. (б), 47° пн. ш. (в), 52° пн. ш. (з).

Часові проміжки, роки: 1 — 1900—1929; 2 — 1930—1959; 3 — 1960—1989; 4 — 1990—2019

На широті 52° хоча й спостерігається підвищення середньорічної температури, однак несуттєво — 1,3 °C (див. рис. 2.2, б). Це відповідає річному підвищенню ФАР з 1635 ± 303 до 1814 ± 273 , тобто на 178,4 МДж/м² (11,7 %), а збільшення тривалості активної вегетації — з $146,7 \pm 22$ до 160 ± 20 , тобто на 13 діб.

За лінією східної довготи 20°, тобто в субокеанічному кліматі, часове зміщення середньорічних температур незначне. У субконтинентальному кліматі (33° сх. д.) до 1989 р. підвищення становило 1 %, а з 1990 до 2019 р. різко зросло (див. рис. 2.2, в, з). Інакше кажучи, чим вищі широти і континентальніший клімат, тим різкішими є зміни середньорічних температур (відповідно ФАР і період активної вегетації).

На північному сході України ізотерма середньорічної температури за 120 років змістилася від 6,0 до 7,5 °C, що означає подовження періоду активної вегетації зі 140 до 155 діб, на півдні (Степовий Крим) — від 11 до 12 °C, а період вегетації — зі 190 до 200 діб відповідно. Підвищення середньорічних температур зафіксовано у високогір'ї Українських Карпат від 4 до 5 °C. Від півночі Молдови до Поділля спостерігається зона з підвищеною середньорічною температурою — так зване тепле Поділля, де середньорічна температура піднімається від 8—9 до 9—10 °C, що сприяє збільшенню періоду активної вегетації рослин на 2 тижні.

На основі такого градієнта змін показники періоду 1960—1989 рр. ми прийняли за референтні, від яких проводимо відповідний відлік. Тривалість від середини цього періоду (45 років) достатня для того, щоб говорити про зміни рослинного покриву.

На сьогодні розроблено різні сценарії можливих температурних змін до 2100 р., із яких українські кліматологи використовують прогнози моделей загальної циркуляції атмосфери та океану (МЗЦАО) А2, А1В та В1. Ми спиралися на сценарій А1В, що характеризується зростанням середньорічних показників на 0,037 °С/рік і найнижчих температур на 0,035 °С/рік, тобто за 100 років середньорічний показник може зрости на 3,5 °С (Краковська та ін., 2016).

2.2.2. Кріорежим

Кріорежим (Cr) — один із найбільш значущих чинників, що обумовлює поширення видів, онтогенетичний цикл їх розвитку, особливості фенології, а отже, й територіальний розподіл та часові зміни природних екосистем. Показники кріорежиму визначають мінімальні зимові температури повітря, зумовлені впливом холодних арктичних повітряних мас, зокрема вторгненням східного сибірського антициклону. На переважній частині території України цей період характеризують мінусові температури і тривалість з листопада до березня, в горах Українських Карпат — до квітня. На ПБК температури додатні. Абсолютний мінімум температури повітря у різних регіонах України від –26 до –42 °С, причому найнижчий — на сході Луганської обл.

Середня кількість днів з температурою нижче 10 °С коливається від 10 (ПБК) до 50 (пн. сх.), в Українських Карпатах — від 20 до 55, а з температурою нижче –25 °С — від нуля на півдні до 5 днів на північному сході (Бабіченко та ін., 2003). Це передусім впливає на поширення дерев і кущів (фанерофітів), бруньки відновлення яких знаходяться вище поверхні снігового покриву. Саме ці характеристики визначають лімітувальні межі ареалів багатьох таких деревних видів, як бук, граб, черешня, ліщина та ін., а також розширення ареалу багатьох середземноморських видів на північ. Із початком та закінченням вегетації пов'язані онтогенез і фенологічні цикли рослин, які доволі чутливо й швидко реагують на настання холодів, що ми зафіксували у зимовий період 2019—2020 рр.

Показники кріо- й терморежиму корелюють між собою, тому у методичному сенсі їх оцінювання є одним зі способів перевірки достовірності отриманих результатів:

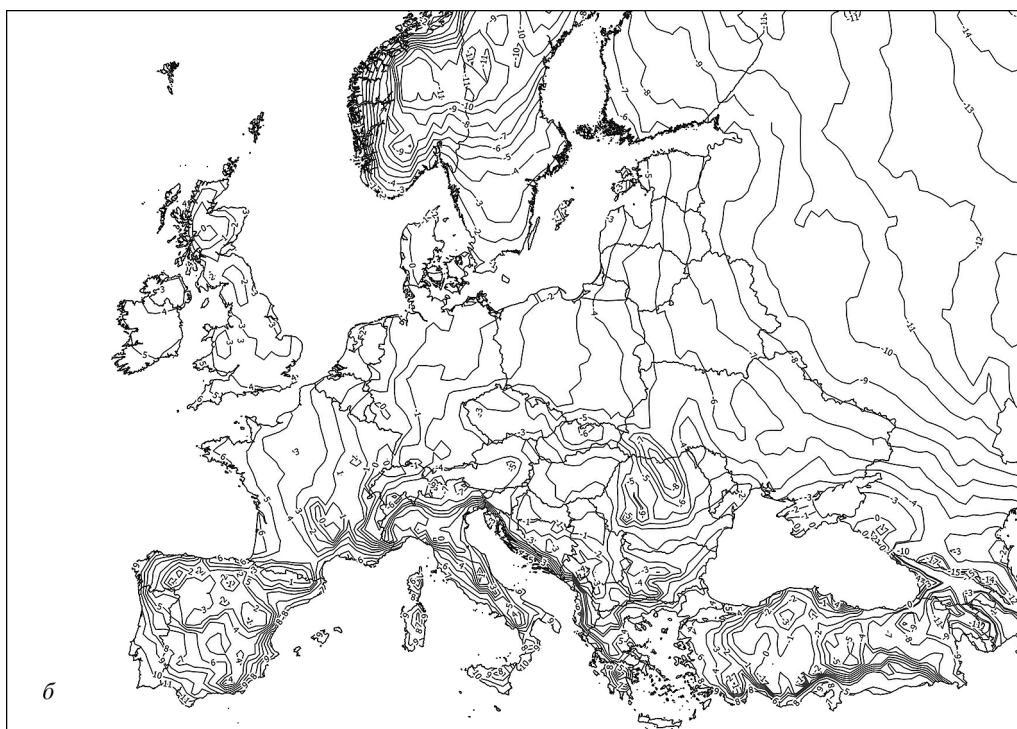
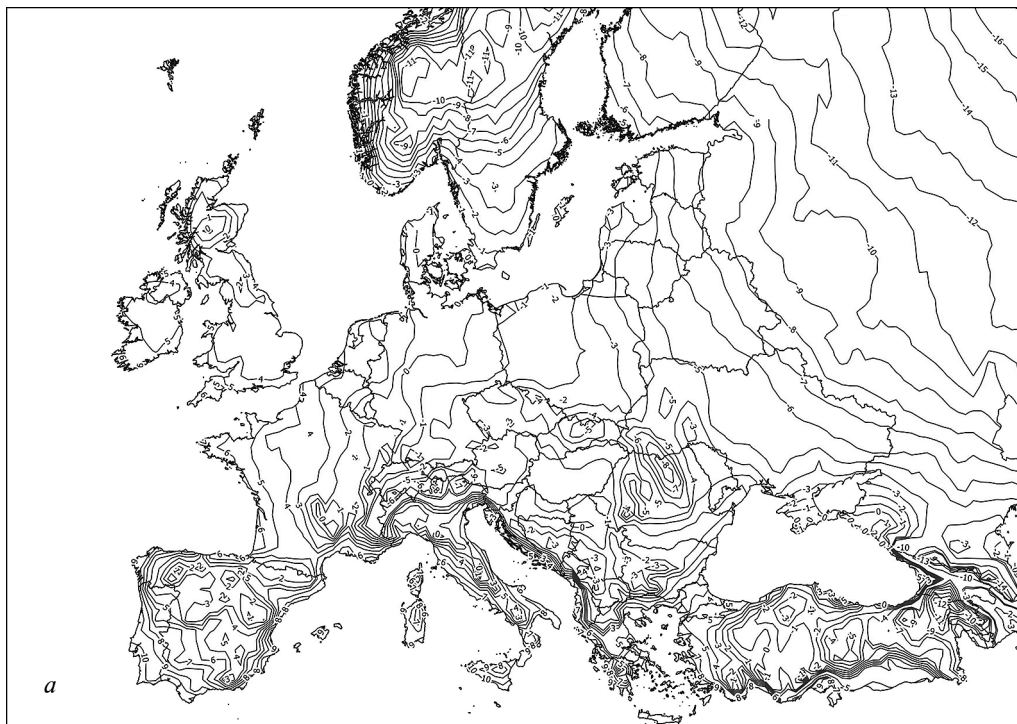
$$Y = 1,059x - 11,132 \quad (R^2 = 0,97),$$

де x — значення терморежиму (середньорічна температура), °С; Y — значення кріорежиму (середня температура найхолоднішого місяця), °С.

На основі даних MaxEnt ми побудували карти кріорежиму, які відображають зміни показників за 30-річні проміжки 120-річного періоду, та спрогнозували їх часові зміни (Дідух, Винокуров, 2021). Показники кріорежиму корелюють із такими терморежиму, однак розміщення ізохор дещо інше і на рівнині здебільшого меридіональне, але залежить й від довготи (рис. 2.3):

$$Y = -0,53x_1 + 23,415 \quad (R^2 = 0,83); \quad Y = -0,205x_2 + 26 \quad (R^2 = 0,80),$$

де x_1 — координати пн. ш.; x_2 — координати сх. д.; Y — значення кріорежиму.



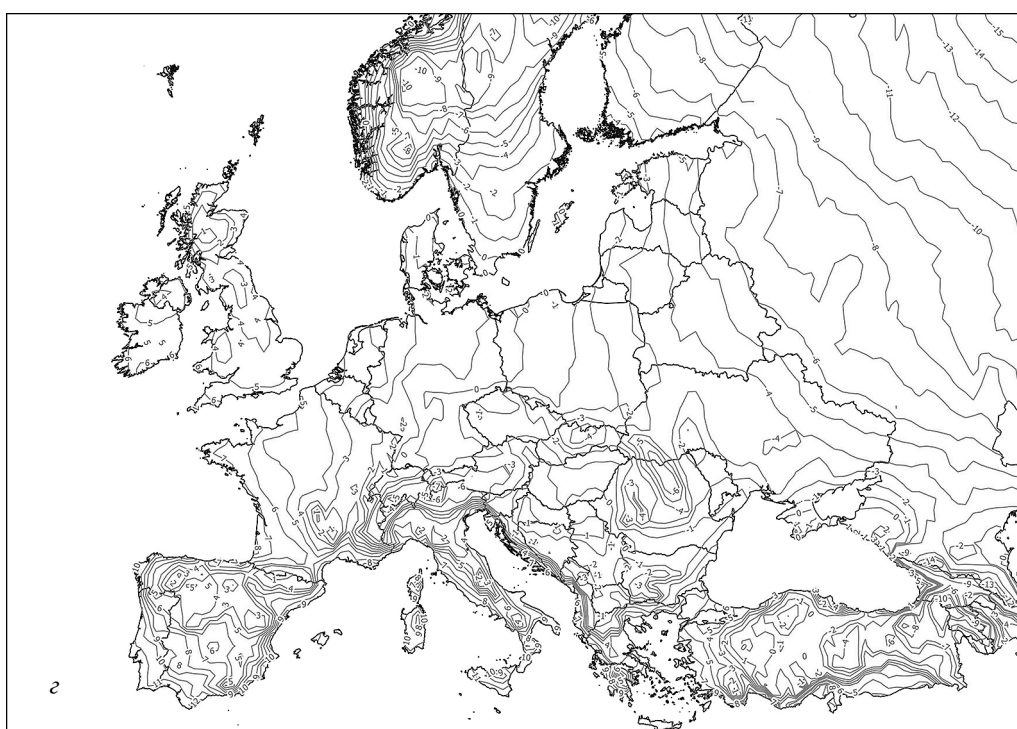
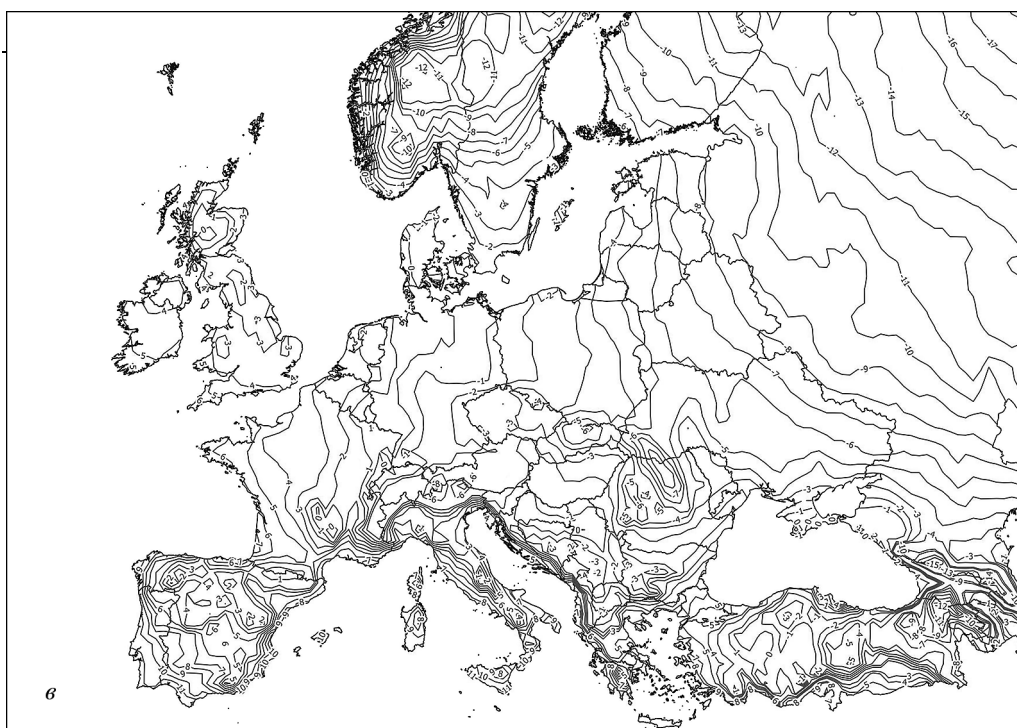


Рис. 2.3. Зміна показників кріорежиму Європи за 30-річні періоди з 1900 до 2019 р.:
a — 1900—1929 рр.; *б* — 1930—1959; *в* — 1960—1989; *г* — 1990—2019 рр.

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

На відміну від показників терморежиму, за якого спостерігали поступове збільшення температур, показники кріорежиму з 1900 до 1929 р. знижувалися, з 1930 р. — підвищувалися. Суттєве збільшення показників кріорежиму, зафіксоване з 1990 р., обумовило обрання за відлік нуля-моменту період 1960—1989 рр. Зростання показників спостерігається від гумідної зони Атлантики до аридної зони Уралу (рис. 2.4).

На основі відповідних обчислень виявлено загальну залежність між $Cr(x)$ і показниками ФАР (Y_{FAR}) та кількістю діб інтенсивної вегетації (Y_{veg}).

$$Y_{FAR} = 123,75x + 2135,2 \quad (R^2 = 0,97); \quad Y_{veg} = 9,166x + 183,7 \quad (R^2 = 0,97).$$

Показники ФАР у середньому зросли на $187,6 \pm 27$ МДж/м², тобто їх значення дещо вищі за розраховані значення терморежиму ($178,4 \pm 30$ МДж/м²). Різниця становить лише 5 %, тобто в межах похибки. Відповідно період активної вегетації збільшується на 14 діб: зі 167 до 181.

Наші розрахунки засвідчують, що на території України за підвищення середньорічної температури на 1,0 °С показники кріорежиму (середніх температур січня) зростають на широті 47° у степовій аридній зоні на 1,5 °С, а на широті 52° у лісовій гумідній зоні на 1,8 °С, тобто відповідають прогнозованому сценарію А1В. Відповідно, ФАР показників кріорежиму за підвищення температур на 1,0 °С збільшується на 54—66 МДж/м², а кількість діб активної вегетації — на 4—6. За підвищення середньорічних температур на 1,5; 2,0; 2,5 та 3,0 °С ці показники відповідно зростають (рис. 2.5): у північних широтах лісової зони вони вищі, ніж у південних степової зони.

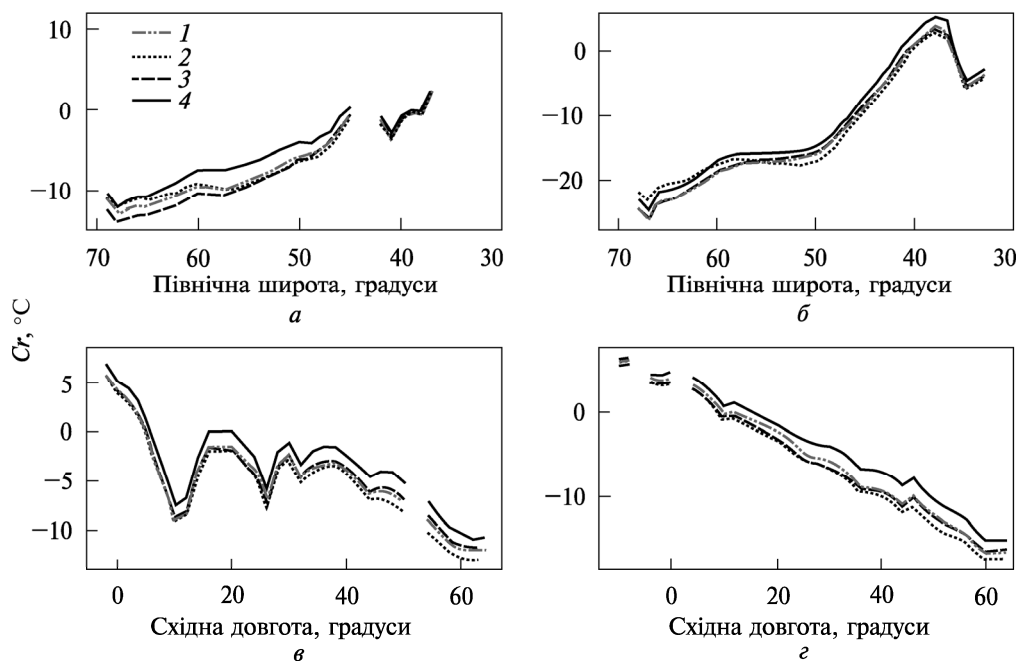
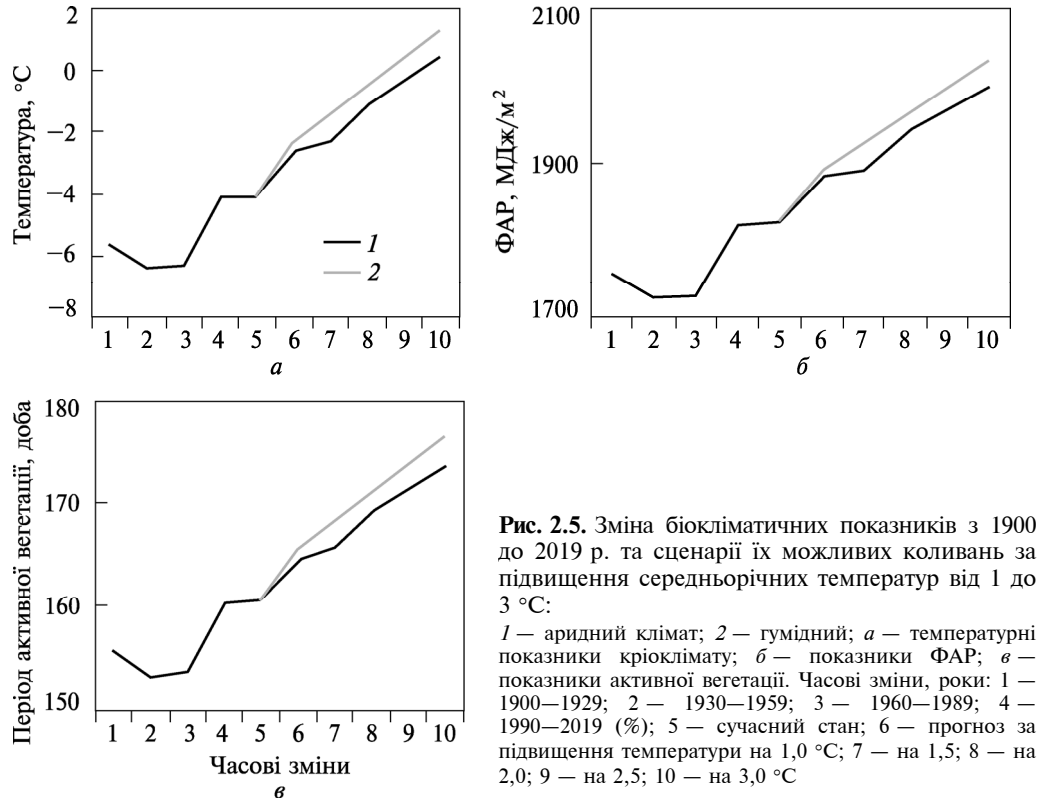


Рис. 2.4. Зміна показників кріорежиму (Cr) на рівнинній території за 120-річний період за 33° сх. д. (а), 65° сх. д. (б), 47° пн. ш. (г), 52° пн. ш. (д):

Часові проміжки, роки: 1 — 1900—1929; 2 — 1930—1959; 3 — 1960—1989; 4 — 1990—2019



За прогнозами моделі змін клімату A1B, показники кріорежиму найхолоднішого північно-східного регіону до 2100 р. відповідатимуть сьогодинішнім показникам степової зони України, а ПБК — середземноморським.

2.2.3. Континентальність

Континентальність (K_n) обумовлена впливом великих площ суходолу й океану на атмосферні та кліматоутворювальні процеси. Територія суходолу поглинає 28 % тепла, відбиває — 72 %. Натомість океан поглинає 99 %, відбиває — 1 %. Отже, теплоємність океану дуже висока, тоді як на суходолі вона нижча в 5—6 разів, а кількість відбитого тепла навпаки значно вища (Snow, 2005). Ці відмінності виражені у контрастності та згладжуванні температур, що визначається за амплітудою коливань протягом року. Океан не лише знижує амплітуду коливання температури, а й спричинює запізнення появи мінімумів і максимумів на 1—2 місяці. Разом із тим така різниця залежить й від положення території відносно екватора і полюсів, тобто показників географічної широти. Першим, хто звернув увагу на такі відмінності, став основоположник ботанічної географії та кліматології О. Гумбольдт, який на початку XIX ст. довів це на основі запропонованого ним методу побудови ізотерм (Humboldt, 1807).

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

У 1852 р. Г. Дове (цит. за: Затула, Затула, 2015) запропонував метод обчислення ізоаномалій, за яким отримуємо відхилення широтних температур від значення, прийнятого за норму. Загальноприйнятим став також підхід, заснований на використанні річної амплітуди температури (Supan, 1884), що відображає різницю середніх температур найтеплішого і найхолоднішого місяців року. Цей підхід й нині широко використовують (Rivas-Martínez, 2004).

Як відомо, весняні місяці в умовах морського клімату холодніші за осінні, тому материкові та океанічні клімати характеризуються різною асиметрією річного ходу температури повітря. У 1905 р. А. Кернер використав це для розрахунку коефіцієнтів континентальності:

$$KOI = 100 (T_{10} - T_4) / T_{\max} - T_{\min},$$

де T_{10} , T_4 — середні температури жовтня і квітня відповідно; $T_{\max} - T_{\min}$ — річна амплітуда температур (максимальних і мінімальних).

За цими показниками в межах від -10 до $+50$ °C він виділив 5 груп континентальності клімату: <-10 °C — гіперконтинентальний; $-9-0$ — континентальний; $1-10$ — субконтинентальний; $11-20$ — океанічний; $21-50$ °C — гіперокеанічний.

Г. Генце (Henze, 1929) запропонував оцінювання термічної океанічності клімату за формулою

$$Kn = \sum t_{VIII-X} - \sum t_{V-VII},$$

де Kn — показник термічної океанічності, °C; $\sum t_{VIII-X}$, $\sum t_{V-VII}$ — суми середніх температур повітря за серпень—жовтень і травень—липень відповідно, °C.

Разом із тим річні амплітуди температури у високих широтах значно вищі, ніж у низьких. Тому коректне порівняння термічних контрастів у різних регіонах вимагало урахування впливу географічної широти.

У 1859 р. Фербес розробив формулу оцінювання континентальності:

$$T = -17,8 + 44,9 \cos \varphi - 6^\circ 30', \varphi — \text{північна широта відповідної точки.}$$

У 1920 р. В. Горчинський (Gorczynski, 1920) спочатку запропонував формулу

$$K = \frac{1,6A}{\sin \varphi} - 14,$$

а згодом її уточнив:

$$K = \left(\frac{1,7A}{\sin \varphi} - 20,4 \right) \cdot 100 \%,$$

де A — річна амплітуда температури між середніми значеннями найтеплішого і найхолоднішого місяців. Цей показник і на сьогодні використовують дуже широко.

Подібною є формула В. Конрада (Conrad, 1946):

$$K = \left(\frac{1,7A}{\sin (\varphi + 10)} - 14 \right) \cdot 100 \%.$$

Два варіанти розрахунків навів Д.А. Ценкер (1888):

$$K = \frac{A}{\varphi} \cdot 100 \%$$

та уточнений варіант:

$$K = \frac{6}{5} \cdot \frac{A}{\varphi - 20} \cdot 100 \%,$$

де A — річна амплітуда температури повітря, °С, φ — географічна широта, градуси. За цією формулою на території Північної Євразії найбільша континентальність клімату спостерігається в районі Оймякон—Якутськ (100 %), а найменша — в районі м. Батумі та Баренцового моря (не досягає 30 %).

У колишньому СРСР досить популярними були дві формули. Формула С.П. Хромова (Хромов, 1957):

$$K = \frac{A - A_m}{A} = \frac{A - 5,4 \sin \varphi}{A} \cdot 100 \%,$$

де A_m — суто океанічна амплітуда температури. Для центральної частини півдня Тихого океану, за С.П. Хромовим, $A_m = 5,4 \sin \varphi$.

Формула М.М. Іванова (Іванов, 1953) заснована на різних показниках:

$$K = \frac{A_p + A_d + 0,25d}{0,36\varphi + 14} \cdot 100 \%,$$

де A_p , A_d — річна і добова амплітуди температури повітря відповідно; d — дефіцит насичення повітря водяною парою.

За цією формулою найнижча континентальність клімату спостерігається південніше Нової Зеландії (37 %), найвища — у Центральній Азії та центрі пустелі Сахара (250—260 %).

С. Рівас-Мартінец (Rivas-Martínez, 2008, 2011; Rivas-Martínez et al., 2011) запропонував кілька коефіцієнтів біокліматичної оцінки. Зокрема, індекси континентальності/океанічності (I_c), термічності (I_t), компенсованої термічності (I_{tc}), омбротермічний (I_o). На основі цих показників, отриманих із 20 тис. метеостанцій за 43-річний період, розроблено біокліматичну класифікацію Землі з відповідними картами, які унаочнили зміни цих значень (Lopez, Lopez, 2008).

За цим методом індекс континентальності/океанічності обчислюється як різниця показників найтеплішого і найхолоднішого місяців ($I_c = T_{\max} - T_{\min}$). Значення індексу в межах 0—11 відповідає гіперокеанічному клімату (0—4 — ультрагіперокеанічному, 4—8 — евіперокеанічному, 8—11 — субгіперокеанічному), 11—21 — океанічному (11—14 — напівокеанічному, 14—17 — евокеанічному, 17—21 — напівконтинентальному). Відповідно, значення більш як 21 характеризує континентальний клімат (21—28 — субконтинентальний, 28—46 — евконтинентальний, 46—66 — гіперконтинентальний). За цими показниками нескладно зробити висновок: гіперокеанічний клімат характерний лише для тропічних широт, вище він змінюється від океанічного (узбережжя Атлантики й Тихого океану) до гіперконтинентального (Східний Сибір).

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

Як зазначено вище, залежність континентальності клімату від географічної широти встановлено досить давно, що обумовило введення відповідних показників (φ , $\sin \varphi$, $\cos \varphi$) у розрахунки.

Індекс термічності (It) обчислюють як суму середньорічної температури (t), середньої температури максимуму найхолоднішого місяця (M) та середньої температури мінімуму найхолоднішого місяця (m):

$$It = (t + M + m) \cdot 10.$$

Замість $M + m$ використовують показник середньої температури найхолоднішого місяця року:

$$It = (t + 2m) \cdot 10.$$

По суті цей індекс відповідає характеристиці кріорежиму, обґрунтованої на значеннях середньомісячної температури найхолоднішого місяця (січня) (Дідух, Плюта, 1994), і добре корелює з його показниками.

Показник, що враховує положення території відносно екватора на північ і південь, тобто широту — це індекс компенсованої термічності (Itc): $Itc = It + Ci$. Для визначення цього індексу потрібно обчислити Ci , що відображає широтні особливості на основі запропонованих порогових значень. Для помірного клімату пороговою широтою поділу є 46° , який проходить південніше м. Білгород-Дністровськ через Сиваш. Для території, яка лежить південніше цієї широти індекс розраховують за формулою: $Ci = C1 + C2 + C3$, де $C1 = 20$, $C2 = 105$, $C3 = 25^\circ$ ($\varphi - 28^\circ$), для північніших широт: $Ci = C1 + C2 + C3 + C4$, де $C4 = 30^\circ$ ($\varphi - 46^\circ$). Теоретично показники саме цього індексу відображають континентальність у нашому розумінні, однак вони краще корелюють із показниками кріорежиму. Хоча ізотерми цього показника здебільшого мають вертикальну спрямованість, але розподіл значень зовсім інший.

Загальні закономірності географічного розподілу річної амплітуди температури повітря на території України вивчали В.М. Бабіченко і С.Ф. Рудишина (Бабіченко, Рудишина, 1987), індексу континентальності клімату — С.П. Хромов (Хромов, 1957), П.І. Колісник (1980). Окремі важливі особливості встановлено В.І. Затулою та Н.І. Затулою (2013, 2015, 2016).

Отже, всі розрахунки континентальності враховують основні показники: різницю середньомісячних температур між найтеплішим і найхолоднішим місяцями, дані широтного положення місцевості. Останній здебільшого подають у вигляді тригонометричних функцій кута: синуса ($\sin$) чи косинуса ($\cos$), які характеризують кут падіння променів Сонця. Хоча отримані числові значення індексів й різняться, проте їх порівняння дає змогу встановити чіткі лінійні залежності, які можна зіставляти або переводити за допомогою запропонованих нижче формул з одних у інші (табл. 2.1).

Одним із основних аспектів дослідження є оцінювання характеру часових змін показників континентальності, що має важливе значення для прогнозування їх впливу.

Ізохори континентальності меридіонального напрямку, який змінюється відносно кріорежиму з північного сходу на південний захід, тобто на 90° (рис. 2.6, див. вклейку). Континентальність клімату ($Kл$) загалом залежить від географічної довготи (x), але в різні часові періоди ця залежність дещо відмінна. Для показ-

Р О З Д І Л 2. Біоклімат та його характеристики

Таблиця 2.1. Співвідношення показників континентальності на основі існуючих способів обчислення

<i>X</i>	<i>Y</i>	Формула	R^2
Іванов (Иванов, 1953)	Хромов	$Y = 0,39x^2 - 55,68x + 2092$	0,98
Іванов (Иванов, 1959)	Іванов (Иванов, 1953)	$Y = 0,304x - 0,42$	1,00
Горчинський	Іванов (Иванов, 1953)	$Y = 0,353x - 18,83$	0,99
Горчинський	Рівас-Мартінец	$Y = 1,93x - 12,1$	0,86
Хромов	Іванов (Иванов, 1953)	$Y = -0,001x^2 + 0,4425x + 4476$	
Хромов	Горчинський	$Y = -0,007x^2 + 0,77x + 64,5$	0,98
Хромов	СФБ	$Y = -0,117x^2 + 3,37x + 62,265$	
Конрад	Горчинський	$Y = 1,1x - 3,09$	0,97
СФБ	Іванов (Иванов, 1953)	$Y = 10x + 45$	1,00
СФБ	Горчинський	$Y = 0,28x + 1,13$	0,99
СФБ	Хромов	$Y = 0,04x^2 - 5,56x + 204,4$	0,98
СФБ	Конрад	$Y = 0,27x - 0,085$	

ників періоду 1900—1930 рр. — $Y = 0,915x + 6,8$ ($R^2 = 0,99$); 1990—2019 рр. — $Y = 0,848x + 7,59$ ($R^2 = 0,99$). На лінії 52° пн. ш. переломні зміни показників спостерігаються на рівні 46° сх. д., а на лінії 47° пн. ш. — на рівні 48° сх. д. (рис. 2.7, б). Поблизу басейнів Атлантичного й Північного Льодовитого океанів, Середземного і навіть Чорного та Каспійського морів ізохори змінюють напрям, що засвідчує значний вплив великих водойм на континентальність.

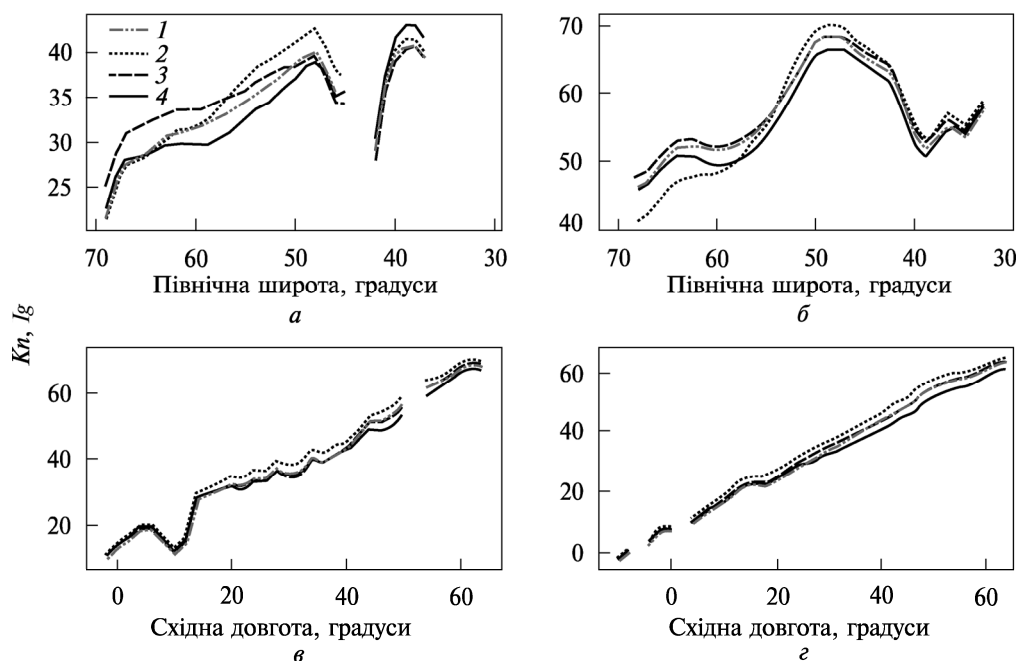


Рис. 2.7. Зміна показників континентальності клімату (K_n) за 120-річний період за 33° сх. д. (а), 65° сх. д. (б), 47° пн. ш. (в), 52° пн. ш. (з).

Часові проміжки, роки: 1 — 1900—1929; 2 — 1930—1959; 3 — 1960—1989; 4 — 1990—2019

На широті 47° показники континентальності (див. рис. 2.7, а) коливаються, з 1900 до 1930 р. зростають, пізніше — знижуються. Суттєві зниження спостерігаються на схід від 45° сх. д., на широті 52° — на схід від 30° сх. д. В умовах континентального клімату за довготою 65° у межах південніших широт 40—55° показники континентальності з 1930 до 1959 р. зростали, а в північніших (55—70°) знижувалися. З 1960 до 1989 р. зафіксовано зворотні зміни, з 1989 р. дотепер континентальність знижується на всіх широтах, хоча рівня 1930—1959 рр. на широті 60—70° вона не досягає (див. рис. 2.7).

За референтні прийнято середні показники 1960—1989 рр., за якими проведено розподіл і його аналіз з подальшими висновками і прогнозами зміни рослинного світу.

2.2.4. Омброрежим

Ключовою характеристикою клімату, яка визначає диференціацію рослинних угруповань та біотопів, є гідротермічні умови (омброрежим — *Om*), що залежать від температури, кількості опадів, вологості повітря, випаровування, накопичення вологи в ґрунті (Константинов, 1968; Методи ..., 1981). Гідротермічні умови добре візуалізовано на клімадіаграмах Гессена—Вальтера. Зокрема, на межі перетину показників температури й опадів (масштаб 1:2) виділено зони, що характеризують посушливі та вологі періоди. Цей метод широко застосовується і набув світового визнання, проте у вітчизняній кліматології його практично не використовують.

Поняття «омброрежим» автори трактують по-різному, тому й підходи за відповідними розрахунками також дещо відмінні. Усі існуючі на сьогодні підходи можна об'єднати у дві групи. Перша включає індекси Іванова, Висоцького, індекс сухості та радіаційний індекс сухості Будико, індекс аридності Стенца, індекс гумідності (аридності) клімату Торнтвейта та ін. Спільною рисою для всіх індексів цієї групи є закладене в них співвідношення об'єму опадів (P) і випаровування (E_o): якщо опадів випадає більше, ніж може випаруватися ($P > E_o$), показники омброрежиму більші за одиницю (>1), за нестачі опадів ($P < E_o$) — менші за одиницю (<1). До другої групи належать індекси де Мартонна, Кеппена, Волобуєва, індекс сухості Сазонова, індекси Педя. Для обчислення індексів цієї групи використовують показники температури й опадів. Перехідним між цими групами є гідротермічний коефіцієнт (ГТК) Селянінова.

Наприклад, індекси де Мартонна (de Martonne, 1925), як і Сандерсона (Sanderson, 1948), Холдріджа (Holdridge, 1947), враховують лише температуру й опади:

$$Im = R/(t + 10),$$

де R — річна сума опадів, см; t — середньорічна температура, °С.

Л. Ембергер (Emberger, 1932, 1954, 1971) для розрахунків омбротермічного індексу використовував показники опадів, температури, висоти над рівнем моря (над р. м.) і транспірації; Ц.В. Торнтвайт (Thornthwaite, 1931) — опадів, випаровування і температури (Thermal efficiency), пізніше (Thornthwaite, 1971) — також висоту над рівнем моря.

Як показав Е.Г. Коломиц (Коломыц, 2010, 2018), річна випаровуваність залежить від середньомісячної температури липня (t_{VII}) і запропонував обчислювати цей показник за формулою

$$E = 1384 - 161,6 t_{VII} + 6,245 t_{VII}^2.$$

Відповідно, омброрежим (Om) — це різниця між кількістю опадів і випаровуваністю:

$$Om = P - E.$$

Такий підхід значно спрощує розрахунок і дає добрі результати.

Використавши значення кількості річних опадів (P) та випаровуваності (E), можна обчислити індекс Висоцького: $K = P / E$.

За індексом Селянінова (ГТК) визначають показники омброрежиму періоду активної вегетації: $S/0,1T$, де S — сума опадів за місяці активної вегетації ($t > 10^\circ\text{C}$), T — сума середньомісячних температур за цей період. Натомість С. Рівас-Мартінец (Rivas-Martínez, 2008, 2011) використав різні варіанти оцінювання омбротермічного індексу (Io), засновані на співвідношенні кількості опадів і температури у теплий період, тобто під час вегетації: $Io = (Pp/Tr) \cdot 10$. Крім того, дослідник пропонує застосовувати індекси: омбротермічний ($Ios1$) — найспекотнішого місяця літнього триместру ($Tr3$); омбротермічний ($Iod2$) — найсухішого літнього біместру; омбротермічний ($Ios2$) — найгарячішого біместру літнього триместру; літні компенсальні омбротермічні показники ($Iosc$): $Iosc3 (= Ios3)$, що відображає оцінку літньої посушливості, та $Iosc4 (= Ios4)$ — компенсаційний літній омбротермічний індекс за період активної вегетації рослин (4-місячний період з травня до серпня).

На нашу думку, опади у зимовий період забезпечують зволоження ґрунту після танення снігу й у перші весняні місяці суттєво впливають на початок вегетації. З огляду на це пропонуємо власний варіант індексу омброрежиму:

$$I_{oy} = (P/12T) \cdot 10,$$

де P — річна кількість опадів, T — середньорічна температура.

За показниками термо- й омброрежиму, покладеними в основу термотипів (Itc) і омбротермотипів (Io), С. Рівас-Мартінец побудував ієрархічну класифікацію біоклімату Землі (Rivas-Martínez, 2008, 2011), що передбачає виділення макробіокліматів, варіантів і зон (поясів) біокліматів. Такий підхід враховує специфіку розподілу рослинних угруповань, передусім тих типів рослинності, для яких особливості клімату є визначальними. Подібне біокліматичне районування має універсальний характер.

Для північної півкулі виділено три типи макроклімату: А — гарячий, тропічний ($0-35^\circ$ пн. ш.): евтропічний — $0-23^\circ$, субтропічний — $23-35^\circ$; В — теплий, помірний ($35-66^\circ$): евпомірний — $35-51^\circ$, субпомірний — $51-66^\circ$; С — холодний, полярний ($66-90^\circ$): середземноморський — $23-52^\circ$, помірний — $23-66^\circ$, бореальний — $42-72^\circ$, полярний — $51-90^\circ$. За показниками омброрежиму виділяють два типи макробіоклімату: сухий, ксеротичний ($Io > 3,6$), помірний ($Io > 3,6$); за показниками континентальності — три типи: гіперокеанічний ($Ic \leq 11$), океанічний ($11 < Ic \leq 21$), континентальний

2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми

Таблиця 2.2. Оцінка кількісних співвідношень між індексами омброрежиму

Індекси		Формула	R^2
x	y		
де Мартонне (<i>Idm</i>)	Селянінов (ГТК)	$Y = 0,049x - 0,332$	0,87
де Мартонне (<i>Idm</i>)	<i>SPI</i>	$Y = -0,54x + 1,58$	0,77
Rivas-Martinez (<i>Io</i>)	де Мартонне (<i>Idm</i>)	$Y = 0,134x + 0,034$	0,83
<i>SPI</i>	де Мартонне (<i>Idm</i>)	$Y = 3,97x - 16,46$	0,77
Селянінов (ГТК)	<i>SPI</i>	$Y = -1,28x + 1,45$	0,99
Rivas-Martinez (<i>Io</i>)	Селянінов (ГТК)	$Y = 0,34x - 0,246$	0,87
Селянінов (ГТК)	Іванов ($Om = W - E_o$)	$Y = 400,29x + 637,25$	0,81
		$Y = -99,09x^2 + 900,8x + 193,8$	0,91
Іванов ($Om = W - E_o$)	де Мартонне (<i>Idm</i>)	$Y = 0,04x - 12,6$	0,84
		$Y = -0,5x^2 - 0,034x + 33,6$	
Висоцький (<i>K</i>)	де Мартонне (<i>Idm</i>)	$Y = 21,9x + 11,52$	0,96
Селянінов (ГТК)	Висоцький (<i>K</i>)	$Y = 0,83x - 0,085$	0,93

($Ic > 21$). На основі їх поєднання у межах помірного макробіоклімату виділено чотири варіанти.

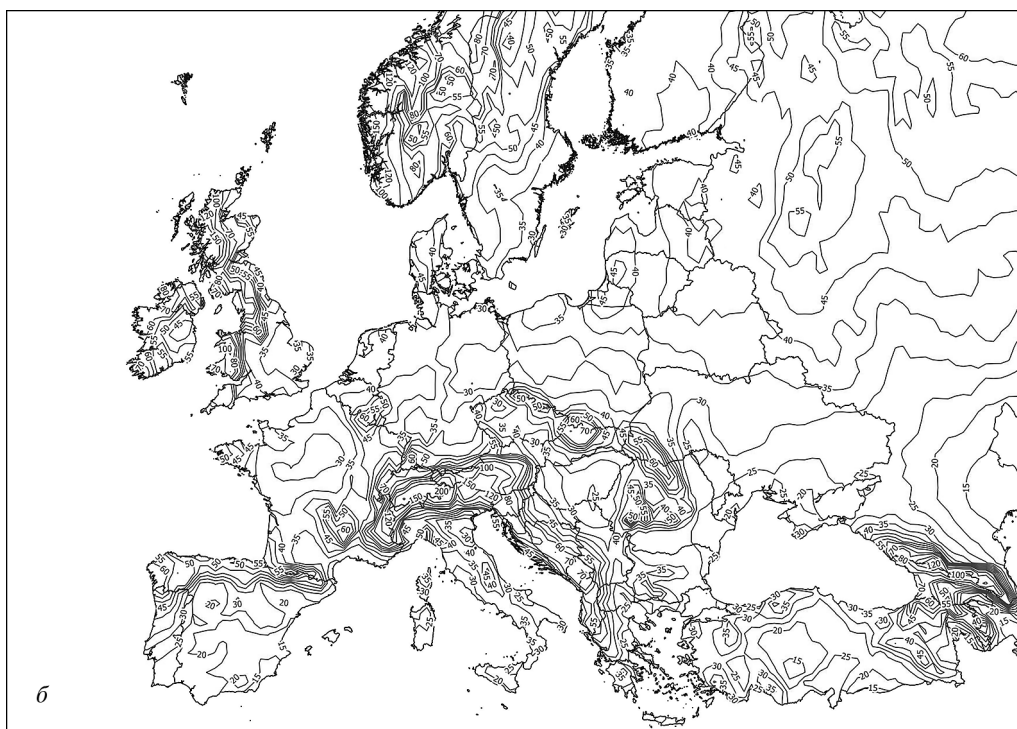
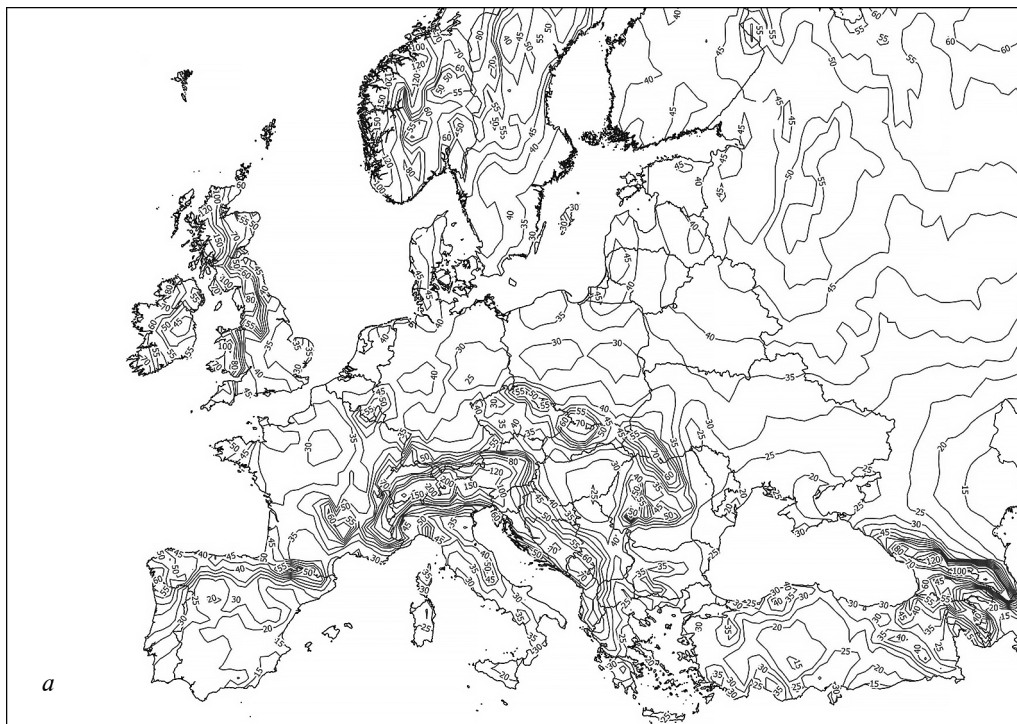
Наявність великої різноманітності методів оцінювання омброрежиму спонукала нас до їх порівняння й обчислення корелятивної залежності між найвживанішими індексами. Це уможливило переведення одного індексу в інший та зіставлення отриманих результатів (табл. 2.2). Високі значення показника R^2 ($>0,77$) засвідчують значний ступінь кореляції між обчисленими індексами.

На наступному етапі оцінювали часові та регіональні зміни омброрежиму. Для цього було побудовано карти омброрежиму за 30-річні часові періоди. Ізохори на картах хоча й мають складні обриси (найвищий градієнт змін спостерігається в гірських регіонах), проте і тут виражені певні закономірності (рис. 2.8). Зважаючи на циклічність річної кількості опадів і відсутність суттєвих трендів змін протягом 120 років, загальні показники омброрежиму варіюють із незначним зниженням. Протягом 1900—1960 рр. вони підвищувалися лише на *Idm* 2—3, до 1990-х років — знижувалися на таку саму величину, пізніше — знову дещо зростали (рис. 2.8). Описані зміни залежать від східної довготи та північної широти.

На широті 47° за 1900 р. — $Y = -0,5157x + 39,76$ ($R^2 = 0,85$), за 2000 р. — $Y = -0,48x + 38,18$ ($R^2 = 0,86$), на широті 52° відповідно — $Y = -0,439x + 47,66$ та $Y = -0,472x + 473$ ($R^2 = 0,93$), де x — східна довгота, Y — коефіцієнт омброрежиму (*Idm*).

На довготі 33° за 1900—1929 рр. залежність між омброрежимом і північною широтою описано рівнянням: $Y = 1,288x - 30,76$ ($R^2 = 0,79$), за 2000 р. — $Y = 1,3x - 32,75$ ($R^2 = 0,88$), де x — показник північної широти, Y — коефіцієнт омброрежиму (*Idm*). Протягом 1900—1929 рр. у межах 35 — 47° пн. ш. спостерігається підвищення омброрежиму на *Idm* 2, у межах 47 — 54° пн. ш. — зниження на *Idm* 6, у межах 54 — 62° пн. ш. — підвищення *Idm* на 2—6, 62 — 65° — зниження, 65 — 69° — підвищення відносно відповідних середніх значень цих широт. Протягом 1990—2019 рр. у межах широт 35 — 40° зафіксовано

Р О З Д І Л 2. Біоклімат та його характеристики



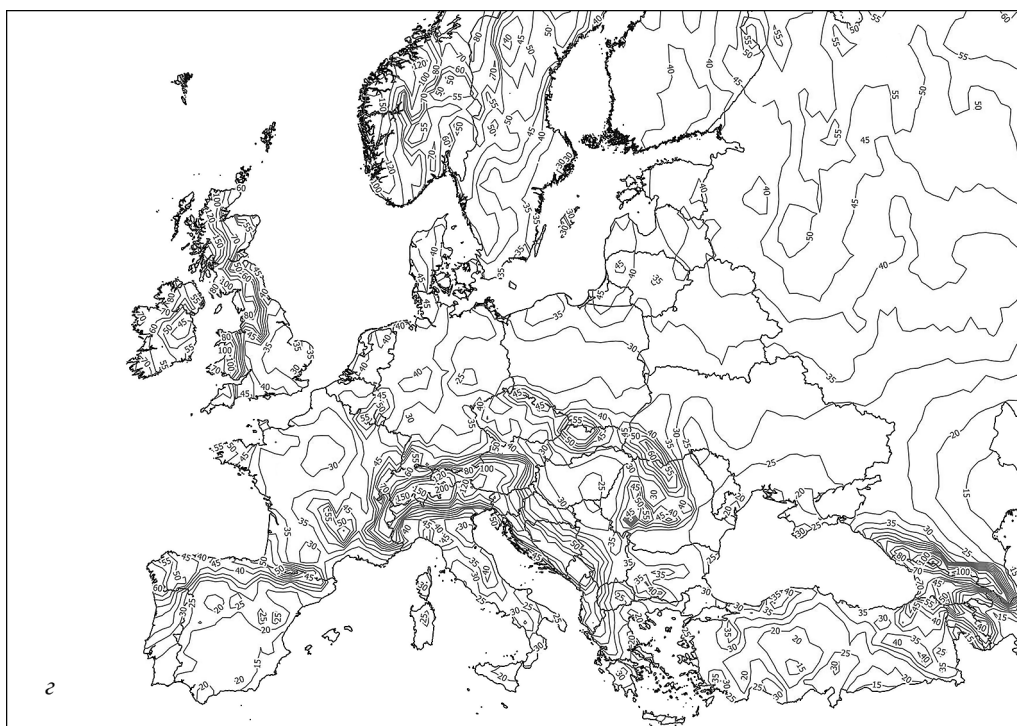
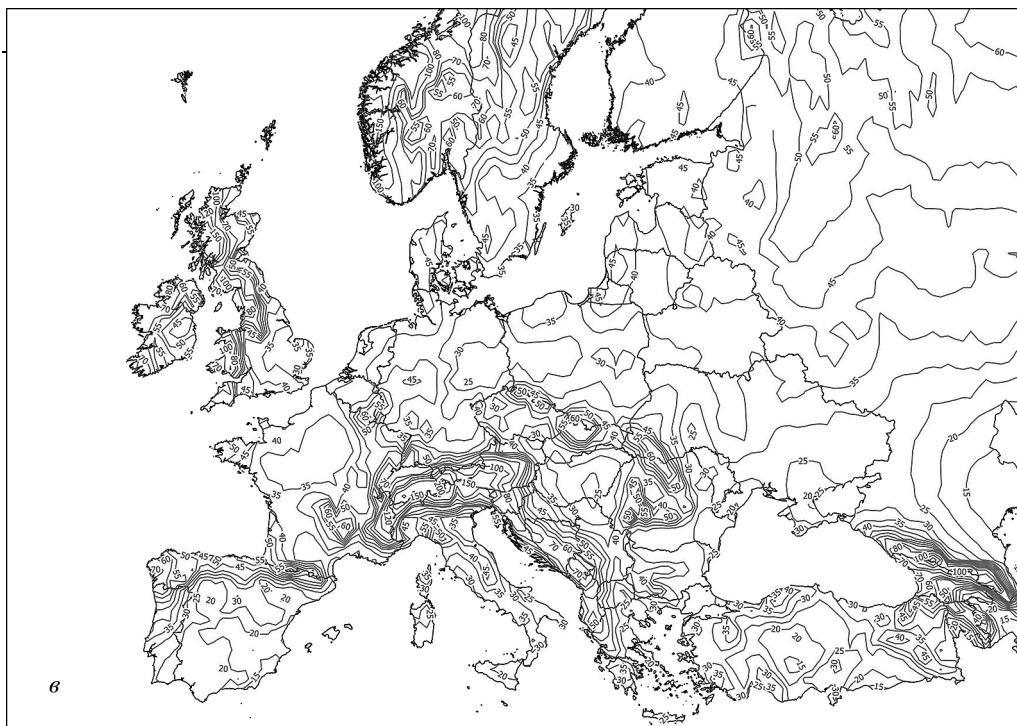


Рис. 2.8. Зміна показників омброрежиму Європи за 30-річні періоди з 1900 до 2019 р.:
а — 1900—1929 рр.; *б* — 1930—1959; *в* — 1960—1989; *г* — 1990—2019 рр.

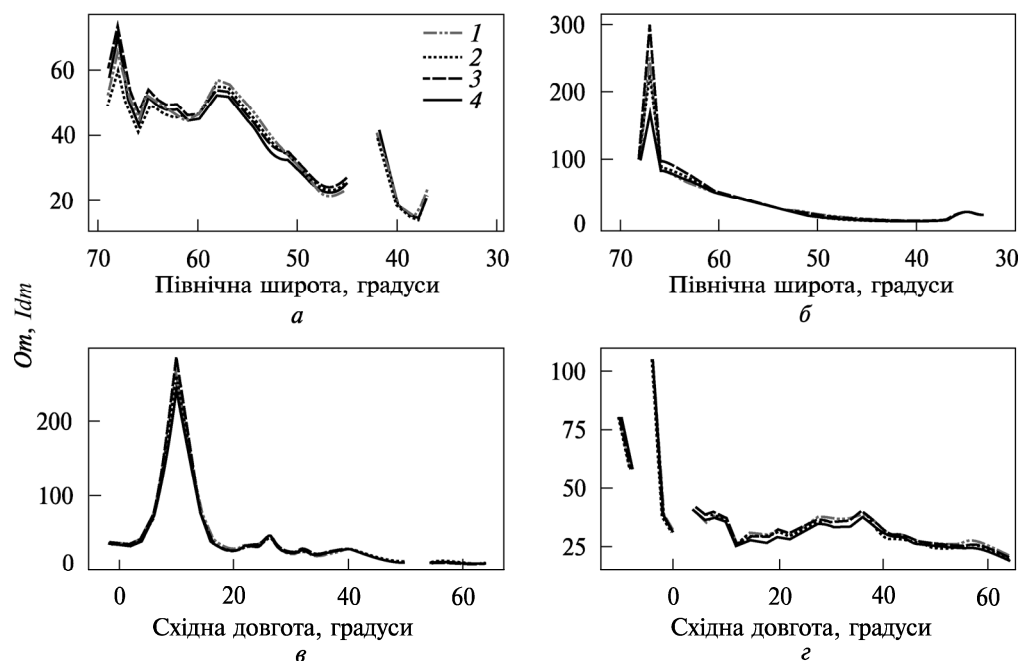


Рис. 2.9. Зміна показників омброрежиму (Om) для рівнинних територій за 120-річний період за 33° сх. д. (а), 65° сх. д. (б), 47° пн. ш. (в), 52° пн. ш. (з).

Часові проміжки, роки: 1 — 1900—1929; 2 — 1930—1959; 3 — 1960—1989; 4 — 1990—2019

незначне підвищення (Idm 1), 40—51° пн. ш. — зниження до Idm 3; 51—56° пн. ш. — підвищення на Idm 1; 56—69° пн. ш. — зниження до Idm (рис. 2.9). В умовах континентального клімату на довготі 65° показники омброрежиму фактично не змінювалися, лише на півночі, на узбережжі Північного Льодовитого океану зафіксовано значне їх коливання.

В Україні цей коефіцієнт змінюється від Idm 20 на півдні Степу до 35—37 у північно-східній частині, а в Українських Карпатах досягає 60—70. З огляду на особливості так званого теплого Поділля на цій території різко знижується Idm до 25, що відповідає показникам степової зони.

Часова зміна омброрежиму характеризується меншими коливаннями порівняно з температурними показниками. Проте в ландшафтно-територіальному розподілі рослинного покриву омброрежим є визначальним.

Р О З Д І Л 3

МЕТОДИКА ОЦІНЮВАННЯ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ МІЖ КЛІМАТОМ І РОСЛИННИМ СВІТОМ

Для пізнання істини, сутності буття, законів природи ми спочатку надаємо об'єктам певних уявних характеристик. Описуємо їх поняттями, символами, цифрами, а потім знаходимо логічні зв'язки між об'єктами у висновках, класифікаційних схемах, формулах, кількісних співвідношеннях і у такий спосіб заглиблюємося у пізнання їх невидимого буття. Завдання науки полягає у формулюванні мети, ідеї, розроблення методів пізнання, проведенні відповідних досліджень, які підтвердять правильність або помилковість ідеї. Цей процес займає багато часу, проходять випробовування, точаться дискусії, виявляються помилки, що і наближає нас до пізнання істини. Тривалість процесу й ефективність отримання результатів значною мірою залежать від способів і методів досліджень.

У розвитку науки методи дослідження відіграють ключову роль. На це звертав увагу ще А. Декандоль. Він вважав, що методи дослідження характеризують сутність науки в кожен епоху і найбільше визначають її прогрес (Candolle, 1884).

Початковим етапом створення нового методу є підбір певних підходів, які стають його теоретичним підґрунтям. Потім розробляють власне методи, удосконалюють їх, верифікують. Заключним етапом є створення цілісної картини — методології, яка включає методичні підходи, методи та їх практичне втілення. Методологія ґрунтується на системі накопичених знань, які формують певний спосіб мислення та упорядкування за встановленими логічними правилами і підходами. Разом із тим метод — це спосіб пізнання суті, істини, тобто ключ, щоб відкрити двері кімнати. Якщо цей ключ підірваний невірною, то метод не лише не спрацює, а й може нашкодити, спотворити результати. Кожен метод має певні обмеження, виявити які та встановити «запобіжники» не просто. Особливо це виявляється якщо, наприклад, математики намагаються математичними методами розв'язати екологічні проблеми, а екологи без математичної освіти використовують складні математичні методи. І в першому, і в другому випадку таким «запобіжником» є чітке уявлення про сутність об'єкта, чи процесу оцінювання, обсяг якого може усвідомити лише відповідний фахівець.

На сучасному етапі розвитку природничих наук (геоботаніка, екологія, біокліматологія) науково-методичні підходи засновані на принципах системного аналізу (Бергаланфі, 1969; Богданов, 1989). Філософською основою си-

стемного аналізу є встановлення складних взаємозв'язків між елементами, розуміння того, що система стосовно елементів має принципово нові якості, властивості й емерджентний характер змін не можна вивести на основі поведінки елементів. Це відображає перехід від аналітичного декартівського мислення на позиції холізму. Інакше кажучи, можна оцінити з позицій системи, але систему з позицій елементів оцінити не можна (Дідух, 2008). У 1970-х роках у межах системного підходу сформувалася нова наукова дисципліна — синергетика (Хакен, 1985). Її послідовники (Князева, Курдюмов, 1994, 2005; Князева, 1998, 2004) вбачають відмінності у зосередженні системного підходу на конкретних якісних зв'язках елементів у системі, а синергетичного — на кількісних закономірностях, співвідношенні подібності—відмінності, ігноруючи їх сутність. Водночас у синергетичних дослідженнях акценти зміщуються від оцінювання статички, меж стабільного стану системи до оцінювання динаміки, відхилень, пошуку їх допустимих меж, процесів, що відбуваються у відкритих неврівноважених системах, розвиток яких спрямований на впорядкування, самоорганізацію, зниження їх ентропії та можливих якісних катастрофічних змін (Николис, Пригожин, 1979). Синергетика — це наука, заснована на теорії самоорганізації систем, процесів їх змін і розвитку (Аршинов, Войцехович, 2000). Дослідження таких процесів ґрунтується на уявленні про нелінійний розвиток різних варіантів можливих змін. Нелінійність зовсім не означає повне ігнорування лінійної залежності, яка виявляється на певному просторовому або часовому відрізку, тобто має обмеження. Застосування системного і синергетичного підходів тісно пов'язано з розвитком кібернетики, використанням комп'ютерної техніки та відповідних програм. Відповідно, обидва підходи потребують сучасних математичних методів, що використовуються у геоботаніці, зокрема градієнтний і ординаційний аналізи, які активно розвиваються. Разом з тим ми намагалися уникати надмірної математизації і застосовували цей апарат як допоміжний, що характеризує, а не підмінює природну сутність об'єктів дослідження — біорізноманіття на різних рівнях його існування.

Наші дослідження стосувалися аналізу впливу кліматогенних змін у широкому розумінні, тому основним завданням було розроблення відповідних методик для встановлення взаємозв'язків між рослинним світом і кліматом, реакції біотичних систем на такі зміни, прогнозування їх наслідків. Хоча екологічні прогнози здебільшого не справджуються, але власне процес прогнозування стимулює пошук істини.

Відомо, що основними наслідками впливу зміни клімату на біоту є скорочення популяцій та ареалів видів, вимирання; експансія й розширення ареалів видів; адаптація видів до нових умов через зміни анатомо-морфологічних ознак і фізіолого-біохімічних властивостей, що сприяє процесам видоутворення (Bramwell, 2008; Levine et al., 2010; Harter et al., 2015). Зміни у зовнішньому середовищі виражені перебудовою еконіш видів, які «впаковуються» в екологічний «гіперпростір» екосистеми (MacArthur, 1957; Hutchinson, 1965). Реакція видів на зміну навколишнього середовища різниться за напрямками й формами. З огляду на це логічним є запитання, як за поведінкою видів, їхніх ареалів, оселищ, ценотичною організацією можна оцінити умови існування екосистем та їх зміни?

Рис. 3.1. Ключові позиції, що відображають реакцію екосистем на вплив клімату



Адаптаційна здатність, уразливість біоти визначається її генетичними та фізіологічними особливостями, поведінкою, поширенням, вимогами до ресурсів, тобто цілим комплексом чинників (Foden et al., 2013, 2019; Cizauskas et al., 2017), але ми обмежуємося лише оцінюванням вимог до ресурсів та поведінкою.

Розроблення підходів, методів дослідження взаємозв'язку між кліматом і рослинним світом та можливою реакцією останнього на кліматичні зміни засновано на трьох ключових позиціях (рис. 3.1):

- 1) прогнозування кліматичних змін і оцінювання взаємозалежностей між провідними екологічними чинниками та біотою;
- 2) оцінювання розвитку біотичних систем у відповідь на зміни (сукцесії, флуктуації, синеволуція, відновлюваність та опірність екосистем);
- 3) дефіцит ресурсів і їх лімітаційне значення.

Для дослідження взаємозв'язку між кліматом і рослинним світом та можливою реакцією біоти на кліматичні зміни, зокрема щодо перших двох позицій, ми розробили та апробували три методи: синфітоіндикації (Дідух, Плюта, 1994; Didukh, 2011; Дідух, 2012); оцінювання можливих змін умов існування біоти за підвищення температури повітря (Didukh, 2021), а також поведінки рослинних угруповань з урахуванням екологічних стратегій видів рослин Раменського—Грайма. Ці методи тісно пов'язані між собою. Спільними для них є обчислення кількісних показників у балах і побудова на їх основі бальних шкал інтервалів та співвідношень, до яких можна застосовувати різноманітні математичні операції. Сутність проведення цих операцій полягає у встановленні кореляційних зв'язків між змінними, що виявляються у певних межах. Оцінювання цих меж і характер варіювання значень показників обумовлені, зокрема, нелінійністю змін, що виражена різними формами: зміною трендів, амплітуд коливання, зсувами, біфуркаціями, катастрофічними турбулентними явищами тощо.

Методи кількісного оцінювання дефіциту ресурсів та їх лімітаційного значення на сьогодні не розроблені, тому зазвичай оцінюють доступність чи можливість втрати цього ресурсу для певного типу рослинних угруповань. Зрозуміло, що для угруповань, сформованих у водному середовищі чи на карбонатних відслоненнях, критичні показники змін гідрорежиму або вмісту карбонатів, відповідно, не мають лімітаційного значення.

В основу запропонованих нами методів покладено кореляційні зв'язки між зміною показників. Результати застосування цих методів можна звіряти порівнянням перехресних обчислень або встановленням характеру залежності між різними показниками. Разом із тим, згідно з аналізом даних, встановлені закономірності не слід абсолютизувати. Якщо під впливом підвищення температури показники вологості знижуються, то таке зниження характеризує атмосферне зволоження і не стосується гідрогенних екосистем, що отримують вологу із ґрунту. Висновки, які ґрунтуються на оцінюванні зв'язків між терморежимом і кислотністю, засоленістю чи вмістом карбонатів, не «спра-

цьовують» щодо петрофітних угруповань, особливо карбонатних, для яких дефіциту карбонатів немає, або приморських із надмірним засоленням. Цей метод загалом дає добрі результати для автогенних типів угруповань і не «спрацьовує» стосовно угруповань в екстремальних умовах існування, хоча відповідні обчислення ми навели, що важливо для порівняння.

Ще далеко до пізнання закономірностей нелінійного розвитку природи, але застосування запропонованих підходів і методів наближає нас до такого розуміння й сприяє переходу еколого-геоботанічних досліджень на якісно новий рівень.

3.1. СИНФІТОІНДИКАЦІЯ БІОКЛІМАТИЧНИХ ПАРАМЕТРІВ

Рослинний покрив чутливо реагує на вплив зовнішніх чинників, що виявляється у зміні морфолого-фізіологічних ознак, характеру вегетації, території поширення (ареалу), запилення, поширення діаспор видів, структури популяцій чи ценозів, їх функціонування, що відображено у різних напрямках фітоіндикації.

Біоіндикація має глибокі історичні корені. На сьогодні в її складі розглядають фенологію, дендроіндикацію, галоіндикацію, гідроіндикацію, індикаційну картографію та ін. За обсягами досліджень і нагромаджених результатів ці дослідження виділяють як самостійні наукові напрями. Однак можливості біоіндикації цим не вичерпуються, поглиблення наукових досліджень відкриває нові її аспекти, а також практичне використання результатів (Дідух, 2012). В останні десятиліття особливу увагу приділяють вивченню рослинного світу як біологічного індикатору кліматичних змін.

У процесі різнобічних досліджень доведено, що основним серед кліматичних чинників у розподілі видів і біоценозів (екосистем) є гідротермічний режим. Певних одиниць вимірювання цього показника не існує. У Західній Європі широко використовують візуальний спосіб побудови кліматичних діаграм Госсена—Вальтера (Gaussen, 1955; Walter, Lieth, 1967), на яких відображені гідротермічні особливості.

Однією з характерних ознак рослин на специфіку гідротермічного режиму є структура ареалу. Нагромадження відомостей про поширення видів дало можливість розробити класифікацію ареалів. Для флори Центральної Європи створено хорологічний атлас «Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora» (Meusel et al., 1965, 1978). Г. Мойзель та співавт. (Meusel et al., 1965), а пізніше Е. Єгер (Jäger, 1968, 1977, 1979) океанічність і континентальність позначили символами *OK* і *K* відповідно та визначили їх діапазон у межах від 1 до 3. Пізніше цю класифікацію удосконалили, і на сьогодні її використовують для географічного аналізу флор. Вона певним чином упорядковує структуру ареалів, яку можна розглядати як шкалу порядків, проте математичних операцій з використанням таких шкал здійснювати не можна.

На наступному етапі ареалогічних досліджень вчені намагалися надати шкалам кількісних (цифрових) виразів, з якими можна проводити математичні дії. З цією метою Г. Елленберг, Д.М. Циганов та інші дослідники замінили відповідні символи на цифрові значення в балах. Т. Тайлер (Tyler, 2015, 2021) запропонував систему бальних і символічних оцінок як зовнішніх чинників,

3.1. Синфітоіндикація біокліматичних параметрів

так і власне ознак рослинності, і та частина шкал, що відображає порядок або співвідношення, може бути використана для відповідних обчислень. Д.М. Циганов (Цыганов, 1983), накладаючи обриси ареалів на кліматичні ізохори, описав ареали у двовимірному просторі (мінімум—максимум), тобто у бальних координатах. Для оцінювання гідротермічного режиму він запропонував використовувати чотири характеристики: термічність клімату, кріорежим, континентальність та омброрежим. Ці характеристики ми використали з певними удосконаленнями та доповненнями (Дідух, Плюта, 1994; Didukh, 2011; Дідух, 2012). Суть останніх зведено до якомога точнішої прив'язки бальної оцінки до кліматичних показників, які використовують кліматологи.

Від розроблення таких шкал до використання їх для оцінювання кліматичних чинників необхідно виконати низку операцій і вимог, які входять до методики синфітоіндикації.

1. Кліматичні показники (температура, опади, випаровування та їх сезонні зміни) слід перевести у показники фітоіндикаційних шкал за допомогою певних формул. Проте єдиних загальноприйнятих формул чи коефіцієнтів для таких обчислень не існує, що створює додаткові проблеми.

2. Якісні характеристики видів (поширення, структура ареалу та ін.) варто перевести у кількісні показники, з якими можна виконувати різні математичні операції. Зокрема, йдеться про фітоценотичну характеристику й оцінювання місця фітоценозу (екосистеми) за параметрами екологічних шкал, що важливо для прогнозування.

3. Потрібно зібрати відповідні геоботанічні описи рослинних угруповань, які відображають флористичний склад, а отже, еколого-ценотичні умови екосистем (біотопів).

4. Необхідно оцінити кореляційні зв'язки між гідротермічними показниками клімату і бальними характеристиками фітоценозів, а також з'ясувати характер кореляції з іншими едафічними чинниками. Встановлена кореляція, як виявилось, часто має нелінійний характер і залежно від лімітаційної дії та регіональних особливостей може змінювати цю залежність.

Отримані результати дають можливість оцінити вплив кліматичних чинників на екосистеми та реакцію останніх на зміну клімату, що характеризує якісно нові перетворення, на основі яких можливе розроблення певних прогнозів.

Важливим у прогнозуванні зміни екосистем є вибір точки відліку кліматичних змін, які протягом історичного періоду відбувалися постійно. У цьому відношенні ми спираємось на уявлення про нуль-момент (Гродзинський, 2020). Визначення цього поняття у географів як часу, від якого почалося формування певної структури, ознак, складових ландшафту щодо оцінювання клімату, відкинуло б нас до кінця плейстоцену, коли розпочався процес потепління. Ми ж трактуємо це поняття у відносному сенсі і за референтні приймаємо показники кінця XX ст., що характеризуються різними відхиленнями відносно попередніх періодів і розглядаються нами як референтні значення (Дідух, Винокуров, 2021).

Для встановлення змін екосистем, спричинених зміною клімату, проаналізовано екологічні характеристики таксонів флори України, що налічує понад 5000 видів судинних рослин. Для 3700 видів розроблено екологічні шкали

(в балах) з використанням 12 екологічних чинників (Didukh, 2011), зокрема, кліматичних — термоклімат (Tm — 17), кріоклімат (Cr — 15), континентальність (Kn — 17), омброрежим (Om — 23); едафічних — вологість ґрунту (Hd — 23), змінність зволоження ґрунту протягом сезону (Fh — 11), аерація ґрунту (Ae — 15), доступність сполук нітрогену (Nt — 11), карбонатів (Ca — 13), кислотний режим (Rc — 13), сольовий режим (Sl — 19); освітленість у ценозі (Lc — 9). Створено також базу даних ECODID і програму для обчислення результатів (Дідух, Буджак, 2020).

Встановлено, що адаптація видів до кліматичних умов у фітоценозі характеризується не лише їх відношенням до умов конкретного місцезростання, еколого-морфологічними особливостями, а й структурою ареалів. Для візуалізації і кращого розуміння змін, що відбуваються, межі ареалів ми накладали на сітку ізохор кліматичних чинників, показники яких попередньо було обчислено й оцінено за відповідною бальною шкалою (рис. 3.2).

Подальший кількісний аналіз показав, що розподіл видів флори України за бальними оцінками відповідає Гаусівській кривій, її вершини характеризують відповідні середні кліматичні параметри території України.

За підрахунками показників розподілу ареалів видів флори України середні значення терморегіму становлять 8,93 бала (субмезотермні умови, середньорічна температура 8,4 °С, ФАР — 1866 МДж/м², кількість діб активної вегетації — 165), кріорежиму — 8,82 (гемікріофільні умови, середня температура січня -2,7 °С), континентальності — 8,9 (геміконтинентальні умови, індекс Горчинського 27,7), омброрежиму — 11,56 (субаридофільні умови, індекс де Мартона — 29,3; ГТК — 1,1) (рис. 3.3). Точка перетину ізохор цих показників знаходиться у центральній частині території України (48—49° пн. ш., 33—37° сх. д.). Використані показники ми прийняли як «реперні» для подальшого оцінювання відхилень даних для різних типів екосистем.

Наступний етап — встановлення кореляції між бальними показниками екологічних і відповідними значеннями кліматичних чинників, що наближає дані фітоіндикації до завдань біокліматології.

Одним із екологічних чинників є терморегіму (Tm). Для його оцінювання одні дослідники (Landolt, 1977; Zarzycki, 1984; Zarzycki et al., 2002) розділяли всі види за усередненим бальним показником на 5 груп, інші — на 9 (Ellenberg, 1979; Ellenberg et al., 2001; Pignatti et al., 2005) і 14 (Tylor, 2021).

Д.М. Циганов (Цыганов, 1983) для терморегіму запропонував шкалу на 17 балів, побудовану на основі амплітуди показників. При цьому досить актуальним є питання співвідношення бальних шкал із відповідними кліматичними показниками. Проблема по-

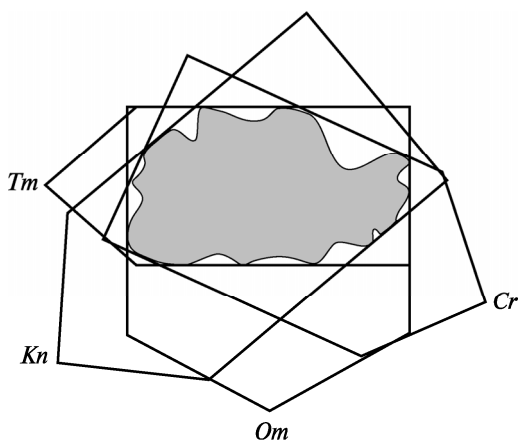


Рис. 3.2. Схема бального оцінювання структури ареалу на основі ізохор кліматичних чинників:

Tm — термоклімат; Om — омброклімат; Cr — кріоклімат; Kn — континентальність клімату

3.1. Синфітоіндикація біокліматичних параметрів

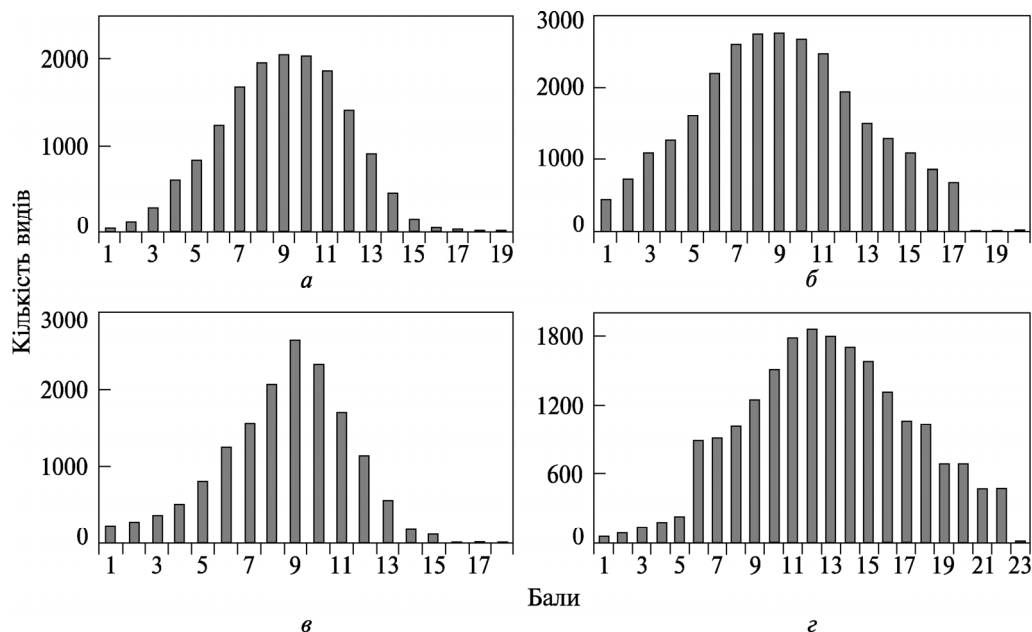


Рис. 3.3. Кількісний розподіл ареалів видів флори України відносно екологічних чинників: *а* — терморежим (*Tm*: 1 — гекістотерми, 3 — субгекістотерми, 5 — мікротерми, 7 — субмікротерми; *б* — континентальність клімату (*Kn*: 1 — екстраокеанічний, 3 — океанічний, 5 — субокеанічний, 7 — геміокеанічний, 9 — геміконтинентальний, 11 — субконтинентальний, 13 — континентальний, 15 — евконтинентальний, 17 — ультраконтинентальний); 9 — субмезотерми, 11 — мезотерми, 13 — макротерми, 15 — субмегатерми, 17 — мегатерми); *в* — кріорежим (*Cr*: 1 — гіперкріофіти, 3 — перкріофіти, 5 — кріофіти, 7 — субкріофіти, 9 — гемікріофіти, 11 — акріофіти, 13 — субтермофіти, 15 — термофіти); *г* — омброрежим (*Om*: 1 — гіпераридофіти, 3 — ортоаридофіти, 5 — еваридофіти, 7 — семіаридофіти, 9 — мезоаридофіти, 11 — субаридофіти, 13 — субомброфіти, 15 — мезоомброфіти, 17 — семіомброфіти, 19 — евомброфіти, 21 — ортоомброфіти, 23 — гіперомброфіти). Парними числами позначено проміжні стадії

лягає в тому, що не існує єдиних універсальних загальноприйнятих характеристик оцінювання багатьох кліматичних чинників, у різних країнах використовують різні індекси і методи їх обчислення. Так, щодо терморежиму в одному випадку використовують показники середньорічних температур (Landolt, 1977; Ellenberg, 1979; Zarzycki, 1984), висотної зміни температур і розподілу видів (Tylor, 2021), в іншому — радіаційного балансу (Цыганов, 1979). Ми взяли за основу показники ФАР, оскільки саме цей показник визначає сезонний розвиток рослин у природі. Між ФАР, радіаційним балансом і середньорічними температурами існує прямолінійна залежність, що дає змогу переводити одні дані в інші. На основі показників ФАР можна обчислити суму температур вегетації ($t > 5^{\circ}\text{C}$), активної вегетації ($t > 10^{\circ}\text{C}$), тривалості вегетаційного періоду та ін.

Шкала терморежиму включає 17 балів, від 0 до 3560 МДж/м², кожному балу відповідає 209 МДж/м². Ми обчислили залежність між деякими показниками терморежиму та бальними оцінками, що дає можливість виконувати відповідні перерахунки:

$Y = 0,644x + 3,52$, $R^2 = 0,86$, де x — середньорічна температура, $^{\circ}\text{C}$; Y — бальні значення;

$Y = 209,33x + 0,18$, $R^2 = 0,81$, де x — бальні значення; Y — ФАР, МДж/м²;
 $Y = 0,064x - 1,65$, $R^2 = 0,78$, де x — період активної вегетації, $T > 10$ °С,
 доби; Y — бальні значення.

Характеристики кріоклімату у помірних широтах мають важливе значення, зокрема показники мінімальних зимових температур, які суттєво впливають на процеси вегетації рослин. Для оцінювання кріорежиму (Cr) використано відповідні показники найхолоднішого місяця (середньосічневі температури) із бази даних MaxEnt. Шкала кріорежиму включає 15 балів, від гіперкріофітів (нижче -34 °С) до термофітів (вище $+18$ °С), кожен бал відповідає 4 °С (Didukh, 2011).

Між показниками кріорежиму та бальними значеннями обчислено ступінь кореляції, що дає можливість проводити відповідні перерахунки:

$Y = 0,32x + 9,76$, $R^2 = 0,74$, де x — середньомісячна температура січня, °С;
 Y — бальні показники;

$Y = 0,03x^2 - 0,4x + 3,53$, $R^2 = 0,48$, де x — середньомісячна температура січня, °С; $Y = Io$ (індекс омброрежиму Ріваса—Мартінеца);

$Y = -0,6x + 3,28$, $R^2 = 0,47$, де x — середньомісячна температура січня, °С;
 $Y = Io$ (індекс омброрежиму Ріваса—Мартінеца).

Континентальність (Kn) — це властивість клімату, обумовлена впливом великих площ суходолу та океану на атмосферні та кліматоутворювальні процеси. Нагрівання води на 1 °С потребує 4190 Дж енергії прямого сонячного опромінення, суходіл має у 5 — 6 разів нижчу теплоємність, а значна кількість тепла відбивається (Snow, 2005). Водночас нагріта вода ліпше зберігає тепло, ніж суходіл. Відповідно, для водного середовища протягом року характерні більш постійні показники температури, ніж для суходолу. Ці особливості клімату привертали увагу багатьох кліматологів, і було запропоновано низку коефіцієнтів для їх обчислення (Ferbes, 1859; Korner, 1905; Angot, 1906, 1918; Emberger, 1959; Gorczynski, 1920; Conrad, 1946; Хромов, 1957; Иванов, 1959; Currey, 1974; Rivas—Martínez, 2005; Berg et al., 2017 та ін.).

В основі більшості розрахунків лежать різниця між середньомісячними показниками найтеплішого і найхолоднішого місяців календарного року, а також положення території відносно екватора. Хоча показники цих коефіцієнтів різняться, проте між ними існує тісна прямолінійна залежність, що дає змогу легко їх обчислити. За цими даними побудовано карти ізохор і встановлено зв'язок з показниками бальної шкали, запропонованої нами.

Ця шкала містить 17 балів, від екстраокеанічного клімату низьких тропічних широт Атлантики до ультраконтинентального — Східного Сибіру:

$Y = 0,78x - 54,24$, $R^2 = 0,9$, де x — індекс Хромова; Y — бальні значення;

$Y = 0,28x + 1,13$, $R^2 = 0,91$, де x — індекс Горчинського (Ig); Y — бальні значення;

$Y = 10,6x - 4,32$, $R^2 = 0,96$, де x — індекс Currey (Icu), Y — бальні значення.

Ключовою характеристикою клімату, яка визначає диференціацію рослинних угруповань та біотопів, є гідротермічні умови, що характеризуються омброрежимом (Om). Його значення залежать від температури і вологості повітря, кількості опадів, їх випаровуваності, накопичення у ґрунті (Константинов, 1968; Методи ..., 1981).

3.1. Синфітоіндикація біокліматичних параметрів

Ми обчислили показники кореляції між найвживанішими індексами, що дає можливість їх легкого переведення з одного в інший, та фітоіндикаційною бальною шкалою з 23 балів, яка відображає зміну показників від гіпераридного до гіпергумідного клімату:

$Y = 4,24x - 19,71$, $R^2 = 0,90$, де x — бальні значення; Y — індекс де Мартона (Idm);

$Y = 0,22x - 1,423$, $R^2 = 0,95$, де x — бальні значення; Y — індекс ГТК Селянінова;

$Y = -0,28x + 3,28$, $R^2 = 0,87$, де x — бальні значення; Y — індекс SPI ;

$Y = 200x - 2500$, $R^2 = 1$, де x — бальні значення; Y — коефіцієнти Іванова.

Отже, ми створили методичну базу, яка дає можливість встановити залежність характеристик видів (структури їх ареалу) від різних кліматичних показників на основі кількісних математичних даних, що є основою для розроблення моделей та прогнозів.

Доведено, що фітоценоз значно чутливіше реагує на зміну зовнішніх чинників, ніж окремі види. Фітоценоз — це система, в якій види певним чином структуровані, що забезпечує відповідну організацію та внутрішнє фітосередовище, мікроклімат, стійкість відносно впливу зовнішніх чинників. Підбір видів у фітоценозі відбувається не лише відповідно до зовнішніх едафічних умов, освітлення, клімату, а й за ознаками внутрішньої організації, упорядкування, упакування еконіш унаслідок негативних (конкуренція) і позитивних (мутуалізм) взаємозв'язків. Відомо, що чим подібніші еконіші, тим види сильніше конкурують, тому таке упакування відбувається за принципом доповнення, насичення екопростору, що підвищує його щільність і має певні закономірності.

Отже, фітоценоз як сформована система видів характеризується певними властивостями, які мають цінні індикаторні особливості. Оцінювання зовнішніх умов за характеристиками фітоценозу ми розглядаємо як *синфітоіндикацію*. Ці дослідження значно розширилися в останні десятиліття завдяки працям Г. Елленберга та його послідовників, їх широко використовують у сучасній фітосоціології (Ellenberg et al., 2001).

Зміну клімату вважають однією з найважливіших глобальних загроз біорізноманіттю XXI ст., тому цілком аргументованим і актуальним є питання оцінювання за характеристикою рослинного покриву кліматичного впливу та його зміни у таких показниках, які дали б змогу застосувати відповідне прогнозування, передбачувати можливі наслідки, що передусім стосуються «гарячої» теми збереження біорізноманіття.

Для оцінювання кліматичних умов і прогнозування реакції певних синтаксонів на кліматичні зміни ми використали бальні показники кліматичних ізохор (термо-, кріо-, омброрежиму та континентальності). Показники видів, які формують фітоценоз, підсумували і на підставі статистичної обробки даних обчислили середнє значення та сигму-відхилення:

$$F_1 = \frac{\sum (\sum_{i=1}^{T_2-T_1} Ki / 2)}{n},$$

де T_1 — мінімальне нижнє значення амплітуди ареалу, бали; T_2 — максимальне

значення амплітуди ареалу; i — кратність виміру; K — числа, які підсумовуються $\left(\frac{T_2 - T_1}{2}\right)$; n — кількість видів.

Отже, з одного боку, існує база даних щодо показників клімату метеостанцій, програма MaxEnt, з іншого — кількісні (бальні) характеристики ареалів видів, що дає можливість оцінювати їх розподіл, поширення у певних кліматичних параметрах, а також розробляти сценарії, прогнози можливої реакції екосистем на кліматичні зміни.

Основою такого оцінювання є геоботанічні описи рослинності, які виконують відповідно до певної методики на ділянках певного розміру з урахуванням усього флористичного складу та участі видів у структурі ценозів (Chytrý, Otýrková, 2003). На сьогодні існує світова база даних (SPLOT) з більше як 3,5 млн описів, а також бази даних у Північній Америці (VegBank), Європі — European Vegetation Archive (EVA) (Chytry et al., 2016). Створюють й інші бази даних, наприклад, Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD), яка включає понад 2,5 млн описів з усього світу (Dengler et al., 2012). Започатковано базу геоботанічних описів України (UkrVeg), що є основою для репрезентативного оцінювання всіх типів угруповань.

3.2. МЕТОДИКА ОЦІНЮВАННЯ УМОВ ІСНУВАННЯ БІОТИ

Синфітоіндикаційний аналіз та отримані результати дали можливість розробити методику оцінювання умов існування видів (оселищ) та угруповань (біотопів) унаслідок кліматичних змін. Як указано вище, такі умови визначає гідротермічний режим, який характеризують показники температури та опадів і їх сезонний розподіл. Прогноз щодо зміни показників екочинників побудовано за підвищення середньорічних температур на 1,0; 1,5; 2,0; 2,5 та 3,0 °C відносно нуль-моменту. На відміну від тренду підвищення температури за даними сценаріїв B1, A1B, A2 — регіональної кліматичної моделі 14 РКМ 0,023; 0,035 та 0,044 °C/рік, показники опадів на території України варіюють (ЗРКМ—4РКМ) (Розроблення ..., 2013; Краковська та ін., 2016). З огляду на буферні властивості рослинного покриву, протидію екосистем зовнішньому впливу, затримку відповіді на вплив зовнішніх чинників припускаємо, що зміни екосистем відносно показників опадів не настільки суттєві, як реакція на зміну температурного режиму. Зміна кількості опадів і сезонний характер їх розподілу можуть підсилити чи послабити ефект впливу омброрежиму, однак спрогнозувати їх за показниками річної кількості опадів ми не можемо. Підвищення температури спричиняє збільшення випаровування вологи, а отже, зниження її кількості в ґрунті, що відображено в оцінюванні залежностей між T_m та O_m , яке здебільшого має оберненолінійний характер. Інакше кажучи, основним кліматичним чинником, пов'язаним із температурним режимом, є омброрежим. Проведені нами розрахунки показали, що у разі підвищення середньорічної температури відповідно змінюються й інші характеристики терморежиму, які відповідають певним фітоіндикаційним показникам (табл. 3.1).

3.2. Методика оцінювання умов існування біоти

Таблиця 3.1. Зміна співвідношень показників терморезиму для 48° пн. ш. за підвищення середньорічних температур

Підвищення температури, °С	Середньорічна температура		T_m		ФАР	Термін активної вегетації за $t > 10$ °С
	°С	%	Бал	%	МДж/м ²	Діб
0	8,0	100	8,67	100	1800	160
1,0	9,0	112,5	9,32	107,5	1950	170
1,5	9,5	118,75	9,64	111,2	2055	175
2,0	10,0	125	9,96	114,9	2085	180
2,5	10,5	131,25	10,28	118,6	2190	185
3,0	11,0	137,5	10,61	122,4	2220	190

Примітка. Тут і далі за текстом показники 1,0; 1,5; 2,0 °С і т. д. означають відповідне підвищення середньорічної температури.

Показники середніх значень метеостанцій України та програми MaxEnt ми розглядаємо як фонові відносно даних рослинного покриву, задіяних в аналізі.

Збільшення показника середньорічної температури відносно фонового викликає різну реакцію різних типів рослинних угруповань. Експериментальні дані такого типу на сьогодні відсутні, тому ми змоделювали ситуацію зі збільшенням рівня потепління (Climate Change ..., 2014). Для чіткішого уявлення можливих змін змодельовано підвищення середньорічної температури повітря на 1,0; 2,0; 2,5 °С, а також запорогової — на 3,0 °С. При цьому підвищенні показники T_m зростають на 107,5; 114,9; 118,6 і 122,4 %, відповідно до яких виконано всі подальші обчислення. За таких умов зниження рівня континентальності клімату у Північній півкулі спостерігають через більше підвищення зимових температур порівняно з літніми (Stonevicius et al., 2018), а також посилення омброрезиму.

Наступний етап полягав у встановленні залежності між показниками кліматичних і едафічних чинників для репрезентативної вибірки 290 синтаксонів України. Здебільшого між деякими показниками визначено лінійну залежність (або близьку до неї), а між T_m — Nt , T_m — Fh , T_m — Ae і T_m — Hd залежність описано квадратичним рівнянням (табл. 3.2).

Таблиця 3.2. Залежність між показниками основних екологічних чинників

X	Y	Рівняння	R^2	X	Y	Рівняння	R^2
T_m	Om	$Y = -1,135x + 21,906$	0,68	Om	Hd	$Y = 0,874x + 0,324$	0,44
T_m	Cr	$Y = 0,648x + 2,742$	0,60	Kn	Sl	$Y = 1,11x - 1,86$	0,56
T_m	Kn	$Y = 0,661x + 2,328$	0,29	Om	Sl	$Y = -0,95x + 19,13$	0,68
T_m	Hd	$Y = -0,736x^2 + 0,14x + 15,43$	0,35	Om	Rc	$Y = -0,79x + 17,39$	0,71
T_m	Nt	$Y = -0,1x^2 + 1,93x - 3,68$	0,30	Kn	Rc	$Y = 0,796x + 1,3$	0,46
T_m	Ca	$Y = 0,99x - 1,246$	0,59	Kn	Tm	$Y = 0,819x + 1,87$	0,63
T_m	Rc	$Y = 0,46x + 4,35$	0,66	Sl	Ca	$Y = 0,953x + 1,04$	0,4
T_m	Sl	$Y = 0,934x - 0,617$	0,43	Cr	Rc	$Y = 1,232x - 1,48$	0,72
T_m	Fh	$Y = -0,183x^2 + 3,4x - 9,53$	0,32	Cr	Sl	$Y = 2,467x - 12,07$	0,74
T_m	Ae	$Y = -0,096x^2 + 1,118x + 4,04$	0,19	Cr	Ca	$Y = 1,385x - 4,14$	0,74
Om	Kn	$Y = -0,717x + 17,06$	0,78	Rc	Sl	$Y = 1,155x - 1,69$	0,84

Таблиця 3.3. Зміна показників провідних екологічних чинників відносно підвищення середньорічних температур

Температура, °C	<i>Tm</i> /17	<i>Cr</i> /15	<i>Kn</i> /17	<i>Om</i> /23	<i>Rc</i> /13	<i>Sl</i> /19	<i>Ca</i> /13	<i>Nt</i> /11	<i>Hd</i> /23	<i>Fh</i> /11
0	8,67	8,55	8,28	12,26	7,62	7,05	7,00	5,62	11,44	5,65
1,0	9,32	8,85	8,51	11,71	8,28	7,64	7,64	5,56	10,53	5,87
1,5	9,64	9,00	8,62	11,43	8,61	7,93	7,95	5,48	9,99	5,97
2,0	9,96	9,15	8,74	11,16	8,93	8,21	8,26	5,37	9,39	6,08
2,5	10,28	9,29	8,85	10,89	9,26	8,50	8,58	5,22	8,72	6,19
3,0	10,61	9,45	8,96	10,61	9,59	8,80	8,90	5,02	7,97	6,30
0—1,0	0,65	0,30	0,23	−0,55	0,66	0,59	0,64	−0,05	−0,91	0,22
%	3,82	2,01	1,34	−2,39	5,08	3,08	4,90	−0,50	−3,95	1,98

За рівняннями у табл. 3.3 обчислено бальні показники для основних екологічних чинників у разі підвищення середньорічних температур від 1 до 3 °C.

Зазначимо, що залежності встановлено для вибірки різних типів синтаксонів, які репрезентують їх різноманіття в Україні. Однак зауважимо, що достовірні результати отримуються на основі аналізів 30—40 геоботанічних описів, яких для деяких синтаксонів не вистачило, що потребує подальшого уточнення та перевірки.

З метою виявлення реакції та стійкості рослинних угруповань до температурних змін ми обчислили можливі зміни бальних показників кожного із чинників за підвищення температури, тобто оцінили вплив підвищення середньорічної температури на показники різних чинників. За результатами аналізу кореляційних зв'язків і розрахунків встановлено, що за підвищення середньорічної температури на однакову величину (1 °C) відсоток бальних показників різних чинників неоднаковий (рис. 3.4).

За підвищення температури найбільших змін зазнають показники термо- і омброрежиму, вологості та кислотності ґрунтів. Нижчий показник кріорежиму, на нашу думку, пояснюється тим, що він заснований на тих показниках температури, за яких вегетація не відбувається, відповідно, його роль у розвитку рослинного покриву опосередкована.

Такі дані взято за основу для обчислень відповідних показників за підвищення температури на 1,0; 2,0; 2,5 та 3,0 °C. При цьому ми розглядали лише сценарій, за якого ці показники збільшуються рівномірно, що в майбутньому може змінитися.

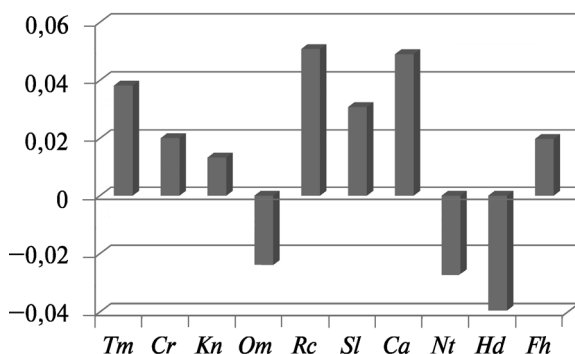


Рис. 3.4. Відсоток зміни показників екологічних шкал різних чинників за підвищення середньорічної температури на 1 °C

3.3. МЕТОДИКА ОЦІНЮВАННЯ ДИНАМІКИ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ

Реакція біоти у відповідь на кліматичні зміни залежить не лише від впливу зовнішніх чинників, а й поведінки елементів біоти та структури організації ценозів, що відрізняються певною опірністю та лабільністю. Певний закономірний підбір видового складу в ценозах визначає реакцію ценозу, його розвиток, заснований на уявленнях про сукцесії та екологічних стратегіях видів.

За характером поведінки видів рослин Р. Макартур та Е. Вілсон (MacArthur, Wilson, 1967) розрізняли два типи стратегій: *R* і *K*. Подальший розвиток цих ідей втілено в екологічних стратегіях видів Раменського—Грайма (*CRS*). Зокрема, види різних стратегій відображають засвоєння та передачу ресурсів, енергії завдяки адаптивним анатомо-морфологічним ознакам, фізіологічним та біохімічним властивостям, процесам росту, розвитку рослин та збереження і передачі генетичної інформації. Все це в комплексі характеризує функціональні особливості видів, що забезпечують структуру та розвиток біоценозів, екосистем. Дослідники (Раменський, 1938; Grime, 1977) запропонували класифікацію видів за трьома типами стратегій: *C* — конкуренти, *S* — стрес-толеранти та *R* — рудерали.

Конкуренти (competition — *C*; за Л.Г. Раменським, 1938, *frantic* — віоленти, частково патієнти) — види, які існують у відносно стабільних, продуктивних умовах середовища, мають високий потенціал зростання та утримують свої позиції внаслідок високої конкурентної здатності, спеціалізовані до ценотичних умов (ценофіли). В одних випадках вони досягають рівня домінантів, едифікаторів (віоленти), що формують фітогенне поле (Уранов, 1965), в інших — адаптовані до таких умов (патієнти). Вони активно інвестують енергетичні запаси в біомасу, яка зберігається тривалий час у надземних або підземних органах. Їх часові зміни визначаються ендоекзогенними сукцесіями, у яких через зміни конкурентних відносин, вплив зовнішніх чинників роль окремих видів змінюється і асектатори можуть досягати домінувальних позицій. Популяційна структура має більш-менш урівноважений характер, існують всі стадії онтогенезу, хоча спостерігаються й певні відхилення.

Стрес-толерантами (stress-tolerant — *S*; за Л.Г. Раменським, 1938, деякі патієнти, пристосованці) є види, адаптовані до екстремальних умов існування. Вони освоюють ресурси малопродуктивних оселищ: зростають за відсутності родючих ґрунтів, в умовах надмірного або недостатнього зволоження, засолення, рухливості субстратів, низьких температур високогір'я та ін. Відповідно, умови існування визначають їх анатомо-морфологічні, фізіологічні особливості й адаптивні можливості, виникнення певних спеціалізацій. Наприклад, утворення склеренхіми, кутикули, лігніну, синтез захисних сполук, інші специфічні властивості будови чи метаболізму, що забезпечує отримання поживних речовин зі збіднених ґрунтів (Lambers, Poorter, 1992; Прокопьев, 2001; Иванова, Юмагулова, 2009). Формування певних особливостей водночас сприяє видоутворенню та підвищенню ендемізму, тому в складі видів виділяють внутрішньовидові таксони з вузькими ареалами. Стрес-толеранти характеризуються повільним ростом, тривалими вегетаційним періодом і онтогенезом. Низька швидкість росту забезпечує збалансованість фізіологічних проце-

сів. Формування фотосинтезувального апарату спрямоване на мінімальну віддачу енергії, що сприяє утриманню ресурсів (Chapin, 1980). У популяційній структурі переважають рослини зрілих (генеративних) стадій, що мають тривалий період; ювенільні, іматурні стадії, як і сенільні, фіксують зрідка.

Рудерали (*ruderal* — *R*; за Л.Г. Раменським, 1938, есплеренти) — види, чутливі до умов існування, абіотичних чи біотичних стресів, але здатні швидко реагувати та відновлювати свій стан. Вони можуть як захоплювати, так і віддавати ресурси, проте не здатні ні довго утримувати, ні конкурувати за їх отримання. Такі рослини характеризуються високими рівнем фотосинтезу, швидкістю ростових процесів, виведенням асимілятів із фотосинтезувальних органів (Poorter, Bergkotte, 1992; Ryankov et al., 2000). Це зумовлює спрямування ресурсного потенціалу на розмноження, що забезпечує формування великої кількості генеративних або вегетативних діаспор (пропагул) та активне їх поширення на значні території через дрібні розміри. До цієї групи належать переважно однорічні рослини з коротким циклом розвитку, а також фанерофіти з відносно коротким для дерев періодом онтогенезу (десятки років) і клональним типом розвитку, що формують популяції раметного типу (Злобин и др., 2013). Рослини розвиваються на перших сукцесійних сингенетичних стадіях і не витримують конкуренції. Характеризуються високою змінною чисельності, динаміка якої визначається флуктуаційними процесами. Популяційна структура різко змінюється, особливо для однорічників, оскільки завершується протягом одного вегетаційного сезону.

Різниця між трьома типами стратегій полягає у різних способах накопичення, інвестування ресурсів і забезпечення основних функцій екосистем, зокрема, продуктивності, колообігу та збереження (Grime, Pierce, 2012); у високому накопиченні та раціональному інвестуванні (*C*), низькому накопиченні, але міцному утриманні (*S*) ресурсів та їх різькому сезонному коливанні, одночасному нарощуванні чисельності в наступних поколіннях (*R*). У напрямку $S \rightarrow R \rightarrow C$ в листках рослин збільшується вміст азоту і вуглецю, у напрямку $R \rightarrow C \rightarrow S$ зростає вміст мікроелементів і зменшується кількість розчинних цукрів (Ryankov et al., 2001). Утворення асимілятів, їх транспортування і розподіл між донорними і акцепторними органами також пов'язані з типом адаптивних стратегій (Ryankov et al., 2000). Виявлено, що рослини з різними типами адаптивних стратегій розрізняються за енергетичними витратами на утворення одиниці маси листка, наприклад, максимальні витрати у стрес-толерантів, мінімальні — у рудералів (Ryankov et al., 2001; Сибгатуллина, Валеева, 2013). Разом з тим кожен із видів тією чи іншою мірою має наведені характеристики, тому за відсутності переваги якоїсь стратегії формуються перехідні типи. Так, рудерали існують в екстремальних умовах (*RS*), конкуренти й стрес-толеранти (*CS*) або конкуренти і рудерали (*CR*) — у сформованих ценозах, де існує конкуренція; є більш-менш однакові ознаки всіх трьох типів стратегій (*CRS*), що візуалізовано в трикутнику Грайма (Grime, 1977).

На сьогодні за типами стратегій види розподіляють здебільшого за якісним оцінюванням поведінки та місць поширення, але активно розробляють й кількісні підходи на основі вимірювання та визначення співвідношень певних морфологічних ознак. Так, деякі дослідники (Westoby et al., 1998, 2002; Pierce

et al., 2012, 2013, 2017) пропонують проводити оцінювання на основі вимірів і співвідношення маси листової поверхні (*LMA*) та їх площі (*LL*), маси (*SM*) та виходу (*SO*) насіння, довжини листків (*LCS*) та черешків (*TS*). Значну увагу приділяють дослідженню фізіологічних особливостей, зокрема фітогормонів (Kosakivska, 2008).

Завдання наших досліджень полягало у переведенні характеристик типів стратегій на ценотичний рівень. Для цього використано геоботанічні описи з численних баз даних (EVA, UkrVeg) та класифікацію рослинності (Mucina et al., 2016; Продромус ..., 2019). Теоретичні основи такого підходу та подальшого оцінювання структури і розвитку угруповань подекуди збігаються з підходами, розробленими для біомів як екосистем великого територіального рівня, де поєднуються питання екології, еволюції та біогеографії (Mucina, 2018). Зокрема, С. Хоппер (Hopper, 2009) виділив два типи біомів: *OCBIL*, *YODFEL*. Перші — стійкі до несприятливих посушливих умов (орографічні масиви, виходи кристалічних порід, значно засолені ділянки) Австралії, Південної Америки, Південної Африки. Їх флора характеризується високою фенотипічною та фенологічною різноманітністю, наявністю спеціалізованих механізмів для отримання поживних речовин на збіднених ґрунтах, що сприяє інтенсивному видоутворенню. Водночас *YODFEL* репрезентують забезпечені ресурсами регіони.

Отже, маємо, з одного боку, класифікацію видів за екологічною стратегією (видовий рівень існування), з іншого — районування Землі за використанням природних ресурсів (біогеографічний рівень). У такому контексті важливим і своєчасним є оцінювання рослинних угруповань (біотопів), що відображають ценотичний рівень на основі кількісного розподілу видів за характеристиками їх стратегії.

Ми розробили відповідну методику на основі кількісного оцінювання видів різних стратегій у ценозах та візуалізації даних з використанням трикутника Грайма. Кількісне оцінювання передбачає аналіз геоботанічних описів відповідних синтаксонів і проведення певних операцій.

1. Підрахунок кількості видів кожного типу стратегії у конкретних описах та їх співвідношень за формулами

$$S_s = S + (CS/2) + (SR/2) + (CRS/3);$$

$$C_c = C + (CS/2) + (CR/2) + (CRS/3);$$

$$R_r = R + (CR/2) + (RS/2) + (CTS/3).$$

Обчислення середніх значень для синтаксонів і квадратичних відхилень (сигми).

2. Розрахунок співвідношень між показниками: $S_s : C_c$, $R_r : C_c$, $S_s : R_r$ та пропорції $C : S : R = 1,0 : X : Y$, де X та Y — пропорції S і R відносно $C = 1$.

3. Відображення показників (у відсотках) видових співвідношень на лініях трикутника Грайма, у якому вершини відповідають 100 %. За лінією $C-S$ точка $C_c = 100C_c / (C_c + S_s)$, тоді положення $S_s = 100 - C_c$. За лінією $C-R$ положення $R_r = 100R_r / (R_r + C_c)$, тоді точка $C_c = 100 - R_r$. За лінією $S-R$ положення $S_s = 100S_s / (S_s + R_r)$, тоді точка $R_r = 100 - S_s$. Точки наносять на сторони трикутника і з'єднують. Таке зображення уже є об'єктом подальшого аналізу, що ми проілюстрували на прикладі конкретних результатів.

4. Визначення «центра мас» трикутника за усередненими значеннями показників. «Центр» відповідає точці $N(x, y)$, координати якої знаходяться у точці перетину його медіан. Як відомо, точка перетину медіан поділяє кожен медіан у співвідношенні 2 : 1, починаючи з вершини. Для цього показники вершин проєктують на осі ординат X (збігається із нижньою стороною трикутника) та Y , яким присвоюють відповідні значення, а далі положення «центра маси» обчислюють за формулами

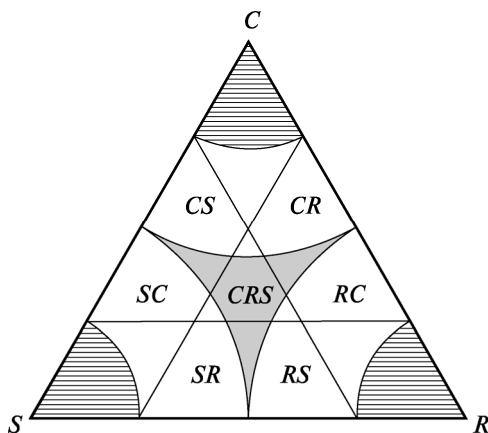
$$x = (x_1 + x_2 + x_3)/3,$$

$$y = (y_1 + y_2 + y_3)/3.$$

Можлива побудова цих точок графічним способом. Отримані позиції накладають на трикутник Грайма (Grime, 1977), на якому відображено дев'ять полів та перехідна зона (сірий колір) (CRS), що має складну конфігурацію (рис. 3.5). Крім того, виділяють поля, в які не можуть потрапляти описи (горизонтальна штриховка).

На основі переважання видів певного типу стратегії у фітоценозах, які характеризуються певними умовами існування, забезпеченням відповідними доступними для рослин ресурсами, ми виділили три типи біотопів: SPE (successive replaced ecosystems) — C (concurrent strategy), PSE (persystent stabile ecosystems) — S (stress-tolerance strategy); FLE (fluctuation labile ecosystems) — R (ruderal strategy). Основою такого уявлення є ідея функціонування, розвитку, стійкості екосистем, що засвоюють, нагромаджують та передають ресурси зовнішнього середовища, енергію, а також зберігають і передають генетичну інформацію. Отже, йдеться не лише про типізацію біотопів, а й відображення характеру їх розвитку. Процеси розвитку відбуваються за законами термодинаміки, зокрема, за уявленням про стійкість і порушеність систем на основі співвідношення зв'язаної та вільної енергії (Дідух, 2011). Механізмами розвитку першого типу екосистем сукцесійних змін SPE із переважанням C є ендеогенні сукцесії (Сукачев, 1942). У ході цих сукцесій у достатньо багатих умовах існування максимально засвоюються ресурси і енергія, вони перетворюються на таку форму, з якої відбувається певна віддача трофічними ланцюгами, що визначає конкуренцію за їх отримання. Залежно від відносин, які складаються між видами, одні з них досягають рівня едификатора, домінують, інші — асектатори, добре пристосовані до таких умов існування. У процесі розвитку ценозів умови існування змінюються, що відомо з класичної теорії про сукцесії та клімакс (школи Клеменса, Сукачова та їх послідовників).

Розвиток екосистем за типом стійкої стабільності PSE із переважанням S , що існують в екстремальних умовах, зумовлений мінімальним або макси-



Розвиток екосистем за типом стійкої стабільності PSE із переважанням S , що існують в екстремальних умовах, зумовлений мінімальним або макси-

Рис. 3.5. Розподіл полів на трикутнику Грайма можливого співвідношення різних стратегій видів (пояснення див. у тексті)

3.3. Методика оцінювання динаміки рослинних угруповань

мальним впливом чинника чи їх сукупностей, що обмежує споживання ресурсів, а отже, сукцесійні зміни в них не виражені. Розвиток екосистем такого типу відбувається повільніше, що відповідає філценогенезу в розумінні Сукачова — процесу підбору видів і формуванню фітоценотичних відносин між ними протягом тривалого часу завдяки процесам видоутворення внаслідок зміни морфолого-анатомічних фенетичних ознак як спеціалізації механізмів адаптації до зовнішніх умов існування, тобто філогенії (Сукачев, 1952). Видоутворення та еволюція видів, тобто удосконалення їх адаптивних властивостей, можна трактувати як еволюцію їх еконіш, що відбувається дуже повільно (Peterson, 1999). Такі екосистеми стійкі до впливу зовнішніх чинників, вирізняються консервативністю та високою резистентністю, що характеризує відносно низький ступінь ентропії. У цих умовах сукцесії, як правило, обмежені, їх стадії виражені слабо, тому такі екосистеми належать до піонерних (наприклад, заростання скель, піщаних субстратів) або едафічно-клімаксових, які існують невизначено тривалий час.

Розвиток флуктуаційних лабільних змін за типом *FLE* із переважанням *R* характеризується високим ступенем лабільності, динамічності ценозів, стійкість яких зумовлена швидким відтворенням, високою пластичністю видів (Didukh, 2014). Характерним механізмом цих високодинамічних процесів є флуктуації. Водночас специфіка їх розвитку спрямована не на нагромадження, а на формування кількості ресурсів чи енергії, достатньої для забезпечення максимального і швидкого відтворення. Онтогенетичний розвиток швидкий, період стратифікації насіння відсутній або не виражений, конкурентна здатність низька, наявність багатьох способів утворення великої кількості пропагул, їх поширення на далекі відстані. Такий розвиток ценозів В.М. Сукачов (Сукачев, 1942) описав як сингенез — піонерні сукцесійні стадії, на яких значно змінюються структури популяцій, що не впливає на едафічні чи мікрокліматичні умови. З позицій термодинаміки такий характер функціонування відповідає стану, за якого екосистема використовує вільну енергію (Дідух, 2011).

Отже, розвиток екосистеми (фітоценозу) з позицій термодинаміки є певним поєднанням енергетичного і ресурсного потенціалів, частина яких перебуває у вільній формі, тобто доступна для витрачання. Інша частина зв'язана, акумульована різними способами, і в процесі розвитку витрачається, інвестується у певному обсязі з певною швидкістю. Залежно від переважання способів акумуляції чи інвестування екосистеми розвиваються у певному напрямку та з різною швидкістю. Ці процеси можна оцінювати на основі кількісної участі та розподілу видів у ценозі за екологічними стратегіями Раменського—Грайма, що визначають характер розвитку угруповань.

Розвиток угруповань залежить не лише від потенційних можливостей видів, а й зовнішніх чинників. Наприклад, доступність чи обмеженість ресурсів на певних стадіях або за певних умов може зупинити чи якісно змінити процеси розвитку.

Запропоновані методи, як зазначено вище, є ключем, що відкриває можливості глибшого пізнання відповідних аспектів зміни та розвитку рослинних угруповань, однак результат такого пізнання потребує знання еколого-біологічної суті природних процесів.

Р О З Д І Л 4

КЛІМАТОГЕННІ ЗМІНИ РОСЛИННОГО СВІТУ УКРАЇНИ

4.1. ТЕРМОДИНАМІЧНІ ПІДХОДИ І МЕТОДИ ОЦІНЮВАННЯ ВПЛИВУ ЕКОЛОГІЧНИХ ЧИННИКІВ

У Шостому звіті МГЕЗК (2022) велику увагу приділено адаптації природних екосистем до кліматогенних змін, оцінюванню екосистемних послуг, розробленню пропозицій для прийняття управлінських рішень. У зв'язку з цим актуальним є оцінювання можливих змін природних екосистем, які не лише стабілізують клімат, а й депонують величезні запаси енергії. Втрати природних екосистем через антропогенну діяльність призводять до підвищення температури на планеті. Розуміння масштабів змін екосистем і можливих загроз руйнації потребує відповідного оцінювання їх стійкості, вразливості та ризиків незворотних перетворень (Adger, 2006; Ayub, 2014).

Клімат — один із основних компонентів біосфери, він, як тригерний механізм, впливає на багато процесів. Взаємозв'язок клімату з різними компонентами екосистем нелінійний і залежить від потужності впливу на екосистеми зовнішніх чинників, а також реакції екосистем, що мають різну стійкість (опірність і лабільність). Обидві характеристики стійкості залежать від типу структури екосистем, їх біотичних та абіотичних властивостей, енергетичних запасів і способів регуляції. Механізми регуляції функціонування екосистем визначають співвідношення між вільною та зв'язаною енергією, особливості її трансформації, тобто термодинамічні процеси (Дідух, Лисенко, 2010). Особливістю лісових екосистем є акумуляція енергії в надземній біомасі, а степових — у ґрунті. Для лісів співвідношення між надземними й підземними запасами енергії становить 3 : 1, для степів — 1 : 5, тобто колообіг енергії в лісах у 16 разів повільніший, ніж у степах (Дідух, 2005). Температурні зміни лісових екосистем хоча й впливають на процеси ґрунтоутворення, але потужний намет з дерев протидіє підвищенню температури поверхні ґрунтів. Функціонування та розвиток лісових екосистем залежить від перебігу сукцесій, тому під час оцінювання змін лісових екосистем слід враховувати вікові зміни деревостану. Результати сукцесійних змін дубових лісів стануть помітними через 200 років, трав'яних угруповань — у середньому через 20—40 років (Исаков и др., 1986).

Буферність степових екосистем визначається властивостями чорноземних ґрунтів, тому швидкість реакції цих екосистем залежить від можливих змін едафічних, тобто хімічних і гідротермічних, властивостей ґрунтоутворювальних процесів. Хоча характеристики ґрунту під трав'яною рослинністю більш залежні від зміни терморегіму, тим не менш інерційність і буферність ґрун-

тів чорноземного типу набагато вища, ніж підзолистих. В екосистемах перезволоженого типу механізмом регуляції є зміна гідрологічного режиму, що особливо виражена в умовах сезонного дефіциту вологи. Застосування методики синфітоіндикації дає змогу простежити й оцінити всі взаємопов'язані характеристики, а отже, установити причинно-наслідкові зв'язки, що важливо для виявлення опосередкованого впливу кліматогених змін, тобто чинників.

Водночас зміни другого порядку впливають на чинники третього порядку. Їх кількісний вплив оцінити не можна, проте негативна дія, що може бути досить потужною, спричинити руйнівні й катастрофічні зміни, відома. До таких чинників здебільшого належать екстремальні погодні умови, що викликають повені, селі, зсуви, пожежі, посухи, смерчі, вітровали, суховії, хвороби рослин, особливо деревних порід. На сьогодні є спроби кількісного оцінювання їх впливу для подальшого прогнозування зміни екосистем.

Події четвертого порядку пов'язані з нелінійним, стрибкоподібним розвитком екосистем, виражені якісно новими ознаками, характеристиками, яких до того не спостерігали. Це найскладніші аспекти зміни екосистем, які на сучасному етапі розвитку науки спрогнозувати неможливо, але вони існують. У разі посилення потужності впливу зовнішніх чинників частота їх появи зростає.

Отже, можна констатувати наявність подій (хвиль каскадного характеру) чотирьох порядків. У цьому розділі висвітлено лише той прямий та опосередкований вплив на природні екосистеми першого та другого порядків, який можна оцінити й спрогнозувати.

4.2. ОЦІНЮВАННЯ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ МІЖ БІОТИЧНИМИ І АБІОТИЧНИМИ КОМПОНЕНТАМИ ЕКОСИСТЕМ

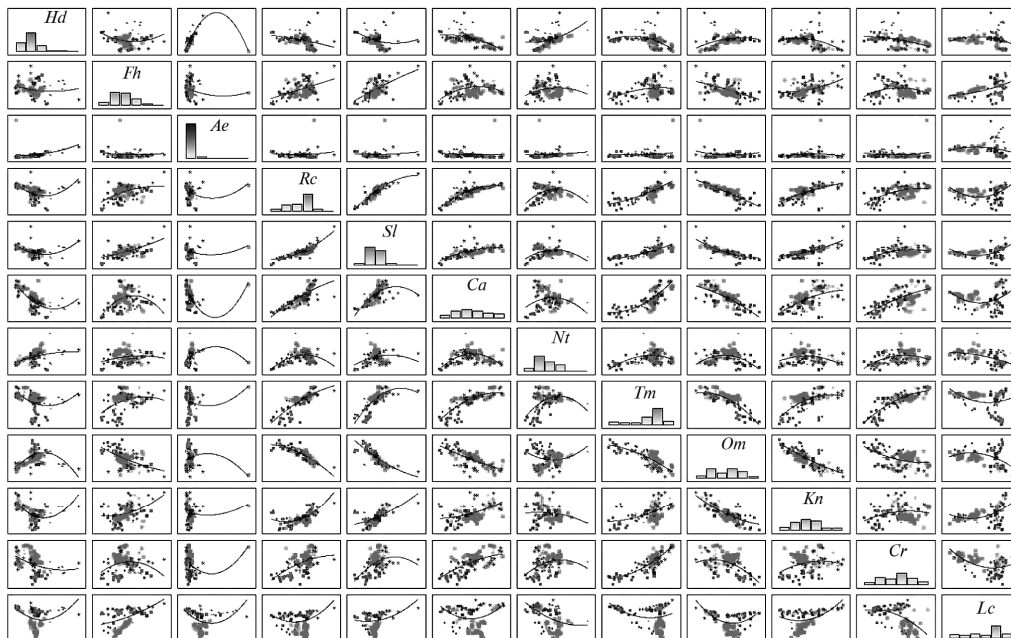
Найзагальніше уявлення про характер взаємозалежностей між біотичними і абіотичними компонентами і місце відповідних синтаксонів у координатах екопростору дає метод головних компонент (*DCA*) із побудовою матриць за програмою *MatrixPlot*, що відображає «об'єм екопростору», зокрема, залежність між показниками екологічних чинників, силу впливу кожного з чинників, їх диференціювальну роль і положення відповідних синтаксонів відносно такого впливу. Спрямованість і довжина відповідних векторів обумовлена значенням кожного екофактора: чим ближче розташований вектор до осей *DCA1* та *DCA2* і чим він довший, тим визначальнішою є його роль. Ступінь кореляції між показниками екофакторів характеризує наближення векторів один до одного. Диференціювальна роль едафічних чинників здебільшого вища, ніж кліматичних. *Це означає, що хоча клімат і є тим тригерним механізмом, який діє на різні природні процеси, але його опосередкований вплив на рослинність через ґрунт сильніший за безпосередній.*

Оцінювання екопростору таким способом є відносним унаслідок його залежності від набору порівнюваних синтаксонів. Зокрема, визначальними для оцінювання є різноманітність певного класу чи споріднених класів синтаксонів: 1) зонально-регіональна (тобто γ -різноманіття); 2) ландшафтна (топологічна, β -різноманіття); 3) типологічна (α -різноманіття).

Різноманітність розподілу синтаксонів відносно показників екофакторів зведено до чотирьох типів залежності: прямолінійної, оберненолінійної, нелінійної, відсутньої. Згідно з візуальним аналізом MatrixPlot (рис. 4.1), показники терморежиму (*Tm*) і едафічних чинників загалом мають слабкий ступінь кореляції. В гумідному кліматі лісової та лісостепової зон спостерігаємо лінійну залежність між ними, показниками кріорежиму (*Cr*) й сольового режиму ґрунту (*Sl*). Разом з тим зміна сольового й кислотного режимів ґрунтів (*Rc*) у гумідній зоні залежить від кріорежиму (*Cr*) та континентальності клімату (*Kn*), а зміна показників омброрежиму (*Om*) за достатньої вологості атмосфери не має лімітаційного значення. Натомість у аридній степовій зоні за дефіциту атмосферної вологи зміни омброрежиму впливають на кислотно-сольові характеристики ґрунту — оберненолінійна залежність. Інакше кажучи, чим вищий омброрежим, тим нижчі рН та показники солей, і цей бар'єр знаходиться на рівні 12 балів ($Idm = 39,5$; $Ic = 25,8$; $SPI = -0,08$). Суттєво впливає на хімічний склад ґрунтів (рН, сольовий режим) континентальність клімату, хоча залежність тут оберненолінійна. Отже, за методикою синфітоіндикації встановлено, що у разі переходу від гумідного до аридного клімату лімітаційна роль як кліматичних, так і едафічних чинників якісно змінюється. Це підтверджують дані порівняння показників клімату гірських систем Татр, Українських Карпат і Гірського Криму (Didukh et al., 2018) (рис. 4.2).

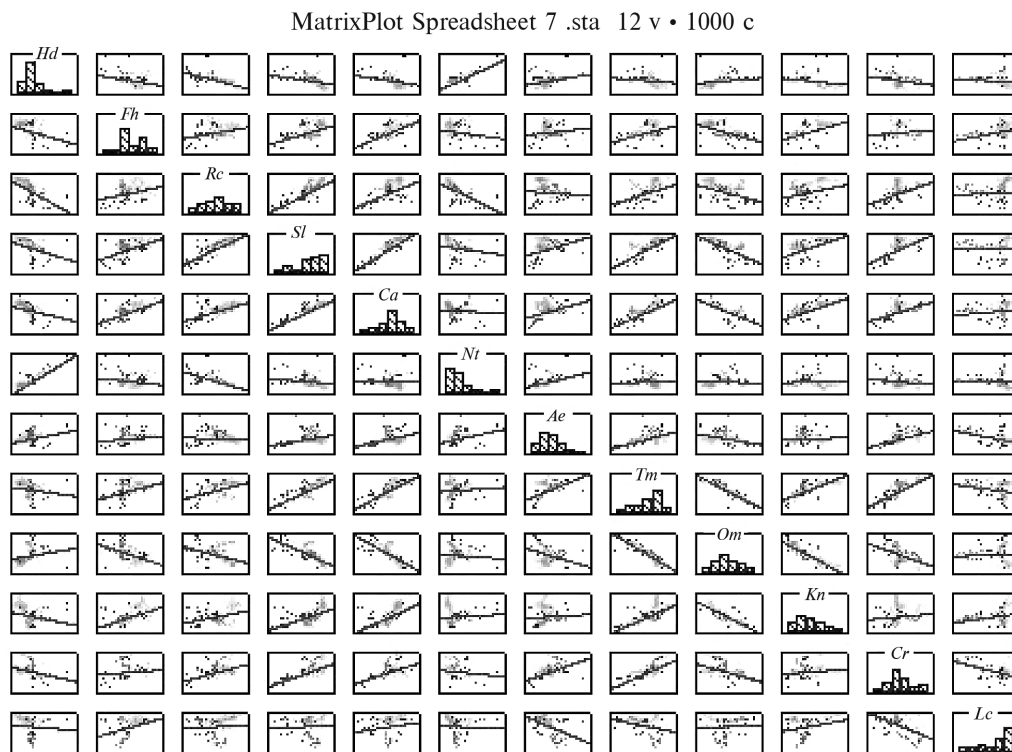
На наступному етапі досліджень взаємозалежність між змінами показників окремих екофакторів проаналізовано детальніше.

MatrixPlot Spreadsheet 1 12 v • 110 c



a

4.2. Оцінювання взаємозв'язків між біотичними і абіотичними компонентами екосистем



б

Рис. 4.1. Залежність між зміною показників провідних екофакторів:

a — екосистем степової зони; *б* — Українських Карпат. На осях *x* та *y* розміщені показники чинників відповідно до попарного порівняння. У клітинках по діагоналі наведено позначення чинників; діаграми відображають найбільшу кількість видів за показником шкали відповідного чинника, лінії — кумулятивний характер залежностей

Становлять інтерес результати синфітоіндикації, отримані на основі аналізу угруповань степової зони і Гірського Криму з аридним кліматом (рис. 4.3, див. вклейку). Хоча тут й спостерігаємо такі самі закономірності, але є певні відмінності, обумовлені специфікою рослинного покриву. Так, найтепліші умови характерні для південних угруповань (*Ammophiletea*, *Cakiletea maritima*, *Kalidietea foliata*, *Therosalicornietea*, *Koelerio-Corynephorotea*, *Helianthemo-Thymetea*, *Sedo-Scleranthetea*), найхолодніші — для прибережно-водних і лучних (*Phragmitetalia*, *Magnocaricetalia*, *Alnetea glutinosae*). Обернено-лінійна залежність між показниками терморежиму й омброрежиму слабша. Найвищі показники терморежиму та найнижчі — омброрежиму для території України мають угруповання геміксерофільних лісів *Jasmino-Juniperion excelsae* та петрофітних відслонень (*Drypidetea spinosae*, *Ptilostemion*) півдня України ($Tm = 10,0\text{—}10,9$; $Om = 9,8\text{—}10,2$). Позиції іншого полюса займають ліси *Dicrano-Pinion* ($Tm = 7,2\text{—}8,0$; $Om = 14,8$), *Alnetea glutinosae*, *Carpino-Fagetea* ($Tm = 8,6\text{—}8,7$; $Om = 12,6\text{—}13,0$). У степовій зоні цим позиціям відповідають галофітна й літоральна рослинність *Juncetea maritima*, *Festuco-Puccinellietea*,

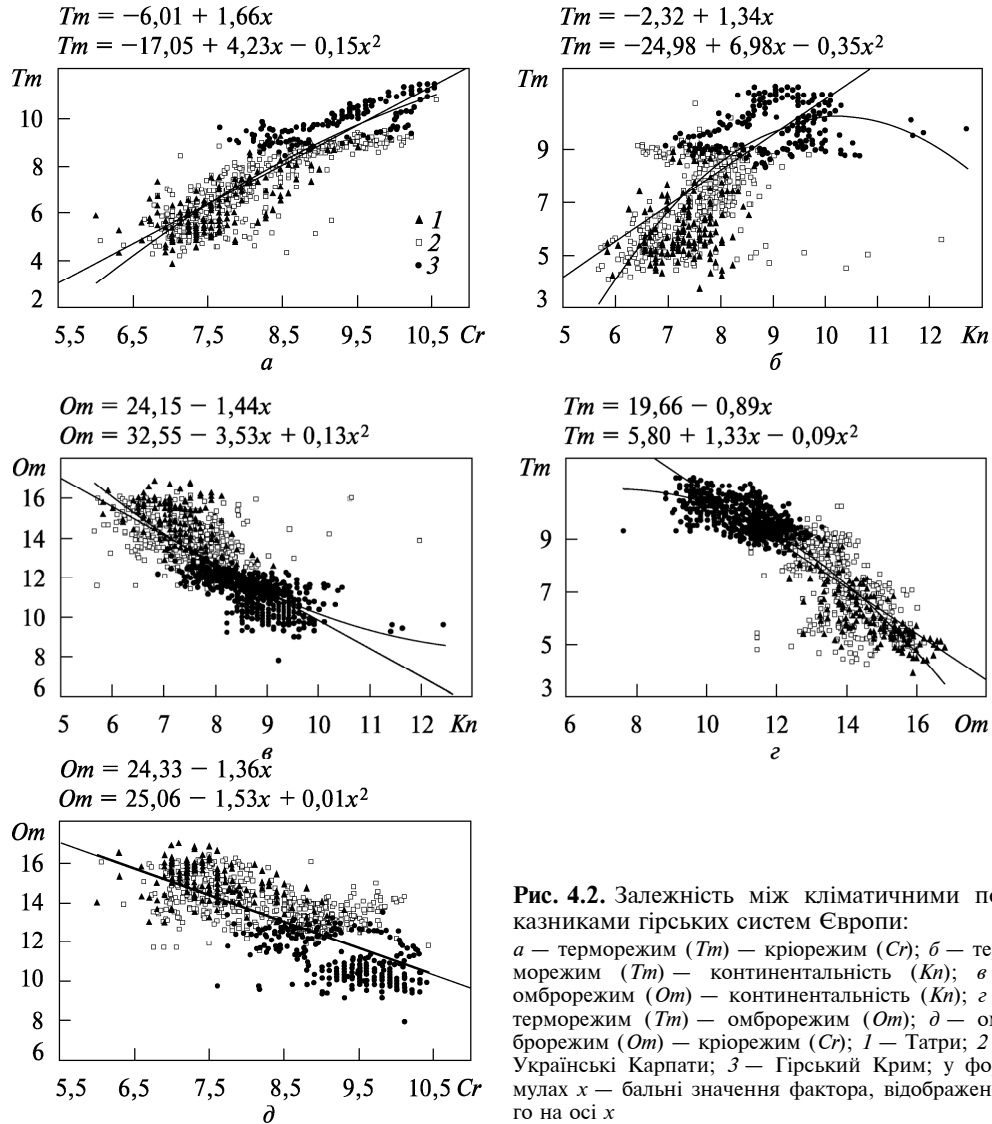


Рис. 4.2. Залежність між кліматичними показниками гірських систем Європи: а — терморегімі (Тм) — кріорегімі (Cr); б — терморегімі (Тм) — континентальність (Kn); в — омборежімі (Om) — континентальність (Kn); г — терморегімі (Тм) — омборежімі (Om); д — омборежімі (Om) — кріорегімі (Cr); 1 — Татри; 2 — Українські Карпати; 3 — Гірський Крим; у формулах x — бальні значення фактора, відображеного на осі x

Therosalicornietea, *Kalidietea foliatae*, *Cackiletea maritimaе* ($Tm = 9,6-10,6$; $Om = 8,7-9,7$; мезоаридофітні умови) та листяні ліси і болота *Carpino-Fagetea*, *Phragmito-Magnocaricetea* ($Tm = 8,4-9,2$; $Om = 11,5-13,0$; субаридофітні — субомброфітні умови). Типові степові угруповання (*Festuco-Brometea*), що знаходяться у центрі графіка, характеризують оптимальні субаридофітні умови ($Tm = 8,8-9,8$; $Om = 9,7-11,3$).

Загальний характер взаємозв'язків екофакторів і рослинних угруповань добре ілюструє матриця DCA-аналізу (рис. 4.4, див. вклейку). Як свідчать результати, хоча головною віссю розподілу (DCA1) є зміна едафічних умов, дру-

га вісь ($DCA2$) збігається з кліматичними чинниками Tm , Kn , Cr , з одного боку, та омброрежимом, з іншого. При цьому значущість показників останнього вища, ніж інших кліматичних чинників. На матриці виділяються три полюси. Перший — водної, прибережно-водної та болотної рослинності, що диференціюються переважно водним режимом, ступенем аерації та вмістом мінерального азоту у ґрунті. Другий полюс займають ліси, для яких крім названих чинників важливий омброрежим. Третій полюс займає ксерофітна і петрофітна рослинність, для якої провідне значення має вміст карбонатів у ґрунтах. Рослинність піщаних кіс узбережжя, солончаків і луків займає центральне положення. Це означає, що диференційну роль у розподілі угруповань мають різні чинники у взаємодії.

Порівняння матриць (рис. 4.5—4.8, див. вклейку) показало, що обрані 12 екофакторів чітко поділяються на дві групи: першу формують вологість ґрунту, вміст у ньому мінеральних форм азоту та ступінь аерації, а також омброрежим, другу — інші кліматичні й едафічні фактори, не пов'язані з водним режимом. При цьому роль сполук доступного азоту у ґрунті, які залежать від вологості, збільшується в умовах її зниження в аридних регіонах. Показники омброрежиму у лісовій та лісостеповій гумідних зонах тісніше корелюють із вологістю та аерацією ґрунтів, ніж в аридних (див. рис. 4.5, 4.6, вклейка). В Українських Карпатах спостерігаємо тіснішу кореляцію дефіцитних показників карбонатності й кислотності. Разом з тим встановлено тісну кореляцію між зміною хімічних властивостей ґрунту й показниками термоклімату і континентальності (див. рис. 4.7, вклейка). У лісовій і лісостеповій зонах кореляція тісніша, ніж у південних аридних регіонах. Саме ці чинники є визначальними для степових і петрофітних угруповань, а також геміксерофільних лісів Гірського Криму, тоді як для листяних неморальних лісів основними є вологість, доступність азотного живлення та омброрежим (див. рис. 4.8, вклейка). При цьому в умовах сухого аридного клімату південних регіонів роль омброрежиму має більше значення. Інакше кажучи, за підвищення температури і дефіциту вологості листяні ліси стають уразливішими, такі зміни спричиняють зміщення південної межі лісу на північ, а в горах — у верхні пояси.

Для детальнішого аналізу ми обрали чинники, показники яких мають найвищий ступінь кореляції. За цими показниками визначено положення окремих синтаксонів у системі координат. В Українських Карпатах і прилеглих до гір територіях долини р. Дністер найнижчими показниками терморежиму ($Tm = 5,1-7,1$) та найвищими — омброрежиму ($Om = 14,4-15,8$) характеризуються високогірні альпійські угруповання (*Salicetea herbaceae*, *Caricion curvulae*, *Oxytropi-Elymion*), протилежне положення займають петрофітно-трав'яні угруповання південних стінок Дністровського каньйону (*Festuco-Brometea*, *Festucion valesiacae*, *Asperulo campanulatae-Poion versicoloris*) — $Tm = 8,9-9,3$; $Om = 14,4-15,8$ (рис. 4.9, див. вклейку). Натомість, між показниками континентальності й інших кліматичних чинників такої кореляції не встановлено. Це засвідчує меншу взаємозалежність між ними, хоча в окремих регіонах вона й простежується. Зокрема, виявлено вплив континентальності й омброрежиму на кислотний режим ґрунту. Однак на відміну від аридного клімату південних регіонів в Українських Карпатах і прилеглих до гір територіях долини р. Дністер ці кліматичні показники менше впливають на сольовий режим (рис. 4.10, див. вклейку).

Як зазначено раніше, високий ступінь кореляції ($R^2 = 0,67$) спостерігається між показниками континентальності клімату (7,2—9,4 бала) і кислотністю ґрунтів (7,6—8,8 бала). Межею між показником континентальності лісових і трав'яних лучних та степових ценозів для території України є 8,3 бала ($I_g = 25$, $I_c = 21$). Це означає, що за зниження континентальності внаслідок звуження амплітуди між температурами січня і липня та відсутності антропогенного впливу ліси могли б заселити трав'яні біотопи. За таких умов існує загроза втрати популяцій багатьох рідкісних степових видів. Проміжною стадією між лісовими і трав'яними лучними й степовими ценозами, що практично перекривають їх амплітуду, на сьогодні є угруповання чагарників (*Crataego-Prunetea*), які інтенсивно збільшують зайняті площі.

Для лісової та лісостепової зон гумідного клімату (*Dfb*) характерна чітка оберненолінійна залежність між показниками омброклімату та сольового режиму ґрунтів, які тісно корелюють із кислотністю. На перетині межі омбросонового режиму в значенні 12 балів ($I_{dm} = 31,1$; $SPI = 0,1$) у лісовій зоні неморальні ліси (*Carpino-Fagetea*), а у субсередземноморській — 10,5 бала ($I_{dm} = 24,8$; $SPI = 0,33$) — геміксерофільні ліси (*Quercetea pubescentis*, *Erico-Pinetea*) змінюють трав'яні угруповання. Натомість в останні роки спостерігаємо підвищення показників омбросонового режиму й зниження континентальності, що сприяє потенційному розширенню площ лісів. Цей процес унаслідок скорочення випадіння та відсутності сінокошення спостерігається в усіх регіонах України. Він проходить через стадії заростання чагарниками трав'яних угруповань або відбувається внаслідок зміни структури ценозів. Зниження освітлення під деревним і чагарниковим наметом впливає на характер мікроклімату (*Om*), а отже, сприяє збільшенню вмісту мінеральних азотних сполук у ґрунті внаслідок опідзолення. Це спричиняє збільшення участі аборигенних нітрофільних видів та розселення інвазійних рослин.

В умовах аридного клімату (*Dfa*) степової та субсередземноморської зон, дефіциту атмосферної вологи показники омброклімату й вологості ґрунту тісно корелюють. Лімітувальні значення *Om* = 11 балів ($I_{dm} = 26,9$; $SPI = 0,18$; субаридні умови), *Hd* = 9,5 бала, вище яких степи заміщують ксерофітні листяні (*Quercetea pubescentis*) або хвойні (*Pinion pallasianae*) ліси, що спостерігаємо на прикладі розселення *Pinus kochiana* на найвищих вершинах Кримських гір. На рівнині розселенню дерев перешкоджає значний антропогенний вплив.

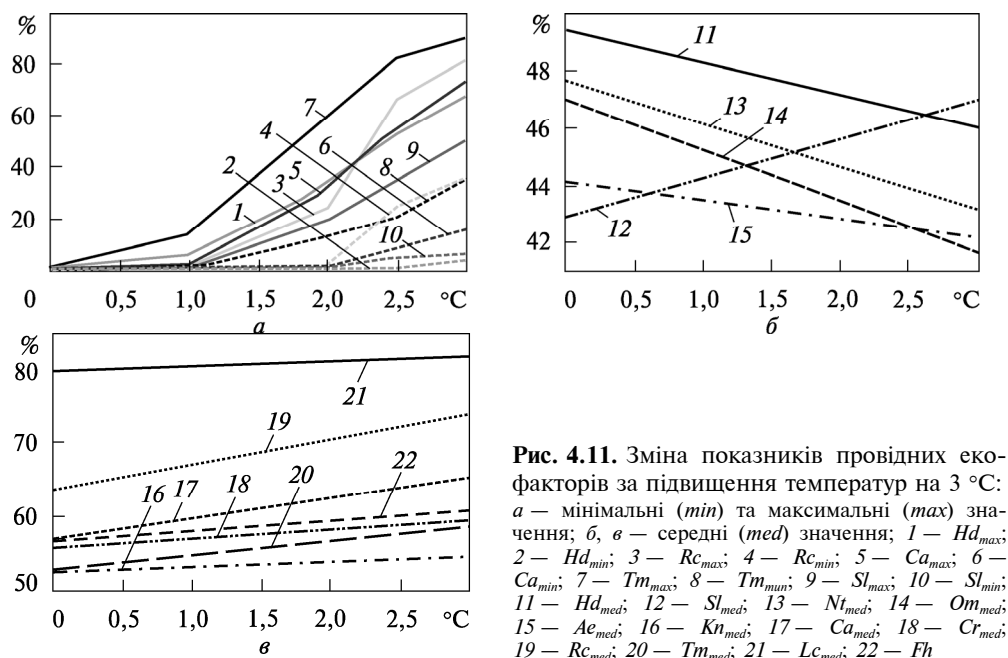
З проведених розрахунків і наведених прикладів зрозуміло, що на півдні України (клімат *Dfa*) за нестачі опадів сольовий режим ґрунтів залежить від омбросонового режиму клімату, а на півночі (*Dfb*) — від показників терморежиму. За $T_m > 8,0$ (ФАР < 1680 МДж/м²; $t < 7$ °C) на оліготрофних бідних ґрунтах формуються ліси *Pinion sylvestris*, які в багатих і тепліших умовах заміщують *Carpino-Fagetea*, а за надмірного зволоження — *Alnetea glutinosae*. Підвищення показників континентальності на півночі України в умовах нестачі солей (<6 балів) сприяло б формуванню різних типів соснових лісів, а за фіксованого кліматологами зниження континентальності сукцесії відбуваються в напрямі формування листяних лісів. Відповідно, показник континентальності у 6 балів ($I_g = 17,7$; $I_c = 17,9$) є тим пороговим значенням, за якого формуються ліси зовсім іншого типу.

На основі характеру кореляції між показниками різних екологічних чинників рослинних угруповань ми виділили чотири біокліматичні регіони: гірський гумідний карпатський, рівнинний гумідний лісової та лісостепової зон, рівнинний аридний степової зони, гірськосубсередземноморський кримський. При цьому межа між лісостеповою та степовою зонами за біокліматичними характеристиками значно виразніша, ніж між лісостеповою і лісовою.

Кліматичні показники, отримані на основі середніх значень метеостанцій України та програми MAXENT, розглядаємо як фонові (референтні) для порівняльного аналізу рослинного покриву. Найближчі до них значення мають синтаксони, представлені трав'яними угрупованнями *Arrhenatheretalia* в лісовій і лісостеповій зонах та *Festuco-Brometea* — в лісостеповій та степовій. Інші типи угруповань відрізняються від фонових: найхолоднішими на рівнині є оліготрофні болота (*Oxycocco-Sphagneteta*, *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*) та бореальні заболочені ліси (*Vaccinion uliginosi-Pinion sylvestris*) ($Tm = 6,1—6,2$ бала), найтеплішими — угруповання ПБК (*Jasmino-Juniperion excelsae* з домінуванням вічнозеленого суничника *Arbutus andrachne*) ($Tm = 11,2$ бала). Різниця Tm між ними становить близько 5 балів, що дорівнює середньорічній температурі $7,5\text{ }^{\circ}\text{C}$, або ФАР 1570 МДж/м^2 .

4.3. РЕАКЦІЇ ЕКОСИСТЕМ НА КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ

З багатьох кліматичних чинників провідним є температура повітря. В основу наших розрахунків покладено підвищення середньорічних температур, щодо якого проаналізовано зміну показників інших кліматичних (термо-, омбро-, кріорежиму) та едафічних чинників (вологості, кислотності, сольового режиму ґрунту, забезпечення азотними сполуками тощо). Оцінювання кореляції між проаналізованими показниками показало, що підвищення температури найбільше змінює терморегим і кислотність ґрунтів (підвищення рН), вміст солей, зокрема карбонатів, а також знижує вологість ґрунтів та омборежим (рис. 4.11). Унаслідок підвищення температури на $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ вже відбулися певні зміни, які ми спостерігаємо у природі на прикладі сукцесій певних типів угруповань, оскільки щодо кліматичних показників нуль-моменту минуло майже 45 років. За підвищення температури на $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ цей процес охоплює понад 40 % проаналізованих синтаксонів, а на $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ — понад 2/3. За підвищення температури на $2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ за показниками терморегиму (Tm) і кислотності (Rc) до зони катастрофічного ризику потрапляють понад 20 % відповідних біотопів, на $3\text{ }^{\circ}\text{C}$ — понад 90 % синтаксонів знаходяться в зоні допустимого ризику, тобто реагують відповідно, а 33—50 % синтаксонів потрапляють у зону катастрофічного ризику і можуть втратити свої місця існування. Це означає зміну допустимих меж, тобто такий рівень руйнації природних екосистем, за якого вони вже не здатні до повернення у вихідний стан. При цьому зміни показників екофакторів різні за величиною і спрямованістю (див. рис. 4.11). За підвищення температури на $1\text{ }^{\circ}\text{C}$ зміни показників порівняно з референтними мають такі значення (%): Tm — 2; Om — $-1,18$; Ca — $1,13$; Kn — $0,71$; Hd — $-1,86$; Rc — $3,25$; Sl — $1,32$; Ca — $2,64$; Nt — $-1,56$; Ae — $-0,7$; Fh — $1,52$; Lc — $1,46$.



Порівняно з терморежимом, кислотністю і вологістю дещо нижчі значення мають показники омбро-, кріорежиму клімату та вмісту нітрогенів у ґрунтах (див. рис. 4.11, б, в). Показники змінності зволоження ґрунту, континентальності й ступеня освітлення за існуючих сценаріїв змін клімату практично не мають, за деякими винятками.

Залежно від структури, опірності, умов існування різні типи угруповань по-різному реагують на кліматичні зміни.

Для оцінювання результатів впливу підвищення середньорічних температур та реакції відповідних екофакторів на фітострому ми обчислили показники для синтаксонів, які репрезентують різні типи рослинності України і становлять до 30 % її складу. Для цих угруповань проведено синфітоіндикаційне оцінювання амплітуд різних екофакторів, а також розраховано можливі зміни і втрати екосистем у разі підвищення середньорічної температури на 1, 2, 3 °С (табл. 4.1).

Показники зони допустимого ризику в таблиці виділено сірим кольором, а темно-сірим — зони катастрофічного ризику, тобто угруповання, яким загрожує втрата. Підкреслимо, що йдеться не про повну втрату, а відносно сучасних умов існування. Тобто, вони можуть мігрувати, зміщатися в інші елементи ландшафту або зникати.

Лісові біотопи, що формують основу зональної рослинності лісової та лісостепової зон, в той чи інший спосіб реагуватимуть на кліматичні зміни, але залежно від специфіки екологічних умов реакції будуть різними. Основу цих екосистем складають види конкурентної стратегії, тому їх реакція виражена сукцесійними змінами (*SPE*). Найчутливішими є заплавні ліси (*Salicion albae*, *Fraxinion excelsioris*), типові неморальні, на заході — грабово-дубові (*Carpinion*),

на сході — липово-дубові (*Quercus robur*-*Tilion cordatae*, ксерофітні діброви із *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*). Менш чутливі хвойні ліси сосни (*Dicrano-Pinion sylvestris*), ялини (зокрема, на Поліссі — *Piceion abietis*), вільхові (*Alnion glutinosae*) та букові (*Fagion sylvaticae*).

Реакція чагарникових угруповань на зміни температурного режиму може бути різною, але здебільшого також виражена у сукцесіях (*SPE*). Найчутливішими є угруповання перезволожених (*Franguletea*, *Salicion cinereae*) та багатих ґрунтових умов (*Rhamno-Prunetea*). За температури 3 °C ці зміни настільки суттєві, що деякі з цих угруповань втратять відповідні місця існування, інші (*Rubus caesii*-*Amorpha fruticosa*) — виявлятимуть експансію. Біотопи оптимальних умов зволоження та помірно багатих ґрунтів (*Prunion spinosae*, *Berberidion*) ліпше адаптовані і на кліматичні зміни не реагуватимуть.

Отримані дані засвідчують, що на зміну терморегіму відчутно реагують і степові екосистеми, зокрема ксерофітні степи зонального типу з домінуванням усіх видів ковили (*Festucion valesiacaе*, *Stipion lessingianaе*, *Eryngio-Stipion ponticaе*), петрофітні степи (*Androsace tauricaе*-*Caricion humilis*, *Genisto albidae-Stipetum lithophilae* та *Galio campanulataе*-*Poion versicoloris*), угруповання відслонень (*Camphorosmo-Agropyretea*) та піщані степи (*Festucion beckerii*). Якщо основою першої групи угруповань є конкуренти (C), то у петрофітних і псаммофітних степах значною є участь стрес-толерантів (S), що стримує сукцесійні зміни. Суттєву стійкість до змін терморегіму виявили мезофітні лучні та різнотравні степи (*Fragario viridis*-*Trifolion montani*), а також ксерофітні угруповання на лесових відслоненнях (*Botriochloetum ischaemi*, *Artemisio-Elytrigion intermediae*). Натомість петрофітні угруповання карбонатних відслонень (*Stipo pulcherrimae*-*Festucetalia pallentis*, *Helianthemum-Thymetea*, деякі *Sedo-Scleranthetea*) виявляють значну чутливість і реагують уже за підвищення середньорічних показників температури на 2,0 °C, а за 2,5 °C потрапляють у зону катастрофічного ризику і можуть зникнути зі своїх місцезнаходжень. Петрофітні угруповання, зокрема, *Inuletum ensifoliae*, *Galio campanulataе*-*Poion versicoloris*, *Potentillo arenariae*-*Linion czernjaevii*, *Centaureo carbonatae*-*Koelerion talievii*, стійкіші. Вони хоч і реагують на підвищення температур на 2,0 °C, але мають довший лаг, межею якого є підвищення на 3,0 °C.

Отже, в Степу спостерігаємо таку закономірність: мезофітніші угруповання на відміну від ксерофітніших більше пристосовані до підвищення терморегіму. Підтвердженням цього є те, що лучні угруповання загалом стійкіші до зміни терморегіму, їх реакція різниться залежно від ступеня зволоженості. Найчутливішими є типові луки (*Arrhenatherion excelsae*, *Cynosurion*, *Deschampsion*), проте за підвищення температури на 3,0 °C вони також зазнають змін. Значно чутливішими є угруповання, що перебувають в екстремальніших умовах: високотравні гідрофільні (*Filipendulion ulmariae*), узлісні (*Trifolio-Geranietea*, *Geranion sanguinei*) та сухіші на піщаних ґрунтах (*Galietales veri*).

Різний ступінь пристосування мають прибережно-водні й болотні біотопи. Зокрема, чутливими до змін є ценози висококупинних осок (*Magnocaricion gracilis*, *Magnocaricion elatae*), а найвитривалішими — такі, що формуються в умовах різко змінного зволоження на межі вода—суходіл (*Butometum umbellati*, *Rumici crispae*-*Agrostidetum stoloniferae*, *Bidentetia tripartite*), ефемерного типу (*Eleocharietum palustris*, *Cyperetum micheliani*), на які зміна клімату фактично не впливає.

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Таблиця. 4.1. Зміна показників екологічних чинників, що можуть спричинити загрозу (допустимі ризики) і втрату

Екологічні чинники	Tm				Om				Kn				Cr				Hd			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
Синтаксони																				
<i>Cladonio-Pinetum</i>																				
<i>Peucedano-Pinetum</i>																				
<i>Dicrano-Pinetum</i>																				
<i>Vaccinio uliginosi-Pinetum</i>																				
<i>Vaccinio myrtilli-Pinetum</i>																				
<i>Festuco-Pinion sylvestris</i>																				
<i>Serratulo-Pinetum</i>																				
<i>Libanotido intermediae-Pinetum</i>																				
<i>Pinion kochianae</i>																				
<i>Pinion pallasianae</i>																				
<i>Cisto-Arbutetum</i>																				
<i>Linosyri-Juniperetum</i>																				
<i>Achnathero-Pinetum pityusae</i>																				
<i>Piceion excelsae</i>																				
<i>Salicion triandrae</i>																				
<i>Salicion albae</i>																				
<i>Carici acutiformis-Alnetum glutinosae</i>																				
<i>Alnion incanae</i>																				
<i>Aceri platanoidis-Fraxinetum</i>																				
<i>Stellario holosteeae-Aceretum platanoidis</i>																				
<i>Fagion sylvaticae</i>																				
<i>Luzulo-Fagion</i>																				
<i>Waldsteinio-Carpinetum</i>																				
<i>Isopyro-Carpinetum</i>																				
<i>Galeobdolo lutei-Carpinetum</i>																				
<i>Stellario-Carpinetum</i>																				
<i>Melico nutantis-Quercetum roboris</i>																				
<i>Quercion robori-petraeae</i>																				
<i>Pino-Quercion</i>																				
<i>Quercion roboris</i>																				

[illegible]

Ліси

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Kn</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Quercetea pubescenti-petraeae</i>																				
<i>Corno-Quercetum</i>																				
<i>Betonic officinalis-Quercion roboris</i>																				
<i>Seslerio heufleranae-Quercetum petraeae</i>																				
<i>Aceri tatarici-Quercion</i>																				
<i>Quercion pubescentis</i>																				
<i>Elytrigio nodosae-Quercion pubescentis</i>																				
<i>Brachypodio rupestris-Quercetum pubescentis</i>																				
<i>Carpino orientalis-Quercion pubescentis</i>																				
<i>Physospermo-Carpinetum orientalis</i>																				
<i>Pinion mugo</i>																				
<i>Salicion cinereae</i>																				
<i>Rubo caesii-Amorphion fruticosae</i>																				
<i>Artemisio scopariae-Tamaricion</i>																				
<i>Lamion purpureae-Acerion tatarici</i>																				
<i>Berberidion vulgaris</i>																				
<i>Prunion spinosae</i>																				
<i>Aegopodioso-Sambucion</i>																				
<i>Prunion fruticosae</i>																				
<i>Androsaco tauricae-Caricion humilis</i>																				
<i>Adonido-Stipion tirsae</i>																				
<i>Cirsio-Brachypodion</i>																				
<i>Galio campanulati-Poion versicoloris</i>																				
<i>Fragario viridis-Trifolion montani</i>																				

Продовження табл. 4.1

[illegible]

Чагарники

A 10x10 grid with a central 3x3 block of gray squares and a horizontal row of three gray squares to the right.

Степи

The image shows a 10x10 grid. The central 3x3 area is shaded dark gray. This central area is surrounded by a ring of light gray cells, which includes the 4x4 area immediately surrounding the center. The outermost ring of the grid, consisting of the first and last rows and columns, is also shaded light gray. The remaining cells in the grid are white.

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Kn</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Stipion lessingianae</i>																				
<i>Tanaceto millefolii- Galatellion villosae</i>																				
<i>Asphodelion tauricae</i>																				
<i>Veronico multifidae- Stipion ponticae</i>																				
<i>Festucion valesiacaе</i>																				
<i>Potentillo-Stipetum ca- pillatae</i>																				
<i>Trifolion medii</i>																				
<i>Geranion sanguinei</i>																				
<i>Artemisio-Kochion prostratae</i>																				
<i>Artemisio marschalliani- Elytrigion intermediae</i>																				
<i>Festucion beckeri</i>																				
<i>Scabiosion ucrainicae</i>																				
<i>Artemisio tauricae- Festucion valesiacaе</i>																				
<i>Camphorosmo- Agropyron desertori</i>																				
<i>Arrhenatherion elatioris</i>																				
<i>Potentillion anseriae</i>																				
<i>Deschampsion caespitosae</i>																				
<i>Cynosurion cristati</i>																				
<i>Bromopsietum inermis</i>																				
<i>Melico transsilvanicae- Agropuretum</i>																				
<i>Filipendulion ulmariae</i>																				
Болота і прибережно-																				
<i>Phragmition communis</i>																				
<i>Magnocaricion gracilis</i>																				
<i>Magnocaricion elatae</i>																				
<i>Phalaroidion arundinaceae</i>																				
<i>Eleocharito palustris- Sagittarion sagittifoliae</i>																				

Продовження табл. 4.1

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Kn</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Bidentition tripartitae</i>																				
<i>Eleocharition soloniensis</i>																				
<i>Scirpion maritimi</i>																				
Наскельна																				
<i>Asplenion septentrionalis</i>																				
<i>Hypno-Polypodion vulgaris</i>																				
<i>Sedo-Scleranthion</i>																				
<i>Hyperico perforati-Scleranthion perennis</i>																				
<i>Alyso alysoideis-Sedion</i>																				
<i>Potentillo arenariae-Linion czernjaevii</i>																				
<i>Cymbalarion-Asplenion</i>																				
<i>Diantho lumnitzeri-Seslerion albicantis</i>																				
<i>Bromo pannonici-Festucion pallentis</i>																				
<i>Genisto tetragonae-Seslerion peucedanifoliae</i>																				
<i>Galio campanulati-Poion versicoloris</i>																				
<i>Cirsio-Brachypodion</i>																				
<i>Poo bulbosae-Stipion graniticolae</i>																				
<i>Artemisio marschalliani-Elytrigion intermediae</i>																				
<i>Centaureo carbonatae-Koelerion talievii</i>																				
<i>Artemisio hololeucaae-Hyssopion</i>																				
<i>Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei</i>																				
Приморська																				
<i>Cackilion euxinae, Elymion gigantei</i>																				
<i>Ephedro distachiae-Medicagion romanicae, Scabiosion ucrainicae</i>																				
<i>Salicornion prostratae</i>																				

Продовження табл. 4.1

[illegible]

рослинність

рослинність

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Kn</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Suaedion acuminatae</i>																				
<i>Artemisio santonicae-Puccinellion fominii</i>																				
<i>Cypero-Spergularion salinae</i>																				
<i>Junco maritimi-Schoenion nigricantis</i>																				
<i>Puccinellion giganteae</i>																				
<i>Carici dilutae-Juncion gerardii</i>																				
<i>Beckmannion eruciformis</i>																				
<i>Juncion gerardii</i>																				
<i>Puccinellion limosae</i>																				
<i>Poo angustifoliae-Ferulion orientale</i>																				
<i>Glycyrrhizion glabrae</i>																				
<i>Limonion tomentelli</i>																				
Водна																				
<i>Lemnion minoris</i>																				
<i>Potamogetonion</i>																				
<i>Zosterion marinae</i>																				
Високогірна																				
<i>Juniperetum sibiricae</i>																				
<i>Salicion herbaceae</i>																				
<i>Caricion curvulae</i>																				
<i>Caricion davalianae</i>																				
<i>Festuco saxatilis-Seslerion bielzii</i>																				
<i>Nardion strictae</i>																				
<i>Juncion trifidi</i>																				
<i>Festucion pictae</i>																				
<i>Arabidion caerulei</i>																				
<i>Loiseleurio-Vaccinion</i>																				
<i>Androsacion alpinae</i>																				
<i>Adenostyliion alliariae</i>																				

Продовження табл. 4.1

<i>Fh</i>				<i>Ae</i>				<i>Rc</i>				<i>Sl</i>				<i>Ca</i>				<i>Nt</i>			
1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0

Екологічні чинники	Tm				Om				Kn				Cr				Hd			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Sphagnion magellanicum</i>																				
<i>Oxycocco-Empetrium hermaphroditum</i>																				
<i>Hypno-Polypodium vulgaris</i>																				
<i>Nardo-Agrostion</i>																				

Примітка. Зони допустимого ризику позначено сірим кольором, катастрофічного — темно-сірим.

Загалом можна констатувати, що рослинні угруповання по-різному реагують на підвищення терморезиму. Найчутливішими є угруповання перезволожених умов, а на рівнині — ще й переосушених. Разом з тим виявлена реакція лісових і степових біотопів плакорних умов, що вказує на суттєві зміни зонального характеру, які визначають специфіку біомів.

Омброрезим відображає власне гідротермічність умов і є доволі важливим чинником диференціації угруповань у ландшафті. Згідно з розробленими кліматологами прогнозами (Краковська та ін., 2016), можливі коливання річної кількості опадів у тривалому часовому розрізі, тому ми розглядаємо їх як постійну величину. Водночас показники зміни цього чинника характеризуються оберненолінійною залежністю відносно підвищення середньорічних температур, а їх лімітувальна роль значно нижча. Найчутливішими до омброрезиму є рідкісні угруповання (*Waldsteinio-Carpinetum*, *Caricion curvulae* та ковилові степи з домінуванням *Stipa zalesskyi*), на які впливає за підвищення температури на 1 °C, а у разі її підвищення на 2 °C їм загрожує зникнення. Таке підвищення температури може спричинити зміну угруповань соснових (*Calluno-Pinetum*), заплавлених (*Molinio-Alnetum*, *Carici remotae-Fraxinetum*), типових листяних неморальних лісів (*Aceri platanoidis-Fraxinetum*, *Isopyro-Carpinetum*, *Aceri tatarici-Quercion*, *Stellario holostea-Fagetum*), окремих ксерофітних лісів (*Carpinetum orientalis-Quercion pubescentis*) і чагарників (*Prunion fruticosae*). Можливе потрапляння в зону допустимого ризику для узлісних (*Dorycnio-Brachypodietum*, *Geranion sanguinei*) та деяких степових (*Fragario viridis-Trifolium montani*, *Festucion valesiacae*, *Festucion beckerii*) угруповань, а також наскельних петрофітних ценозів (*Festuco-Sedetalia*). Очікувану чутливість виявили угруповання перезволожених луків (*Calthion*, *Filipendulo ulmarion*), прибережно-водної рослинності (*Magnocaricion*, *Typhetum*, *Butometum*, comm. *Cladium mariscus*) та високогірних оліготрофних боліт (*Oxycocco-Empetrium*). Більшість згаданих угруповань має високий потенціал витривалості, вони зможуть витримати підвищення температури на 3 °C. Проте деякі з них уже за підвищення на 2,5 °C потрапляють у зону катастрофічного ризику й під загрозу втрати відповідних біотопів (*Isopyro-Carpinetum*, *Elytrigio nodosae-Quercetum pubescentis*, *Stipetum capillatae*, *Butometum*, *Nanocyperion*). Кількість синтаксонів з вираженими ознаками скорочення, що перебувають у зоні допустимого ризику, збільшується удвічі і досягає 25 % проаналізованих. За подальшого під-

4.3. Реакції екосистем на кліматичні зміни

Закінчення табл. 4.1

Fh				Ae				Rc				Sl				Ca				Nt			
1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0

вищення температури на 3 °C до категорії катастрофічного ризику, тобто зникаючих, потрапляють листяні ліси (*Salicion albae*, *Aceri platani-Fraxinetum*, *Stellario-Fagetum*, *Carpinetum*, *Aceri-Tilion*, *Corno-Quercetum petraeae*, *Aceri tatarici-Quercion*), лучні степи (*Salvio pratensis-Poaetum*), зокрема, центральноєвропейського типу (comm. *Sesleria heufleriana*, *Melico transsilvanicae-Lembotropietum*, *Botriochloetum ischaemi*), наскельні угруповання (*Polypodium vulgaris*, *Hyperico perforati-Scleranthion perennis*, *Bromo pannonici-Festucion csikhegyensis*) та високогірні болотні (*Oxycocco-Empetrium hermaphroditum*), кількість яких досягає 12 %.

Лімітаційне значення кріорежиму ще нижче, хоча кліматологи вказують на зміну середньорічних температур унаслідок підвищення середньозимових (Клімат України, 2003). Найбільша реакція на зміну кріорежиму, вже за підвищення середньорічної температури на 2 °C, прогнозується для хвойних лісів екстремальних аридних умов причорноморського узбережжя (*Pinus stankewiczii*), крейдяних відслонень Середньоруської височини (*Pinus sylvestris* var. *cretacea*), а також ялинових лісів Полісся (*Picea abies*), що знаходяться на південній межі поширення. За нашими прогнозами, подібну реакцію на зміну кріорежиму слід очікувати від листяних неморальних (*Tilio-Acerion*, *Cariceto remotae-Fraxinetum*) та геміксерофільних пухнастодубових лісів (*Quercetea pubescentis*), ковилових степів (*Stipa capillata*, *S. pulcherrima*, *S. pennata*, *S. zaleskyi*), петрофітних томілярних угруповань Середньоруської височини (*Helianthemo-Thymetea*), рослинності узлісь (*Trifolio-Geranietea*), прибережних високотравних ценозів (*Phragmition*, *Bidentetea*). Менш чутливі листяні неморальні ліси Правобережної України (*Carpinion*), геміксерофільні діброви (*Quercus petraea*), прибережні чагарники (*Salicion cinerea*), піщані степи (*Koelerio-Corynephorotea*). Підвищення температури на 3 °C може спричинити реакцію різних типів чагарникових угруповань, петрофітних степів (*Stipo pulcherrimae-Festucion pallentis*, *Androsaco tauricae-Caricion humilis*). Проте їх реакція залежить від тенденцій зміни кріорежиму, який на сьогодні демонструє суттєве підвищення.

Між показниками терморежиму і вологістю ґрунту встановлено оберненолінійну залежність. Унаслідок підвищення температур виникає дефіцит води, якої не вистачає передусім деревам, оскільки їх корені проникають доволі глибоко і висушують ґрунт. За результатами обчислень встановлено, що за підвищення температури на 2 °C майже третина досліджених синтак-

сонів потрапляє до зони допустимого ризику. Понад половина з них реагує на такі зміни за підвищення на 2,5 °С, понад 66 % — на 3,0 °С, коли умови зволоження стають несприятливими, а 10 % синтаксонів можуть зникнути з місць їх нинішнього існування повністю. Показники вологості впливають на зміну аерації ґрунтів, лімітаційне значення якої фіксується лише для ковилових степів.

Серед едафічних чинників найвищий градієнт змін виявлено для кислотності ґрунту. Хоча цей показник має високу буферність, проте зміна гідротермічного режиму спричинює розкладання органічних речовин, формування специфічного комплексу мікроорганізмів, які впливають на ґрунтоутворювальні процеси. Згідно з розрахунками, за підвищення температури на 1,0 °С можливі зміни для 25 % синтаксонів, на 2,0 °С — понад 2/3, 3,0 °С — зазнають змін близько 90 % синтаксонів. Підвищення температури на 2,5 °С загрожує 25 % синтаксонів, на 3,0 °С — 45 % синтаксонів перебувають у зоні катастрофічного ризику, тобто можуть зникнути (див. табл. 4.1). На зміну кислотності ґрунтів реагують всі ліси, але найуразливіші кримські хвойні, вони можуть навіть зникнути. Інші хвойні ліси і степи, тобто зональні типи рослинності, а також наскельні, лучні, болотні та водні, чагарникові ценози — менше. Найменш уразливі піщані приморські та солончакові біотопи, які характеризуються високим водневим показником ($\text{pH} > 8$), тому для них цей чинник не має лімітаційного значення.

Хімічні властивості ґрунту значною мірою визначає вміст у ньому солей. Градієнт змін сольового режиму загалом значно нижчий за кислотність. За підвищення температури на 2,0 °С змін можуть зазнати 20 % проаналізованих синтаксонів, на 2,5 °С — 37 %, на 3,0 °С — понад половина. Особливо чутливі до таких змін листяні ліси, а для кримських геміксерофільних лісів з *Quercus pubescens* існує загроза втрати місць існування. Натомість хвойні ліси менше реагують на такі зміни. Встановлено зміни типових ковилових степів з домінуванням *Stipa capillata*, *S. zaleskyi*, *S. pulcherrima*, угруповань лесових відслонень (*Artemisia-Elytrigion intermediae*), псамофітних луків (*Galietales veri*). Останні теоретично могли б зникнути, однак сухість умов за нестачі води лімітує підвищення сольового режиму. Наскельні угруповання ліпше пристосовані до засолення і лише за підвищення температури на 3 °С зазнають змін. Досить стійкими є лучні ценози, однак для угруповань, сформованих в умовах підвищеної кислотності (*Molinion*, *Deschampsion*), вже за підвищення температури на 2 °С існує ризик змін. Узлісні угруповання (*Trifolio-Geranietea*) чутливіші і потрапляють у зону катастрофічного ризику. Натомість болотні, водноболотні, приморські та водні біотопи практично не реагують (за винятком ефемерних угруповань *Eleocharietum*, *Cyperetum micheliani*), як і чагарникові ценози. Зміни в останніх можливі лише за підвищення температури на 3 °С.

Важливе значення в хімічних процесах ґрунтоутворення відіграють карбонати (Ca_2CO_3 , Mg_2CO_3). На карбонатних, а також гіпсових відслоненнях розвиваються специфічна рослинність (так звані петрофітні степи, томіляри та хазмофітні ценози), а кальцефільна флора має високий ступінь ендемізму. Роль карбонатів у ґрунтоутворенні виявляється у чорноземах, наявності в гумусовому шарі так званої білоглазки, а також у формуванні специфічних дерново-карбонатних ґрунтів (рендзин) та літосолей. Згідно з проведеними обчисленнями, зміна вмісту карбонатів у разі зміни клімату має лімітаційне

значення для рослинного покриву за дефіциту цих солей. За підвищення температури на 2,0 °C зміна умов існування можлива для 32 % проаналізованих синтаксонів, на 2,5 °C — 57 %, на 3,0 °C — 73 %. До останніх належать заплавні вільхово-ясеневі (*Alnion incanae*), букові (*Fagion sylvaticae*), дубово-грабові (*Carpinion*) та липово-дубові ліси (*Acero campestris-Quercion roboris*), а також трав'яні угруповання заплав. За підвищення температури на 2,5 °C вони потрапляють до зони катастрофічного ризику, що вказує на їх можливе зникнення з цих місцезростань. Прогнозовано відповідну реакцію зональних степових, а також наскельних угруповань та відслонень. Однак слід зазначити, що угруповання, безпосередньо приурочені до карбонатних і силікатних субстратів, доволі добре пристосовані до вмісту карбонатів, реальних загроз зміни для них немає.

Водно-болотні трав'яні угруповання в умовах зміни вмісту карбонатів виявляють тенденції до зникнення, а деякі високоосокові (*Magnocaricetalia*) та *Bidentetia* вже за підвищення температури на 2,5 °C можуть бути втрачені в існуючих місцезростаннях. Певні зміни можливі для приморських засоленних біотопів, хоча цей процес лімітує підвищення засолення NaCl, і ці типи біотопів можуть навіть збільшувати свої площі.

Отже, підвищення середньорічної температури має як прямий, так і опосередкований вплив на різні типи екофакторів. Це, у свою чергу, спричиняє зміни їхніх показників і впливає на структуру та розвиток рослинних угруповань.

Дослідженнями кумулятивного ефекту різних чинників встановлено, що найближчі до фонових (референтних) значення мають екосистеми з угрупованнями трав'яних ценозів *Arrhenatheretalia* в лісовій і лісостеповій зонах та *Festuco-Brometia* в лісостеповій і степовій. Інші типи екосистем відрізняються від фонових: найхолоднішими на рівнині є оліготрофні болота (*Oxycocco-Sphagnetia*, *Scheuchzeria palustris-Caricetia fuscae*) та бореальні заболочені ліси (*Vaccinio uliginosi-Pinion sylvestris*) ($T_m = 6,1-6,2$), найтеплішими — екосистеми ПБК (*Jasmino-Juniperion excelsae* з домінуванням *Arbutus andrachne*) ($T_m = 11,2$). Різниця за терморежимом у них становить близько 5 балів, що дорівнює середньорічній температурі 7,5 °C, або ФАР 1570 МДж/м². Чим ближчі показники до фонових, тим стійкіші ці угруповання до змін відповідних екофакторів, але такі зміни визначає не лише положення, а й широта екологічної амплітуди. Ефект кумулятивної реакції рослинних угруповань на зміни температурного режиму відображено циклограмами, що дало можливість встановити межі, за якими показники відповідних чинників виходять за допустиму амплітуду їх існування (рис. 4.12, див. вклейку).

Серед лісів найчутливішими і найуразливішими є листяні, які формуються в умовах достатнього зволоження (*Salicetia albae*, *Alnion incanae*, *Carpinion*, *Acero campestris-Quercion roboris*), а також кримські геміксерофільні ліси дуба пухнастого та скельного (*Quercetia pubescentis*). Хвойні ліси хоч і стійкіші до зміни клімату, але найчутливішими серед них є кримські, які ростуть на північній межі свого ареалу. Крім власне кліматичних умов велике значення має зміна хімічних властивостей ґрунту, зокрема водневого показника (рН) і сольового режиму. Чагарники, як і ліси, реагують на зміну різних чинників, здебільшого терморежиму та кислотності ґрунтів і меншою мірою — вологості. На відміну від лісів омброрежим для чагарників лімітаційного значення

практично не має. Вони добре пристосовані до зміни гідротермічного режиму, що визначає характер їх експансії, особливо в степах.

Зональні угруповання степів дуже чутливі до кумулятивного впливу різних чинників, але при цьому зміна омброрежиму та вологості для них менш значуща, ніж для лісів.

Луки, як і степи, виявляють залежність від зміни термо- та кислотного режиму, проте, на відміну від останніх показників, роль зволоження за достатнього його забезпечення не має лімітаційного значення. Подібна ситуація характерна для боліт та прибережно-водної рослинності. Найстійкіші до прямого й опосередкованого впливу приморські піщані та засолені біотопи, що формуються в екстремальних умовах, оскільки зміна субстратів у них не залежить від клімату. Їх реакцію спостерігаємо за підвищення температури на 2,0 °C. У флористичному складі переважають стрес-толеранти, вони мають тривалішу затримку реакції, а більшість із них здатна витримувати підвищення температури на 3,0 °C. Винятком є ендемічні угруповання на солонцюватих ґрунтах *Poa angustifoliae-Ferulion orientale*, які за тривалого підвищення температури на 2,5 °C можуть бути втрачені. Водна рослинність реагує аналогічно: за підвищення температури на 2,0 °C багато угруповань потрапляє до зони допустимого ризику. Однак водні ценози менш уразливі й до вищих температур. Якщо при цьому не змінюються умови евтрофікації, за яких кисень стає недоступний, то загроза втрати для таких угруповань відсутня. У перезволожених ценозах (*Lemnetea*, *Potamogetonetea*, *Phragmito-Magnocaricetea*) показники атмосферної вологості, омброрежиму та континентальності не мають лімітаційного значення, на відміну від кислотності та вмісту солей у ґрунті.

Реакція високогірних карпатських угруповань альпійського і субальпійського поясів залежить передусім від зміни едафічних чинників. Найчутливіші до підвищення температури угруповання вологих умов (*Caricion davallianae*, *Adenostylion*, *Oxycocco-Empetrion hermaphroditi*), найстійкіші — біотопи петрофітного типу (*Arabidion caerulei*, *Loiseleurio-Vaccinietea*, *Androsacion alpinae*).

Для наскельних угруповань прямий вплив зміни клімату має бути меншим, ніж опосередкований (зміна кислотності, сольового режиму). Флористичний склад здебільшого формують стрес-толеранти, що вказує на обмеження сукцесійних процесів. Їх розвиток визначається філценогенетичними змінами (*Persystebus stabile ecosystems* — PSE), які відбуваються дуже повільно. Ці угруповання формуються на специфічних субстратах зі стабільним забезпеченням хімічними сполуками, а відповідні біотопи мають високий ступінь адаптивності та стійкості, тому саме прямий (надмірне підвищення температури і нагрівання влітку), а не опосередкований вплив може бути для них визначальним.

Проаналізувавши характер зміни екофакторів у висотно-зональному аспекті, зазначимо, що у високогірному альпійському поясі підвищення температури найбільше впливає на терморежим і вологість ґрунту. В субальпійському поясі, як і в бореальних лісах на рівнині, зростає значення омброрежиму, тобто вологості повітря, у букових лісах і на луках — континентальності та сольового режиму. У степовій зоні роль омброрежиму та континентальності знижується, натомість підвищується значущість хімічних властивостей ґрунту (кислотності, сольового режиму та вмісту карбонатів). У ксерофітних умовах субсе-

4.4. Вплив змін клімату на оселища видів та сценарії можливих змін

редземноморського клімату Криму можуть змінюватися показники більшості чинників. *Тобто роль хімічних властивостей ґрунту та їх лімітаційне значення зростають у південному напрямку, зі збільшенням сухості та наближенням клімату до субтропічного.* На основі проведеного аналізу в межах України виділено чотири біокліматичні регіони: субгумідний лісової та лісостепової зон, субаридний степової зони, гірський гумідний карпатський та гірськосубсередземноморський кримський. Відповідно, під час розроблення сценаріїв змін як клімату, так і рослинного світу слід враховувати специфіку цих біокліматичних регіонів.

Реакція угруповань може змінюватися залежно від конкретних еколого-фітоценотичних умов відповідного ландшафту та регіону. Кожен тип ландшафту чи еколого-геоботанічний регіон має відповідний набір біотопів і специфіку їх поєднання, тому в одних випадках кліматогенні зміни можуть спричинити скорочення площ біотопу, в інших — їх зміщення відносно елементів ландшафту або регіональне зміщення, яке відбувається здебільшого в північному напрямку. При цьому суттєвого значення набуває оцінювання впливу непередбачуваних чинників: каскадних подій четвертої хвилі, які неможливо спрогнозувати на сучасному етапі.

4.4. ВПЛИВ ЗМІН КЛІМАТУ НА ОСЕЛИЩА ВИДІВ ТА СЦЕНАРІЇ МОЖЛИВИХ ЗМІН

Рідкісні види, що характеризуються локальним поширенням через потребу в специфічних умовах існування або перебувають на межі ареалу, є чутливими індикаторами умов зростання. Разом з тим оцінювання цих умов важливе для розроблення заходів зі збереження найуразливіших елементів біоти. Для аналізу оселищ (умов існування) ми відібрали 170 видів, занесених до Червоної книги України (2009), для яких існує певна геоботанічна інформація (табл. 4.2).

За методикою, наведеною у підрозд. 3.2, обчислено середні значення, достовірні відхилення показників, які визначають мінімальні та максимальні межі відповідних чинників, а також їх імовірні значення (%) за підвищення температур на 1,0; 2,0; 2,5; 3,0 °C. За результатами порівняння цих даних встановлено межі ризиків змін (зони допустимого ризику) та можливої втрати (зони катастрофічного ризику) оселищ видів (табл. 4.2).

Отже, показники зростають з підвищенням температури від 1 до 3 °C, але для різних чинників коливаються у різних межах (див. табл. 4.2).

Однак їх порівняльний аналіз засвідчує, що критичні межі втрат оселищ (зона катастрофічного ризику) нижчі, ніж їх змін (зона допустимого ризику). Максимальні показники допустимих ризиків щодо змін оселищ відносно едафічних чинників вищі (R_c — 85,9 %; Ca — 69,8; Hd — 68,2 %), ніж кліматичних (Tm — 83,1; Cr — 58,5; Om — 56,5 %).

Відповідно до аналізу видів за ступенем допустимих змін і ризиків втрати оселищ (табл. 4.3) причиною таких змін для більшості є можлива зміна кислотності ґрунтів (213 видів, або 85,9 %), вологості (169 видів, або 68,23 %) і лише другу та четверту позиції займають зміни терморежиму (206 видів, або 83,1 %) та омброрежиму (140 видів, або 56,5 %) відповідно. Інакше кажучи, більше лімітаційне значення для умов зростання має опосередкований вплив зміни клімату.

Таблиця 4.2. Межі ризиків змін (зони допустимого ризику) та можливої втрати (зони катастрофічного ризику) оселищ видів

Чинник	Ризик	Підвищення середньорічної температури, °C			
		1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Tm</i>	Допустимий	0,9—1,0	1,9—4,0	4,0—5,0	5,0—6,0
	Катастрофічний	0,3—0,9	0,9—1,8	1,8—2,3	2,3—2,8
<i>Om</i>	Допустимий	0,7—1,2	1,2—2,2	2,2—2,9	2,9—3,5
	Катастрофічний		0,70—1,25	1,25—1,50	1,5—1,8
<i>Cr</i>	Допустимий	0,45—0,85	0,85—2,00	2,0—2,5	2,5—3,5
	Катастрофічний		0,40—0,85	0,85—1,20	1,2—1,6
<i>Kn</i>	Допустимий			1,2—1,7	1,7—2,0
<i>Hd</i>	Катастрофічний	1,4—3,9	4,0—7,7	7,7—9,3	9,3—11,6
	Катастрофічний	0,9—1,2	1,2—2,8	2,8—3,4	3,4—4,1
<i>Fh</i>	Допустимий	0,9—1,4	1,4—2,0	2,0—2,5	2,5—3,0
<i>Nt</i>	Допустимий		1,5—3,2	3,2—3,9	3,9—4,7
	Катастрофічний		1,1—1,7	1,7—2,0	2,0—2,4
<i>Ae</i>	Допустимий		0,8—1,4	1,4—1,8	1,8—2,2
<i>Rc</i>	Допустимий	1,2—2,5	2,5—5,2	5,2—6,4	6,4—8,1
	Катастрофічний	0,40—1,25	1,25—2,40	2,4—3,1	3,1—3,7
<i>Sl</i>	Допустимий	0,9—1,5	1,5—3,0	3,0—4,0	4,00—4,75
	Катастрофічний	0,8—1,3	1,3—2,4	2,4—3,0	3,0—3,6

За показниками терморежиму, які тісно корелюють з підвищенням температури, найчутливішими є *Aconitum besserianum*, *Daphne taurica*, *Delphinium puniceum*, *Hedysarum ucrainicum*, *Prangos trifida*, *Viola jooi*. Хоча для такого висновку кількість геоботанічних описів недостатньо репрезентативна, бо їх популяції відомі з окремих локалітетів, але оселища характеризують дуже специфічні умови зростання, тобто види є вузькоспеціалізованими. Вже за підвищення температури на 1,0 °C їх оселища можуть бути втрачені. Як бачимо з переліку, це види різних регіонів України. На підвищення температури на 1,0 °C можуть відреагувати 46 видів, здебільшого степові, петрофітно-степові, петрофітні, тобто ксерофіти, меншою мірою — інших еколого-ценотичних умов. За підвищення температури на 2,0 °C рівень ризиків втрати оселищ зростає до 41 (24 %), на 2,5 °C до 64 (37,4 %).

До зони катастрофічного ризику підвищення температури на 3 °C потрапляють 80 видів, (46,8 %), а до зони допустимого — 139 видів (81,3 %). Найсуттєвіші зміни й втрата оселищ рідкісних видів відбуваються за підвищення температури на 1,5—2,5 °C (рис. 4.13, див. вклейку).

Чутливими до зміни терморежиму є види досить різних екологічних груп різних регіонів *Allium regelianum*, *A. ursinum*, *Artemisia hololeuca*, *Calophaca wolgarica*, *Carex hastata*, *Carlina onopordifolia*, *Crambe tatarica*, *Cypripedium calceolus*, *Dracoccephalum austriacum*, *D. ruyschiana*, *Epipactis palustris*, *Euphorbia volhynica*, *Erodium beketowii*, *Festuca cretacea*, *F. drymeja*, *Fritillaria ruthenica*, *Goniolimon orae-syva-chicum*, *G. graminifolium*, *Hippocrepis comosa*, *Hyssopus cretaceus*, *Iris pseudocyperus*, *Juniperus foetidissima*, *Koeleria talievii*, *Listera ovata*, *Matthiola fragrans*, *Onosma tanaitica*, *Ornithogalum boucheanum*, *O. gussonii*, *Pistacia nutica*, *Pulsatilla patens*, *P. taurica*, *Scrophularia cretacea*, *Silene cretacea*, *Stipa tirsia*, *S. ucrainaca*, *Tulipa*

4.4. Вплив змін клімату на оселища видів та сценарії можливих змін

biebersteinii, *T. ophioglossum*, *T. quercetorum*, *Verbascum laxum*, які реагують на підвищення температур на 1,0 °C, а загроза зникнення з біотопів виникає за 2,0 °C. Характерна приуроченість цих видів до певного типу оселищ вказує на їх вузьку амплітуду і обмежені можливості до пристосувань.

За підвищення температури на 2,5 °C кількість видів, що потрапляють у зону допустимого ризику, досягає 182 (73,4 %), майже половина з яких (78 видів, або 31,5 %) належить до потенційно загрозливих (зона катастрофічного ризику): *Adonis wolgensis*, *Allium lineare*, *Astragalus dasyanthus*, *A. monspessulanus*, *Botrychium lunaria*, *Caragana scythica*, *Centaurea pseudoleucolepis*, *Chamaecytisus albus*, *Crocus heuffelianus*, *Dactylorhiza sambucina*, *Delphinium cuneatum*, *Dictamnus albus*, *Elytrigia stipifolia*, *Epipactis helleborine*, *E. purpurata*, *Gladiolus imbricatus*, *Iris pineticola*, *Leucanthemella serotina*, *Limonium churukiense*, *Lunaria rediviva*, *Orchis provincialis*, *O. signifera*, *Pedicularis vulgaris*, *Pulsatilla grandis*, *P. patens*, *Saussurea porcii*, *Seseli lehmannii*, *Stipa pennata*, *Swertia perennis*, *Tamarix gracilius*, *Taxus baccata*, *Tragacantha arnacantha*.

Кількість видів, оселища яких можуть зникнути через зміни терморежиму з підвищенням температури на 3,0 °C, сягає 100 (40,3 %). Серед них *Brassica taurica*, *Comperia comperana*, *Dactylorhiza cordigera*, *D. fuchsii*, *Dianthus hypanicus*, *Diphysastrum tristachyum*, *Frankenia pulverulenta*, *Fraxinus ornus*, *Galanthus nivalis*, *Onosma polyphylla*, *Paeonia daurica*, *Saussurea porcii*, *Schivereckia podolica*, *Scrophularia donetzica*, *Stipa pulcherrima*, *Tulipa schrenkii*. Наведений вище перелік вказує на те, що це види різних екологічних умов різних регіонів України.

Багато видів хоч і реагують на зміну терморежиму, але мають тривалий лаг, і ризик втрати їх не прогнозується (див. табл. 4.3), а саме, *Achillea glaberrima*, *Adonis vernalis*, *Allium obliquum*, *Asparagus pallasii*, *Asphodeline lutea*, *Astragalus tanaiticus*, *A. odessanus*, *Betula borysthena*, *Bulbocodium versicolor*, *Carex chordorrhiza*, *C. secaline*, *Cephalanthera damasonium*, *C. longifolia*, *Coenoglossum viride*, *Cyclamen coum*, *Cymbocasma borysthena*, *Dactylorhiza maculata*, *D. incarnata*, *Daphne cneorum*, *Delphinium elatum*, *D. nacladense*, *Galanthus plicatus*, *Gymnadenia odoratissima*, *Gymnospermium odessanum*, *Hiacinthella pallasii*, *Hiemanoglossum caprinum*, *Lathyrus venetus*, *Limodorum abortivum*, *Linaria cretacea*, *Orchis punctulata*, *O. ustulata*, *Paeonia tenuifolia*, *Platanthera bifolia*, *P. chlorantha*, *Pulsatilla latifolia*, *P. nigricans*, *Ruscus hypoglossum*, *Saxifraga hirculus*, *Scrophularia verna*, *Staphyllea pinnata*, *Stipa pontica*, *S. lessingiana*, *S. lithophila*, *Thalictrum uncinatum*, *Trifolium rubens*, *Tulipa hypanica*, *T. quercetorum*, *Viola alba*.

Зазначимо, що чим чутливіші види, які вже реагують на підвищення температури на 1,0 °C, тим коротший лаг їх адаптації і швидше настає критична межа їх зникнення.

Пізньою реакцією терморежиму на підвищення температури характеризуються *Allium pervestitum*, *A. sphaeropodum*, *Anemone narcissiflora*, *Aster alpinus*, *Astragalus ponticus*, *Carex liparocarpus*, *Cerastium biebersteinii*, *Crepis jaquinii*, *Dactylorhiza romana*, *Erigeron alpinus*, *Festuca saxatilis*, *Goodyera repens*, *Isatis littoralis*, *Onobrychis pallasii*, *Ophrys taurica*, *O. oestriifera*, *Orchis picta*, *Pinguicula alpina*, *Rhododendron myrtifolium*, *Rumia crithmifolia*, *Salsola mutica*, *Saussurea discolor*, *Saxifraga luteo-viridis*, *Selaginella selaginoides*, *Stachys angustifolia*, *Trapa natans*, *Traunsteinera globosa*.

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Таблиця 4.3. Зміна показників екологічних чинників, що можуть спричинити загрозу (допустимі ризики) на 1,0; 2,0; 2,5 та 3,0 °С

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °С	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
Види																				
<i>Achillea glaberrima</i>																				
<i>Aconitum bessarianum</i>																				
<i>A. jacquinii</i>																				
<i>Adonis vernalis</i>																				
<i>A. volgensis</i>																				
<i>Allium lineare</i>																				
<i>A. obliquum</i>																				
<i>A. pervestitum</i>																				
<i>A. regelianum</i>																				
<i>A. sphaeropodum</i>																				
<i>A. ursinum</i>																				
<i>Androsace koso-poljanskiy</i>																				
<i>Anemone narcissiflora</i>																				
<i>Aquilegia nigricans</i>																				
<i>Arbutus andrachne</i>																				
<i>Artemisia hololeuca</i>																				
<i>Arum orientale</i>																				
<i>Asparagus pallasiana</i>																				
<i>Asphodeline lutea</i>																				
<i>Aster alpinus</i>																				
<i>Astracantha arnacantha</i>																				
<i>Astragalus arenarius</i>																				
<i>A. dasyanthus</i>																				
<i>A. monspessulanus</i>																				
<i>A. odessanus</i>																				
<i>A. ponticus</i>																				
<i>A. reduncus</i>																				
<i>A. tanaiticus</i>																				
<i>A. testiculatus</i>																				
<i>A. littoralis</i>																				
<i>Betula borysthenica</i>																				
<i>B. humilis</i>																				
<i>Botrychium lunaria</i>																				
<i>Brassica taurica</i>																				
<i>Bulbocodium versicolor</i>																				

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Bupleurum tenuissimum</i>																				
<i>Caloplaca wolgarica</i>																				
<i>Caragana scythica</i>																				
<i>Carex chordorrhiza</i>																				
<i>C. davalliana</i>																				
<i>C. fuliginosa</i>																				
<i>C. heleonastes</i>																				
<i>C. hosteana</i>																				
<i>C. liparicarpos</i>																				
<i>C. pauciflora</i>																				
<i>C. pedicularis</i>																				
<i>C. secalina</i>																				
<i>C. umbrosa</i>																				
<i>Carlina onopordifolia</i>																				
<i>Centaurea pseudoleucolepis</i>																				
<i>Cephalanthera damasonium</i>																				
<i>C. longifolia</i>																				
<i>Cerastium biebersteinii</i>																				
<i>Chamaecytisus albus</i>																				
<i>Coeloglossum viride</i>																				
<i>Colchicum autumnale</i>																				
<i>Comperia comperana</i>																				
<i>Crambe tataria</i>																				
<i>Crepis jacquinii</i>																				
<i>Crocus heufflerianus</i>																				
<i>Cyclamen coum</i>																				
<i>Cymbochasma borysthena</i>																				
<i>Cypripedium calceolus</i>																				
<i>Diphysastrum tristachyum</i>																				
<i>D. zeilerii</i>																				
<i>Dactylorhiza cordigera</i>																				
<i>D. fuchsii</i>																				
<i>D. incarnata</i>																				
<i>D. maculata</i>																				
<i>D. majalis</i>																				
<i>D. romana</i>																				
<i>D. sambucina</i>																				

Продовження табл. 4.3

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °С	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Daphne cneorum</i>																				
<i>D. taurica</i>																				
<i>Delphinium elatum</i>																				
<i>D. nacladense</i>																				
<i>D. puniceum</i>																				
<i>D. sergii</i>																				
<i>Dianthus hypanicus</i>																				
<i>D. speciosum</i>																				
<i>Dictamnus albus</i>																				
<i>Diphysastrum alpinum</i>																				
<i>Diploaxis cretacea</i>																				
<i>Dracocephalum austriacum</i>																				
<i>D. ruyschianum</i>																				
<i>Drosera anglica</i>																				
<i>D. intermedia</i>																				
<i>Elizante zawadskyi</i>																				
<i>Elytrigia stipifolia</i>																				
<i>Epipactis atrorubens</i>																				
<i>E. helleborine</i>																				
<i>E. palustris</i>																				
<i>E. purpurata</i>																				
<i>Erigeron alpinus</i>																				
<i>Erodium beketowii</i>																				
<i>Euphorbia volhynica</i>																				
<i>Festuca cretacea</i>																				
<i>F. drymeia</i>																				
<i>F. saxatilis</i>																				
<i>Frankenia purvirulenta</i>																				
<i>Fraxinus ornus</i>																				
<i>Fritillaria ruthenica</i>																				
<i>Galanthus nivalis</i>																				
<i>G. plicatus</i>																				
<i>Genista scythica</i>																				
<i>Gentiana acaulis</i>																				
<i>G. lanciniata</i>																				
<i>G. lutea</i>																				
<i>G. punctata</i>																				

Продовження табл. 4.3

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>G. verna</i>																				
<i>Gladiolus imbricatus</i>																				
<i>G. tenuis</i>																				
<i>Goniolimon graminifolium</i>																				
<i>G. orae-syvaschicae</i>																				
<i>Goodyera repens</i>																				
<i>Gymnadenia conopsea</i>																				
<i>G. odoratissima</i>																				
<i>Gymnospermum odessanum</i>																				
<i>Gypsophila globosa</i>																				
<i>G. thyraica</i>																				
<i>Hedysarum ucrainicum</i>																				
<i>Helianthemum canum</i>																				
<i>Hiacinthella pallasiana</i>																				
<i>Himantoglossum caprinum</i>																				
<i>Hippocrepis comosa</i>																				
<i>Hupersia selago</i>																				
<i>Hyssopus cretaceus</i>																				
<i>Iris pineticola</i>																				
<i>I. pseudocyperus</i>																				
<i>I. sibirica</i>																				
<i>Isatis littoralis</i>																				
<i>Jovibarba preslii</i>																				
<i>Juniperus excelsa</i>																				
<i>Juniperus foetidissima</i>																				
<i>Koeleria talievii</i>																				
<i>Larix polonica</i>																				
<i>Lathyrus laevigatus</i>																				
<i>L. venetus</i>																				
<i>Leontopodium alpinum</i>																				
<i>Lepidium syvaschicum</i>																				
<i>Leucanthemella serotina</i>																				
<i>Ligularia sibirica</i>																				
<i>Lilium martagon</i>																				
<i>Limodorum abortivum</i>																				
<i>Limonium churukiense</i>																				
<i>Linaria cretacea</i>																				

Продовження табл. 4.3

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Listera cordata</i>																				
<i>L. ovata</i>																				
<i>Lunaria rediviva</i>																				
<i>Lycopodiella inundata</i>																				
<i>Lycopodium annotinum</i>																				
<i>Matthiola fragrans</i>																				
<i>Medicago saxatilis</i>																				
<i>Neotinea ustulata</i>																				
<i>Neottia nidus-avis</i>																				
<i>Nigritella carpatica</i>																				
<i>Onobrychis pallasii</i>																				
<i>Onosma polyphylla</i>																				
<i>O. tanaitica</i>																				
<i>Ophrys oestrifera</i>																				
<i>O. taurica</i>																				
<i>Orchis coriophora</i>																				
<i>O. fragrans</i>																				
<i>O. mascula</i>																				
<i>O. palustris</i>																				
<i>O. picta</i>																				
<i>O. provincialis</i>																				
<i>O. punctata</i>																				
<i>O. purpurea</i>																				
<i>O. signifera</i>																				
<i>Ornithogalum bouschii</i>																				
<i>O. gussonii</i>																				
<i>Oxycoccus microcarpa</i>																				
<i>Paeonia daurica</i>																				
<i>P. tenuifolia</i>																				
<i>Pedicularis exaltata</i>																				
<i>P. vulgaris</i>																				
<i>Phyteuma orbiculare</i>																				
<i>Pinguicula vulgaris</i>																				
<i>P. alpina</i>																				
<i>Pinus brutia</i>																				
<i>P. cembra</i>																				
<i>Pistacia mutica</i>																				

Продовження табл. 4.3

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Platanthera bifolia</i>																				
<i>P. chlorantha</i>																				
<i>Poa rehmannii</i>																				
<i>Prangos trifida</i>																				
<i>Primula minima</i>																				
<i>Pseudorchis albida</i>																				
<i>Pulsatilla grandis</i>																				
<i>P. latifolia</i>																				
<i>P. nigricans</i>																				
<i>P. patens</i>																				
<i>P. taurica</i>																				
<i>Rhododendron myrtillus</i>																				
<i>Rhodiola rosea</i>																				
<i>Rumia crithmifolia</i>																				
<i>Ruscus hypoglossum</i>																				
<i>Salix herbacea</i>																				
<i>S. lapponum</i>																				
<i>S. myrtilloides</i>																				
<i>Salsola mutica</i>																				
<i>Salvia scabiosifolia</i>																				
<i>Salvinia natans</i>																				
<i>Saussurea discolor</i>																				
<i>S. porcii</i>																				
<i>Saxifraga hirculus</i>																				
<i>S. luteoviridis</i>																				
<i>Scheuchzeria palustris</i>																				
<i>Schivereckia podolica</i>																				
<i>Schoenus ferrugineus</i>																				
<i>Scopolia carniolica</i>																				
<i>Scrophularia donetzica</i>																				
<i>S. vernalis</i>																				
<i>S. cretacea</i>																				
<i>Selaginella selaginoides</i>																				
<i>Senecio besserianus</i>																				
<i>Seseli lehmanii</i>																				
<i>Silene cretacea</i>																				
<i>Sorbus torminalis</i>																				

Продовження табл. 4.3

[illegible]

Р О З Д І Л 4. Кліматогенні зміни рослинного світу України

Екологічні чинники	<i>Tm</i>				<i>Om</i>				<i>Cr</i>				<i>Hd</i>				<i>Rc</i>			
Підвищення температури, °C	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0	1,0	2,0	2,5	3,0
<i>Stachys angustifolia</i>																				
<i>Staphyllea pinnata</i>																				
<i>Stipa lessingiana</i>																				
<i>S. braunerii</i>																				
<i>S. lithophila</i>																				
<i>S. pennata</i>																				
<i>S. pontica</i>																				
<i>S. pulcherrima</i>																				
<i>S. tirsia</i>																				
<i>S. ucrainica</i>																				
<i>Swertia perennis</i>																				
<i>Tamarix gracilis</i>																				
<i>Taxus baccata</i>																				
<i>Thalictrum foetidum</i>																				
<i>Th. uncinatum</i>																				
<i>Trapa natans</i>																				
<i>Trautvetteria globosa</i>																				
<i>Trifolium rubens</i>																				
<i>Trinia biebersteinii</i>																				
<i>Tulipa graniticola</i>																				
<i>T. hypanica</i>																				
<i>T. ophiophylla</i>																				
<i>T. quercetorum</i>																				
<i>T. schrenkii</i>																				
<i>Verbascum laxum</i>																				
<i>Viola alba</i>																				
<i>V. jooi</i>																				

Примітка. Штриховкою позначено позиції, коли вплив чинників блокується; сірим кольором —

Нарешті, існує відносно незначна група видів, для яких не зафіксовано реакцій щодо суттєвого порушення стійкості та зникнення оселищ. Це переважно види карпатського високогір'я (*Aconitum jacquini*, *Anemone narcissiflora*, *Botrychium lunaria*, *Diphysastrum zeilleri*, *D. alpinum*, *Gentiana acaulis*, *G. laciniata*, *G. lutea*, *G. punctata*, *G. vernalis*, *Hypersia selago*, *Jovibarba preissiana*, *Leontopodium alpinum*, *Lycopodiella inundata*, *Phyteuma orbiculare*, *Pinguicula alpina*, *Rhodiola rosea*, *Saussurea discolor*, *Salix herbacea*, *Selaginella selaginoides*) і боліт (*Betula humilis*, *Carex pauciflora*, *Dactylorhiza majalis*, *Drosera anglica*, *D. intermedia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Salix myrtilloides*, *Scheuchzeria palustris*) та інших екотопів (*Arum orientale*,

Закінчення табл. 4.3

[illegible]

допустимі ризики; темно-сірим — катастрофічні.

Astragalus testiculatus, *Delphinium sergii*, *Diplotaxis cretacea*, *Genista albida*, *Larix polonica*, *Lepidium syvaschicum*, *Lilium martagon*, *Orchis fragrans* тощо). З аналізу наведеного списку видів виходить, що чим ксерофітніші, термічніші умови існування, тим чутливіші види до зміни терморегіму. Проте існує багато винятків, які не відповідають цьому твердженню. Хоча високогірні та болотні види видаються стійкішими до зміни терморегіму і для них теоретично існує певний лаг, але насправді, з огляду на низьку висоту Українських Карпат та південну межу поширення мезо- й оліготрофних боліт в Україні, навіть такі зміни можуть призвести до втрат, тому що оселища з межами теоретично до-

вірчих інтервалів в Україні будуть відсутні. Отже, у цих видів немає «плацдарму» для відступу.

За наведеним прикладом проаналізовано поведінку видів відносно зміни показників інших чинників (див. табл. 4.3). Нижче розглянуто основні аспекти.

За даними кліматологів, середньорічні температури підвищуються внаслідок зростання зимових температур, однак кріорежим значно менше впливає на оселища видів. Пояснюється це припиненням вегетації у зимовий період, тому кріорежим має досить опосередкований вплив. Однак є види, які реагують на зміни кріорежиму. За підвищення температури на 1,0 °C очікується реакція 1,21 % видів. З підвищенням середньорічних температур цей градієнт швидко зростає (на 2,0 °C — 23 %; 2,5 °C — 45,6 %; 3,0 °C — 58,4 %), хоча адаптивний лаг у них значно триваліший, ніж за зміни терморежиму. До видів, яким загрожує зникнення оселищ через порушення кріорежиму за підвищення температури на 2,0 °C, належать *Euphorbia volhynica*, *Festuca drymeia*, *Juniperus foetidissima*. При цьому реакція на зміну кріорежиму на підвищення зимових температур прогнозується для 55 видів, але лаг тривалості у них значно довший, ніж за зміни терморежиму. За підвищення температури на 2,5 °C можлива втрата оселищ *Dactylorhiza sambucina*, *Delphinium nacladense*, *Dianthus speciosus*, *Dracocephalum ruyschianum*, *Hippocrepis comosa*, *Iris pineticola*; на 3,0 °C — *Dactylorhiza cordigera*, *Dracocephalum austriacum*, *Gentiana verna*, *Verbascum laxiflorum*, *Silene cretacea*, кримських *Pinus brutia*, *Prangos trifida*, *Pulsatilla taurica*.

Омброрежим, що відображає комплексний вплив температури, опадів і випаровуваності, хоча й має менше лімітаційне значення для зміни оселищ, ніж терморежим, залежність між якими оберненолінійна, однак йдеться про ситуацію зі стабільною середньорічною кількістю опадів і не розглядаються ситуації їх збільшення чи зменшення, оскільки за прогнозами кліматологів (Кравковська та ін., 2016) ці зміни в майбутньому матимуть коливальний характер. Такий вплив міг би позначитися передусім на однорічниках, але у наведеному списку такі ценофіли відсутні. Найчутливішими до зміни омброрежиму виявилися степові види — *Caloplaca wolgarica*, *Centaurea pseudoleucolepis*, а також інших еколого-ценотичних груп: *Diphasiastrum tristachyum*, *Festuca drymeja*, *Ophrys taurica*, *Swertia perennis*. За підвищення температури на 2,0 °C існує загроза існуванню оселищ *Centaurea pseudoleucolepis*, а отже, і вузькоендемичних видів *Diphasiastrum tristachyum*, *Ophrys taurica*, *Swertia perennis*; 2,5 °C — *Dactylorhiza fuchsia*, *Dracocephalum ruyschianum*, *Euphorbia volhynica*, *Goniolimon graminifolium*, *Onosma polyphylla*, *Pulsatilla nigricans*, *Tulipa biebersteinii*, *Viola jooi*; 3,0 °C — *Aconitum bessarabicum*, *Astragalus arenaria*, *Carlina onopordifolia*, *Caloplaca wolgarica*, *Crocus heufflerianus*, *Dactylorhiza cordigera*, *D. sambucina*, *Delphinium nacladense*, *D. puniceum*, *Diphasiastrum zeileri*, *Dictamnus albus*, *Goniolimon oreo-syvaschicum*, *Iris pineticola*, *Ligularia sibirica*, *Prangos trifida*, *Sassurea porcii*, *Tragacantha arnicantha*, тобто регіональні чи ценотичні особливості тут не проглядаються. Градієнт зміни показників, приблизно такий, як і для кріорежиму (від 1,2 до 58,5 %) з дещо вищим відсотком тих, яким загрожує зникнення оселищ (від 1,6 до 11,7 %). Як видно з переліку, регіональної чи ценотичної специфіки не спостерігається. Суттєве значення має лише зміна показників відносно нижніх лімітаційних меж.

4.4. Вплив змін клімату на оселища видів та сценарії можливих змін

Зміна показників континентальності слабо корелює із підвищенням середньорічних температур, а за проведеними обчисленнями показники навіть для рідкісних видів не перетинають відповідних лімітаційних меж. Через територію України проходить межа континентального й океанічного клімату, тому прогнози змін мають враховувати і цей аспект.

Вологість ґрунту забезпечується за рахунок як підземного живлення, так і атмосферних опадів. Клімат, зокрема підвищення температури, суттєво впливає на ґрунти автогенного типу, що живляться атмосферними опадами, тому прогнозування стосується лише видів, для яких живлення атмосферними опадами є важливим. Реакцію на зниження вологості за підвищення температури на 2,0 °C загалом встановлено для 44 % видів, а для деяких (12,9 %) навіть на 1,0 °C. Далі крива хоч і піднімається досить високо, але дещо вирівнюється (відповідно 56,9 та 68,2 %). До видів, які реагують вже на підвищення температури на 1,0 °C, належать *Aconitum besseranum*, *Allium ursinum*, *Astragalus arenarius*, *Carex fuliginosa*, *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza cordigera*, *D. sambucina*, *Delphinium nacladense*, *D. puniceum*, *Dianthus speciosus*, *Diphasiastrum zeilerii*, *D. tristachium*, *Erigeron alpinus*, *Festuca drymeja*, *Gentiana acaulis*, *G. laciniata*, *G. lutea*, *Larix polonica*, *Listera ovata*, *Lunaria rediviva*, *Nigritella carpatica*, *Ophrys taurica*, *Orchis provincialis*, *Pinus cembra*, *Pseudorchis albida*, *Rhododendron myrtifolius*, *Ruscus hypoglossum*, *Selaginella selaginoides*, *Swertia perennis*, *Viola jooi*.

На відміну від прямого впливу клімату, до якого чутливі степові та петрофітні ксерофітні види, адаптовані до дефіциту вологи, на зміну вологості найбільше реагують мезофітні високогірні та лісові види. Найчутливішими виявилися *Dactylorhiza cordigera* та *D. sambucina*, яким загрожує зникнення оселища вже за тривалого підвищення температури на 1,0 °C.

За підвищення на 2,0 °C у зону ризику зникнення потрапляють *Aconitum besseranum*, *Astragalus arenarius*, *Diphasiastrum zeilerii*, *D. tristachium*, *Erigeron alpinus*, *Festuca drymeja*, *Lunaria rediviva*, *Ophrys taurica*, *Pinus cembra*, *Rhododendron myrtifolius*; на 2,5 °C — *Allium ursinum*, *Cypripedium calceolus*, *Gentiana lutea*, *Larix polonica*, *Listera cordata*, *Viola jooi*. За підвищення на 3,0 °C кількість таких видів збільшується: *Delphinium nacladense*, *D. puniceum*, *Dianthus speciosus*, *Diphasiastrum alpinum*, *Epipactis purpurata*, *Gentiana laciniata*, *Listera ovata*, *Orchis provincialis*, *Ornithogalum buscheanum*, *Poa rehmanii*, *Selaginella selaginoides*, *Swertia perennis*.

Як видно з переліку, збільшуються не лише кількісні показники, а й різноманітність типів оселищ та еколого-ценотичних груп видів. При цьому у переліку відсутні гідрофільні види, що мають додаткове живлення за рахунок підземних вод. Особливістю є те, що затримка адаптації відносно зміни вологості ґрунту досить тривала.

На відміну від загальної вологості ґрунту, особливо у заплавах біотопах, велике значення у поширенні видів має сезонна змінність зволоження (*Fh*). Оскільки серед рідкісних видів відсоток таких незначний, то лімітаційне значення цього чинника не виявлено. Ознаки реакції на сезонні зміни зволоження мають *Dactylorhiza sambucina*, *Euphorbia volhynica*, *Ophrys taurica*, *Viola jooi*. Іншою причиною є дуже слабкий ступінь кореляції власне чинника із кліматичними показниками.

Забезпечення азотними сполуками відіграє важливу роль у живленні рослин. Доступність і кількість цих сполук тісно корелює із вологістю ґрунтів і меншою мірою опосередковано залежить від змін клімату. За розрахунками такі види, як *Diphasiastrum tristachium*, *Festuca drymeja*, *Gladiolus imbricatus*, *Juniperus foetidissima*, *Viola jooi*, виявилися більше або менше чутливими, зокрема зафіксовано загрози можливої втрати їхніх оселищ за підвищення температури на 2,5—3,0 °C. Градієнт загрожених видів зростає від 0,6 до 36,8 %, а показник таких, що можуть зникнути, лише 3,5 %.

За синфітоіндикаційною оцінкою встановлено, що найважливіше, лімітаційне значення має кислотність ґрунту (R_c). Показник залежить від багатьох умов (хімічного складу ґрунтоутворювальних порід, водного режиму, розкладання та хімізму підстилки, специфіки мікро- та мікофлори, виділення хімічних речовин підземними органами, тобто алелопатичними властивостями), що впливають на регуляторні процеси живлення рослин і характер поєднання їх у ценозах. Кількість чутливих видів, які реагують на зміну кислотного режиму за тривалого підвищення температури на 1,0 °C, становить 70 (33,1 %). До видів, яким загрожує втрата оселищ, належать *Aconitum besserianum*, *Crambe tatarica*, *Delphinium puniceum*, *Euphorbia volhynica*, *Fraxinus ornus*, *Hiemantoglossum caprinum*, *Hippocrepis comosa*, *Linaria cretacea*, *Orchis provincialis*, *Pinus brutia*, *Trinia biebersteinii*, це здебільшого південні, зокрема степові, види. За тривалого підвищення температури на 2,0 °C кількість видів, оселища яких можуть бути втрачені, зростає до 77 (31,5 %), на 2,5 і 3,0 °C крива вирівнюється і показники зростають на 21 (39,5 %) та 22 (48,4 %) види відповідно. Це означає, що підвищення температури на 2,0 °C є критичною межею, що лімітує існування оселищ багатьох видів рослин.

Хоча кислотність ґрунту тісно пов'язана із сольовим режимом, лімітаційна роль останнього значно нижча, тобто види ліпше пристосовані до тих умов засолення, в яких вони існують. Найчутливішими до змін цього показника за підвищення середньорічної температури вже на 1,0 °C є *Aconitum besserianum*, *Dactylorhiza majalis*, *Erigeron alpinus*, *Festuca drymeja*, *Juniperus foetidissima*, *Stipa brauneri*, *Taxus baccata*, *Tragacantha arnacantha*, *Trinia biebersteinii*. Підвищення температури на 2,0; 2,5 і 3,0 °C спричинює збільшення засолення, що становить загрозу для оселищ 24,6, 43,5 та 55,2 % видів відповідно. Адаптовані до існуючих умов і на зміну сольового режиму не реагують 106 видів (62 %). При цьому не виявлено жодного виду, якому загрожувало б повне зникнення біотопу через зміну сольового режиму до підвищення температури на 3,0 °C.

Особливе значення в аспекті едафічного середовища мають доступність і забезпеченість видів карбонатами (Ca_2CO_3 , Mg_2CO_3) та сульфатами (Ca_2SO_4 , Mg_2SO_4), вапнякові, крейдяні, гіпсові поклади яких є оселищами багатьох видів, а такі осадові породи, як лес, відіграють важливу роль у ґрунтоутворенні. Диференціація екотопів України за вмістом карбонатних сполук є доволі широкою.

На основі даних синфітоіндикації встановлено, що карбонатність ґрунтів має більше лімітаційне значення, ніж загалом сольовий режим. Найчутливішими до зміни карбонатності за підвищення температури на 1,0 °C виявилися види, що зростають в умовах підвищеного вмісту карбонатів, тобто петро-

4.4. Вплив змін клімату на оселища видів та сценарії можливих змін

фітні та степові: *Allium sphaeropodum*, *Calophaca wolgarica*, *Crambe tataria*, *Delphinium puniceum*, *Dianthus speciosus*, *Erigeron alpinus*, *Euphorbia volhynica*, *Orchis provincialis*, *Pistacia mutica*, *Prangos trifida*, *Trinia biebersteinii*, а також *Aconitum besserianum*, *Leucanthemella serotina*. Подібну залежність фіксують і для облігатних кальцефілів, *Hedysarum ucrainicum*, *Hippocrepis comosa*, *Hyssopus cretaceus*, *Linaria cretacea*, *Pinus brutia*, *Stipa brauneri*, *S. lithophila*, *Tragacantha arnacantha*, *Viola jooi*, за підвищення температури на 2,5 °C — *Allium obliquum*, на 3,0 °C — *Carlina onopordifolia*, *Caragana scythica*, *Medicago saxatilis*, *Onobrychis pallasii*, але характер субстрату, на якому вони зростають (наприклад, крейда, вапняки, гіпс) забезпечує достатню кількість цих сполук і у такий спосіб нівелює їх лімітаційне значення.

З підвищенням температури на 2,0 °C низці наведених видів (7,7 %) загрожує зникнення оселищ: *Allium sphaeropodum*, *Caloplaca wolgarica*, *Crambe tataria*, *Delphinium puniceum*, *Dianthus speciosus*, *Erigeron alpinus*, *Euphorbia volhynica*, *Leucanthemella serotina*, *Orchis provincialis*, *Pistacia mutica*, а кількість видів, які реагують на зміну доступності карбонатів, збільшується (41,5 %).

Підвищення температури на 2,5 °C загрожує біотопам з такими видами, як *Allium regelianum*, *Dactylorhiza cordida*, *Delphinium nacladense*, *Gladiolus imbricatus*, *Hippocrepis comosa*, *Lunaria rediviva*, *Ophrys taurica*, *Pinus brutia*, *Prangos trifida*, *Pulsatilla taurica*, *Stipa ucrainica*, *Taxus baccata*; на 3,0 °C — *Aconitum besserianum*, *Adonis volgensis*, *Comperia comperiana*, *Dactylorhiza incarnata*, *D. sambucina*, *Daphne taurica*, *Juniperus foetidissima*, *Ornithogalum buschii*, *Ruscus hypoglossum*, *Scrophularia verna*, *Senecio besserianum*, *Stipa tirsia*, *Tulipa ophioglossum*. Здебільшого це види південного походження, а саме, степового і кримського. При цьому 75 видів достатньо адаптовані та не реагують на зміну карбонатів у ґрунтах.

Зміна аерації ґрунту, континентальності клімату, ступеня освітлення в ценозах фактично не корелює з підвищенням температури, тому їх не розглядаємо.

Наступний етап полягав в оцінюванні реакції видів відносно кумулятивного впливу провідних екологічних чинників. Аналіз розподілу відповідних значень (див. табл. 4.2, 4.3) засвідчив, що за показниками шести екофакторів до зони ризику втрати потрапляють *Dactylorhiza cordigera* (найвищий ступінь загрози — Rc), *D. sambucina* (Hd); п'яти — *Aconitum besserianum* (Tm, Rc), *Delphinium nacladense* (Rc), *D. puniceum* (Tm, Rc), *Euphorbia volhynica* (Rc), *Prangos trifida* (Tm), *Viola jooi* (Tm, Rc); чотирьох — *Astragalus arenarius* (Rc, Hd), *Calophaca wolgarica* (Tm, Rc), *Carlina onopordifolia* (Tm, Rc), *Dianthus speciosus* (Rc), *Hippocrepis comosa* L. (Rc), *Lunaria rediviva* (Hd), *Ophrys taurica* (Rc), *Orchis provincialis* (Rc), *Ornithogalum bouschii* (Tm, Rc), *Pulsatilla taurica* (Tm, Rc), *Swertia perennis* (Om), *Tragacantha arnacantha* (Rc), *Trinia kitaibeliana* (Rc); трьох — 30, двох — 50, одного — 63 види.

Сумарно загроза втрати існує для 166 видів (59,3 %), що здебільшого мають локальне поширення і приурочені до певних регіонів України. Інакше кажучи, чим вужчі ареал і екологічна амплітуда та менша кількість локалітетів, тим вищі спеціалізація виду, його чутливість до кліматичних змін і ймовірність втрати його оселищ. Зрештою така втрата вузькоендемичних чи вузькоспеціалізованих видів означатиме зниження біорізноманіття. Аналогічну картину спостерігаємо під час оцінювання загроз існуванню оселищ.

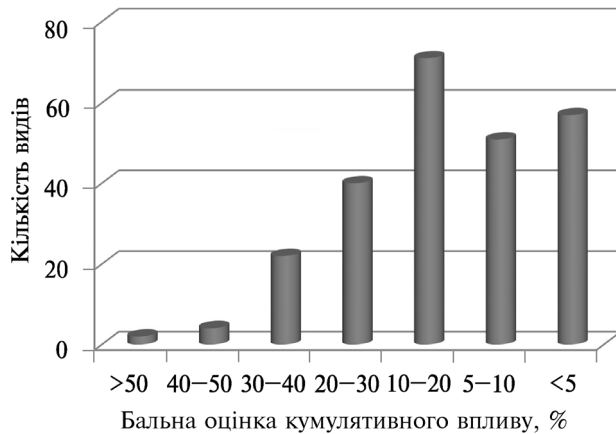


Рис. 4.14. Кількісний розподіл рідкісних видів відносно їх реакції на кумулятивний вплив екофакторів за підвищення середньорічних температур. Пояснення у тексті

З метою кількісного оцінювання реакції оселищ рідкісних видів рослин на кумулятивну дію провідних екофакторів за відповідних підвищень температури ми запропонували використання бальних показників від 1 до 10, де 10 балів означає втрату оселища за підвищення температури на 1,0 °C; 8 балів — на 2,0; 7 балів — на 2,5; 6 балів — на 3,0; загроз існуванню оселищ: 5 балів за підвищення температури на 1,0 °C; 3 бали — на 2,0 °C; 2 бали — на 2,5, 1 бал — на 1,0 °C. Така шкала порядків є умовною, але вона дає певну візуалізацію даних. Максимально можливий показник для кожного чинника становить 15 балів, а для 12 чинників — 180 балів. Однак слід враховувати, що «питома вага» різних чинників неоднакова. До прикладу, лише для 3 видів кумулятивний вплив оцінено показниками більш як 50 % (*Aconitum besserianum*, *Delphinium nacladense*, *Festuca drymeia*), 30—50 % — *Astragalus arenarius*, *Calophaca wolgarica*, *Carlina onopordifolia*, *Crambe tatarica*, *Cypripedium calceolus*, *Diphasiastrum tristachyum*, *Dactylorhiza cordigera*, *D. sambucina*, *Delphinium nacladense*, *Dianthus speciosus*, *Dracocephalum austriacum*, *Erigeron alpinum*, *Hippocrepis comosa*, *Juniperus foetidissima*, *Leucanthemella serotina*, *Ophrys taurica*, *Orchis provincialis*, *Ornithogalum bouschii*, *Pistacia mutica*, *Prangos trifida*, *Pulsatilla taurica*, *Tragacantha arnacantha*, *Trinia biebersteinii*, *Viola jooi*.

Отримані показники кількісного розподілу всіх видів указують на те, що максимальне значення (71 вид) досягається в межах 10—20 % значення шкал, що відповідає умовному показнику 3 бали (рис. 4.14). Цьому показнику відповідає зміна оселищ за підвищення середньорічної температури на 2,0 °C. Попередньо кліматологи встановили, що за найгіршим сценарієм A2 це може відбутися після 2050 р., за A1B — після 2060 р., за найкращим B1 — після 2090 р. (Краковська та ін., 2016).

Значущість впливу різних чинників різниться. Амплітуди допустимих значень ($\pm 2\sigma$) відповідно до шкали окремих чинників і відповідні показники за підвищення температури на 1, 2 та 3 °C проілюстровано циклограмами спектрів (рис. 4.15, див. вклейку). На нашу думку, спектри є доволі інформативними для оцінювання поведінки видів, розроблення прогнозів щодо можливих втрат їх оселищ і запровадження заходів охорони та збереження.

4.5. ГЕОГРАФІЧНА ТА ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНА РЕАКЦІЯ РОСЛИННОГО СВІТУ НА КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ

Клімат разом із господарською діяльністю людини змінюють ценотичну структуру угруповань та географічне поширення видів, зокрема інвазійних, які долають *F*-бар'єр. Розширюючи вторинний ареал, ці види здатні проникати у природні та напівприродні рослинні угруповання і трансформувати їх. Вони суттєво впливають на ріст і розвиток інших видів, а боротися з ними чи контролювати їх досить складно. Так, види-трансформери впливають на режими освітлення, зволоження, хімічний склад ґрунтів. Це призводить до їх виснаження і висушування, змінення алелопатичних властивостей. Зміна умов існування пригнічує розвиток й поновлення аборигенних видів, а згодом — порушення структури рослинних угруповань (Протопопова, Шевера, 2019). Інвазійний потенціал адвентивних видів зумовлений переважно подібністю умов, передусім кліматичним діапазоном природних регіонів їх походження (Північна Америка, Східна Азія). Встановлено позитивну кореляцію між розвитком інвазійних видів та підвищенням зимової температури і зниженням кількості весняних опадів (Neumann et al., 2017). У нових регіонах внаслідок порушення структури природних ценозів, послаблення конкуренції вони займають вільну еконішу й за відсутності обмежувальних бар'єрів (впливу алелопатичних властивостей, консументів та ін.) виходять на домінуючі позиції. Доведено, що інвазійні види ліпше адаптовані до відповідних сприятливих умов, ніж місцеві, аборигенні види (Sentis et al., 2021). Механізм цих процесів досить складний і на сьогодні маловивчений, оскільки потребує комплексних досліджень зміни властивостей ґрунтів і ґрунтових мікроценозів (Likhanov et al., 2021).

Інша група видів — південні, які розширюють свій ареал на північ унаслідок кліматичних змін. Цьому сприяє формування стресових місцезростань, які швидко освоюють зазначені види, зокрема в місцях порушення ґрунту (відвали, ерозійні ділянки на схилах, зміни гідрорежиму внаслідок меліорації, затоплення та ін., а в едафічному відношенні — евтрофікація середовища, надлишок азотних сполук).

На території України інвазійні процеси відбуваються доволі інтенсивно, що зумовлено такими особливостями: розміщенням у межах лісової, лісостепової та степової зон; високою різноманітністю природних, напівприродних та антропогенних біотопів; суттєвою трансформацією рослинного покриву внаслідок інтенсивного розвитку аграрного і промислового виробництва та урбанізації; занепадом численних господарств, малих населених пунктів; проведенням заходів меліорації, що призводить до незворотніх змін навколишнього середовища; інтенсивними економічними відносинами в агросекторі з недотриманням екологічних норм; радянськими традиціями культивування чужорідних рослин та розведення тварин та ін. (Дідух та ін., 2019). Сучасні тенденції зміни клімату разом із антропогенним впливом значно посилюють ці процеси.

Об'єктами дослідження і моніторингу мають стати види з вираженими ознаками експансії. До таких видів, потенціал яких зростає, належать дерева *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Castanea sativa*, *Juglans* sp., *Ulmus pumila*, *Fraxinus pennsylvanica*, ча-

гарники *Amorpha fruticosa*, *Cerasus mahaleb*, *Prunus serotina*, *Lycium barbarum*, трав'яні рослини *Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca*, *Erechtites hieracifolia*, *Reynoutria* sp., *Echinocystis lobata*, *Solidago canadensis* разом із *S. gigantea*, *Heracleum mantegazzianum* разом із *H. sosnovskyi*, *Bidens frondosa*, *Helianthus tuberosa*, *Grindelia squarrosa*, *Symphyotrichum novi-belgii*, *S. ×salignum*, *Impatiens parviflora* та ін. До цього переліку слід додати південні однорічні види, що розширюють ареал на північ: *Aegilops cylindrica*, *Hordeum leporinum*, *Anisantha sterilis*, *A. tectorum*, *Centaurea diffusa*, *C. iberica* та багато інших. Загальна кількість цих видів сягає кількох сотень, тоді як у зворотному напрямку подібні випадки одиничні. Це є опосередкованим доказом впливу зміни клімату на поведінку видів рослин.

За допомогою методики синфітоіндикації оцінено еконіші інвазійних видів флори Закарпаття (*Helianthus tuberosus*, *Reynoutria japonica*, *Heracleum sosnowskyi*, *Solidago serotinoidea*, *Acer negundo*, *Echinocystis lobata*, *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Symphyotrichum novi-belgii*, *S. ×salignum*) та апофітів (*Swida sanguinea*, *Clematis vitalba*, *Humulus lupulus*, *Rubus caesius*) відносно кліматичних, едафічних та ценотичних чинників (Козак, Дідух, 2013). За результатами оцінювання встановлено подібність еконіш досліджуваних видів (рис. 4.16), що майже збігаються за всіма показниками.

Більшість досліджених видів характеризуються оптимальними умовами зростання: тяжіють до середини шкали, уникають екстремумів (див. рис. 4.16). За вологістю ґрунту належать до гігрофітів та мезофітів, тобто потребують достатнього зволоження; за змінністю зволоження — до гемігідроконтрастобів — гемігідроконтрастобів; за кислотністю — до субацидофілів; за сольовим режимом — до семіевтрофів; за вмістом карбонатів — до акарбонатобів; за аерацією ґрунту — до геміаеробів. Винятком є показники мінеральних форм азоту в ґрунті. Встановлено, що досліджені види потребують ґрунтів, збагачених нітратами та нітровоїсними сполуками. Очевидно, саме підвищення концентрації мінерального азоту в ґрунті є одним із чинників, який сприяє їх експансії. Він викликає заростання трав'яних ценозів кущами і деревами у степах. Підвищення концентрації мінерального азоту в ґрунті

пов'язане з дією різних чинників, як антропогенних (інтенсивне внесення добрив), так і кліматичних, зокрема й глобального характеру. Особливо сприятливими для інвазійних видів є угруповання класів *Galio-Urticetea*, *Salicetea purpureae*, *Bidentetea tripartiti*, які характеризуються високим градієнтом змін екологічних чинників у ґрунті (різким коливанням зволоженості, вмісту мінеральних форм азоту), що визначає низьку стійкість ценозів (Козак, Дідух, 2013).

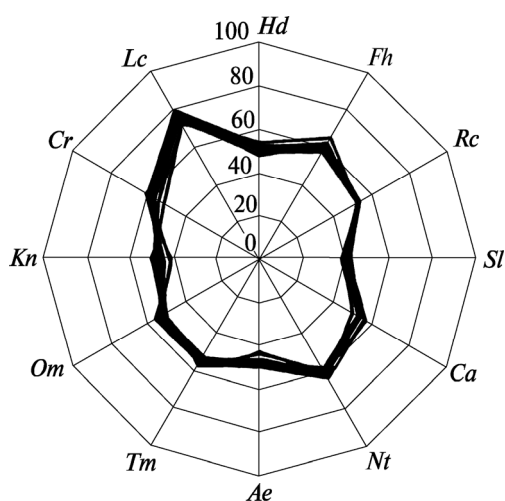


Рис. 4.16. Перекриття еконіш інвазійних видів і апофітів басейну р. Латориця (Козак, Дідух, 2013)

4.5. Географічна та еколого-ценотична реакція рослинного світу на кліматичні зміни

Особливо небезпечні ті високоактивні види-трансформери, які в умовах прогнозованих кліматичних змін можуть зміцнити свої позиції, а отже, становити екологічну загрозу. Нижче схарактеризовано їх детальніше.

Robinia pseudoacacia — вид північноамериканського походження, завезений у Європу (Париж) у 1601 р. В Україні вперше був посаджений наприкінці XVIII ст. біля м. Одеса (парк графа Розумовського). Цінна і дуже поширена на всій території України медоносна, лікарська, фарбувальна, ефіроолійна, танідоносна, деревинна, декоративна й фітомеліоративна рослина. Світлолюбна, зростає в лісозахисних смугах, на пасовищах, порушених ділянках, крутосхилах, прияржних лісосмугах, наносних пісках, лісопарках, напівприродних лісах, формує змішані й чисті насадження (рис. 4.17, див. вклейку). Обирає ґрунти різного багатства, але уникає зволжених чи щільних субстратів (Gams, 1924; Huntley, 1990; Böcker, 1995). Порушення субстрату або пошкодження дерев, пожежі сприяють клональному розмноженню. Характеризується високим ступенем інвазії, формуванням специфічних фітоценозів. Симбіотична азотфіксація та швидке розкладання опаду приводять до розвитку тіньовитривалих нітрофільних рудеральних трав'яних видів, що витісняють аборигенні види і знижують природне різноманіття (рис. 4.18, див. вклейку). Такі насадження мають вигляд кущів, куртин чи досить зімкнутих ценозів лісового типу, тому їх місце в еколого-ценотичній класифікації є предметом дискусії: *Galio-Urticetea* (Klauck, 1988; Mucina, 1993; Mucina et al., 2016) чи *Robinietea* (Jurko, 1963; Nadač, Sofron, 1980). З огляду на зростання виду в умовах від субсередземноморського до теплого континентального клімату з високими сумами тепла у вегетаційний період (Kohler, 1963; Klauck, 1988) його рекомендують для використання у міських насадженнях, водночас прогнозують збільшення площ і розширення участі у природних ландшафтах (Cierjacks et al., 2013).

Запас екологічного потенціалу виду до критичних меж доволі високий (рис. 4.19, див. вклейку), тому цей вид можна розглядати як один із потужних трансформерів рослинного покриву України.

Acer negundo — вид північноамериканського походження, у первинному ареалі повсюдно поширений від прибережних і перезволжених заболочених до сухих лісів. Ростає на ґрунтах різного типу, але віддає перевагу суглинистим; є компонентом листяних лісів, особливо за участю *Fraxinus pennsylvanica*, *Populus angustifolia*, *P. sargentii*, *P. tremuloides*, *Salix* sp., *Quercus macrocarpa*, активно поширюється також на антропогенних екотопах (Виноградова и др., 2010). У Європу інтродукований у 1688 р., в Україні використовується з початку XIX ст. як лісова культура і для озеленення міст. Вид добре переносить зиму та посухи. Розмножується насінням, яке розноситься вітром, птахами і деякими ссавцями (білками). Характеризується швидким приростом вегетативної маси, стійкий до забруднення повітря. Розселяється доволі швидко, оскільки у стадію плодоношення вступає у віці 6—7 років. Зміна поколінь у нього відбувається швидше, ніж у багатьох інших видів дерев у районах його поширення на території вторинного ареалу. Вторинний ареал охоплює Голарктику. Цикл розвитку короткий — 80—100 років, у міських культурфітоценозах — не більше 30 років, тому вважаємо його експлерентом. Оскільки вид подолав *F*-бар'єр, формує густі зарості, за стратегією має властивості віолен-

та. *Acer negundo* — вид-трансформер, є одним із високоінвазійних видів рослин в Україні, що перебуває на стадії розширення свого ареалу і активно проникає у природні та напівприродні рослинні угруповання (Протопопова, Шевера, 2019). Здатен поширюватись у різноманітні природні та антропогенні типи оселищ, включаючи ліси, долини річок, узбіччя доріг, парки, смітники. Рослина є толерантною до широкого спектра ґрунтових умов, проте ліпше росте на глибоких супісках, пісках або суглинках від дрібного до великозернистого складу, з реакцією середовища близькою до нейтральної (рН від 6,5 до 7,5) (Виноградова и др., 2010). Унаслідок біологічних особливостей (постійно високого приросту біомаси, який забезпечує сформований у ґрунті банк насіння, швидкого росту, раннього плодоношення), толерантності до гідрорежиму й трофності ґрунтів вид швидко стає домінантом заплавних лісів. У них він пригнічує низький підріст і сходи інших деревних видів, особливо родів *Salix* L. і *Populus* L., суттєво змінюючи видовий склад і структуру ценозів. Входить до складу трансформованих (переважно внаслідок рекреації чи зміни гідрорежиму) заплавних лісових угруповань класу *Salicetea purpurea* (Борсукевич, 2019), ценозів класів *Quercus-Fagetea* та *Robinietea*, а в населених пунктах росте на різних типах антропогенних екотопів (парки, цвинтарі, узбіччя доріг, залізничні насипи, пустирі, лісопосадки та лісосмуги тощо) у складі синантропних угруповань класів *Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea*. Під його густим наметом розвивається специфічний збіднений трав'яний покрив нітрофільного характеру. Угруповання цього виду займають великі площі у зоні відчуження ЧАЕС, де формують стійкі ценози на місці покинутих населених пунктів. Отже, основними екологічними чинниками, що сприяють розселенню виду та формуванню ценозів, є збільшена нітрифікація, достатня забезпеченість ґрунтів поживними речовинами. Мінералізація ґрунту азотними сполуками в умовах підвищення температурного режиму та посилення антропогенного впливу забезпечить умови для розширення площ таких біотопів: *Artemisietea vulgaris*, *Epilobietea angustifolii*, *Robinietea*, *Crataego-Prunetea*, *Salicetea purpureae*, *Carpino-Fagetea sylvaticae*.

Екологічна амплітуда *Acer negundo* доволі широка і за підвищення середньорічної температури навіть на 3 °С показники не виходять за її межі (рис. 4.20, див. вклейку). Це означає, що і в подальшому відбуватиметься його експансія.

Ailanthus altissima — східноазійський вид, кенофіт ергазіофіт. Найчастіше трапляється в захисних лісонасадженнях, уздовж доріг, а також на приморських пісках, перелогах, в яружно-балкових системах, на остепнених схилах, у міських парках. Добре переносить забруднення повітря, росте на збіднених ґрунтах, стійкий до температурних змін, вологості, освітлення, тобто адаптований до стресових умов. Інтенсивно розростається за рахунок коренових паростків, формуючи нещільні зарості. Виявлений в угрупованнях класів *Robinietea*, *Salicetea purpurea*, *Agropyretea repentis* (Коломійчук, 2019). В Угорщині ми спостерігали великі масиви цих угруповань в умовах достатнього, але змінного зволоження. В Україні трапляється на півдні, у степовій зоні, але просувається на північ до лісової зони. Зокрема, на крутих теплих берегах р. Дністер формує невеликі локалітети, де під кам'янистими осипами є вода, близькість якої засвідчує зростання *Phragmites australis*. Можна спрогнозувати,

4.5. Географічна та еколого-ценотична реакція рослинного світу на кліматичні зміни

що різка зміна режиму зволоження в умовах потепління сприятиме його розселенню на північ.

Ambrosia artemisiifolia в межах природного ареалу Північної Америки має широку едафічну амплітуду за фактором зволоження (від зволжених до сухих ґрунтів). Віддає перевагу добре освітленим місцезростанням із поживними, трохи підкисленими ґрунтами; часто є піонером порушеного ґрунтового покриву. Протягом двох останніх століть вид із «рідкісної» рослини прерій перетворився на повсюдно поширений бур'ян (Gleason, Cronquist, 1991; Виноградова и др. 2010). У Європу (Німеччина) *Ambrosia artemisiifolia* завезена у 1863 р., а тепер вона відома на всіх континентах світу. В Україні рослини культивували з 1914 р. як лікарські (ст. Кудашівка Дніпропетровської обл.), звідки вони ймовірно поширилися переважно в межах степової зони. Перше спонтанне занесення виду зафіксовано в м. Київ у 1925 р., подальше поширення в інші регіони відбувалося неодноразово східним і західним шляхами міграції. Це однорічний терофіт, ксеромезофіт, геліофіт; розмножується і поширюється насінням. Вид є надмірним споживачем вологи і поживних речовин, продукує велику біомасу, змінює режим освітлення, вологості, збіднює ґрунт, має алелопатичні властивості, внаслідок чого стає домінантом, тобто долає *E*-бар'єр і пригнічує інші види рослин. На півдні України *Ambrosia artemisiifolia* масово поширена переважно на антропогенних екотопах: на залізничних коліях, уздовж автомобільних шляхів, на рудеральних місцях у населених пунктах і сільськогосподарських угіддях (див. рис. 5.13, вклейка). Активно й масово укорінюється у синантропні рослинні угруповання класів *Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*, *Polygono-Poetea annuae*, *Galio-Urticetea*, *Bidentetea tripartiti*, а також зрідка трапляється на трансформованих ділянках у зволжених рослинних угрупованнях класу *Phragmiti-Magnocaricetea* (рис. 4.22, див. вклейку). Сучасні тенденції кліматичних змін сприятимуть розширенню ареалу та формуванню ценозів у північно-західних регіонах, що негативно впливатиме і на здоров'я людей, оскільки пилок спричинює алергію (Протопопова, 1973, 1991; Протопопова та ін., 2016).

Elaeagnus angustifolia — листопадне дерево заввишки до 12 м або кущ. Коренева система завдовжки до 12 м занурена вглиб ґрунту, що дає можливість ефективно переносити нестачу вологи. Маслинка толерантна до зміни водного режиму. Ізотопний аналіз оксигену показав, що вона може існувати до 15 років виключно завдяки ґрунтовим водам доки її коренева система не досягне підземних водних горизонтів (Reynolds, Cooper, 2010). Крім того, маслинка толерантна до сильних вітрів, повеней, високих температур, світла, засолення чи залуження ґрунтів. Корені існують у симбіотичній асоціації з азотфіксувальними актиноміцетами, й у такий спосіб вона створює сприятливе фітогенне поле для розвитку рудеральної флори, яка здебільшого нітрофільна (Field Guide ..., 2014). *Elaeagnus angustifolia* інтродуковано на території України ще у XVII ст. (Кохно, 1982). Вид завезено спеціально для насадження лісосмуг на півдні України, оскільки він витримує складні посушливі та високотемпературні умови південного клімату. Після швидкої та ефективної натуралізації маслинка з лісосмуг поширилась на природні території України (Sudnik-Wojcikowska et al., 2009; Норенко, 2016) (рис. 4.23, 4.24, див. вклейку). На Передкарпатті вид поширений на Буковині до околиць м. Чернівці, в

долині р. Дністер окремі локалітети зафіксовано біля м. Заліщики, але у гірську частину з розчленованим рельєфом вид не заходить. Це вказує на існування кліматичного бар'єра, який маслинка подолати не може, але підвищення середньорічних температур сприятиме її просуванню на північ (рис. 4.25, див. вклейку).

Impatiens parviflora — вид центральноазійського походження, у природному ареалі звичайний компонент горіхово-кленових лісів Тянь-Шаню та Паміро-Алаю. Віддає перевагу багатим на поживні речовини і добре аерованим ґрунтам, але може рости й на досить бідних (Виноградова и др., 2010). У Європі (Швейцарія) відомий у культурі з 1831 р., в Україні культивовані рослини зафіксовані в 1895 р. у м. Дубляни Львівської обл., здичавілі — в 1908 р. у м. Львів та Українських Карпатах. Загальний ареал виду — євразійський. Термофіт, гігрозоміофіт, геліосциофіт, розмножується і поширюється насінням як автомеханохор. Характеризується хазмогамією, рідше — клейстогамією, яка забезпечує незалежність запилення від наявності комах-запилювачів. Висока насіннева продуктивність (до 10 000 насінин на одну рослину) та здатність до поширення насіння на далекі відстані забезпечує високий інвазійний потенціал виду. У ценозах заміщує аборигенний вид *Impatiens noli-tangere*, пригнічує *Aegopodium podagraria* і *Galeobdolon luteum*. Масова рання поява сходів, які швидко ростуть, затіняючи сходи інших рослин, сприяє ранній фазі плодоношення (триває до осені), що призводить до ущільнення колоній. *Impatiens parviflora* змінює режим освітлення. Зазвичай росте у складі синантропних угруповань класів *Epilobietea angustifolii*, *Artemisietea vulgaris*, *Polygono-Poetea annua* і *Galio-Urticetea*. Часто трапляється у трансформованих угрупованнях класів *Quercus-Fagetea* та *Robinietaea*. Можна очікувати у майбутньому подальшої експансії цього виду в лісах України (Протопопова та ін., 2016).

Phalacrolobos annuum у первинному ареалі в Північній Америці (північно-східні райони США та південно-східні — Канади) зростає у преріях, а також на луках, пасовищах, пустирях, у вологих лісах, особливо на згаищах, як бур'ян — на полях і уздовж доріг. Віддає перевагу легким ґрунтам (Gleason, Cronquist, 1991). Як декоративна рослина відома в культурі у Європі (Франція) з 1635 р. В Україну вид занесений, мабуть, наприкінці XIX ст., виявлений на забур'яненних місцях і в галях Волинської, Київської, Катеринославської, а на початку XX ст. — Подільської та Харківської губерній. Згодом поширився на порушених місцях всієї Європи, а також Азії та Австралії. Термофіт, ксеромезофіт, геліофіт, розмножується і поширюється насінням; анемохор, зоохор, рідше — гідрохор. Створюючи щільні колонії на трансформованих ділянках, сприяє також інсуляризації місцевих популяцій, послаблюючи їх конкурентоспроможність. Як піонерний вид легко пристосовується до трансформованих ділянок, перешкоджаючи поновленню на них місцевих видів. Великі суцільні масиви цієї рослини характерні для перелогових порушених угруповань, а також лучних ценозів, остепнених луків, лісових галявин, світлих лісів, прибережних екоотопів (класи *Phragmito-Magnocaricetea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea*, *Carpino-Fagetea*, *Robinietaea*, *Bidentetea tripartiti*, *Polygono-Poetea annuae*, *Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*, *Plantaginetea majoris*, *Galio-Urticetea*, *Digitario sanguinalis-Eragrostietea minoris*, *Papaveretea rhoeadis*, *Sisymbrietea*, *Epilobietea angustifolii*, *Crataego-Prunetea*, *Salicetea purpureae*,

Molinio-Arrhenatheretea, *Trifolio-Geranietea sanguinei* (Протопопова та ін., 2016; Протопопова, Шевера, 2019).

Solidago canadensis (incl. *S. serotina*) у первинному ареалі поширений у південно-західних провінціях Канади та північно-західних штатах США, в горах трапляється до субальпійської зони. Ростає у преріях, на узліссях і луках, трансформованих ділянках: перелогах, пустирях, пасовищах, узбіччях доріг, у населених пунктах та ін. Вид вирізняється поліморфізмом, у зв'язку з чим виділено кілька таксономічних одиниць різного рангу (Gleason, Cronquist, 1991). Як декоративну рослину в Європі (Велика Британія) *Solidago canadensis* інтродуковано в 1645 р., на початку XX ст. у Росії його культивували і як каучуконос; в Україні трапляються згадки про здичавілі рослини виду з кінця XIX ст. На сьогодні за загальним ареалом є гемікосмополітом. У багатьох районах вторинного ареалу вид виявляє потужну інвазійну здатність. Гемікриптофіт, ксеромезофіт, сциогеліофіт, розмножується вегетативно (кореневищами) та насінням (до 10 000 насінин на одну рослину), яке розноситься вітром на великі відстані (Виноградова и др., 2010). Здолавши *F*-бар'єр, вид став агресивним колонізатором, особливо порушених ценозів, екотонних угруповань, перелогів, галявин (рис. 4.26, див. вклейку). Поширений уздовж доріг та лісосмуг, долинами річок, зокрема меліорованих заплав, рослинність яких належить до класів *Stellarietea media*, *Polygono-Poetea annua*, *Galio-Urticetea*, *Artemisietea vulgaris* та *Robinietea*. Проникає в узлісні комплекси класу *Trifolio-Geranietea*, спорадично трапляється в лучних угрупованнях класу *Molinio-Arrhenatheretea* (Протопопова та ін., 2016). Має значні адаптивні можливості щодо різних ґрунтових умов, тобто високий потенційний екологічний запас (рис. 4.27, див. вклейку), інтенсивне вегетативне розмноження (до 300 пагонів на 1 м²), рясне плодоношення. Тривале існування клонів забезпечує повну трансформацію видового складу і структури вихідних ценозів, які не поновлюються. Відомо про алелопатичну дію виду (Виноградова и др., 2010). В окремих регіонах цей процес виходить на ландшафтний рівень і набуває загрозливих масштабів. Опосередковані кліматичні зміни, пов'язані з сезонним зниженням зволоження ґрунтів у другій половині року, разом із осушенням заплав унаслідок меліорації сприятимуть інтенсифікації експансії цього виду і трансформації природних біотопів (див. рис. 4.27, вклейка).

Amorpha fruticosa — декоративний кущ заввишки до 3 м. Ростає на більшій частині території США, у південно-східній Канаді та на півночі Мексики. Як інтродукований вид поширений у Європі, Азії та на інших континентах. Повсюдно трапляється в Україні, займаючи значні площі на півдні. Часто *Amorpha fruticosa* вирощують у садах, парках, використовують у полезахисних лісосмугах, лісокультурах протиерозійних насаджень, уздовж шосейних доріг і залізниць, звідки вона проникає у природні ценози. Достатньо солевитривала, світлолюбна рослина, тому характеризується широким спектром екологічних умов (рис. 4.28, див. вклейку). Фітомеліоративна, лікарська, медоносна, олійна, ефіроолійна, танідоносна, декоративна рослина. Разом із тим має й негативні характеристики, зокрема агресивну поведінку. Вид освоює різноманітні умови, проникає у природні мішані й листяні ліси, на галявини, відкриті освітлені місця, особливо в різні типи ценозів заплав річок (див. рис. 4.21, вклейка). Формує густі зарості з бідним трав'яним флористичним

складом, зокрема інших адвентивних видів. Завдяки потужній, дуже розвиненій кореневій системі проникає глибоко у тріщини щільних вапнякових порід до ґрунтових вод, порушуючи геологічну структуру. Лімітувальним чинником вважають низькі зимові температури, що спричиняють вимерзання наземних пагонів. З урахуванням підвищення середньозимових температур, що відбувається внаслідок потепління, можна очікувати як подальше розширення ареалу цього виду, так і збільшення площ відповідних фітоценозів (Колесников, 1974; Бурда, Ігнатюк, 2012). Особливо небезпечні види-ценозоутворювачі, наприклад *Amorpha fruticosa*, за участі якої у регіоні формуються заплавні чагарникові ценози союзу *Rubus caesii-Amorpha fruticosa* класу *Salicetea purpurea*, що призводить до структурних змін прибережних екосистем, а з часом до захоплення значно більших територій (Протопопова, Шейфера, 2019).

Asclepias syriaca — інвазійний інтродукований вид-трансформер північно-американського походження, високоактивний. У Європу завезений у XVII ст. як технічна культура, доволі швидко поширився. Трапляється на всіх континентах світу, відомий здебільшого як злісний бур'ян, що не піддається ані хімічному, ані механічному знищенню, тому швидко розмножується і становить серйозну загрозу. Розмножується насінням і вегетативно (кореневою порослю, кореневищами та їхніми паростками). Надзвичайно конкурентоспроможний: у місцях масового поширення може легко витіснити інші види рослин. Отруйний для тварин. Має широку екологічну амплітуду, зазвичай трапляється на відкритих, добре освітлених місцях або в легкій напівтіні на полях, луках, залізничних насипах, пустищах, узбіччях доріг, порушених місцях. Існуючі ценопопуляції *Asclepias syriaca* мають дифузно-локальний характер розміщення, площею від кількох десятків до кількох сотень метрів квадратних. Насіння проростає навесні, коли ґрунт прогрівається до 15 °С, а оптимальна температура становить від 20 до 30 °С. Його поширення лімітує середня температура липня від 18 до 32 °С. Підвищення середньорічних температур, посилення антропогенного тиску, висока конкурентна здатність є ознаками майбутнього розширення ареалу та укріплення позицій (Лисогор, 2019).

Echinocystis lobata — північноамериканська однорічна трав'яна рослина з довгими (завдовжки до 2—6 м) тонкими, сильно розгалуженими чіпкими стеблами. Плід — яйцеподібна зеленкувата гола або злегка шорстка гарбузина з численними шипиками-щетинками, що містить чотири довгасто-овальні, сплюснуті, великі насінини. Незважаючи на невелику насіннєву продуктивність та відносно недавню появу в Європі (початок XX ст., в Україні — лише з 1946 р.) у 1970—1980-х роках відбулося вибухоподібне розселення виду до Середньої Азії та Сибіру, а на північ — до м. Санкт-Петербург, що робить його одним із найнебезпечніших адвентивних видів (Дубовик и др., 2012). Рудерал, який зростає на багатих на азотні сполуки вологих ґрунтах (на городах, сміттєзвалищах, закинутих садах). Проте основним типом біотопу є чагарникові угруповання заплав, у яких він суцільно покриває високорослі кущі та дерева. Подолавши *F*-бар'єр, *Echinocystis lobata* став високоактивним і агресивним, має потужне фітогенне поле, що пригнічує розвиток аборигенних видів і витісняє їх (рис. 4.29, 4.30, див. вклейку). У такий спосіб рослини виду спричиняють значне зниження флористичного різноманіття й кардинально

змінюють структуру прибережних ценозів, які стають важкопрохідними. Угрупування належать до союзів *Arction lappae* (клас *Artemisietea vulgaris*) та *Convolvulion sepium* (клас *Galio-Urticetea*) (Виноградова, Куклина, 2012; Дубовик и др., 2012, 2017; Протопопова та ін., 2016).

***Quercus rubra* (*Quercus borealis*)** — дерево заввишки до 30—35 м, з густою широкояйцеподібною кроною, міцними гілками і товстим прямим стовбуром. Природний ареал розміщений на північ від 35 паралелі Північної Америки, включно до Канади. Звичайне дерево широколистяних і мішаних лісів. Морозостійкий, світлолюбний, вітростійкий, не вибагливий до родючості ґрунту, витримує кислі ґрунти, але не переносить засолення і перезволоження. До Європи завезений у XVII ст., використовується в зеленому будівництві для створення парків, алеї, обсаджуваних доріг та вулиць. Однак інтенсивне підсаджування його в лісах становить реальну загрозу природним ценозам. Порівняно з аборигенними видами росте доволі швидко, рясно плодоносить, навкруги формує густий підріст і потужну підстилку, яка розкладається дуже повільно, що підвищує ступінь пожежної небезпеки наших лісів. У таких умовах трав'яний покрив майже відсутній, тому *Quercus rubra* не лише витісняє місцеві деревні види, а й призводить до деградації екосистем, зниження біорізноманіття.

З огляду на те, що дуб червоний інтенсивно впроваджували в лісове господарство, на сьогодні його площі доволі значні, зокрема й у лісах заповідного типу. Вид високоагресивний, а можливі кліматичні зміни не лімітують його поширення.

В Україні лімітувальним чинником росту *Quercus rubra* є вологість клімату (Любінська, Оптасюк, 2019). На сьогодні виділено кілька кліматичних зон ареалу виду за коефіцієнтом вологості: 1) зона оптимальної вологості клімату (територія на захід від лінії Чернівці—Хмельницький—Володимир-Волинський), де вологість клімату збігається з рівнем вологості природного ареалу та забезпечує дубу червоному найліпші умови росту; 2) зона, близька за вологістю до рівня природного ареалу: на схід до лінії Кельменці—Вінниця—Коростишів, де є умови для доброго росту насаджень; 3) зона задовільного рівня вологості: територія на схід до лінії Могилів-Подільський—Тульчин—Бориспіль—Тростянець (Сумська обл.), де є умови для задовільного росту насаджень виду; 4) зона з незадовільним рівнем вологості клімату: територія південніше третьої зони, де стійкість і продуктивність дуба червоного значно гірші.

Масове вирощування лісових насаджень виду малоперспективне. Вищою є й алелопатична активність дуба червоного, ніж дуба звичайного, що спричинює гальмування проростання насіння інших видів. Унаслідок високої біохімічної активності *Quercus rubra* успішно конкурує з більшістю аборигенних порід у досліджуваному регіоні. За даними Д. Хмури (Chmura, 2013), *Quercus rubra* є конкурентоспроможним серед видів лісового біогеоценозу як у старшому віці, так і на етапі сходів та сіянців, а отже, може впливати на зниження біорізноманіття підліску і надґрунтового покриття (Любінська, Оптасюк, 2019).

Heracleum sosnovskyi — кавказький вид, уведений в культуру наприкінці 1940-х років. В останні десятиліття інтенсивно розширює ареал та укорінюється в антропогенно трансформовані рудеральні, природні угруповання (узлісся, рідколісся) із підвищеним вмістом доступного нітрогену, створюючи

суттєву загрозу для здоров'я людини. В окремих випадках формує густі зарості з високим проєктивним покриттям, займає значні площі, що становить величезну загрозу (притоки верхнього Дністра, південь Житомирської обл.). Синтаксономічна схема угруповань з участю *Heracleum sosnowskyi* включає 12 класів, 13 порядків, 15 союзів, 23 асоціації і 4 безрангових угруповання: *Molinio-Arrhenatheretea*, *Trifolio-Geranietea*, *Rhamno-Prunetea*, *Salicetea purpurea*, *Alnetea glutinosae*, *Robinetea*, *Epilobietea angustifoliae*, *Galio-Urticetea*, *Bidentetea tripartitae*, *Agropyretea intermedio-repentis*, *Artemisietea vulgaris*, *Plantaginetea majoris* (Протопопова та ін., 2016; Хом'як, 2019). З огляду на широку еколого-ценотичну амплітуду та великі за розмірами популяції кліматично-антропогенні зміни призведуть до розширення позицій цього небезпечного виду (рис. 4.31, див. вклейку).

Ulmus pumila — кенофіт, ергазіофіт східноазійського походження, введений в культуру з 1860 р. Доволі світлолюбна, надзвичайно посухотривала, морозостійка (витримує до -40°C), високопластична рослина, адаптована до несприятливих зовнішніх чинників. Має широку екологічну амплітуду, здебільшого поширена у посушливих регіонах, активно розселяється уздовж доріг, залізничних насипів, проникає в яружно-балкові комплекси, природні ценози (угруповання класів *Agropyretea repentis*, *Robinietea*, *Carpino-Fagetetea sylvaticae*, *Crataego-Prunetea*) (Коломійчук, 2019). Спостерігається активна експансія виду на північ і укорінення у природні фітоценози степової зони, що пов'язано із кліматичними змінами.

Fraxinus pensylvanica — північноамериканський вид, який зростає у долинах та по берегах річок, на болотах, у вологих або заболочених лісах; віддає перевагу багатим, слабкокислим, супіщаним ґрунтам, разом із *Populus deltoides*, *P. tremuloides*, *Salix rubrum* заселяє алювіальні відклади, а на схилах річкових долин росте з *Acer rubrum* і *Ulmus americana* (Gleason, Cronquist, 1991; Виноградова и др., 2010). Як у природному, так й у вторинному ареалі широко культивується. Вперше інтродукований у Європу в 1723 р., спонтанно поширюється з другої половини ХХ ст. Переважно росте на антропогенізованих місцях, у населених пунктах, на пустирях, серед порушеного рослинного покриву, особливо уздовж доріг, часто трапляється по берегах річок, у ярах, заплавах і приміських лісах, парках. Включений до списку інвазійних видів Румунії (Anastasiu et al., 2007) та Угорщини (Botta-Dukát, 2008; Csiszár, Bartha, 2008). Виявляє толерантність до кліматичних умов (Gucker, 2005); є відомості, що вид добре реагує на підвищення температури (Виноградова и др., 2010). Активно проникає у порушені природні ліси, у зв'язку з чим підвищення середньорічних температур призведе до подальшої його експансії у природні ліси.

Juglans. В Україні інтродуковані, культивуються, впроваджені в озеленення 6 видів: *Juglans ailantifolia*, *J. cinerea*, *J. mandshurica*, *J. nigra*, *J. regia* та *J. subcordiformis*, які натуралізувались і дають самосів. Для видів роду характерна спонтанна гібридизація, гібриди наявні як у природі, так і в культурних насадженнях (Конякін, Бурда, 2019). Виникнення спонтанних гібридів під час натуралізації видів *Juglans* та неконтрольоване поширення сприяє занесенню їх у природні лісові ценози і дає можливість виходу на домінуючі позиції. Це може суттєво змінювати структуру ценозів, знижувати біорізноманіття, оскільки опад листя містить багато дубильних речовин, що впливає на аделопатичні властивості ґрунту.

Описані та інші види-трансформери формують відповідне фітогенне поле в ценозах, є атракторами, що сприяють появі одних, включно з адвентивними, і перешкоджають зростанню інших аборигенних видів. Така зміна структури ценозів впливає на умови існування біотопів загалом. Установлено, що крім рудеральних угруповань серед природних найбільш трансформованими, насиченими адвентивними видами, а отже, й чутливими до змін екологічних показників, зокрема клімату, є заплави річок, де спостерігається експансія інвазійних видів. Унаслідок природних місцевих і часових змін гідрологічного режиму, вертикального і горизонтального переміщення речовини, накопичення алювіальних наносів, органічних речовин, що підсилені господарською діяльністю людини (осушення, забір води, руйнування берегів, засмічення, евтрофікація), заплави є високодинамічними, найменш стійкими системами. Їх розглядають як ділянки збурення парагенетичних конфігурацій ландшафту з високою сезонною флуктуативністю, турбулентністю, катастрофічними змінами (Didukh et al., 2015). Тому саме із заплавами пов'язані потужні потоки розселення інвазійних видів і найвища концентрація трансформерів. Такі зміни призводять до суттєвої трансформації біотопів, порушення консортивних зв'язків, продуктивності ценозів, перебігу біогеохімічних процесів, а також екологічних функцій екосистем, що негативно позначається на економічних показниках.

Спектр біотопів, які заселяють інвазійні види, доволі широкий, що засвідчує їх значну екологічну пластичність. Перш ніж сформуються великі популяції, з'являються окремі локалітети, часто віддалені від основної суцільної межі ареалу, площа і чисельність яких з часом збільшуються.

Однак деякі види поки що не досягають цього рівня та існують у вигляді невеликих осередків. Осередковий тип властивий тим видам, які характеризуються високою інвазійною здатністю, трапляються в небагатьох локалітетах у складі рослинних угруповань певних екоотопів. Доволі показовим є у цьому відношенні поширення *Rudbeckia laciniata* (утворює великі колонії у заплавах лісах, долинах річок та на перезволожених луках) (рис. 4.32, див. вклейку), а також видів роду *Reynoutria* agg. (*R. japonica*, *R. ×bohemica*). Осередковий тип характерний для тих видів, поширення яких обмежується передусім едафічними або кліматичними чинниками. Зміна останніх може суттєво і різко вплинути на їх поведінку. Розростання окремих локалітетів може призвести до утворення великих за площею суцільних масивів. За останні три десятиліття поширення багатьох інвазійних видів вказує на експоненційне збільшення кількості локалітетів та їх площі.

Зокрема, дослідження Б. Вихора (2015) показали, що лаг-фаза поширення інвазійних видів почалась із закінченням Другої світової війни і тривала приблизно до кінця 1980—1990-х років, а потім відбувся «спалах», експоненційний ріст (рис. 4.33).

Одним із яскравих прикладів розширення ареалу, збільшення кількості локалітетів, їх площ, розселення виду із рудеральних у порушені природні ценози є *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. (Asteraceae), що має північноамериканське походження. У межах природного ареалу вид характеризується широкою екологічною амплітудою та високою спроможністю до освоєння екоотопів, тобто здатністю еконіші до розширення, що реалізується в географіч-

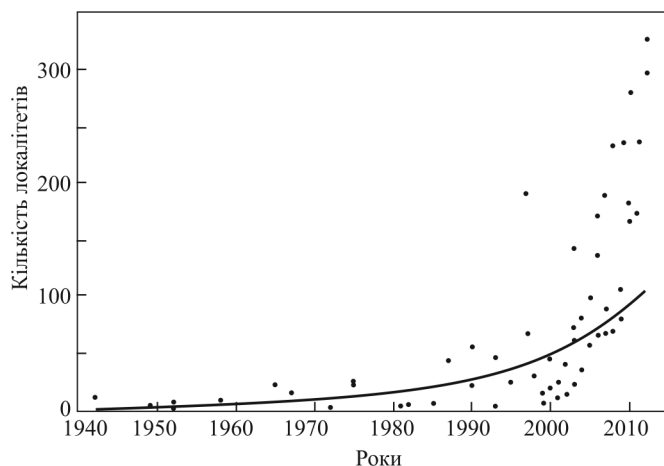


Рис. 4.33. Динаміка поширення інвазійних видів Закарпаття (Вихор, 2015)

ному та екологічному аспекті. Перші відомості про знахідки здичавілих рослин в Європі зафіксовано з 1940-х років. В Україні вперше *Grindelia squarrosa* виявлено в 1949 р. на пасовищах поблизу залізниці та степових перелогах у південно-східній частині Миколаївської обл. і у Приазов'ї (м. Бердянськ Запорізької обл.). Третій осередок сформувався у прирусловій частині заплави р. Сіверський Донець (Білик, Ткаченко, 1963). Згодом нові локалітети виявлено в Донецькій (Білик, Ткаченко, 1963), Харківській (Протопопова, 1973) і Черкаській областях (Білик, 1969). З усіх згаданих осередків рослини поширювалися переважно в західному, північно-західному і північному напрямках залізницями й автошляхами. Одночасно розширювалися існуючі популяції. Наприкінці 1970-х років вид був зафіксований у 11 адміністративних областях, тобто й за межами степової зони (Протопопова, 1973). За період 1970—1980 рр. кількість локалітетів виду в Україні збільшилася майже удвічі, а у степовій зоні подекуди фіксували спалахи експансії. У 1990-х роках *Grindelia squarrosa* повністю натуралізувалася на півдні та сході країни, де стала одним із найпомітніших чужинців. Виявлені також нові знахідки у Закарпатській, Полтавській, Вінницькій, Київській, Черкаській, Рівненській та інших областях. У 2000-х роках зафіксовані нові осередки у лісостеповій та лісовій зонах і Криму.

Отже, за 70 років від часу потрапляння в Україну *Grindelia squarrosa* значно розширила свою наявність у степовій і лісостеповій зонах та сформувала острівні локалітети у лісовій зоні на Поліссі та Західному Поділлі. Протягом усього періоду зберігається тенденція просування виду з півдня у західному, північно-західному та північному напрямках, на сьогодні вже відомо понад 300 локалітетів. За 20 останніх років виявлено щонайменше 92 нові місцезнаходження.

У вторинному ареалі вид приурочений переважно до антропогенних місцезростань (залізничні насипи, узбіччя доріг, лісосмуги, пасовища, кар'єри, рудеральні місця, пустирі, переважно піщані, степові перелоги, глинисті та піщані рудералізовані береги річок, кам'янисті осипи тощо). В Україні та Російській Федерації вид поширюється у напівприродні та природні біотопи, у

яких ценотична конкуренція послаблена: вибитий піщаний степ, лісові галявини та узлісся, степові схили, піски, виходи гранітів (Protopopova et al., 2021). В Україні відбуваються швидка експансія *Grindelia squarrosa* і проникнення в різні ценози (Protopopova et al., 2021). Рослини швидко формують куртинки на антропогенно-трансформованих ділянках, звідки проникають у сусідні послаблені антропогенним пресом рослинні угруповання або на ділянки з розрідженим травостоем, несформовані (на перелогах) або порушені (на пасовищах) степові угруповання, долаючи фітоценотичний бар'єр. Укорінення *Grindelia squarrosa* навіть там, де зберігаються *Stipa*, *Festuca valesiaca* й деякі інші степові види, уповільнює відновлення природного рослинного покриву. Крім того, колонії і куртини *Grindelia squarrosa* сприяють інсуляризації аборигенних популяцій, що призводить до пригнічення, перерозподілу видів за їх роллю в угрупованні і тим самим розхитує структуру природних ценозів. Отже, *Grindelia squarrosa* у південних районах степової зони є трансформером. У результаті формуються нові рослинні угруповання, що досягають синтаксономічного рівня асоціацій. Загалом вид трапляється в угрупованнях класів *Artemisietea vulgaris*, *Sisymbrietea*, *Chelidonio-Robinietales pseudoacaciae* та *Festuco-Brometea*. За даними DCA-ординації, показники екофакторів напівприродних угруповань класу *Festuco-Brometea* та інших угруповань класу *Artemisietea vulgaris* подібні (рис. 4.34, див. вклейку), що сприяє вселенню цього виду у природні ценози.

Потенційні можливості виду до адаптації в умовах вторинного ареалу та вплив кліматогенних змін сприяють подальшому його поширенню у північному і західному напрямках, здебільшого в порушених лучно-степових, узлісних ксеромезофільних угрупованнях зі зниженою ценотичною конкуренцією. Проникненню *Grindelia squarrosa* у напівприродні угруповання додатково сприяє наявність деревних видів-трансформерів *Robinia pseudoacacia*, *Acer negundo*, *Elaeagnus angustifolia* та ін., а також формування колоній *Iva xanthifolia*, *Onopordum acanthium* (Protopopova et al., 2021).

Іншим прикладом швидкої експансії адвентивних видів в Україні є *Opuntia humifusa* (Cactaceae Juss.), що походить з південно-західної частини Північної Америки. Вид введений в культуру у 1596 р. і широко натуралізувався у Середземномор'ї (Іспанія, Італія, Франція, Хорватія, Болгарія). Активно поширюється на північ у Центральну Європу (Швейцарія, Німеччина) (Novoa et al., 2013). Перші випадки здичавіння *Opuntia humifusa* в Україні зафіксовано в 1954 р. (Ена, 2012). Нині вид трапляється на ПБК у межах субсередземноморського поясу від Форосу до Карадагу. Зростає на сухих змитих щебенисто-кам'янистих коричневих погано розвинутих ґрунтах, карбонатних відслоненнях (рис. 4.35, див. вклейку). Входить до складу угруповань класу *Sedo-Scleranthetea* і навіть заходить у розріджені та порушені пухнастодубові ліси (союз *Jasmino-Juniperion excelsae*) (Дидух, 1992; Дідух, 2002).

В останні роки *Opuntia humifusa* проникає далеко на північ материкової частини України (Расевич та ін., 2021). Зокрема, в околицях м. Сміла Черкаської обл. (49°11'50,51" пн. ш., 31°51'46,35" сх. д.) у 2015 р. В.В. Расевич уперше виявив дві генеративні особини виду. Згідно з результатами спостережень за ростом і розвитком рослин, чисельність яких на сьогодні досягла 17 особин, встановлено, що вони відтворюються вегетативним розмножен-

ням. Оселище виду флористично збіднене, дуже трансформоване: зруйноване асфальтове покриття, засипане глиноземом засмічене. Рослинне угруповання за участі *Opuntia humifusa* умовно можна віднести до класу *Sedo-Scleranthetea*.

Ще один локалітет з двома генеративними особинами виявив В.В. Дацюк 01.03.2020 р. на території Національного природного парку «Голосіївський» (м. Київ), на пагорбі серед захаращень відмерлих стовбурів *Pinus sylvestris* L., у проміжках між якими домінують *Calamagrostis epigejos*, *Elytrigia repens* і трапляються *Pteridium aquilinum*, *Erigeron canadensis*, *Chamaecytisus ruthenicus*.

Останнім часом з'являються відомості про знахідки *Opuntia humifusa* в інших регіонах України. Зокрема, два локалітети виявлено на території Миколаївської обл. (Миколаївський р-н, між населеними пунктами Галицинове і Лимани, 08.06.2020 р., <https://www.inaturalist.org/observations/48922829>); м. Миколаїв, 29.04, 18.06.2019 р., <https://www.inaturalist.org/observations/27226064>; Stepoviy, 2019), один — на території Донецької обл. (Донецький р-н, біля с. Новокатеринівка, степовий схил до р. Кальміус з відслоненням вапняку, 2019 р., зібрані В.М. Остапко, В.В. Мартинов, https://www.facebook.com/permalink.php?story_fbid=2350750748529518&id=100007838478009).

Можна прогнозувати, що *Opuntia humifusa*, яка добре пристосувалася в сучасних умовах до антропогенізованих субстратів, потенційно здатна до подальшої експансії, чому сприятиме зміна клімату, зокрема потепління.

Згідно з наведеними прикладами, процеси експансії адвентивних видів відбуваються доволі швидко і у великих масштабах. Вплив антропогенних чинників у останні десятиліття не зазнав кардинальних змін, тому можна припустити, що тригерним механізмом, який прямо й опосередковано впливає на адаптаційний потенціал видів, є зміна кліматичних умов. Однак такі припущення потребують відповідних доказів з використанням експериментальних досліджень. Крім експоненційного зростання чисельності та площі популяцій відбуваються якісні зміни поведінки інвазійних видів, які переходять *E*- та *F*-бар'єри і стають трансформерами. Така різка зміна поведінки не прогнозована.

На основі оцінювання 12 ознак запропоновано 5 категорій інвазійності видів за їх впливом на структуру фітоценозу: *ML* — вплив мінімальний, *MJ* — незначний, *MO* — помірний, *MR* — суттєвий, *MA* — потужний (Blackburn et al., 2014).

У розвиток цих ідей ми пропонуємо відповідну оцінку ступеня інвазійної трансформації ценозів і ландшафтів (регіонів). Відносно ценозів (біотопів) ми виділяємо 5 категорій: 1) інвазійні види відсутні (як правило, це біотопи екстремальних умов, наприклад, *Juncetea trifidi*, *Helianthemo-Thymetea*, *Salicornietea*); 2) наявний інвазійний вид категорій *ML*, *MJ*, *MO*; 3) є кілька видів категорій *ML*, *MJ*, *MO*; 4) трапляється інвазійний вид (види) категорії *MR* та нижчих категорій, тобто такі угруповання є сукцесійними ланками, які у перспективі можуть змінитися природними ценозами; 5) наявні інвазійні види (вид) категорії *MA*, що формує стійкі, довготривалі угруповання.

За аналогічним принципом пропонуємо оцінювати ступінь інвазійності ландшафтів (регіонів): 1) інвазійні види категорій *ML*, *MJ*, *MO* у складі різних типів угруповань; 2) інвазійні види категорій *MR* і *MA* у складі певного типу біотопів, що мають локальне поширення; 3) інвазійні види категорій *MR* і *MA*

у різних типах біотопів (заплавні ліси чи луки), що мають локальне поширення (жовтий ступінь загрози); 4) інвазійні види категорій *MR* і *MA*, що мають суцільне поширення в одному типі біотопів (помаранчевий ступінь загрози); 5) інвазійні види категорій *MR* і *MA* займають значні площі та населяють різні типи біотопів (червоний ступінь загрози).

Подальше застосування такого підходу дасть змогу не лише оцінити можливість реакції рослинного світу на кліматичні зміни, а й розробити превентивні заходи протидії негативному впливу на структуру природних екосистем.

4.6. ЗМІНА СТРУКТУРИ ДЕРЕВОСТАНІВ У ЛІСАХ

Внаслідок історичних кліматичних змін відбувалося не лише скорочення чи розширення ареалу видів, зникнення, заміщення іншими, а й зміна їх ценотичної ролі. Тому формування сучасного рослинного покриву є результатом тривалого процесу розвитку й складного взаємозв'язку всіх компонентів екосистем. Ще В.В. Докучаєв (1892) на прикладі степової рослинності показав, що зміни клімату разом зі зміною рослинного покриву приводять до формування чорноземів із супутнім гетеротрофним блоком, зокрема консументів і редуцентів, які тісно взаємопов'язані. Розвиток цих компонентів у напрямі удосконалення пристосувань до засвоєння ресурсів і трансформації енергії забезпечував еволюцію екосистем.

На початкових етапах після відступання льодовика перевагу мали рослини зі швидшими темпами росту в умовах високої освітленості, чутливі до змін теплового режиму та вологості (*Pinus*, *Larix*, *Betula*, *Salix*), тобто чинників зовнішнього середовища. Надалі вони змінювалися в напрямі вироблення адаптації до фітоценотичного середовища, зменшення залежності від зовнішніх чинників, ліпшого засвоєння речовин і енергії завдяки взаємній пристосованості у ценозі (Сукачев, 1972). Ценотична структура лісів розвивалася в напрямі посилення екологічної пластичності та фітоценотичної замкнутості (Пузаченко, Скулкін, 1981; Дідух, 1992). Антропогенні зміни клімату суттєво вплинули на ці процеси, зокрема, на структуру існуючих і формування нових типів ценозів. Сутність проблеми полягає в тому, щоб правильно оцінити й зафіксувати цей тривалий процес на тлі надто короткого життя людини. Уявлення про те, що еволюцію визначають внутрішні суперечності, не відповідає на питання, в якому напрямі та з якою швидкістю вона відбуватиметься. Аналізуючи ці проблеми, ми дійшли висновку, що процес спрямований на удосконалення механізмів накопичення (фіксації) енергії, зменшення ентропії завдяки поліпшенню адаптивних властивостей видів. Інакше кажучи, *енергетичний потенціал є рушійною силою, яка визначає вектор еволюції* (Дідух, 2002, 2009).

Фітоценоз як компонент екосистеми у процесі розвитку є каналом, фільтром проникнення одних і бар'єром для інших видів. Завдяки екологічним і ценотичним властивостям, різним формам позитивної та негативної взаємодії елементів фітоценозу їх обмежує, забезпечує підбір і пристосування до структури та функції системи. Отже, фітоценоз є банком даних спадкової інформації, носіями якої є види, що реалізується через екологічний канал. Розвиток автогенних екосистем (біотопів) спрямований на формування клімаксо-

вих ценозів, потенційні властивості яких визначають, згідно з уявленнями Ф. Клеменса (Clements, 1916), кліматичні показники, тоді як еволюція літогенних і гідрогенних екосистем пригальмовується впливом відповідного лімітувального чинника. Сукцесійні зміни необов'язково мають завершувати клімаксові стадії. Навіть без втручання людини розвиток ценозів може не досягати таких стадій. У природі екосистеми функціонують на різних ступенях розвитку (своєрідна *сингетеробатмія*). Ї визначає їх функціонування лімітаційна дія певних чинників або їх комплекс, які гальмують хід сукцесій, а в підсумку позначаються на еволюційних процесах. Різні співвідношення і лімітаційний вплив літо-, гідро-, кліматичних компонентів, потенційні можливості біотичних компонентів (видів) визначають усе різноманіття фітоценозів у просторі. Такий просторовий розподіл екосистем певною мірою відображає (але не віддзеркалює) й часові зміни. Це явище давно помітили геоботаніки, для яких проекція територіальних змін на часові є одним із основних методів дослідження.

Це простежується у значних невідповідностях між структурою деревостану та його відновленням. Йдеться не лише про зниження показника зі збільшенням висоти підросту переважним за кількістю і покриттям видів та про зменшення цього показника інших видів, за незначною участю. Часто спостерігаємо ситуацію, за якої у підрості відсутні домінантні види дорослого деревостану. Така невідповідність між домінантами деревного ярусу та підросту — не виняток, а найчастіше правило.

Під час дослідження у різних регіонах грабових лісів ми зовсім не спостерігали підросту граба на цих ділянках. Натомість значним є підріст *Acer platanoides*. Так, у грабових лісах Канівського природного заповідника, урочища «Феофанія», де зімкнутість деревостану *Carpinus betulus* досягає 0,9, густий підріст і сходи формує *A. platanoides* за фактичної відсутності у підрості *C. betulus*. Польські науковці виявили, що в ясеневих лісах *Fraxinus excelsior* росте гірше, ніж *A. pseudoplatanus*, а в яворових — навпаки (Faliński, Pawłaczuk, 1995). Густий підріст *A. pseudoplatanus* ми зафіксували в листяних лісах поблизу м. Кременець і на Закарпатті (м. Свалява), також наведений для Польщі, де він не формує деревостану (Adamczak, 2006). У Криму під густим наметом *C. orientalis* немає його сходів, натомість він формує молодий підріст на відкритих узліссях з північного та східного боків. У густих букових лісах є 1—2-річні сходи цього виду, але фактично відсутній підріст *Fagus sylvatica*, натомість у «вікнах» серед лісу він становить 2200 шт/100 м². У розріджених угрупованнях *Pistacia mutica*, *Paliurus spina-christi* в Криму формують сходи *Quercus pubescens* та *C. orientalis*. На Поліссі в дубово-соснових лісах (суборах) ми виявили сходи *Q. robur*, а *Pinus sylvestris* вони відсутні. В угрупованнях старих дубових лісів *Quercetum oxalidosum* (ДП «Володимирецьке» ЛРГ, Рафалівське лісництво, кв. 87), деревостан формує *Q. robur* обхватом до 3 м, підріст дуба відсутній, однак є багато *C. betulus*. Інакше кажучи, в підрості трапляються види не сучасної, а наступної сукцесійної стадії, що в остаточному підсумку і забезпечує розвиток рослинних угруповань.

Заміна соснових і дубово-соснових лісів сосново-дубовими, дубовими та грабовими відображає стадії сукцесій, ліси яких достатньо представлені в сучасному рослинному покриві. Наявність густого потужного підросту *Acer*

platanoides та *A. pseudoplatanus* у грабово-дубових і грабових лісах становить великий інтерес, оскільки кленових лісів (за незначними винятками, наприклад, біля Софронівського монастиря в Путивльському р-ні Сумської обл., заповідному урочищі «Ліс на Ворсклі») ми не бачили і в літературі вони не згадуються. Клені ніколи не відігравали суттєвої ролі у структурі лісів (Кохно, 1982; Шеляг-Сосонко и др., 1991), а були лише невеликою домішкою або співдомінантами першого чи домінантами другого ярусів (наприклад, *Querceta acerosa tatarici*). Їх формації представлені невеликими локалітетами, зокрема, в Гірському Криму, де на межі лісів з яйлою є старі насадження *Acereta stevenii* (Дідух, 1992), *A. pseudoplatanus* — в Українських Карпатах, натомість формація з *A. platanoides* за літературними даними відсутня.

Закономірності формування ценозів пояснюють не лише змінами їх внутрішньої структури, конкурентоспроможністю видів, аелопатичними властивостями ґрунтів. Важливі у цьому процесі й кліматичні зміни, внаслідок яких подовжуються період додатних температур і, відповідно, вегетаційний період, підвищується евтрофікація, прискорюється розкладання підстилки та колообіг речовин, вивільняються мінеральні форми азоту, інтенсифікується життєдіяльність мікроорганізмів, унаслідок чого в ценозах посилюється участь видів-нітрофілів, що характеризує відповідний напрям сукцесії (Дідух, 1998). Зважаючи на це, визначення місця кленів у структурі деревостанів доволі актуальне, тому ми приділили особливу увагу вивченню цього питання.

У природних біотопах України трапляються 5 аборигенних (*Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *A. campestre*, *A. tataricum*, *A. stevenii*) та 2 інтродуковані (*A. negundo*, *A. argentea*) види кленів.

Ми виявили (Дідух, 2003), що в місцях, де 50—60 років тому *Acer platanoides* траплявся в молодих 20—40-річних грабових масивах поодинокі, нині у старіших 70—90-річних лісах, коли граб досяг зрілого віку, вивільнивши місце для підросту, з'явився інтенсивний підріст *A. platanoides*. Натомість підріст *Carpinus betulus* у таких лісах практично відсутній, виявлений лише у «вікнах». Проведені нами дослідження від Чувашії (Російська Федерація) до Польщі показали, що експансія *Acer* характерна для неморальної зони Європи загалом. Від Приуралля (Російська Федерація) до Польщі таким видом є *A. platanoides*, в Україні (Передкарпаття) та Польщі — *A. pseudoplatanus* (Boratyński, Filipjak, 1999), у Лісостепу та Степу — *A. tataricum*. У місцях інтродукції поза межами ареалу відбувається експансія видів клена (наприклад, *A. pseudoplatanus*), яку ми спостерігали біля м. Київ. На урбанізованих територіях та у зоні відчуження ЧАЕС інтенсивно формує зарості *A. negundo*, де на території покинутих сіл він створює густі зарості в межах евтрофікованих екотопів, витісняючи такі культивовані дерева, як вишня, яблуня, груша, слива (Дідух та ін., 1994).

Які переваги мають види роду *Acer* перед іншими деревними видами? Намет першого деревного ярусу листяних лісів доволі щільний і вбирає 86—96 % загальної кількості світла (Алексеев, 1975; Росс, 1975). Рослини, що розвиваються під цим наметом, зазнають світлового голоду і мають відповідні пристосування для фіксації сонячної енергії. Зокрема, це здатність до активної мобілізації процесів фотосинтезу внаслідок швидкого розвитку листків у короткий весняний період, до появи листків на деревах верхнього ярусу

(Плотников, 1979). Сприятливою є його знижена чутливість до суми температур $>10^{\circ}\text{C}$ та до зміни гідротермічного режиму, що забезпечує швидкіший розвиток ніж дуба, граба чи липи (Пузаченко, Скулкин, 1981).

Ми порівняли приріст пагонів *Acer platanoides* з іншими породами у весняний період (кінець квітня — початок травня), а також поточний приріст до повного річного приросту минулих років і встановили, що до появи листків на кронах дерев найвищий приріст серед кленів має *A. negundo* ($114 \pm 3,1$ мм), досить високий — *A. platanoides* ($81-88 \pm 3,4$ мм) і найнижчий — *A. tataricum* ($53 \pm 4,5$ мм). Натомість приріст *Carpinus betulus* за цей період був у 1,5—2,0, а *Tilia cordata* — в 1,5—3,0 раза нижчий, ніж в *A. platanoides*. Якщо наприкінці квітня приріст *A. platanoides* становив 81 мм, то для *C. betulus* і *T. cordata* — 47 і 31 мм відповідно. За такого раннього розвитку *A. platanoides* захоплює відповідний простір до появи листків крони у рослин деревного ярусу (Дідух, 2003).

З отриманих даних щодо співвідношення різних вікових груп у ценозі (вікових спектрів), характеру розвитку пагонів і листків зроблено висновок, що *Acer platanoides* має суттєві адаптивні переваги перед іншими видами, і в процесі сукцесії може зайняти панівне положення та витіснити інші породи.

Чи може змінитися ситуація? Прогнозуємо, що сучасні глобальні тенденції змін екосистем у перспективі здатні вивести види клена на рівень едификаторів деревного ярусу, що подекуди вже спостерігається. Глобальні зміни клімату, «парниковий ефект», затемнення атмосфери, посилення евтрофікації та ін. — явища, сприятливіші для видів роду *Acer*, ніж для едификаторів сучасних неморальних лісів. Проте на кінцевому етапі виходу клена на рівень едификатора всі ці переваги втрачаються. Клени не здатні конкурувати з іншими листяними породами через те, що формування їх крони потребує дуже великих «вікон», тому вони програють таким видам, як *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*. Для оцінювання кінцевого результату треба враховувати не лише існуючі взаємозв'язки та залежності між компонентами, а й можливі потенційні зміни. З урахуванням зазначеного не виключаємо, що у майбутньому ситуація може змінитися і зовнішні кліматичні зміни відіграватимуть не останню роль.

4.7. ВПЛИВ МІКРОКЛІМАТИЧНИХ УМОВ НА СТРУКТУРУ БРІОЦЕНОЗІВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

Загальновідомо, що на стовбурах дерев у лісах мохові «килимки» формуються з північної сторони. Зрозумілою є і природа цього явища, оскільки південна частина стовбура сухіша, краще прогрівається. Отже, розвиток бріоценозів залежить від кліматичних умов, і природно, що ці характеристики можна використати для оцінювання змін клімату. Тому ми детально дослідили умови розподілу бріоценозів на стовбурах дерев і вплив мікрокліматичних умов на їх формування (Дідух, 2019).

Перший полігон розміщений на схилах загальною крутістю до 20° у межах висот 260—380 м над р. м. правої притоки р. Велика Піня біля санаторію «Сонячне Закарпаття» в околицях с. Поляна, Свалявського р-ну Закарпатської обл. (Свалявський лісгосп, Полянське лісництво, кв. 23, 25). На північних,

частково західних схилах поширені букові ліси з участю граба (*Carpino-Fagetum*), а на південних і східних, частково західних — дубові (*Carici pilosae-Carpinetum*). Домінують деревні породи *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* та *Carpinus betulus* віком понад 80 років. Для отримання достовірної вибірки виконано проміри на 47 деревах різних порід (не менше 15 для кожного виду), що зростали на схилах різної експозиції та крутості до 30°. Другий полігон розташований в урочищі «Феофанія» (околиці м. Київ, Національний природний парк «Голосіївський»). Домінують грабово-дубові ліси (*Galeobdolon lutei-Carpinetum*), які займають схили різної експозиції, незначної крутості (до 10°). На відміну від попередніх ділянок на південних схилах та на вершині на стовбурах дерев бріоценози відсутні. Проміри бріоценозів робили на стовбурах 105 дерев *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*.

Епіфітні бріоугруповання, що формуються у вигляді плям на штаббовій частині стовбурів й товстих гілках і не мають суцільного покриття, належать до класу *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis*. Вони представлені порядком *Ortotrichetalia* Nadač in Klika et Nadač 1944, належать до трьох союзів. Найвище на гладенькій корі стовбура молодших дерев або тонких гілках старих дерев, що періодично освітлюються прямими променями, тобто у сухіших умовах, розвиваються бріоценози союзу *Ulotion crispae* Barkman 1958, які не мають суцільного покриття. Характерними є річчєві *Ulota crispa*, *Netzgeria fruticans*. Інакше кажучи, ці угруповання можна розглядати як піонерні, найдинамічніші у сукцесійному відношенні. У наших умовах вони представлені асоціацією *Ulotetum crispae* Ochsner 1928.

Союз *Leckeion polycarpae* Barkman 1958 включає бріоценози, які формуються протягом тривалішого часу в умовах різкої змінності зволоження. На досліджених масивах виявлено асоціації *Syntrichio latifoliae-Lecketeum polycarpae* та *Ortotrichetum fallacies*.

Ближче до основи стовбурів у нижній частині штамбу, на комлі та окоренках (відкритих розгалужених коренях) за достатнього зволоження (свіжих умовах) і затінення мохи утворюють суцільний густий килим. Домінують *Brachythecium salebrosum*, *B. veletinum*, *Homalothecium philippfeum*, *Leucodontetum sciuroides*, *Pteriginandrum filiformis* та види із широкою амплітудою *Hypnum cupressiforme* та *Isothecium alopecuroides*, що репрезентують угруповання класу *Neckeretea complanatae* Marschall 1986, союз *Neckerion complanatae* Šmarda et Nadač ex Klika 1948 (Barkman, 1958), які можна розглядати як проміжні між епіксільними та епіфітними. Вони представлені одним порядком *Neckeretalia complanatae* Jezek et Vondracek 1962 та союзом *Neckerion complanatae* Šmarda et Nadač ex Klika 1948. *Pteriginandretum filiformis* Hill. 1925, *Anomodetum attenuate* (Barkman 1958) Pec 1965, *Isothecithecietum myuri*, а також угруповання *Pseudoleskeella nervosa-Leucodon sciuroides*, яким С.В. Гапон (Гапон, Гапон, 2018) не надає синтаксономічного рангу. Крім того, п'єдестали стовбурів дерев покриті подушками *Hypnum cupressiforme* comm., які не відображені у синтаксономічній схемі, але їх треба розглядати в межах класу *Neckeretea complanatae*.

Епіксільні бріоугруповання цього класу представлені іншим союзом *Bryo capillaries-Brachythecion rutabuli* Lec. 1975 порядку *Brachytheciotalia rutabulo-salebrosi* Marstaller 1987, які належать до асоціації *Brachythecio rutabuli-Hypnetum cupressiformis* Norr 1969, а також угруповання з домінуванням *Hypnum cupressiforme*.

Епігейні угруповання на лесових схилах (клас *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis*, порядок *Diplophylletalia albicantis* Philipp 1963, союз *Dicranelion heteromallae* Philipp 1963) належать до асоціації *Plagiothecietum carvifolii* Marstaller 1984, у складі якої трапляються *Atrichium umbellatum*, *Dicranella heteromalla*, *Plagiothecium carvifolium*.

Отже, з першого погляду, в однорідному біотопі типового неморального лісу (*Carpinion betuli*) стовбури дерев є складним поєднанням бріофітних синтаксонів різних класів.

Мохові епіфітні угруповання, що формуються у вигляді плям на стовбурах і товстих гілках дерев та не мають суцільного покриття, належать до класу *Frullanio dilatatae-Leucodontetea sciuroidis*. Вони представлені союзами *Ulotion crispae* Barkman 1958 та *Leckeion polycarpae* Barkman 1958 порядку *Ortotrichetalia* Hadač in Klika et Hadač 1944. Нижче, біля основи стовбура, формуються проміжні між епіксільними та епіфітними угруповання суцільних, щільно сплєтених сланей, що належать до класу *Neckeretea complanatae* (порядок *Neckeretalia complanatae*). Епіксільні бріоугруповання цього класу представлені іншим порядком — *Brachytheciotalia rutabulosalebrosi*. Епігейні біоценози на лесових схилах — *Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis*, *Diplophylletalia albicantis*, *Dicranelion heteromallae*.

Такий розподіл між ценозами визначається вологістю субстрату (Fritz, 2009), але неясно, які мікрокліматичні умови впливають на вологість? Щоб відповісти на це питання, ми оцінили розподіл зміни висоти сланей мохових угруповань залежно від експозиції (румба) стовбура дерева. Встановлено, що мінімальна висота сланей бріоценозу приурочена не до південного румба, що найбільше освітлюється, а зсунута на схід (150—165°), тобто 15—30 % відносно півдня. При цьому найменший зсув зафіксовано для *Fagus sylvatica* (0,4 %), найбільший (32 %) — для *Quercus petraea*, який має тріщинкувату кору. Аналогічна картина характерна і для ділянок максимального розвитку сланей, яка зсунута від північного румба на захід (323—328°), тобто 25,6—36,7 % відносно півночі. Точки експоненційного підйому на східному румбі зсуваються на південь (92—114°), тобто 2,3—24,2 % відносно сходу, західна — теж на південь (249—255°), тобто 14,5—20,9 % відносно заходу, тому зона мінімуму розвитку сланей звужена, а максимуму — розширена (рис. 4.36, а). Такий характер розподілу вказує на те, що освітлення, як зазначали Ж. Бейтс (Bates, 1997) і Ф. Розе (Rose, 1992), прямо не впливає на лімітацію меж слані бріоценозу, а лише опосередковано.

Додатковим доказом того, що освітлення прямо не впливає на розподіл слані бріоценозу, є факт інверсії такого розподілу, зафіксований нами у різних місцях на крутих (>30°) північних схилах. Виявилося, що на деревах різних порід мінімум висоти сланей був приурочений до західної, віддаленої частини стовбура від поверхні ґрунту, румба (275°), максимум — наблизений до поверхні ґрунту південного (185°) румба стовбура. Інакше кажучи, твердження, що мохи розвиваються на північній, затіненій частині стовбура, не є абсолютним, у цьому конкретному випадку він порушується. Водночас це засвідчує, що важливу роль у розвитку бріоценозів відіграє ґрунтова волога приземного простору.

4.7. Вплив мікрокліматичних умов на структуру бріоценозів лісових екосистем

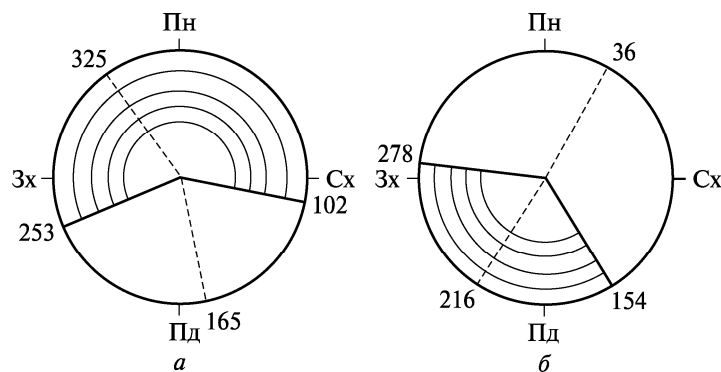


Рис. 4.36. Горизонтальна проекція розподілу бріоценозів на стовбурах дерев:
 а — типові умови; б — інверсія на крутих північних схилах. Суцільними лініями позначено зону формування бріоценозів відносно румбів стовбурів дерев

Для оцінювання впливу атмосферної вологи ми проаналізували характер розподілу слані бріоценозів за висотою стовбура. Результати показали, що найнижчі показники розростання слані характерні для південно-східного румба на гладенькій корі бука (18,1 см), трохи вище — у дуба і граба (26,3—27,8 см), у середньому сягає 23,4 см, тобто на приземній висоті до 30 см і структура кори на цій висоті не має значення, бо на ступінь вологості впливає поверхня ґрунту. Натомість на північно-західній частині стовбура на гладенькій корі *Fagus sylvatica* та *Carpinus betulus* слань піднімається у середньому на висоту 61—64 см, а на корі *Quercus petraea* удвічі вище — 110,6 см, тобто структура кори впливає на екологічні умови розростання слані бріоценозів. Отже, основним чинником розподілу бріоценозів на стовбурі дерев є атмосферна вологість, що зумовлено, з одного боку, впливом поверхні ґрунту, з іншого — структурою кори стовбура.

З метою оцінювання впливу вологості від поверхні ґрунту на бріоценоз ми обчислили положення точок переходу горизонтальної частини експоненти у вертикальну. Вона знаходиться приблизно на висоті 41 см від поверхні. Таким чином, очевидно, що ґрунт і підстилка безпосередньо впливають на формування мікроклімату до висоти 35—40 см, тому що бріоценози, які розміщені вище, забезпечуються вологою внаслідок затінення і характеру тріщинкуватості кори дуба. Зазначимо, що підвищення вологості на поверхні ґрунту зумовлено не лише його вологоємністю і наявністю підстилки, а й тим, що його температура влітку на 2,7—3,0 °C нижча від приповерхневого шару повітря, а взимку вища на 5—10 °C, що знижує інтенсивність випаровування (Шуберт, 1900). Згідно з даними щодо зростання дерев на схилах крутістю до 25° різних експозицій, остання не впливає на розподіл слані по стовбуру (див. рис. 4.36, а), лише на крутіших схилах, як згадувалося вище, спостерігається інверсія у розподілі бріоценозів.

Отже, на основі проведених розрахунків можна стверджувати, що основним чинником формування епіфільних бріоценозів є вологість кори, яка, з одного боку, зумовлена впливом вологості поверхні ґрунту та підстилки, з іншого — структурою кори та затіненням. Вологість під наметом дерев зав-

жди більша за 70 % й у 3—5 разів скорочує випаровуваність з поверхні ґрунту, а поверхневий стік у 3 рази нижчий, тому запаси вологи у ґрунті у 2 рази вищі порівняно з її запасами на відкритій місцевості (Погребняк, 1963).

Вологість повітря та випаровуваність залежать від температури, яка у середньому під наметом на 3 °С, а у літні дні на 8—12 °С нижча, ніж на поверхні крон (Оболенский, 1933), і на західній (36 %), східній (37 %) та південній (40 %) сторонах стовбура вища, ніж на північній (15 %) внаслідок прямого та бічного освітлення (Погребняк, 1963). Крім того, вологість залежить від вертикальної турбулентності та провітрювання, оскільки сила вітру в лісі знижується до 2—3 % щодо цієї сили на відкритих місцях. Зазначені характеристики є показниками омброрежиму клімату, який залежить від вологості повітря, кількості опадів, їх стоку, випаровуваності і температури (Іванов, 1953). Можна стверджувати, що основним чинником, який визначає характер формування епіфільних бріоценозів на стовбурах дерев певної місцевості, є омброрежим мікроклімату, що характеризує ступінь його гумідності—аридності (Плюта, Дідух, 1994). У свою чергу, ці характеристики впливають на накопичення та розкладання органічних речовин, що утворюються під час відмирання кори і слугують поживним субстратом для мохів. За підвищення температури та сухості вони швидко розкладаються до газоподібних азотних сполук, які не абсорбуються мохами, а за достатньої вологості нітрати і нітриди засвоюються мохами. Все це сукупно зумовлює характер розподілу епіфільних бріоценозів.

Вище наголошено, що зміна показників омброрежиму істотно залежить від термоклімату, а підвищення температури до 3 °С може змінити цей показник. Такі дані можна використовувати лише для відкритих місць. Тіністі ж ценози неморальних лісів суттєво нівелюють ці умови. Проте якщо зміни клімату спричинять деструкцію деревостану, особливо в екстремальних умовах, то бріоценози можна використати як індикатори таких змін, що реалізовано в урочищі «Феофанія». Наявність епіфільних бріоценозів на стовбурах дерев засвідчує досягнення лісовим біоценозом зрілої природної структури. У зв'язку з цим дані таких досліджень треба включати до моніторингу лісових екосистем і розробки заходів щодо їх збереження.

4.8. ФЕНОЛОГІЧНА РЕАКЦІЯ РОСЛИН НА ЕКСТРЕМАЛЬНИЙ ТЕРМІЧНИЙ РЕЖИМ ОСІННЬО-ЗИМОВОГО ПЕРІОДУ 2019—2020 рр.

Кліматичний режим здатен швидко відновлюватися та повертатися у вихідний стан за рахунок високої резистентної стабільності. Однак наприкінці ХХ ст. було зафіксовано суттєві температурні відхилення від нормативних показників, що виходять далеко за межі природних щорічних коливань. Рослини реагують на такі зміни відповідним чином. Зокрема, дедалі частіше спостерігається не лише раннє, а й випадки пізнього квітування, а отже, зсуву фенологічних фаз. Фенологічні зміни мають різні прояви, що стосуються як вегетативного, так і генеративного циклів. Вони відбуваються в різні періоди і мають різні ознаки: набухання бруньок, поява перших листків, відростання стебла й пагонів, квітування тощо. Тісний зв'язок фенологічних фаз із темпе-

4.8. Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінньо-зимового періоду ...

ратурою повітря спостерігали багато дослідників. Реакція різних рослин на раніше настання весни різниться залежно від типу періоду спокою і погоди у зимовий сезон. Крім того, автори деяких досліджень вважають, що початок активної вегетації рослин залежить не так від денних, як від нічних температур повітря, швидкості прогрівання і вологості ґрунту навесні (Lovelock et al., 2000). Зокрема, фіксується зсув фенологічних фаз у полярних і альпійських видів на раніші фенологічні стадії розвитку (Parmesan, Yohe, 2003; Parmesan, 2007; Poloczanska et al., 2013).

Описані явища характерні й для України, а біота, що є чутливим індикатором змін у зовнішньому середовищі, реагує відповідно. Так, тепла осінь у 2019—2020 рр., ненастання сезонної зими в 2019—2020 рр., що супроводжувалося рекордними температурними показниками, спричинили повсюдне завчасне або пізнє квітування рослин на всій території України (Дідух та ін., 2020).

Ми порівняли кліматичні показники, взявши середні значення температур за листопад і грудень 2019 р. та багаторічні дані, використали дані відкритих метеорологічних джерел 27 населених пунктів, переважно обласних центрів (рис. 4.37).

Середнє значення температури повітря на рівнинній частині України в листопаді становило $+4,7^{\circ}\text{C}$, у грудні — $+0,1^{\circ}\text{C}$. Інакше кажучи, значення температурних показників за досліджуваний період були додатні, однак спостерігалось підвищення температури повітря і перевищення багаторічних середніх значень у листопаді на $2,1^{\circ}\text{C}$, в грудні на $2,0^{\circ}\text{C}$. Загалом зима у період дослідження була незвично теплою, середня добова температура грудня в Україні перевищувала 10°C .

Відомо, що вегетація рослин розпочинається за стійкої середньої температури $\geq 5^{\circ}\text{C}$. Значення цього показника у досліджуваний період перевищені лише в найпівденніших містах ($^{\circ}\text{C}$): Одеса (5,7—5,8), Севастополь (8,0), Ялта (9,0), для решти міст такого перевищення не спостерігалось. Незважаючи на це, фенологічні реакції (різні стадії квітування) виявлено у понад 80 видів рослин на всій території України, які ми проаналізували за низкою показників (табл. 4.4). Аналіз кількості виявлених випадків квітуван-

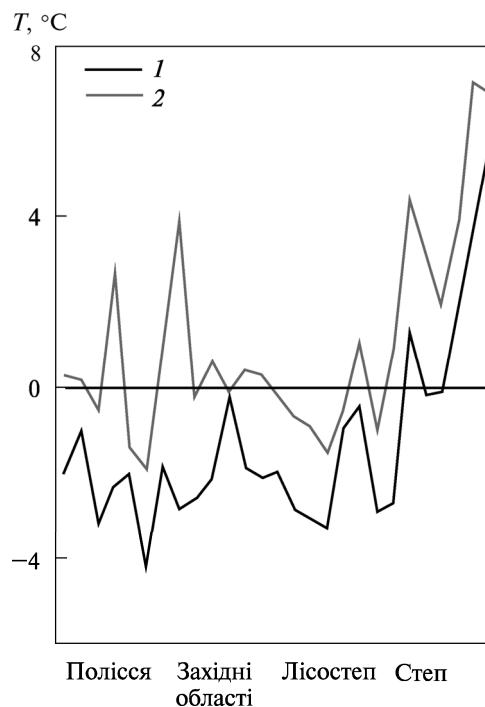


Рис. 4.37. Порівняння середніх показників температурного режиму різних регіонів України з північного заходу на південний схід за період 1950—2010 рр. з такими за листопад—грудень 2019 р.:

1 — середня температура за багаторічними спостереженнями; 2 — середня температура у 2019 р.

Таблиця 4.4. Квітування досліджених видів за нормальних і екстремальних температурних умов (Дідух та ін., 2020)

Вид	Життєва форма	Квітування в нормі (міс)	Фенофаза, листопад 2019 р.	Фенофаза, грудень 2019 р.
<i>Aesculus ×carnea</i> Zeyh. ¹	F	V	2	—
<i>Aesculus hippocastanum</i> L. ¹	F	V	4	—
<i>Ajuga chia</i> Schreb. ³	H	V—VIII	2	—
<i>Armeniaca vulgaris</i> L. ¹	F	III—IV	—	2
<i>Aurinaria saxatilis</i> (L.) Desv. ³	Kh	IV—V	1	2
<i>Bellis perennis</i> L. ²	H	VI—VIII	—	2
<i>Berteroia incana</i> (L.) DC. ³	H	V—X	3—4	—
<i>Calendula officinalis</i> L. ¹	T	VI—X	—	1—2
<i>Caltha palustris</i> L. ³	H	IV—V	—	2
<i>Centaurea breviceps</i> Iljin ³	H	VI—VIII	3	—
<i>Chimonanthus praecox</i> (L.) Link. ¹	F	III—V	—	2
<i>Colchicum ancyrense</i> B.L. Burt ²	G	II—III	—	2
<i>Corylus avellana</i> L. ²	F	III—IV	—	2
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L. ³	H	V—VIII	2	—
<i>Ficaria verna</i> Huds. ³	G	IV—V	—	1—2
<i>Forsythia ×intermedia</i> Zabel ¹	F	IV—V	—	2
<i>Fragaria vesca</i> L. ^{2,3}	H	V—VI	—	1—2
<i>Galanthus nivalis</i> L. ²	G	III—IV	—	1—2
<i>Hamamelis vernalis</i> Sarg. ¹	F	IX—X	—	2
<i>Hamamelis virginiana</i> L. ¹	F	IX—X	—	2
<i>Helianthus tuberosus</i> L. ¹	G	VIII—IX	—	2
<i>Helleborus caucasicus</i> A. Braun ¹	H	III—IV	—	2
<i>Hylotelephium argutum</i> (Haw.) Holub ²	H	VII—VIII	—	2
<i>Inula helenium</i> L. ³	H	VI—VIII	2	—
<i>Iris pumila</i> L. ²	H	IV—V	1—2	3—4
<i>Kerria japonica</i> (L.) DC. ¹	F	IV—V	—	2
<i>Leucanthemum maximum</i> (Ramond) DC. ¹	H	VII—VIII	—	2
<i>Malus domestica</i> Borkh. ¹	F	IV—V	2	2
<i>Persica vulgaris</i> Mill. ¹	F	IV	—	2
<i>Primula veris</i> L. ²	H	IV—V	—	2
<i>Primula obconica</i> Hance ¹	H	IV—V	—	2
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort. ³	H	IV—V	—	2
<i>Reseda lutea</i> L. ³	H	VI—VIII	4	—
<i>Ribes nigrum</i> L. ²	F	V—VI	—	2
<i>Scilla bifolia</i> L. ²	G	III—IV	—	2
<i>Sempervivum ruthenicum</i> Schnittsp. & C.B. Lehm. ³	H	VII—VIII	1—2	—
<i>Silene supina</i> M. Bieb. ³	H	VI—VII	3—4	—
<i>Spiraea hypericifolia</i> L. ³	F	V—VI	1—2	3—4
<i>Syringa vulgaris</i> L. ¹	F	V	—	2
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg. ³	H	IV—VII	—	2
<i>Tussilago farfara</i> L. ³	H	IV—V	—	2—3
<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol. ³	H	VI—VII	1—2	—
<i>Viburnum ×bodnantense</i> Aberc. ex Stearn ¹	F	III—IV	—	2
<i>Viburnum farreri</i> Stearn ¹	F	III—IV	—	2
<i>Viburnum lantana</i> L. ¹	F	V	—	2
<i>Viola matutina</i> Klokov ³	T	V—VIII	1—2	—
<i>Viola suavis</i> M. Bieb. ³	H	IV—V	2	—
<i>Viola tricolor</i> L. ²	T	VI—VIII	1—2	2

4.8. Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінньо-зимового періоду ...

Закінчення табл. 4.4

Вид	Життєва форма	Квітування в нормі (міс)	Фенофаза, листопад 2019 р.	Фенофаза, грудень 2019 р.
<i>Magnolia</i> sp. ¹	<i>F</i>	IV—IX	—	2
<i>Prunus</i> sp. (+ <i>Cerasus</i>)	<i>F</i>	III—VI	1—2	2
<i>Rosa</i> sp. ²	<i>F</i>	V—X	—	2
<i>Viola</i> sp. ^{2, 3}	<i>T</i>	III—X	1—2	1—2

Примітки: квітування в нормі — період календарного року, на який припадає генеративний цикл у сезон вегетації. Фенофаза — етап генеративного циклу розвитку: бутонізація (1) — початок квітування (2) — масове квітування (3) — кінець квітування (4). *F* — фанерофіти; *H* — гемікриптофіти; *Kh* — хамефіти; *G* — геофіти; *T* — теофіти.

¹ Інтродуковані види, що перебувають у місцях культивування або здичавілі.

² Аборигенні культивовані види. ³ Аборигенні види, виявлені у природних біотопах.

ня у досліджений період за їх територіальною приуроченістю показав, що із 17 адміністративних територій, найбільше таких фенологічних реакцій зафіксовано в Запорізькій (21), а також Закарпатській (11), Київській (9), Одеській (7) та Рівненській областях (6) — передусім у містах або населених пунктах. Загалом вибірка не є репрезентативною, оскільки всі випадки квітування фіксували спонтанно. Разом із тим простежується загальна тенденція: виражене зростання кількості випадків квітування, яке не відповідає сезону вегетації, виявляється у південному напрямку, де середні показники температури повітря у досліджуваній період були найвищими. Переважну більшість випадків виявлено у містах або менших населених пунктах, що також не є випадковістю, а ще раз підтверджує одну із особливостей кліматичних умов урбанізованих територій: вищу порівняно з природним неурбанізованим середовищем температуру повітря (Дідух, 2012; Дідух, Альошкіна, 2012; Дідух та ін., 2020).

За результатами порівняння даних з періодами проходження рослинами генеративного циклу в природі встановлено три типи квітування: затягнуте, раннє (квітування навесні, цикл вегетації переривається), повторне (цикл вегетації не переривається) (див. табл. 4.4). За кількістю видів із визначеними типами квітування відповідно виділено три групи (рис. 4.38).

Найчисленнішою є група рослин із раннім у звичній нормі весняним квітуванням. До цієї групи належать переважно види, які у вегетаційному сезоні 2019 р. пройшли і завершили повний генеративний цикл, що припадав здебільшого на перше півріччя (*Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*, *Ficaria verna*, *Iris pumila*, *Bellis perennis*, *Syringa vulgaris*, *Fragaria vesca* та ін.), або ж їх фенофази плодоношення й опадання насіння завершувалися у серпні—вересні (*Persica vulgaris*, *Armeniaca vulgaris*, *Malus domestica*, *Prunus cerasifera* та ін.), а також інтродуковані (*Viburnum farreri*, *Viburnum ×bodnantense*), що починають вегетаційний сезон узимку. До другої за кількістю групи увійшли

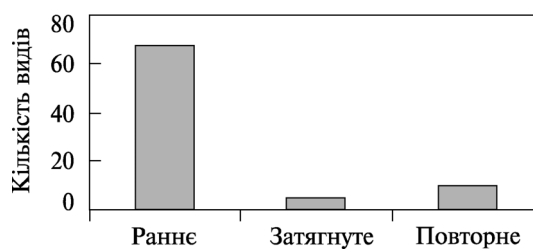


Рис. 4.38. Розподіл видів за типом квітування

види з повторним квітуванням. Зазвичай їх квітування в генеративному циклі короткотривале і завершується наприкінці весни — на початку літа (*Aesculus hippocastanum*, *A. carnea*, *Leucanthemum maximum* та ін.), але рослини продовжують розвиватися до кінця вегетаційного сезону і переходять у стан спокою. У третій групі найменше видів, переважно усі мають тривале або пізнє квітування протягом вегетаційного періоду (*Erysimum cheiranthoides*, *Helianthus tuberosus* та ін.), яке продовжувалося до періоду спостереження. Найбільше фенологічних реакцій зафіксовано у видів родини Rosaceae (понад 20 видів, у більшості з яких зафіксовано раннє квітування), нижчі показники мають види родин Asteraceae, Amaryllidaceae, Violaceae (у межах 10 видів — переважно повторно квітуючих). Решта родин представлені меншою кількістю видів (1—5). Такий розподіл видів серед таксонів вищого рангу, зокрема родин, пов'язаний з їх культивуванням, що спричинює відхилення та розбалансування генетичного апарату. Так, найбільшу відміну фенологічних реакцій спостерігали як у аборигенних видів, так і в адвентивних, чи інтродукованих, які перебувають у місцях культивування (ботанічні сади, присадибні ділянки, зони міського озеленення тощо). Серед видів адвентивних рослин фенологічні реакції спостерігали частіше, ніж серед аборигенних, які краще адаптовані до місцевих умов (Дідух та ін., 2020).

У спектрі життєвих форм Раункієра, представленому п'ятьма клімаморфотипами (фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, геофіти, терофіти), серед досліджених видів переважають кущі дерева, тобто фанерофіти і трав'яні багаторічники — гемікриптофіти (≥ 20 в обох групах), що більше залежать від температури повітря, ніж ґрунтів (Дідух та ін., 2020).

Отже, зафіксовані фенологічні реакції досліджених видів у період спостережень протягом листопада—грудня 2019 р., виражені різними типами квітування, не випадкові, ми розглядаємо їх як індикаторні ознаки кліматичних змін, що важливо для подальших спостережень.

ПРОГНОЗИ МОЖЛИВИХ ЗМІН, ЗАХОДИ ЩОДО АДАПТАЦІЇ ТА ЗБЕРЕЖЕННЯ ФІТОРІЗНОМАНІТТЯ УКРАЇНИ В УМОВАХ ЗМІН КЛІМАТУ

5.1. ЧАСОВІ ЗМІНИ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ

Висновки щодо часових змін екосистем часто ґрунтуються на оцінюванні поширення окремих діагностичних видів. В основі такого твердження лежить підхід Г. Глісона (Gleason, 1926) щодо індивідуалістичної концепції сукцесій, логічним завершенням якої є уявлення про континуальність рослинного покриву. Не заперечуючи значущість такого підходу, зазначимо, що екосистеми (фітоценози) є якісно іншим рівнем організації, існування живого, що зумовлює їх стійкість до зміни зовнішніх умов. Ця стійкість залежить від гомеостатичного стану, який визначається саморегуляцією, ступенем замкнутості, колообігу речовин, стабільністю накопиченого енергетичного потенціалу і відображає силу зворотних зв'язків, що компенсують (демпфують) відхилення. Стійкість розглядають як здатність справлятися з порушеннями, реагуючи або реорганізовуючись для підтримки функціонування, ідентичності структури (Риклефс, 1979; Adger, 2006; Fisichelli et al., 2016). При цьому ми розрізняємо два типи стійкості: резистентну (опірну) і резидентну (динамічну), що за порушень здатна до швидкого відновлення. І в першому, і в другому випадку реакції екосистем не є прямою відповіддю на зміну зовнішнього середовища, не є дзеркальним відображенням змін і в часовому вимірі не є миттєвим, що характеризує її інерційність. Чим складніші й тісніші взаємозв'язки, взаємозалежності компонентів екосистем, тим вищі їх опірність та інерційність (Дідух, 2014).

Однак для відновлення і динамічних компонентів потрібен певний час. М.Д. Гродзинський (2020) стверджував, що інерційний характер визначається гетерохронністю, полімасштабністю, гетерогенністю природних процесів. Зокрема, згідно з обчисленнями, якщо навіть зупинити викиди CO₂ у повітря, то процес їх зниження на 30 % до норми в атмосфері триватиме близько 30 років.

Відповідь ландшафтів на зміну клімату відбувається повільно і затримується на сотні років або може навіть нівелюватися (Гродзинський, 2020). За розрахунками Л.Л. Александровського та співавт. (Александровский, Александровский, 2005), ґрунти змінюються швидше, ніж ландшафти. Цей термін для дерново-підзолистих піщаних ґрунтів становить 50—100 років, чорноземних — 100—200, сірих лісових — 500—700, для зміни всіх горизонтів ґрунтового розрізу потрібно до 3500 років. За даними В.П. Золотуна (Золотун, 1974), цей часовий проміжок для чорноземів довший майже удвічі (200—700 років), а Ф.М. Лисецький (Лисецкий, 2000) оцінює цей процес у 900—950 років.

Рослинність реагує ще швидше на зміни кліматичних чинників, і суцесійні зміни дубових лісів виявляться через 200 років, трав'яних угруповань — у середньому через 20—40 років (Исаков и др., 1986). Останні мають різні структуру, склад і опірність, тому ці процеси можуть як виявлятися за кілька років, так і тривати більш як 100 років. Різні типи екосистем, що характеризуються різною опірністю, швидкістю відновлення, мають різну гетерохронність, змінюються із різною швидкістю. Існування покоління деревного ярусу в середньому триває 100 років, тому Ю.Г. Пузаченко і В.С. Скулкін (Пузаченко, Скулкін, 1981) зробили висновок, що півперіод зміни клімату, за якого можливі рівноважні зміни лісової рослинності, має бути не коротшим 1000 років, а за 5000—10 000 років відбуваються зміни на рівні підзон. Цей процес може суттєво прискорюватися через різке зростання градієнта зміни зовнішнього середовища, а також характер взаємозалежності кліматичних та інших чинників. В останні десятиліття фіксують різке підвищення середньорічних температур, що впливає на всі природні процеси. Крім зміни едафічних властивостей ґрунту на зміни природних екосистем впливають такі чинники, як пожежі лісів і торфовищ, зниження рівня ґрунтових вод, порушення трофічних зв'язків, розвиток (спалахи) хвороб тощо, що викликають стресовий характер змін рослинного покриву.

Водночас цей складний багатокомпонентний взаємозв'язок визначає нелінійний розвиток екосистем, що на певних етапах характеризується якісними стрибкоподібними змінами та каскадними процесами. Це пояснюється критичною межею дії певного чинника, коли його характеристики доходять до певного порога (точки біфуркації), за межами якого навіть незначні зміни спричиняють якісні стрибкоподібні пертурбації, які складно спрогнозувати.

На сьогодні прогноз розвитку рослинного покриву засновано на даних ретроспективного аналізу минулих часів та оцінювання кореляційних багатofакторних зв'язків на основі застосування сучасних методів (кореляційного, градієнтного аналізу), що дає можливість взаємоконтролювати отримані результати. Однак за рахунок цього неможливо виявити ті пороги, за якими відбувається стрибкоподібні зміни. Запропонований нами метод оцінювання реагування змін і втрат екосистем, що ґрунтується на показниках амплітуди мінімальних і максимальних значень ($\bar{x} \pm \sigma$), є певним кроком уперед у цьому напрямі, але водночас не розглядається можливість демпфування цих амплітуд.

На основі критичного аналізу таких підходів можна зробити висновок, що зміни природної зональності як ландшафтного явища, що визначаються зміною хімічних властивостей ґрунтів, гідрорежиму, суцесіями рослинного покриву, навіть за різкого підвищення середньорічних температур і прискорення цих процесів, з огляду на інерційність екосистем, може зайняти досить тривалий час.

Запропонована методика розрахунків лімітаційних значень екофакторів, за межами яких відбуваються якісні зміни екосистем чи їх втрата, ґрунтується на оцінюванні кореляції показників екофакторів (передусім кліматичних). Однак така залежність дає змогу з'ясувати лише тренд можливих змін, а реалізація цього процесу залежить від характеру організації, структури екосистем, її динамічності, опірності, що визначають розвиток. Крім цих двох скла-

дових важливе значення має вплив зовнішніх чинників, які можуть або прискорювати, або сповільнювати і навіть зупиняти процеси. Отже, кінцевий варіант розвитку визначає тріада складників: внутрішній механізм, спрямованість і зовнішні обмежувальні чинники.

5.2. ПРОГНОЗИ МОЖЛИВИХ ЗМІН РОСЛИННОСТІ УКРАЇНИ

Для прогнозу велике значення має аналіз часових (ретроспективних) і територіальних, регіональних змін, на яких власне й ґрунтуються моделі перспективного, майбутнього розвитку. При цьому використовують кількісні показники та відповідні їх обчислення щодо можливого тренду змін, поведінки видів, які визначають механізм розвитку (флуктуації, сукцесії, синевольцію) та стимулювальний чи обмежувальний вплив зовнішніх чинників. Однак екологічні прогнози малонадійні, бо поза цією сферою залишаються питання, пов'язані з виникненням новацій — екосистем цілком нового типу, появу яких спрогнозувати ми не можемо. Втім те, що вони з'являться, і те, що за існуючих антропогенного тиску й тенденцій кліматичних змін основу їх формуватимуть південніші та інвазійні види з підвищеною лабільністю, динамічністю, коротшим циклом онтогенезу, вже можна передбачити. У цьому сенсі перевагу мають ценози з ознаками рудералізованих властивостей, алохтонних видів, роль яких в останні десятиліття посилюється. Як засвідчує аналіз поширення угруповань за участі *Acer negundo*, *Solidago serotina*, *Amorpha fruticosa*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix fragilis*, *Elaeagnus angustifolia*, *Ulmus pumila*, *Ailanthus altissima*, *Fraxinus pensylvanica*, можна очікувати, що в перспективі вони можуть набувати квазістабільного характеру і ліпшої адаптації до нових умов, бо фіксується їх інтенсивне розширення від окремих локалітетів у 1950—1980 рр. до великих площ і виходу на регіональний рівень нині, коли їх популяції займають сотні гектарів. Вони з'являються і швидко розселяються у тих регіонах, де раніше були відсутні. Натомість ценози з високою опірністю (оліготрофні болота, букові ліси, ялинники Полісся, високогірні луки Українських Карпат) за зміни сучасних умов існують хоча і виявляють опірність до проникнення інвазійних видів, але їх структура трансформується і вони можуть бути втрачені.

Хвойні ліси загалом стійкі до кліматичних змін і утримують свої позиції. Соснові ліси на сухих бідних піщаних ґрунтах, петрофітних субстратах, виходах вапняків (крейдові відслонення на Західному Поділлі, Волині, Середньоруській височині, вапняки верхнього поясу Кримських гір) навіть виявляють ознаки до експансії, однак на багатших субстратах, особливо на місці штучних насаджень чи після пожеж, спостерігається втрата позицій сосни, заміна її листяними породами (рис. 5.1, 5.2, див. вклейку). Крім того, *Pinus sylvestris* та *Picea abies*, що має поверхневу кореневу систему, чутливі до погіршення гідрорежиму, внаслідок чого порушуються їх функціональні процеси, вони стають уразливими до хвороб, масово уражуються шкідниками і всихають. Масштабні усихання зафіксовано для *Picea abies* в Українських Карпатах та *Pinus sylvestris* на Поліссі (Генсірук, 2006; Слободян, 2012; Парпан та ін., 2014; Дідух та ін., 2016; Дідух, 2019) (рис. 5.3, 5.4, див. вклейку). Загибель дерев посилюється зі збільшенням їх розміру та віку (Bennet et al., 2015). Площі соснових

лісів з *Pinus pallasiana* в Криму в останні десятиліття скорочуються через пожежі, які відбуваються з 1970-х років. Зменшення площ природних соснових лісів спричинило й те, що на місці згарищ висаджують різні види середземноморських сосен (Ялтинський гірсько-лісовий державний заповідник). Ліси верхнього поясу із *Pinus kochiana* дещо розширюють свої позиції, просуваючись до вершин, що певною мірою викликано як кліматичними змінами, так і припиненням випасання овець (див. рис. 5.2, вклейка). Ялівцеві рідколісся (*Jasmino-Juniperion*) доволі стійкі до впливу зовнішнього середовища, характеризуються високою опірністю, оскільки приурочені до таких петрофітних і сухих умов, у яких конкурентів серед деревних порід практично немає, проте у *Juniperus excelsa* досить слабке поновлення і в окремих локалітетах, особливо нижнього поясу ПБК, підріст практично відсутній (Дідух, 1992).

Загалом можна зробити висновок, що площі хвойних лісів у майбутньому значно скоротяться і зміни клімату, що спричинюють масштабність, частоту пожеж і збільшення тривалості сухого періоду, підвищення температур, формування товстого шару підстилки, яка розкладається лише протягом 7 років, усихання внаслідок хвороб і шкідників, у цьому процесі відіграватимуть велику роль.

Для багатьох типів листяних лісів характерні суцесійні зміни різного характеру. За достатнього зволоження і багатства ґрунтів в угрупованнях союзів *Carpinion*, *Quercion pubescentis* спостерігається посилення евтрофікації і, як наслідок, заміщення порід деревостану в напрямку *Quercus robur* чи *Q. petraea* → *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* → *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. tataricum*. При цьому усихають дубові ліси (рис. 5.5, 5.6, див. вклейку), а ясену загрожує повне зникнення (Крамарець, Криницький, 2009; Іванюк, 2014; Мацях, Крамарець, 2014). Є багато фактів про те, що інтенсивне розмноження шкідників, патогенів, хвороб значною мірою пов'язано зі зміною клімату (Швиденко та ін., 2018). У кримських лісах нижнього поясу із *Quercus pubescens*, а вище — з *Q. petraea* спостерігається експансія → *Carpinus orientalis*, *Acer campestre*, вище → *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*.

Види таких родів, як *Fraxinus*, *Acer*, мають певні біоморфологічні обмеження, оскільки потребують для розвитку ширших «вікон» до 200 м² (ефект «парасольки»), ніж *Carpinus* або *Tilia*, для яких достатньо «вікон» розміром 30—50 м² (ефект «кобри») (Дідух, 2010). При цьому в останні роки у лісах фіксують збільшення ролі *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *A. tataricum*, а також появу видів і гібридів роду *Juglans*, американського інтродукованого виду *Quercus rubra*, на Закарпатті — *Castanea sativa*, у заплавах річок — *Salix fragilis* та інших видів (Дідух, 2010; Конякін, Бурда, 2019). Особливо загрозового характеру набувають посадки *Q. rubra*, що практикували в лісах у великих масштабах, а нині спостерігається його інтенсивна експансія у прилеглих ценозах. Під кронами цього дерева формується потужна підстилка, яка розкладається дуже повільно. Як наслідок, тут немає трав'яного покриву, тобто збіднюється флористичне різноманіття, а накопичення підстилки у сухий період створює пожежонебезпечне середовище. У містах, покинутих населених пунктах, закинутих садах, смітниках, інших місцях накопичення органічних речовин з'являються умови підвищеної евтрофності, сприятливі для інтенсивного заростання *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Fraxinus pensylvanica*

(див. рис. 4.17, вклейка). Особливо це помітно у зоні відчуження ЧАЕС, де площі таких угруповань збільшуються і набувають квазістабільного характеру. На півдні України спостерігається розширення площ, зайнятих *Elaeagnus angustifolia* (див. рис. 4.23, вклейка). Хоча цей вид має короткий період розвитку, але в результаті формуються умови для заселення інших, не властивих природним ценозам порід. В останні роки спостерігається інтенсивне розселення інвазійних видів *Ulmus pumila*, *Ailanthus altissima*.

Натомість, на материковій частині України фактично вже втрачені геміксерофільні ліси *Quercion pubescenti-petraeae* з домінуванням *Quercus pubescens*, які ми фіксували у 1970-х роках в Одеській обл., а нині цей вид трапляється у вигляді домішки, його витісняють інші види. Аналогічну ситуацію ми помітили і на території Молдови. Роль клімату в цих процесах є основною.

Ліси з *Quercus petraea* на материковій частині України, на відміну від Західної Європи, уникають плакорних місць і займають південні, некруті, але добре прогріті схили на Поділлі та Передкарпатті (крім того, відомі фрагменти на Овруцькому кряжі). Значно ширша їх екологічна амплітуда на Закарпатті, де вони формують основу нижнього лісового поясу до висоти 300 м над р. м. (Стойко, 1969). Враховуючи широку потенційну амплітуду цього домінанта (росте як на кислих ґрунтах, пісковицях, гранітоїдах, так і на лужних карбонатних) приуроченості до ґрунтів із незначним дефіцитом зволоження, можна вважати, що ці угруповання збережуть свої позиції і теоретично могли б навіть розширити площі, але цьому перешкоджає господарська діяльність, коли після рубок дуб заміщується іншими, як правило, тіньлюбнішими породами.

Геміксерофільні ліси *Quercus petraea*, *Q. pubescens* у Гірському Криму є досить стійкими, там не спостерігається скорочення їх площ (якщо не рахувати освоєння територій). Можливе навіть укріплення деяких позицій, зокрема, лісів із співдомінуванням у верхньому поясі *Carpinus betulus*, а у нижньому *C. orientalis*. При цьому С.П. Корсакова (Корсакова, 2018) прогнозує зміщення окремих порід *Quercus pubescens* до висоти 600, *Carpinus orientalis* — 400—600, а *Juniperus excelsa* від 200—400 до 600 м над р. м.

Позитивний вплив і можливе розширення позицій можна спрогнозувати для букових лісів, оскільки підвищення середньорічної та середньозимової температур, зниження континентальності сприяє потенційному укріпленню позицій бука, хоча поки що цього не спостерігається. Однак якщо кількість опадів зменшиться, ксерофітизація може призвести до скорочення оселищ цих лісів, особливо на межі аралу.

Очевидно, свої позиції збережуть ліси союзу *Tilio-Acerion pseudoplatani*, які мають локальне поширення і приурочені до таких екстремальних петрофітних умов, де лімітаційне значення мають інші орографічні, а не кліматичні чинники. Чутливі до кліматичних змін угруповання узлісь (*Trifolio-Geranietea*), які мають маргінальний характер поширення і реагують передусім на зміну освітлення, пов'язану із партенцією лісів та іншими чинниками.

Як показують обчислення та польові дослідження, суттєво змінюють структуру гідрофільні вербові та вільхові ліси заплавл. Перші, приурочені до підвищених піщаних відкладів у заплавах річок, у природному вигляді фактично вже не збереглися в Україні, їх трав'яний покрив формують лучні або

псамофітні ценози. Другі хоча й добре зберігають структуру, мають високу опірність, але за підвищення температури, зниження рівня поверхневих вод, інтенсивнішого випаровування відбуватиметься мінералізація торфу, розкладання органічних зв'язаних азотних сполук до мінеральних форм, що приведе до зниження участі гігрофільних видів (*Carex acuta*, *C. acutiformis*, *Iris pseudoacorus*) і збільшення нітрофільних (*Urtica galeopsifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Bidens* sp.). У перспективі можливі втрати позицій вільхи і посилення ролі *Fraxinus* (можливо навіть адвентивного *F. pensylvanica*), *Ulmus scabra*, *Acer negundo*. Характер трансформації заплавлених лісів і чагарників засвідчує, що вони є осередками скупчення адвентивних видів і коридорами їх поширення. Зокрема, в останні десятиліття відбувається інтенсивна експансія *Echinocystis lobata*, що щільно обгортає крони і гальмує розвиток аборигенних видів (див. рис. 4.30, вклейка).

Отже, кліматичні зміни суттєво і досить негативно впливають на розподіл і структуру ценозів. Як зазначають Ф.З. Швиденко та співавт. (2018), навіть за не найкращих сценаріїв зміни клімату (A1B чи RCP 6.5) майже на всій території рівнинної частини України кліматичні умови будуть малоприятливими, а в степових і частині лісостепових територій з посушливим кліматом сформуються непридатні для вирощування лісів умови. Це призведе до більш ніж дворазового зниження поглинання вуглецевих сполук, а в глобальному масштабі — до погіршення вуглецевого балансу біосфери (Швиденко та ін., 2014). Разом з тим така ситуація негативно вплине на гідрологічний режим, оскільки ліси відіграють важливу водорегуляторну роль.

Степ як зональний тип рослинності в Україні практично був знищений ще у XIX ст. на плакорних рівнинах унаслідок тотального освоєння. Незначні за площею ділянки збереглися на схилах балок, берегів річок і заповідних територіях. Наукові основи щодо можливих змін і збереження степів засновані на термодинамічних підходах, зокрема, за оцінюванням депонування енергетичних запасів та їх використання. Якщо в лісах механізм регулювання енергетичних потоків і збереження енергетичного балансу зосереджений у надземній біомасі (деревині), то у степах — у підземній, у найродючіших чорноземних ґрунтах, які під впливом зміни клімату, особливо в умовах тотального знищення природної повільно вегетаючої рослинності і заміні її на швидко вегетаючі агроценози, знижують енергетичні, вуглецево-азотні запаси.

За результатами досліджень і багаторічного моніторингу масштабного картування, даних синфітоіндикаційного аналізу, степи, як і ліси, прямо та опосередковано реагують на зміни клімату, особливо терморежиму, а до зміни кріорежиму чутливіші, ніж ліси. Натомість, ці угруповання пристосовані до дефіциту вологи, тому до зміни омброрежиму вони менш чутливі. На основі методики синфітоіндикації встановлено характер кореляції між показниками різних екофакторів, насамперед тісну взаємозалежність між терморежимом і кислотністю ґрунтів, їх сольовим режимом. При цьому останні чинники в умовах дефіциту вологи мають значно більше лімітувальне значення для ґрунтів, ніж для лісів. Найчутливішим до змін зовнішнього середовища є степи зонального типу із домінуванням всіх видів ковили (зокрема, *Stipa zalesskyi*, *S. pulcherrima*, *S. ucrainica*), біотопи яких за підвищення середньорічних температур на 1 °C можуть зазнати трансформації через зміну кислотності ґрун-

5.2. Прогнози можливих змін рослинності України

тів. Така сама реакція, але за підвищення температури на 2 °С, спостерігатиметься для інших ковилових угруповань (*S. capillata*, *S. pennata*, *S. lessingiana*, *S. lithophila*, тобто союзів *Stipion lessingianae*, *Festucion valesiacae*).

Південні кримські степи союзів *Veronico multifidae-Stipion ponticae*, *Artemisio tauricae-Festucion valesiacae* з домінуванням *S. pontica*, *Artemisia taurica*, *Festuca valesiaca* стійкіші до підвищення температур та інших кліматичних змін. Аналогічну реакцію фіксують і для союзів псамофітних степів *Artemisia arenariae-Festucion beckeri*, *Festucion beckeri*, в угрупованнях яких домінують *S. borysthena*, *Festuca beckeri*, *Chrysopogon gryllus*, *Cynodon dactylon*. У цих угрупованнях у разі зміни кислотності сольовий режим на піщаних субстратах не має важливого лімітаційного значення.

Встановлено, що чим вищий ступінь петрофітності, щербистості, змитості ґрунтів, тим чутливіше степові угруповання реагують на прямі кліматичні зміни. Це спостерігається і для угруповань *Artemisio marschalliani-Elytrigion intermediae*, *Camphorosmo-Agropyretion desertori*, *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* (*Galio campanulati-Poion versicoloris*, *Potentillo arenariae-Linion czernjaevii*, *Asphodelion tauricae*), а також ценозів *Potentillo-Stipetum capillatae*, які формуються на змитих ґрунтах лесових відслонень. На відміну від псамофітних степів у петрофітних угрупованнях сильніше лімітувальне значення можуть мати зміни сольового режиму. Найяскравіше це відображається у специфічних угрупованнях *Tanacetum millefolium-Galatellion villosae*, приурочених до дуже сухих південних схилів степової зони, де домінуючі види через густе опушення формують специфічний сизий аспект і мають високий ступінь адаптації до умов посухи та підвищеного засолення. Інакше кажучи, типові різнотравно-ковилові та злаково-ковилові зональні й петрофітні степи чутливіші до кліматичних змін, ніж південні кримські чи псамофітні їх варіанти. Для переважної більшості (понад 80 %) степових типів угруповань підвищення температури на 2 °С уже викликає певні зміни, а деякі навіть можуть втратити місцеіснування.

Менш чутливими до підвищень температури є лучно-степові та різнотравні угруповання *Fragario viridis-Trifolium montani*, *Festucion valesiacae* з домінуванням *Botriochloa ischaemum*, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*, *Galium verum*, *Medicago falcata*, *Salvia pratensis*, *S. nemorosa* та ін. Однак для цих угруповань існують загрози іншого плану. В останні роки вони інтенсивно заростають чагарниками і специфічними деревними видами, зокрема й адвентивними: *Elaeagnus angustifolia*, *Ulmus pumila*, *Ailanthus altissima*, *Morus nigra*, *Celtis occidentalis*, *Pyrus piraster*, *Malus praecox*, *Armeniaca vulgaris*, *Prunus divaricata*, *Cerasus mahaleb*, *Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Rhamnus cathartica*, *Thelycrania sanguinea* та ін. (див. рис. 4.24, вклейка). Поява чагарників характерна для всіх трав'яних біомів. Обчислено, що в євразійських степах участь деревного ярусу за останнє десятиліття зросла на 1 % (Liu et al., 2021). Це пов'язують зі збільшенням концентрації CO₂ у повітрі, внесенням добрив на полях, нітрифікацією, кислотністю опадів, внаслідок чого збільшується вміст доступних для живлення рослин мінеральних форм азоту в ґрунті. Такі угруповання мають вигляд куртин, а не зімкнутих лісових ценозів, і крони дерев доволі розлогі, що візуально нагадують структуру дерев саванни, ми називаємо їх *пере-*

лісками (див. рис. 4.24, вклейка). Їх формування пов'язано насамперед із припиненням випасання та сінокосіння, але й кліматичні зміни відіграють не останню роль, оскільки ці дерева і чагарники реагують на підвищення зимових температур (кріорежиму), омброрежиму, зниження континентальності. Ці специфічні угруповання, досліджувані нами (Didukh, 2006; Дидух, 2007), є новим типом структури біотопу, якому в геоботанічній літературі не приділяли особливої уваги. Вони є комплексом чагарниково-деревного розрідженого ярусу або окремих куртин із розвиненим травостоєм різного ступеня зімкнутості, характерним для таких умов. Результати досліджень у різних регіонах України засвідчили, що провідну роль у формуванні цих угруповань відіграють зоогенні чинники. По-перше, десимінація відбувається ендозоохорним шляхом, тому що більшість видів мають плоди у вигляді ягід чи фруктів, якими живляться птахи й ссавці. По-друге, їх проростки фіксуються на оголених ділянках ґрунту, кротовинах, ритвинах тощо. По-третє, їх ріст відбувається за припинення випасання худоби, косіння тощо, що перешкоджало розвитку кущів і дерев. Видовий склад деревно-чагарникового ярусу залежить від екологічних умов існування, оточуючої рослинності, що є джерелом десимінації та тих зоокомпонентів, які відіграють роль ендозоохорів. Структура, синтаксономія, генезис, динаміка розвитку цих угруповань ще не досліджені та потребують детального вивчення із застосуванням комплексних експериментальних, моніторингових методів.

Власне наскельні петрофітні угруповання *Sedo-Scleranthetea*, *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis*, за даними обчислень, могли б чутливо реагувати на опосередкований вплив клімату через зміну кислотності субстрату та вмісту карбонатів. За підвищення температури на 2,0 °C частина з них, а на 2,5 °C — більше половини могли б втратити відповідні місцеіснування. Майже всі вони так чи інакше за підвищення температури на 2,0 °C реагують на опосередковані й прямі (через терморежим) зміни клімату. Однак при цьому слід зазначити, що така теоретично можлива реакція внаслідок зміни хімічних властивостей ґрунту малоімовірна, оскільки петрофітні субстрати здатні компенсувати можливий дефіцит відповідних хімічних сполук із субстрату. Водночас основу флористичного складу цих угруповань формують стрес-толеранти, а не конкуренти, тому їх розвиток визначають філценогенетичні, а не сукцесійні процеси, тобто їх ступінь опірності є доволі високим, а сукцесійні зміни — досить обмеженими.

Підтвердженням викладеного є те, що томілярні угруповання класу *Helianthemo-Thymetea* з домінуванням хамефітів і петрофітних гемікриптофітів (*Artemisia hololeuca*, *A. salsoloides*, *Hyssopus cretaceus*, *Scrophularia cretacea*, *Erodium beckettowii*, *Thymus dimorphus*, *Seseli hippomaranthrum*) хоча й реагують на зміну кислотності ґрунтів уже за підвищення температури на 1 °C, а в разі підвищення на 2 °C могли б теоретично втратити позиції, але цей дефіцит сповна компенсує карбонатність субстрату. Щодо прямої дії зміни клімату цей поріг відповідно становить 2,0 і 2,5 °C. Ще нижчий поріг характерний щодо зміни вологості ґрунтів (2 °C), але адаптивний потенціал до ксерофітності умов у цих угруповань доволі високий. На відміну від більшості типових степових угруповань томіляри і східноукраїнські степи (*Stipa zalesskyi*) чу-

5.2. Прогнози можливих змін рослинності України

тливіші до кріорежиму, зміна якого впливає на фенологічні ритми, які у багатьох згаданих хамефітів зсунуті на пізній період, тому їх порушення може вплинути на характер відтворення цих ценозів.

Рослинність приморських пісків, солончаків порівняно з іншими типами угруповань характеризується значно ширшою амплітудою адаптації до зміни показників екофакторів. Для них хоча й фіксується реакція на підвищення терморежиму за підвищення температури на 2 °С, але градієнт змін значно нижчий, ніж для інших типів угруповань. При цьому зміни рН чи сольового режиму внаслідок специфіки умов фактично не можуть бути реалізовані, оскільки ці угруповання перебувають в екстремальних умовах відносно засолення, а рН вище 8. Основу флористичного складу цих угруповань формують стрес-толеранти, яким властиві ценофобність і обмеження сукцесійних процесів.

Для лучних і водно-болотних угруповань найвище лімітаційне значення має зміна терморежиму та кислотності ґрунтів, для останніх — ще й вміст карбонатів та зміна гідрорежиму, тоді як кріо- та омброрежим фактично втрачають лімітувальну значущість, оскільки дефіцит атмосферної вологості компенсується запасами вологи у ґрунті. При цьому реакція цих угруповань фіксується за підвищення температури на 2 °С, однак вони, на відміну від степових і петрофітних, мають значно триваліший лаг і краще адаптовані до змін основних екофакторів. Винятком є угруповання купинних осок (*Magnocaricion*), які з-поміж інших цього типу біотопів виявляють ознаки більшої чутливості, а також прибережних угруповань (*Bidentetea*, *Isoeto-Nanojuncetea*). Крім того, ці угруповання чутливі до змін сольового режиму і навіть вмісту азоту у ґрунті, що хоча й знижує їх адаптивний потенціал загалом, але наявність відповідних умов існування, які формуються уздовж русел річок, забезпечує їх збереження.

Водні угруповання значно чутливіші до опосередкованого, ніж прямого впливу зміни клімату. Зміна терморежиму водного середовища відбувається значно повільніше, ніж на суходолі, градієнт таких змін незначний. Разом з тим вони чутливі до змін кислотності води, що могло б бути спричинено підвищенням середньорічної температури на 2,0 °С, а на 2,5 °С деяким із них загрожує зникнення із тих локалітетів, де вони нині існують. Відповідним чином вони реагували б на можливу зміну водного режиму, але реально у водному середовищі цей чинник не має лімітувального значення. При цьому найчутливішими є угруповання *Zosteretea maritimae*. В останні роки, зокрема, й через підвищення температури води на мілких, вторинно затоплених ділянках ставків і водосховищ, формуються густі зарості *Trapa natans*, а також *Salvinia natans*, які у 2020 р. виключено із списку видів, занесених до Червоної книги України (рис. 5.7, 5.8, див. вклейку). Згідно з розрахунками, у майбутньому ці угруповання можуть розширити свої площі, оскільки вони витримують і режим значної евтрофікації.

Високогірні угруповання альпійського і субальпійського поясів Карпат, на відміну від інших типів біотопів, виявляють зовсім інший характер реакції на зміну клімату, що засвідчує їх біокліматичну специфіку. Встановлено, що у горах за останні 100 років верхня межа лісу піднялася на 50 м, 200 років — від 100 до 450 м (Moret et al., 2019), що спостерігається і в Українських Кар-

патах (рис. 5.9, див. вклейку). Найзагрозливішим чинником у високогір'ях є зміна гідрологічного режиму ґрунту, що виявляється навіть за підвищення температури на 1,0 °С, тобто вже реально відбувається у нинішніх умовах. За підвищення температури на 2,5 °С можуть втратити свої позиції типові для альпійського поясу угруповання *Juncion trifidi* та *Arabidion caerulei*, 3,0 °С — *Festucion pictae*, *Loiseleurio-Vaccinietea*, *Mulgedio-Aconietea* (*Adenostylion alliariae*), тобто угруповання петрофітного типу, тоді як мезогігрофітні *Caricion davallianae*, *Salicion herbaceae*, *Androsacion alpinae* менш чутливі. Натомість ці угруповання, а також болотні (*Sphagnion magellanicum*, *Oxycocco-Empetrio-Hermaphroditum*), як і оліготрофні болота Полісся, чутливі до безпосереднього підвищення терморезиму, що впливає на зміну гідрорезиму, тому вони можуть зазнати суттєвих змін. На зміну кислотного режиму уже за підвищення температури на 2,0 °С реагували б угруповання союзів *Caricion davallianae* та *Salicion herbaceae*. Між тим для петрофітних угруповань союзу *Caricion curvulae* прогнозується реакція на зміну терморезиму, гідрорезиму та кислотності, а болотних *Oxycocco-Empetrio hermaproditum* — на зміну омброрезиму.

Отже, порівняння даних, отриманих за методикою синфітоіндикації, показало, що специфіка реакцій рослинних угруповань на кліматичні зміни залежить не лише від взаємопов'язаних і взаємообумовлених зовнішніх чинників, які визначають умови існування, а й значною мірою від структури угруповань, їх організації. Найчутливішими є зональні угруповання лісового і степового типів, узлісся та петрофітні томіляри, тоді як азональні типи менш чутливі. При цьому перші не мають запасних «плацдармів» для відступу, а для останніх така можливість існує. Отримані результати вказують на можливі суттєві зміни рослинного покриву регіонального характеру, які відображають зональні особливості природи України.

5.3. ПРОБЛЕМИ І ЗАХОДИ ЩОДО АДАПТАЦІЇ ДО НЕГАТИВНИХ ЗМІН КЛІМАТУ

Зміни, що відбуваються під впливом клімату, зачіпають різні сфери як природи, так і суспільства, зокрема економіку та політику, що відображено у Рамковій конвенції ООН, підписаній 1992 р. у м. Ріо-де-Жанейро, яка набрала чинності у 1994 р. Разом з тим реалізація цього й інших документів викликає гострі дискусії, критику, а ситуація продовжує погіршуватися.

Коли довели, що визначальним чинником таких змін є антропогенна діяльність, акцент на їх зниження, стабілізацію, протидію впливу перенесли на технічні способи зниження викидів парникових газів у атмосферу, удосконалення транспортних засобів, зміни енергетичного сектору та ін. Для цього були включені фінансові механізми, встановлено відповідні квоти, штрафи. Обмеження викидів в атмосферу парникових газів відображені в Кіотському протоколі, прийнятому 11 грудня 1997 р. (діє з 16 лютого 2005 р.). Головна мета угоди — скоротити або стабілізувати викиди парникових газів у 2008—2012 рр. до рівня 1990 р., що не допускало б небезпечного антропогенного впливу на кліматичну систему планети. Кіотським протоколом передбачено гнучкі механізми зменшення викидів парникових газів через співпрацю між країнами для

зниження викидів, закупівлі відповідних квот, такими державами, як Японія, Канада і Австралія, що з 1990 р. демонстрували суттєве збільшення викидів парникових газів. В Україні кількість викидів CO₂ вітчизняною промисловістю за період 1990—2004 рр. істотно скоротилися, тому держава могла продавати свої одиниці викидів іншим країнам. Такий підхід виявився досить одностороннім, оскільки фокусувався навколо двох пріоритетів: зниження викидів і торгівлі квотами з метою отримання додаткових фінансів. Такий механізм перепродажів і квот за рахунок регуляторних заходів не стимулював зменшення викидів, тому ситуація погіршувалася, бо фінансових механізмів виявилося недостатньо (Nordhaus, Bouer, 2000; Константинов, 2004).

Для розв'язання цієї проблеми, поліпшення ситуації на зміну Кіотському протоколу 12 грудня 2015 р. було прийнято Паризьку угоду (хартію), дія якої розпочалася з 2020 р. Основна особливість Паризької угоди — країни, які її підписали, визнали загрозу зміни клімату, погодилися їй протидіяти, і кожна країна визначає самостійні механізми такої дії. Паризьку угоду дуже критикують, насамперед екологи, оскільки не бачать результатів кардинального вирішення проблем.

У останні роки людство починає усвідомлювати, що технічними засобами і фінансовими механізмами екологічні проблеми розв'язати не вдасться. Необхідне використання різних механізмів і способів на основі комплексних науково обґрунтованих підходів, бачення й аналізу проблеми загалом. Клімат — це той компонент біосфери, який за рахунок лабільних властивостей здатен до якнайшвидшого відновлення, якщо його зміни не вийшли за певні межі незворотних процесів. Щоб запобігти кліматичним змінам, потрібно рятувати всю біосферу, а для цього необхідні знання і розуміння природних процесів, законів, тобто треба задіяти весь можливий природний і суспільний потенціал. Це відображено у формуванні нової екологічної парадигми — ідеї Європейського зеленого курсу. В основі цієї ідеї лежить амбіційний план, згідно з яким до 2050 р. Європа має стати вуглецево нейтральною, тобто усі викиди парникових газів, спричинені людською діяльністю, поглинатимуться екосистемами. Кінцева мета полягає у тому, щоб Європа стала екологічно стійким, чистим і безпечним для проживання людей континентом. Цей курс визначає екологічну політику країн Східного партнерства, спрямовану на поглиблення й укріплення відносин із Європейським Союзом (ЄС).

Мета декарбонізації — врівноваження емісії і депонування карбонових сполук в атмосфері. Цілком слушним є зосередження основних зусиль на зниженні викидів, яке забезпечує до 80 % успішності декарбонізації, решта залежить від заходів, спрямованих на поліпшення депонування вуглецю. Однак це має важливе значення як регуляторний механізм колообігу, оскільки перетворення газоподібних вуглецевих сполук на речовину, доступну для живлення і передачі трофічними ланцюгами, відбувається за допомогою фотосинтезу. Хоча запаси вуглецю у фітостромі становлять лише 9 %, їх значення в регулюванні колообігу карбонових сполук і трансформації енергії величезне (Friedlingstein et al., 2020; Tubiello et al., 2021).

Одним із механізмів протидії негативним кліматичним наслідкам є концепція регуляції навколишнього середовища, у якій ключове місце відводиться біотичному компоненту, основи якого сформулював В.І. Вернадський

(Вернадский, 1967) і продовжені в гіпотезі Геї (Lovelock, Margulis, 1974). Підкреслено велике значення ролі лісів у стабілізації біосфери. Розвивається ідея «біотичного насосу», який закачує атмосферну вологу з океану на суходіл у ті місця, де інтенсивніше випаровується через потужні потоки транспірації листова поверхня дерев, що збільшує кількість опадів (Горшков, 2004, 2006, 2020). Широкомасштабне знищення природного лісового покриву і формування агроєкосистем з низьким листовим індексом призводить до зниження кількості опадів та річкового стоку. На основі викладеного можна зробити висновок, що для забезпечення стійкості колообігу води потрібно відновлювати такі природні лісові екосистеми, які характеризуються самопідтримкою функціонування.

Чи означає це доцільність створення лісових екосистем у степовій зоні? Ще Г.М. Висоцький (Высоцкий, 1915) зазначав, що ліси висушують ґрунт більше, ніж степи. Тому зрозуміло, що за дефіциту ґрунтової вологи у зоні, де випаровування перевищує кількість опадів, сформувати повночленні, саморегуляційні високопродуктивні лісові екосистеми недоцільно, бо вони не забезпечать стабілізацію водно-енергетичного процесу. Забезпечення водного режиму, рівноваги між емісією сполук карбону в атмосферу та їх депонуванням в екосистемах має регулювати енергетичний баланс, який не повинен порушуватися.

Це передбачає запровадження комплексу заходів, з одного боку, спрямованих на зменшення викидів відповідних сполук в атмосферу, скорочення площ орної землі, переробку сміття, зниження евтрофікації, з іншого — розширення площ природних екосистем у результаті збільшення лісистості та поліпшення структури лісів, збереження лучної, степової, болотної рослинності, покращення стану водних об'єктів, збільшення гігроскопічності екосистем, що забезпечують депонування вуглецевих сполук у біомасі та ґрунті. Як наголошено вище, тотальне заліснення, висаджування дерев не лише не поліпшить ситуацію, а може нашкодити, оскільки у степах енергетичний потенціал зосереджується у чорноземному ґрунті, а під деревами інтенсифікуються процеси опідзолення, внаслідок чого цей потенціал знижується і не може бути компенсований у запасах деревини.

Процеси, що відбуваються у природі, слід пояснювати за законами природи. Одними з них є закони термодинаміки, оскільки саме вони відображають енергетичні процеси, з якими тісно пов'язані кліматичні зміни. І.В. Банникова (Банникова, 1992) сформулювала правило енергетичної компенсації, згідно з яким у разі зміни зовнішнього впливу в бік зростання дефіциту та нестабільності ресурсів рухлива рівновага між екосистемами зміщується, причому енергетична ємність і термодинамічна стабільність екосистем знижується, а швидкість і ефективність енергообміну підвищується. Розглядаючи енергію як рушійну силу розвитку екосистем і оцінивши з цих позицій різні їх типи, ми обчислили, що у лісових екосистемах енергія акумулюється найбільше у біомасі деревостану, зміна якого визначає швидкість сукцесій та інерційність екосистем. У степах основні запаси акумулюються у підземній частині та високогумусному чорноземному ґрунті, у болотах — у потужних покладах торфу. Біомаса неморальних лісів України оновлюється протягом

28,5 року, степів – протягом 2 років, тобто у 14 разів швидше. Приріст ентропії, що відображає підтримку структури відносно впорядкованої частини ентропії, тобто максимальної можливості стабільного нульового стану, для лісу становить 0,035, для степу — 0,48, тобто у 13 разів вищий (Дідух, 2007). Отже, швидкість змін біотичної складової лісів у 14 разів повільніша.

Однак енергетична ємність чорноземів у 3,5 раза вища, ніж у найбагатших сірих лісових ґрунтів, і саме цей енергетичний потенціал ґрунту, а не надземний компонент, визначає характер інерційності степових екосистем та їх зміну. Оцінивши такі співвідношення енергетичної ємності та швидкості енерготрансформації, ми дійшли висновку, що швидкість зміни лісових екосистем приблизно у 4 рази нижча, ніж степових. З таких міркувань здавалося б, що необхідно максимально збільшувати площі екосистем, які мають високий енергетичний потенціал (ліси у біомасі, степи у ґрунті, болота у торфі). Проте такий підхід зміщує розподіл природних елементів за Гаусівською дзвоноподібною кривою, тобто порушує природний розподіл. Це означає, що найстабільнішою, збалансованою ситуацією є така, коли поряд із високоенергетичними екосистемами існуватимуть низькоенергетичні, зумовлені обмеженням запасу енергії за лімітувальної дії певних зовнішніх чинників. Прикладами останніх є літофільні, псамофільні чи водні угруповання, у яких обмежені сукцесії, але відбуваються філогенетичні процеси. Саме таке поєднання різних типів угруповань, що мають різні типи функціонування та розвитку, забезпечує високу різноманітність, стійкість, стабільність природних екосистем і нормальний хід природних процесів, зокрема й еволюційних.

Мірилом, індикатором цих процесів, про що наголошено у преамбулі Європейського зеленого курсу, є біорізноманіття, що чутливо реагує на ці зміни. Важливість збереження біоти полягає ще й у тому, що вона є носієм, основою життя, забезпечує еволюцію, фіксацію сонячної енергії, яку передає трофічними ланцюгами, тобто є джерелом живлення, зокрема й людини. Вчені фіксують масштабні міграції видів рослин і тварин, розширення їх ареалу здебільшого з півдня на північ, що корелює з підвищенням температур. При цьому багато рідкісних видів не здатні адаптуватися до нових умов, вони втрачають свої позиції і можуть вимерти, що уже спостерігається у тропіках. Масштаби втрати біологічного різноманіття вражають, а прогнози цих втрат песимістичні. За різними прогнозами очікується, що протягом ХХІ ст. рослини можуть втратити до 40 % місць їх існування (популяцій). За обчисленнями М. Урбана (Urban, 2015) на основі оцінювання даних 171 експерта, у Південній Америці, Австралії, Новій Зеландії може зникнути від 10 до 23 % видів, у північних широтах Північної Америки, Азії та Європи — від 5 до 6 % видів рослин і тварин. За даними Р. Варрена та співавт. (Warren et al., 2018), географічні втрати, тобто зміна ареалу прогнозована для 49 % видів комах, 44 % рослин і 26 % хребетних. У разі підвищення температури на 2 °C може зникнути 18 % комах, 16 % рослин і 8 % хребетних, а на 1,5 °C — 6 % комах, 8 % рослин (Climate Change ..., 2022). Їх місце займуть не нові види, а ті, що мають широкий спектр пристосувань, який сприяє їх міграції у нові регіони. Натомість серед адвентивних видів є небезпечні для людини, що спричинюють алергії та інші хвороби (амброзія полинолиста, борщівник Сосновського,

гринделія розчепірена тощо). Інші види (зокрема, мікроорганізми чи комахи) можуть гібридизувати з місцевими, і такі гібридні форми порушують стан рівноваги, викликають хвороби. Так М.П. Козловський (2009) зазначає, що нематода, занесена з Китаю, гібридизувала з місцевим видом, і такий гібрид уражує сосну, що набирає катастрофічних масштабів на Поліссі. У Карпатах спостерігається масове усихання ялиників. Навіть у високогірних поясах відбуваються масштабні пожежі, які суттєво змінюють структуру угруповань (див. рис. 5.9, вклейка).

Різноманітні дослідження засвідчують високий ризик зміни біомів на 5—10 % наземної території, зокрема внаслідок зміщення домінуючих видів, а отже, рослинних поясів — на північ, а в горах — на більші висоти. Такі зміни можуть суттєво вплинути на скорочення біорізноманіття (Chakraborty et al., 2013; Langdon, Lawler, 2015; Moncrieff et al., 2015; Boit et al., 2016; Ponte Lira et al., 2016; Rasquinha, Sankaran, 2016; Rowland et al., 2016). Інакше кажучи, зміни середовищ існування та біоти набувають катастрофічних ознак, тому потребують впровадження якісно нових механізмів охорони, одним з яких є ідея Європейського зеленого курсу.

Цю екологічну доктрину закріплено в Комюніке «Європейський зелений курс» 11 грудня 2019 р. З одного боку, вона ґрунтується на вже існуючих політичних і законодавчих документах ЄС, з іншого — для його імплементації будуть розроблені нові стратегії, законодавство та сформовано подальший план дій.

Особливу увагу приділяють територіям з дуже високою цінністю і потенціалом біорізноманіття, включно з незайманими і реліктовими лісами. Держави мають визначити додаткові охоронювані й особливо охоронювані території. Крім того, передбачено створення екологічних коридорів для узгодженої та стійкої Транс'європейської природної мережі (Natura 2000, чи її аналогу «Смарагдової мережі»). Важливим компонентом Європейського зеленого курсу є заходи щодо відновлення екосистем. Європейська комісія запланувала цілісну систему заходів, починаючи від посилення правової бази ЄС з відновлення природи до поліпшення стану морських і прісноводних екосистем, розширення площ лісів і боліт, озеленення міських і приміських територій, зниження забруднення і боротьби з інвазивними чужорідними видами. Для збільшення площ природних екосистем необхідне скорочення сільськогосподарських угідь, а підвищення їх екологічної ролі передбачає використання органічного землеробства, нових сортів сільськогосподарських культур, адаптованих до кліматичних змін. Звертають увагу на необхідність прийняття виграшних рішень у галузі виробництва енергії (зокрема, використання потенціалів енергії океану, морського вітру, ферм із сонячними батареями і стійкої біоенергетики), що одночасно забезпечить захист біорізноманіття та екосистем.

У результаті зміни клімату уже зафіксовано можливі негативні наслідки у різних сферах:

- 1) підвищення температури, збільшення кількості днів із високою температурою, зростання ймовірності засух у літній період;
- 2) пожежі та вітровали в лісах (збільшуються їх кількість і масштаби) (рис. 5.9, 5.10, див. вклейку);

5.3. Проблеми і заходи щодо адаптації до негативних змін клімату

3) горіння торфовищ (збільшуються частота і тривалість), що призводить до збільшення емісії CO₂ на 25 % (Yu et al., 2010; Roge et al., 2011; Huglins et al., 2020);

4) усихання лісів через зниження вологості ґрунту (рис. 5.11, 5.12, див. вклейку);

5) поява зоонозів та інших хвороб (більш ранній розвиток комах, мікро-організмів, збільшення кількості циклів розмноження) як небезпечних «вогнищ» поширення хвороб;

6) «цвітіння водойм», евтрофікація (забруднення органічними сполуками через надмірний розвиток водоростей, які потім масово відмирають і гниють, що разом із нестачею кисню спричинює зниження рибних запасів);

7) експансія адвентивних видів рослин і тварин, серед яких чимало збудників хвороб (рис. 5.13, див. вклейку);

8) скорочення популяцій рідкісних видів і їх зникнення, що призводить до втрати біорізноманіття;

9) деградація, фрагментація природних біотопів, що порушує функціонування і веде до втрати екосистем;

10) деградація степових екосистем унаслідок закушення, заліснення чужорідними (адвентивними) видами, що переводить процеси гумусотворення в чорноземах на опідзолення і втрати гумусу, зниження родючості цих ґрунтів;

11) засолення ґрунтів на півдні з негативними наслідками для сільського господарства і умов проживання людей;

12) втрати урожаю окремих сільськогосподарських видів і продовольчо-економічних збитків.

У майбутньому можуть з'явитися цілком нові загрози, що спричинюватимуть відповідні наслідки, які нині ми не можемо передбачити. Зокрема, до суттєвого погіршення ситуації призвела воєнна агресія Російської Федерації проти України через великі руйнації природних екосистем (Дідух, 2022).

Які висновки можна зробити для України? Передусім слід усвідомити, що не лише підприємства чи транспорт, а вся різнобічна діяльність людства супроводжується вивільненням вуглекислого і парникових газів. Нижче наведено всі типи джерел емісії, а також оцінено їх масштаби і розроблено відповідні заходи з їх зниження.

1. Викиди підприємств і транспорту як основне джерело потрапляння парникових газів у атмосферу.

2. Оцінювання розподілу площ розораних земель (56 % території України), де ґрунт сильніше прогрівається, а волога випаровується, тому розкладання гумусу та інших сполук відбувається інтенсивніше. Щорічне відчуження біомаси в агросистемах та їх укорочений вегетативний розвиток (у середньому 4 міс) не компенсує накопичення енергії, яка швидко втрачається, тому необхідно скорочення площі ріллі.

3. Зміна і порушення структури природних екосистем, їх фрагментація, що знижує інтенсивність фотосинтезу, а отже, втрати енергії порівняно з повноцінними екосистемами, а також посилює їх уразливість та міграційні процеси.

4. Ерозія, внаслідок якої відбувається втрата гумусу, небажане переміщення речовин, ресурсів, їх виснаження.

5. Осушення боліт, у яких на планеті торф акумулює більше енергії, ніж ліси (до 600 Гт). У разі переосушення торфовища перетворюються з депонентів вуглецю на джерела емісії вуглекислого газу та метану, що перевищує природне надходження їх в атмосферу в 2,5 раза. Додатковим джерелом емісії цих газів є пожежі торфовищ, які трапляються дедалі частіше. Показник викидів газів у повітря зростатиме, якщо відбуватиметься видобуток торфу для палива, масштаби якого можуть збільшитися у зв'язку із проблемами у енергетично-паливному секторі.

6. Зниження водних запасів і зарегульованість річок, рівень наповнення яких водою становить лише 20 % необхідного стандарту. Створення великих водосховищ на місці багатих на гумус заплав, що прогриваються влітку, спричиняють посилену евтрофікацію, розвиток водоростей, які відмирають, «цвітуть», а розкладання органіки в комплексі призводить до надходження CO_2 та CH_4 в атмосферу.

7. Утилізація відходів, ліквідація сміттєзвалищ, що займають площу близько 4 % (за іншими оцінками, до 7 %) території України, де накопичено 35 млрд т сміття, а щорічно викидається 700—800 тис. т, більшість яких розкладається протягом року і вивільняє 750 млн т CO_2 . Такий показник еквівалентний засвоєнню вуглекислого газу рослинністю площею 15 млн га, тобто в 1,5 раза більше, ніж здатні акумулювати ліси України.

8. Регулювання рубок лісів, вирубування яких спричинює послаблення фотосинтезу та зменшення енергетичних запасів. У зв'язку з цим необхідно збільшити лісистість України до 20 % (нині вона досягає 15,9 % і є однією з найнижчих у Європі), провести комплексне оцінювання екосистемних послуг лісів, поліпшити їх структуру.

9. Покращення технологій видобування корисних копалин, рекультивації кар'єрів, териконів тощо, які характеризуються підвищеною температурою, горять, тобто є джерелом парникових газів, зокрема діоксиду сірки та ін. (Білецький, 2013). До того ж підземні води шахт, що піднімаються у верхні горизонти, призводять до викидів метану.

10. Розробка нових підходів і принципів розвитку урбоекосистем, у яких фіксується висока концентрація парникових газів, а середньорічна температура підвищена на кілька градусів від фонові, що у світових масштабах впливає на кліматичні показники. При цьому крони зелених насаджень настільки спотворюються обрізкою, що втрачають свою екологічну функцію. Зелені газони не доглянуті належним чином, їх структура деформована рекреаційним навантаженням, транспортними засобами.

11. Зміни підходів до внесення азотних добрив — джерела емісії N_2O . Саме із внесенням азотних добрив, які не повністю засвоюються, пов'язують евтрофікацію природних наземних і водних екосистем, експансію деревної рослинності у трав'яні типи біотопів.

12. Воєнні дії мають прямий (повне або часткове знищення чи пошкодження екосистем) та опосередкований (руйнації запускають каскадні процеси) вплив на довкілля.

Сумарно дія всіх цих чинників призводить до підвищення концентрації парникових газів. Зрозуміло, що існування цивілізації неможливе без викори-

5.3. Проблеми і заходи щодо адаптації до негативних змін клімату

стання природних ресурсів, тому мова йде лише про контроль та розумне обмеження.

Ключовими завданнями екологів є передбачення можливих наслідків і каскадних процесів, оцінювання їх негативного впливу на довкілля, а також розроблення ефективних заходів протидії.

У зв'язку з цим необхідне розроблення і впровадження комплексної програми, яка передбачала б створення відповідних юридичних документів, переорієнтацію секторів економіки, охорону, невиснажливе використання та відновлення природних ресурсів з метою збереження й нарощування ресурсно-енергетичного потенціалу. Інакше кажучи, така програма охоплює багато екологічних аспектів, її розроблення виходить далеко за межі кліматичних змін. При цьому зусилля слід спрямувати не на боротьбу зі змінами клімату, а на адаптацію і впровадження системи заходів, механізмів реагування на них для мінімізації негативного впливу.

ПІДСУМКИ

Глибока і широкомасштабна діяльність людини охопила всі складники біосфери, настільки порушивши функціональні процеси, що навіть такі компоненти, як найбільш динамічна і лабільна атмосфера, здатна до швидкого відновлення, та консервативна педосфера, зазнають кардинальних змін. Цей глобальний різнобічний вплив суттєво змінює всі природні процеси і зводиться до того, що Земля вступає у новий історичний період свого розвитку, який запропоновано називати АНТРОПОЦЕНОМ. Його сутність полягає у тому, що людська цивілізація стала такою геофізичною силою, що змінює організацію, структуру біосфери і диктує хід подальшого розвитку, еволюційних процесів (Steffen et al., 2007; Green, 2021). Відносно біоти це виявляється у тому, що один біологічний вид (людина) диктує умови для існування всіх інших і спричинює скорочення їх різноманіття. Ключову роль у цій ситуації відіграють зміни клімату, викликані впливом антропогенних чинників.

Клімат є тригерним механізмом, він впливає на всі природні процеси, але й залежить від них. Природні зміни досягли такого критичного порогу, за якого незначні зміни можуть викликати якісні пертурбації і змінити стан і розвиток системи (Lenton et al., 2008). Подолання цього критичного порогу означає незворотність змін і може призвести до глобального каскаду переламів (Rocha et al., 2018; Lade et al., 2019), створивши ситуації ризику або навіть катастрофічного стану для людства та інших форм життя (Bostrom, Ćirković, 2008; Xu et al., 2020). Однак вчені вважають, що людство все ще може певною мірою контролювати швидкість такого каскаду екологічних ризиків (Hughes et al., 2013; Rocha et al., 2018; Lenton et al., 2019). Людина впливає на всі планетарні процеси, але має нести відповідальність за наслідки. Якщо суспільству не вдасться підтримувати такий стан і функції біорізноманіття, що забезпечать стійкість екосистем (Folke et al., 2021), або керувати взаємозв'язками між компонентами біосфери, то станеться катастрофа (Walker et al., 2009; Galaz et al., 2017; Sterner et al., 2019). Проте діяти треба швидко. Система Земля буде набирати обертів у міру того, як зазнаватиме трансформацій, і тоді людина мало що зможе зробити, аби змінити цю траєкторію. Чим раніше ми почнемо діяти, тим більше ступенів свободи матимемо відносно майбутнього Землі.

Зокрема, для забезпечення рівноваги між емісією сполук карбону в атмосферу та їх депонуванням в екосистемах, коли енергетичний баланс на планеті виснажується, з одного боку, необхідно зменшити викиди відповідних сполук, скоротити площі орної землі, переробляти сміття, знизити евтрофікацію водойм, з іншого — розширити площі природних екосистем у результаті збіль-

шення лісистості та поліпшення структури лісів, збереження лучної, степової, болотної рослинності, покращення стану водних об'єктів, гігроскопічності екосистем. Усе це у комплексі забезпечить депонування вуглецевих сполук, енергії у біомасі та ґрунті. Мірилом, індикаторами, цих процесів, є оцінювання стану біорізноманіття, що чутливо реагує на такі зміни. Важливість збереження біоти полягає також у тому, що вона є носієм і основою життя, забезпечує еволюцію, фіксацію сонячної енергії, яку передає трофічними ланцюгами, тобто є джерелом живлення, зокрема й людини. Зміни середовищ існування та біоти набувають катастрофічних ознак, тому потребують запровадження якісно нових механізмів охорони, одним із яких є ідея Європейського зеленого курсу.

Це потребує інтерактивних комплексних досліджень законів функціонування, поведінки, стійкості, розвитку екосистем, розроблення нових підходів до забезпечення моніторингу стану екосистем, використання відповідних методів, тобто всього арсеналу сучасних наукових надбань. Отже, гострота проблеми зміни клімату певною мірою стимулює розвиток нових наукових напрямів, зокрема у сфері біо- або екокліматології.

На світовому рівні такі дослідження координуються і узагальнюються у межах підготовки звітів МГЕЗК, «Горизонт 2020» та інших програм, а на рівні окремих держав і регіонів спостерігаються великі розбіжності. У багатьох країнах ці дослідження є пріоритетними, а деякі — не приділяють їм належної уваги, тому для узагальнення даних на вищому рівні часто не вистачає відповідної інформації. Інший аспект цієї проблеми полягає у тому, що отримані дані щодо одних регіонів не можна механічно переносити на інші. Екологічні дослідження потребують використання сучасних широких, різнобічних наукових підходів і методів з урахуванням конкретної ситуації за відомим висловом «мислити глобально, а діяти локально».

Отже, актуальним є питання розроблення відповідної комплексної державної наукової програми та забезпечення її фінансування — основи для вироблення практичних заходів, конкретних короткострокових і тривалих дій. Основою розв'язання цієї проблеми є ідея Європейського зеленого курсу, що знаменує формування нової екологічної парадигми. Вона торкається як наукової, так і технологічної, суспільно-економічної, політичної сфер і передбачає формування нового мислення, основи якого потрібно закладати ще у шкільних програмах та продовжувати на подальших етапах навчання.

Для комплексної програми необхідні розроблення відповідних юридичних документів і трансформація різних секторів економіки й промисловості. Водночас ключового значення набувають оцінювання та збереження еколого-біотичних природних ресурсів, які треба не лише оптимальніше невиснажливо використовувати, зберігати й відтворювати, а й забезпечувати нарощування ресурсно-енергетичного потенціалу.

Якщо терміново не почати вирішувати гострі екологічні проблеми, що легше попередити, ніж «загасити у пожежному режимі», то у майбутньому ситуація може досягти незворотного катастрофічного стану, виправити який буде неможливо. Назад шляху немає і наше покоління відповідальне за майбутнє цивілізації людського суспільства і збереження природи.

Підсумки

* * *

На підставі викладеного матеріалу можна сформулювати такі висновки.

1. Високі індикаційні властивості рослинного світу відображають коротко-строкові й тривалі зміни клімату, характер взаємозв'язків і взаємозалежностей між екологічними, зокрема й кліматичними, чинниками.

2. Клімат не лише впливає на природні процеси, а й залежить від зворотної відповіді, тому *не можна стабілізувати зміни клімату, не зберігаючи, не рятуючи біосферу.*

3. Хоча клімат є тригерним механізмом, який діє на різні природні процеси, проте його опосередкований вплив на фітострому сильніший, ніж безпосередній прямий. Тому оцінювання можливого негативного значення «каскадних процесів» є важливим.

4. Критичною межею є підвищення середньорічної температури на 2,0—2,5 °C, вище якої умови існування біоти (видів, фітоценозів) зазнають незворотних змін, що є ознакою катастрофічного стану біосфери.

5. Сучасні кліматичні зміни у комплексі з антропогенною діяльністю сприяють експансії адвентивних видів, інвазії яких у природні ценози суттєво змінюють структуру останніх.

6. За зміни від гумідного до аридного клімату лімітаційна роль як кліматичних, так і едафічних чинників якісно змінюється. Виділено чотири біо-кліматичні регіони: гірський гумідний карпатський, рівнинний гумідний лісової та лісостепової зон, рівнинний аридний степової зони та гірськосубсередземноморський кримський.

7. Заходи протидії кліматичним змінам полягають не лише у сфері технології і економіки, а й у збереженні екосистем, що забезпечують баланс між емісією і акумуляцією, накопичення запасів енергії та оптимізацію її витрат, захист біорізноманіття як носія життя на планеті.

8. В основі таких підходів лежить нова екологічна парадигма — Європейський зелений курс, який передбачає запровадження системи екологічних, економічних, техногенних, соціальних і політичних заходів.

SUMMARY

The problem of climate change is one of the most pressing for society, affecting the economic, social and environmental spheres, especially conservation of the environment. Modern scientific research proves that such changes are associated with anthropogenic activities that in combination with natural ones affect all processes. The historical connection between flora and climate is multifaceted: climate is crucial in the evolution of living things since the beginning of life on Earth, but there is a feedback loop and the biostrome affects the climate. Therefore, the main idea we tried to prove in this work is that climate change cannot be stabilized without preserving and saving the biosphere. The response of biota to climate change is expressed by various manifestations of both functional aspect (physiological processes, ontogenetic development) and structure (structure of individual organs or organisms, classification of ecobiomorphs), structure of their range, distribution of plant communities and binomials that correlated and limited by climate change.

Since the second half of the twentieth century, a number of threats have been caused by the direct and indirect effects of climate change, which in combination with other factors (cumulative effect) significantly exceeds their total effect. This is a characteristic feature of complex systems. According to the well-known laws of limiting factors (Liebig's law of the minimum, Shelford's law of tolerance), the influence of a factor that, although insignificant, takes the system out of a stable state and causes its catastrophic state or destruction may be important. Therefore, an important characteristic of the behavior of ecosystems is the assessment of the risks of their existence.

Risk is the result of the interaction of vulnerability and danger, the probability of dangerous events or trends, multiplied by adverse effects, if these events or trends had taken place. We distinguish three risk areas and developed a risk assessment method: risk-free, tolerable risk and catastrophic risk. The risk-free zone is characterized by stable indicators, the values of which do not exceed the confidence intervals $\pm 2\sigma$. In the tolerable risk zone, the average values exceed the confidence intervals, but the amplitudes overlap. In the catastrophic risk zone, the amplitudes of the confidence intervals do not overlap.

The study of the relationship and interaction of climate and biological systems at different levels of the organization is a field of bioclimatology. We consider the scope of bioclimatology we more broadly than its traditional definition. The development and distribution of plant communities is determined by the hydrothermal regime, which we evaluate according to the indicators of thermal climate (*Tm*), cryoclimate (*Cr*), continental climate (*Kn*) and ombroregime (*Om*). In this publication, methods and indicators of their assessment are presented; calculated correlation between these and other ecological factors as well as maps produced for these

indicators changes in Europe over 30-year periods are provided. Altogether, it allowed to establish trends and rate of changes in latitudinal-longitudinal distribution.

The assessment of the possible response of the flora to climate change is based on three key positions: 1) forecast of climate change and assessment of the interdependence between leading environmental factors and biota; 2) structure, organization of ecosystems, which determines the response to external influences (reproducibility and resilience of ecosystems) and the mechanism of reaction (succession, fluctuations, synevolution); 3) assessment of the scarcity of resources and their limiting value of certain factors. In order to study the relationship between climate and flora and possible response of biota to climate change, in particular for the first two positions, we have developed and tested three methods: synphytoindication, assessment of possible changes in the existence of biota with increasing air temperature, as well as the behavior of plant communities, taking into account the ecological strategies of plant species by Ramensky-Grime.

In order to identify the response and resistance of plant communities to temperature changes, we calculated possible changes in each of the 12 leading edaphic and climatic ecological factors with increasing temperature. We have found that with increasing average annual temperature by the same amount (1 °C) percentage of various factors is different.

Based on the studies of different types of plant communities, we established certain patterns of their distribution in the ecological environment and limits for increasing temperatures by 1.0, 2.0, 2.5 and 3.0 °C. The results show that *although climate is the trigger mechanism that affects various natural processes, its indirect impact on vegetation through the soil is higher than the direct one. During the transition from humid to arid climate, the limiting role of climatic factors undergoes qualitative changes. That is, the role of soil chemical properties and their limiting value increase in the southern direction, with increasing dryness and approaching subtropical climate.*

Based on a sample of about 300 rare species of flora of Ukraine, it was found that after increase in average annual temperature by 2 °C there is a curve of sharp increase in species whose habitats may be lost (30—33 %), and further increase by 2.5 and 3.0 °C, the curve is smoothed and the figures increase to 40 and 50 % of species, respectively. This means that increasing temperature by 2 °C is the critical line that limits the existence of habitats of many rare plant species, and after increasing temperature by 3 °C these changes become catastrophic.

Climate change, combined with human economic activity, affects the geographical distribution of species. There is a positive correlation between rising winter temperatures and declining spring rainfall and the dispensing of invasive species. It has been shown that invasive species are better adapted to the favorable conditions than indigenous species. In particular, many invasive species occupy a dominant position in plant communities.

In Ukraine, invasive processes are quite intense. In this section we analyze the species with a high potential of expansion: trees (*Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*, *Elaeagnus angustifolia*, *Juglans* sp., *Ulmus pumila*), shrubs (*Amorpha fruticosa*), herbaceous plants (*Ambrosia artemisiifolia*, *Asclepias syriaca*, *Erechtites hieracifolius*, *Reynoutria* sp., *Echinocystis lobata*, *Solidago canadensis* (incl. *S. gigantea*), *Heracleum mantegazzianum* (*H. sosnowskyi*), *Bidens frondosa*, *Helianthus tuberosa*, *Grindelia squarrosa*, *Symphotrichum novi-belgii*,

S. xsalignum, *Impatiens parviflora* etc.), as well as southern annual species that expand their range to the north (*Aegilops cylindrica*, *Hordeum leporinum*, *Anisantha sterilis*, *A. tectorum*, *Centaurea diffusa*, *C. iberica* and many others). The total number of species that expand their range to the north reaches several hundred, while in the opposite direction there are only single cases. This is indirect evidence of the impact of climate change on plant species behavior.

Based on an assessment of 12 signs of T. Blackburn et al. we propose five categories of invasiveness of species according to their influence on the structure of the phytocoenosis: *ML* — the impact is minimal, *MJ* — the impact is insignificant, *MO* — the impact is moderate, *MR* — the impact is significant and *MA* — the impact is strong. In the development of these ideas, we propose an assessment of the degree of invasive transformation of coenoses and landscapes (regions) in five categories. For coenoses (habitats): 1) invasive species are absent; 2) there is an invasive species of the categories either *ML*, or *MJ*, or *MO*; 3) there are several species of the categories *ML*, *MJ*, *MO*; 4) an invasive species of the *MR* category and lower categories is present, i.e. such communities are successional links, which in the long run may be replaced by natural coenoses; 5) there are invasive species of the *MA* category, which forms stable, long-lasting communities. The degrees of invasiveness of landscapes (regions) are as follows: 1) there are invasive species *ML*, *MJ*, *MO* in different types of communities; 2) there are invasive species of *MR* and *MA* categories as part of a certain type of biotopes that have a local distribution; 3) there are invasive species of *MR* and *MA* categories in different types of biotopes (floodplain forests or meadows) that have a local distribution; 4) there are invasive species of *MR* and *MA* categories, which have a continuous distribution in one type of biotopes; 5) invasive species of the *MR* and *MA* categories occupy large areas and inhabit different types of habitats.

Further application of this approach will allow not only to assess the possibility of the flora response to climate change, but also to develop preventive measures to combat the negative impact on the structure of natural ecosystems.

The work presents examples of climate influence on the structure and development of forest coenoses. Based on a comparative assessment of the growth of *Acer* shoots compared to other deciduous trees, it was found that before the appearance of leaves the highest growth has *A. negundo* (114 ± 3.1 mm), quite high growth has *A. platanoides* ($81-88 \pm 3.4$ mm) and *A. tataricum* has the lowest growth (53 ± 4.5 mm). On the other hand, the growth of *Carpinus betulus* during this period is 1.5–2.0, and that of *Tilia cordata* is 1.5–3.0 times lower than that of *A. platanoides*. The data obtained on the ratio of age spectra, the nature of the development of shoots and leaves of different species indicate significant adaptive advantages of maples over other species. In the process of succession, they could dominate and displace other breeds, but there are limitations associated with the wide shape of the crown, which requires large «windows».

Studies of the distribution of bryocoenoses on tree trunks have shown that the main factor in their formation is humidity of the bark, which is due to the influence of soil and litter surface moisture, and on the other — bark structure and shading, i.e. microclimatic features of the ombroregime.

The response of species to short-term climate change is illustrated by the shift of phenological phases, warm autumn and non-seasonal winter in 2019–2000,

which was accompanied by record temperatures, caused widespread premature or late flowering of more than 80 plant species throughout Ukraine. Currently, we consider this as an indicator of climate change.

Based on the results of synphytoindication analysis and modern methods of data processing, we established the nature of interdependencies, the place of syntaxa in the ecological space and the nature of their possible changes with increasing temperatures. An increase in the average annual temperature by 2.5 °C may lead to irreversible changes in more than half of natural habitats, although their rate and transformation are slow and changes will occur over time. According to the specifics of the conditions of existence and distribution of plant communities, we identified four bioclimatic regions of Ukraine: humid mountain Carpathian, humid plain of the Forest and Forest-Steppe zones, arid steppe and sub-Mediterranean Crimean regions.

The assessment of the behavior of plant communities is based on the quantitative assessment of the ratio of species of different types of ecological strategies by Ramensky-Grime (*CSR*). Based on the predominance of species of a certain type of strategy in biocoenoses, we distinguish three types of habitats: Successive replaced ecosystems (*SPE*) — *C* (concurrent) strategy; Persistent stabile ecosystems (*PSE*) — *S* (stress-tolerance) strategy; Fluctuation labile ecosystems (*FLE*) — *R* (ruderal) strategy. This idea is based on the idea of functioning, development, sustainability of ecosystems that absorb, accumulate and transfer ecological resources, energy, as well as store and transmit genetic information.

The results show that coniferous forests are generally resistant to climate change in optimal conditions, but on richer substrates or after fires, pine loses its position and can be replaced by deciduous species. Pine forests are sensitive to deteriorating water conditions, that's why they become vulnerable to diseases, are massively damaged by pests and dry up, so the area of coniferous forests may be significantly reduced in the future.

Many types of deciduous forests undergo succession-related changes due to eutrophication and, as a result, the replacement of stands from *Quercus* to *Carpinus*, *Fraxinus* and *Tilia*. In recent decades, *Acer* has also shown a high level of expansion, although no maple forests have been recorded before. At the same time, a drying out of oak forests is observed. In mainland Ukraine, hemicherophilous forests of *Q. pubescens* have actually been lost.

Introduced species colonize natural forests, and it may be expected that in the future such communities will be better adapted to new conditions and become quasi-stable. We share the opinion of F.Z. Shvydenko et al. that, if the worse climate change scenarios are implemented, climatic conditions will be unfavorable in almost the whole territory of plain Ukraine, and in steppe and part of forest-steppe areas with arid climate conditions — even unsuitable for growing forests. As a result, this will lead to more than a twofold decline in forest carbon sequestration and, on a global scale, to a deterioration in the carbon balance of the biosphere.

In the steppes, the mechanism of regulating energy flows and maintaining energy balance is concentrated in the most fertile chernozem soils. However, under the influence of climate change, they reduce energy, carbon and nitrogen reserves, especially in conditions of total destruction of natural long-growing vegetation and replacement by short-growing agrocoenoses. Steppes, like forests, respond directly

and indirectly to climate change, usually the thermal climate. At the same time, the steppes are more sensitive to changes in cryoclimate than forests. Based on the close interdependence between the thermal climate and soil acidity and total salt content in soil, we concluded that in conditions of moisture deficit, the edaphic properties of soils are much more limiting for steppes than for forests. The most sensitive are *Stipa* dominated steppes, less sensitive are meadow-steppe and grass-steppe communities. However, they are overgrown with shrubs and trees, including adventive ones. Attempts to expand forest areas by artificially tree plantations in steppe areas are harmful.

Water and wetlands are much more sensitive to the indirect effects of climate change than to the direct ones, in particular to changes in acidity and eutrophication. Some of them, which are on the border of the range, are threatened with extinction because they do not have «bridgeheads» to retreat.

For high-altitude communities of alpine and subalpine belts of the Carpathians, the most threatening factor is the change in soil humidity, which is manifested even at the increasing temperature of 1.0 °C. Such situation already takes place under the current conditions, which is manifested in the expansion of spruce in the subalpine belt up to 200 m above the existing limit. At the increasing temperature of 2.5 °C, typical for the alpine belt communities may lose their positions, as the heights of the Ukrainian Carpathians are limited to about 2000 m above sea level.

The obtained results indicate possible significant changes in the vegetation cover of regional character, which reflect the zonal features of the nature of Ukraine. At the same time, this complex multicomponent relationship determines the nonlinear development of ecosystems, which at certain stages is characterized by qualitative abrupt changes and cascading processes. This is explained by the critical limit of effect of a certain factor, when its characteristics reach a certain threshold, beyond which even minor changes cause qualitative abrupt perturbations that are difficult to predict.

Ecologists actively discuss the problem of zonal shifts. Vegetation is more responsive to changes in climatic factors than soils. Significant changes in the structure of oak forests can occur in 200 years, and in the structure of grass communities — on average in 20–40 years. Since the last ones have different structure, composition and resistance, these processes may occur in a few years or last more than 100 years. Based on the fact that the life of the generation of the tree tier averages 100 years, the half-life of climate change in the natural course of processes (zonal change of vegetation) should not be less than 1000 years. In 5000 to 10 000 years, changes may take place at the subzone level. However, this process is already significantly accelerating, which is manifested in a sharp increase in the gradient of environmental change, as well as the nature of the interdependence of climatic factors with others that can accelerate the cumulative effect.

Based on a critical analysis of such approaches, we may conclude that changes in natural zonation as a landscape phenomenon determined by changes in soil chemical properties, soil humidity, vegetation succession, even with a sharp rise in average temperatures and acceleration of these processes may take a long time, given ecosystem inertia. However, negative consequences are already being recorded in various aspects: 1) Increase in temperature, increase in number of days with high temperature, increase in probability of droughts in the summer; 2) Fires and wind-

Summary

throws in the forests (increasing the number and scale); 3) Peat fires (increasing frequency and duration), which leads to increased CO₂ emissions; 4) Drying of forests due to lower soil moisture; 5) Zoonoses and other diseases (earlier development of insects, microorganisms, increasing the number of reproductive cycles) as dangerous outbreaks of disease; 6) Algal bloom in reservoirs, eutrophication (pollution by organic compounds due to excessive development of algae that die and decay and thus because of lack of oxygen are harmful to fish stocks); 7) Expansion of alien species of plants and animals, including those causing diseases; 8) Reduction of populations of rare species and their extinction, leading to biodiversity loss; 9) Degradation, fragmentation of natural habitats that disrupt their functioning and lead to loss of ecosystems; 10) Degradation of steppe ecosystems due to clogging, afforestation with alien species, translating the processes of humus formation in chernozems to podzolization and loss of humus, reducing the fertility of these soils; 11) Salinization of soils in the south with negative consequences for agriculture and deteriorating living conditions of the population; 12) Yield losses of certain agricultural species, food and economic losses.

In the future, there may be completely new threats that will have consequences that we cannot foresee at present.

Due to such changes in biota, it is necessary to introduce qualitatively new protection mechanisms. One of them is formation of the European Green Deal, a new environmental paradigm, covering both scientific and technological, as well as socio-economic and political spheres, introducing new thinking and raising environmental awareness. This requires ensuring all levels of high environmental professionalism. The implementation of this concept requires an assessment of the relationship between nature and society based on ecosystem services, ensuring biodiversity conservation at all levels of existence, expanding and improving the system of protected areas, creating a coherent network (Emerald—NATURA—2000). If we do not address the urgent environmental problems immediately, situation in the future may become catastrophic and irreversible. The responsibility for the future of human civilization and nature protection rests on the shoulders of our generation.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Агроклиматический атлас Украинской ССР; ред. С.А. Сапожникова. Киев: Урожай, 1964. 37 с.
- Александров Г.А., Гинзбург А.С., Голицын Г.С. Динамика индекса континентальности Горчинского при изменениях климата. Турбулентность, динамика атмосферы и климата. Москва: Физматкнига, 2018. С. 168—171.
- Александровский Л.Л., Александровский Е.И. Эволюция почв и географическая среда. Москва: Наука, 2005. 223 с.
- Алексеев В.А. Световой режим леса. Ленинград: Наука, 1975. 227 с.
- Аршинов В.И., Войцехович В.Э. Синергетическое знание: между сетью и принципами. Синергетическая парадигма. Москва: Прогресс-Традиция, 2000. С. 137—149.
- Бабиченко В.Н., Рудышина С.Ф., Бондаренко З.С., Гущина Л.М. Температура воздуха на Украине. Ленинград: Гидрометеиздат, 1987. 400 с.
- Бабиченко В.М., Рудышина С.Ф., Николаева Н.В., Гущина Л.М. Середня місячна температура повітря. Клімат України. Київ: Вид-во Раєвського, 2003. С. 114—125.
- Бабиченко В.М., Николаева Н.В., Рудышина С.Ф., Гущина Л.М. Настання весняного сезону в Україні (перехід середньої добової температури повітря через 0 °С) в умовах сучасного клімату. *Український географічний журнал*. 2009. № 1. С. 25—35.
- Багнюк В.М., Дідух Я.П. Екологічні проблеми Закарпаття. *Наукові записки НаУКМА. Сер. Біологія та екологія*. 2002. Т. 20. С. 61—67.
- Банникова И.А. Лесостепь Евразии: оценка флористического разнообразия. Москва: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 145 с.
- Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1954. 131 с.
- Бекетов А.Н. География растений. Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. Санкт-Петербург: Тип. В. Демакова, 1896. 358 с.
- Бельгард А.Л. Введение в типологию искусственных лесов степной зоны: Искусственные леса степной зоны Украины. Харьков: Харьк. гос. ун-т, 1960. С. 33—55.
- Бельгард А.Л. Степное лесоведение и лесомелиорация степных земель. Москва: Лесн. пром-сть, 1971. 336 с.
- Берг Л.С. Климатические пояса Земли. *Известия Географического института*. 1925а. Вып. 5. С. 21—47.
- Берталанфи фон Л. Общая теория систем: критический обзор. Исследования общей теории систем. Москва: Прогресс, 1969. С. 23—82.
- Білик Г.І., Ткаченко В.С. Гринделія розчепірена (*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun.) в заплаві Сіверського Дінця. *Український ботанічний журнал*. 1963. Т. 20, № 4. С. 16—21.
- Білик Г.І. Гринделія розчепірена (*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal) на Черкащині. *Український ботанічний журнал*. 1969. Т. 26, № 2. С. 75—76.
- Богданов А.А. Тектология: Всеобщая организационная наука: в 2 кн. Кн. 1; отв. ред. Л.И. Абалкин. Москва: Экономика, 1989. 304 с.
- Борсукевич Л.М. Вплив *Acer negundo* на склад та структуру фітоценозів заплавлених лісів. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 15—18.
- Бурда Р.И., Ігнатюк А.А. Значение репродуктивного усилия в процессе антропогенной миграции *Amorpha fruticosa* (Fabaceae). *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2012. Вып. 7. С. 198—208.

Список літератури

- Вальтер Г. Общая геоботаника. Москва: Мир, 1982. 264 с.
- Вернадский В.И. Биосфера. Москва: Мысль, 1967. 376 с.
- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. Москва: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. Москва: ГЕОС, 2012. 186 с.
- Вихор Б.І. Екологічна оцінка впливу інвазійних видів рослин на фіторізноманіття Закарпаття: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.16. Київ, 2015. 20 с.
- Волобуев В.Р. Экология почв. Баку: Изд-во АН АзССР, 1963. 259 с.
- Высоцкий Г.Н. Ергеня, культурно-фитологический очерк. *Труды Бюро по прикладной ботанике*. 1915. Т. 8, № 10—11. С. 1113—1443.
- Высоцкий Г.Н. Учение о лесной пертиненции: курс лесоведения. Ленинград: Лесное хозяйство и лесная промышленность, 1930. Ч. 3. 131 с.
- Высоцкий Г.Н. Водоразделы и увлажнение степей. Москва: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. 20 с.
- Высоцкий Г.Н. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания на окружающее пространство: учение о лесной пертиненции. Москва; Ленинград: Гослесбу-миздат, 1950. 104 с.
- Высоцкий Г.Н. Избранные сочинения. Москва: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 1: Работы Велико-Анадольского периода. 514 с.
- Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса европейского Севера. Ленинград: Наука, 1983. 129 с.
- Гапон С.В., Гапон Ю.В. Сучасна класифікаційна схема мохової рослинності Лісостепу України. *Біологія та екологія*. 2018. Т. 4, № 1. С. 17—26.
- Гасанов Х.Н. Климат почв и биологический круговорот веществ. Баку: Elm, 1980. 100 с.
- Генсірук С.А. Причини всихання ялинових лісів Карпат і заходи для припинення їх деградації. *Зелені Карпати*. 2006. № 1—2 (23—24). С. 56—58.
- Гойса М.І., Перелет Н.А. Фотосинтетично активна радіація. Клімат України. Київ: Вид-во Раєвського, 2003. С. 65—68.
- Голубець М.А. Екосистемологія. Львів: Поллі, 2000. 316 с.
- Горшков В.В., Горшков В.Г., Макарьева А.М. Биотическая регуляция окружающей среды. *Экология и образование*. 1999. № 1/2. С. 11—18.
- Горшков В.Г., Макарьева А.М. Изменение глобального круговорота углерода: результаты анализа изменения отношений O_2/N_2 в атмосфере и парциального давления CO_2 у поверхности раздела океан—атмосфера. 2002. *Геохимия*. № 5. С. 526—535.
- Горшков В.Г., Макарьева А.М. Биотический насос атмосферной влаги как движущая сила круговорота воды на суше. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. 2006. N 3. P. 2621—2673.
- Горшков В.Г., Макарьева А.М. Фундаментальные экологические параметры неподвижной и передвигающейся жизни. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020. Is. 5, N 1. P. 1—18.
- Господаренко Г.М. Агрохімія. Київ: ННЦ «ІАЕ», 2010. 400 с.
- Гродзинський М.Д. Еволюція ландшафтів України в голоцені у ландшафтно-екологічному вимірі. Bydgoszcz: Wyd. Univ. Kazimierza Wielkiego, 2020. 204 с.
- Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 1989. 406 с.
- Демищенко А.О. Непочуті меседжі ІРСС щодо змін клімату: боротьба в енергетиці, адаптація у водному секторі. Одинадцята наук.-практ. конф. з міжнар. участю «Системи підтримки прийняття рішень. Теорія і практика» (5 черв. 2017, м. Київ): зб. доповідей. Київ: Юстон, 2017. С. 46—48.
- Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана). Київ: Наукова думка, 1992. 256 с.
- Дидух Я., Кордюм Є., Андрієнко Т. та ін. Фітоценотичний та цитогенетичний моніторинг рослинного покриву в умовах хронічного опромінення, спричиненого аварією на Чорнобильській АЕС. Київ: Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 1994. 21 с.
- Дидух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ: Наукова думка, 1994. 280 с.

Список літератури

- Дідух Я.П. Азот як індикатор функціонування екосистем. *Наукові записки НаУКМА. Сер. Природничі науки*. 1998а. Т. 5. С. 75—78.
- Дідух Я.П. Популяційна екологія. Київ: Фітосоціоцентр, 1998б. 191 с.
- Дідух Я.П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву. Читання, присв. 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клеопова «Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука» (10—13 лист. 2002, м. Київ): матеріали. Київ, 2002. С. 7—26.
- Дідух Я.П. Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових і степових екосистем. *Український ботанічний журнал*. 2005. Т. 62, № 4. С. 455—467.
- Дідух Я.П. Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України. *Український ботанічний журнал*. 2007. Т. 64, № 2. С. 177—194.
- Дідух Я.П. Етюди фітоекології. Київ: Арістей, 2008. 268 с.
- Дідух Я.П. Екологічні аспекти глобальних змін клімату: причини, наслідки, дії. *Вісник НАН України*. 2009. № 2. С. 34—44.
- Дідух Я.П. Влияние глобальных изменений климата на состояние и развитие естественных экосистем Украины. Изменение земных систем в Восточной Европе. Киев, 2010. С. 307—324.
- Дідух Я., Лисенко Г. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем. *Вісник НАН України*. 2010. № 5. С. 16—27.
- Дідух Я.П. Основи біоіндикації. Київ: Наукова думка, 2012. 342 с.
- Дідух Я.П., Альошкіна У.М. Біотопи м. Києва. Київ: Аграр Медіа Груп, 2012. 154 с.
- Дідух Я.П. Оцінка стійкості та ризиків втрати екосистем. *Наукові записки НаУКМА. Сер. Біологія та екологія*. 2014. Т. 158. С. 54—60.
- Дідух Я.П., Чорней І.І., Буджак В.В. та ін. Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат. Чернівці: Друк Арт, 2016. 280 с.
- Дідух Я.П. Епіфітні бріоценози в біотопах неморальних лісів. *Український ботанічний журнал*. 2019а. Т. 76, № 2. С. 132—133.
- Дідух Я.П. Ценотичне різноманіття соснових лісів України та проблеми їхнього збереження. Міжнар. наук.-практ. конф. «Соснові ліси: сучасний стан, існуючі проблеми та шляхи їх вирішення» (12—13 черв. 2019, м. Київ): матеріали. Харків: Планета-прінт, 2019б. С. 17—20.
- Дідух Я.П., Протопопова В.В., Кучер О.О. та ін. Актуальні завдання дослідження фітоінвазій в Україні. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 47—49.
- Дідух Я.П., Буджак В.В. Програма для автоматизації процесу розрахунку бальних показників екологічних факторів: методичні рекомендації. Чернівці: Чернівецьк. нац. ун-т ім. Ю. Федьковича, 2020. 40 с.
- Дідух Я.П., Кучер О.О., Зав'ялова Л.В. Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінньо-зимового періоду 2019 року в Україні. *Український ботанічний журнал*. 2020. Т. 77, № 3. С. 143—155.
- Дідух Я.П., Винокуров Д.С. Просторово-часові зміни кліматичних факторів у Європі. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2021. № 1 (59). С. 74—66.
- Дикань В.Л., Дейнека А.Г., Позднякова Л.А. и др. Основы экологии и природопользования. Харьков: Олант, 2002. 384 с.
- Докучаев В.В. Русский чернозем: отчет Вольному экономическому обществу. Санкт-Петербург: Тип. Деклерона и Евдокимова, 1883. 376 с.
- Друге національне повідомлення з питань зміни клімату. Київ: Інтерпрес ЛТД, 2006. 79 с.
- Дубовик Д.В., Лебедько В.Н., Парфенов В.И. и др. Растения-агрессоры. Инвазионные виды на территории Беларуси. Минск: Беларуская Энцыклапедыя імя Петруся Броўкі, 2017. 192 с.
- Дубовик Д.В., Скуратович А.Н., Третьяков Д.И. Инвазионные виды во флоре Беларуси. II Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов»: материалы. Минск: Минсктиппроект, 2012. С. 443—446.
- Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь: Н. Ореанда, 2012. 232 с.

Список літератури

- Заключний звіт за результатами НДР «Проведення просторового аналізу змін водного режиму басейнів поверхневих водних об'єктів на території України внаслідок зміни клімату» [Електронний ресурс]. Режим доступу: <http://uhmi.org.ua/project/rvndr/avr.pdf> (08.09.2014). Назва з екрана.
- Затула В.І., Затула Н.І. Річна амплітуда температури повітря і континентальність клімату України. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2013. Т. 4, № 31. С. 95—101.
- Затула В.І., Затула Н.І. Дослідження залежності ступеня континентальності клімату України від географічного положення методами регресійного аналізу. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*. 2015. Т. 1, № 36. С. 130—136.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Унив. книга, 2013. 439 с.
- Зміна клімату: наслідки та заходи адаптації. Аналітична доповідь / С.П. Іванюта, О.О. Коломієць, О.А. Малиновська, Л.М. Якушенко; за ред. С.П. Іванюти. Київ: НІСД, 2020. 110 с.
- Золотун В.П. Развитие почв юга Украины за последние 50—45 веков: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Киев, 1974. 74 с.
- Иванов Н.Н. Об определении величины континентальности климата. *Известия Всесоюзного Географического общества*. 1953. Т. 85, вып. 4. С. 455—457.
- Иванов Н.Н. Пояса континентальности Земли. *Известия Всесоюзного Географического общества*. 1959. Т. 91, вып. 5. С. 410—423.
- Иванова Н.А., Юмагулова Э.Р. Эколого-физиологические механизмы адаптации и типы стратегии сосудистых растений верховых болот. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гуманит. ун-та, 2009. 186 с.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. Москва: Наука, 1986. 148 с.
- Іванюк Т.М. Екологічні основи вирощування стійких дубових лісів в Центральному Поліссі: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: спец. 06.03.03. Львів, 2014. 24 с.
- Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. Москва: Лесн. пром-сть, 1989. 264 с.
- Карпачевский Л.О. Экологическое почвоведение. Москва: ГЕОС, 2005. 336 с.
- Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. Воронеж: Редакц.-изд. Комитет НКЗ, 1923. С. 1—183.
- Кернер фон Марилаун А. Жизнь растений; под ред. И.П. Бородин. Санкт-Петербург: Тип. Книгоиздат. т-ва «Просвещение», 1901. Т. 1: Форма и жизнь растения. 773 с.
- Кирнасівська Н.В. Агрокліматична оцінка та районування біокліматичного потенціалу території Одеської області. *Наукові праці Українського науково-дослідного гідрометеорологічного інституту*. 2016. Вип. 269. С. 158—165.
- Клімат України; за ред. В.М. Ліпінського, В.А. Дячука, В.М. Бабіченко. Київ: Вид-во Раєвського, 2003. 343 с.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. Москва: Наука, 1994. 236 с.
- Князева Е.Н. Сложные системы и нелинейная динамика в природе и обществе. *Вопросы философии*. 1998. № 11. С. 138—143.
- Князева Е.Н. Нелинейность времени в эволюции сложных систем. Сборник трудов II Международной конференции «Пространство и время: физическое, психологическое, мифологическое». Москва: Культ. центр «Новый Акрополь», 2004. С. 56—67.
- Князева Е.Н., Курдюмов С.П. Основания синергетики. Синергетическое мировидение. Москва: КомКнига, 2005. 240 с.
- Козак О.М., Дідух Я.П. Порівняльна оцінка еконіш інвазійних видів та апофітів, поширених у басейні р. Латориця (Закарпатська обл.). *Український ботанічний журнал*. 2013а. Т. 70, № 2. С. 145—151.
- Козак О.М., Дідух Я.П. Синфітоіндикаційна оцінка впливу екологічних чинників на структуру екосистем субальпійської зони Закарпаття. *Науковий вісник Чернівецького університету. Сер. Біологія (Біологічні системи)*. 2013б. Т. 5, вип. 1. С. 43—52.
- Козловський М.П. Фітонемати наземних екосистем Карпатського регіону. Львів: б. в., 2009. 314 с.

Список літератури

- Колесников А.И. Декоративная дендрология. Москва: Лесн. пром-сть, 1974. 704 с.
- Колісник П.І. Континентальність клімату України. *Вісник Київського університету. Сер. Географія*. 1980. Вип. 22. С. 36—41.
- Коломійчук В.П., Подорожний С.М. Інвазійні види рослин Запорізької області. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 78—85.
- Коломыц Э.Г. Локальные коэффициенты увлажнения и их значения для экологических прогнозов. *Известия Российской академии наук. Сер. географическая*. 2010. № 5. С. 61—73.
- Коломыц Э.Г. Экспериментальная географическая экология. Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2018. 716 с.
- Колосков П.И. О биоклиматическом потенциале и его распределении на территории СССР. Труды Научно-исследовательского ин-та аэроклиматологии. 1963. Вип. 23. С. 90—111.
- Константинов А.З. Испарение в природе. Ленинград: Гидрометеиздат, 1968. 532 с.
- Константинов В.Ю. Кіотський протокол. Українська дипломатична енциклопедія: у 2 т. Київ: Знання України, 2004. Т. 1. 760 с.
- Конякін С.М., Бурда Р.І. Ймовірний ризик виникнення і неконтрольованого розселення спонтанних гібридних форм *Juglans* в Україні. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 85—89.
- Корсакова С.П. Оценка будущих изменений климата на Южном берегу Крыма. *Экоцистемы*. 2018. Вип. 15, № 45. С. 151—165.
- Костюкевич Н.И. Лесная метеорология. Минск: Высшая школа, 1975. 277 с.
- Кохно Н.А. Клены Украины. Киев: Наукова думка, 1982. 184 с.
- Краковська С.В., Гнатюк Н.В., Шпиталь Т.М., Паламарчук Л.В. Проекції змін приземної температури повітря за даними ансамблю регіональних кліматичних моделей у регіонах України в ХХІ столітті. *Наукові праці Українського науково-дослідного гідрометеорологічного інституту*. 2016. Вип. 268. С. 33—44.
- Крамарець В.О., Криницький Г.Т. Оцінка стану та ймовірних загроз виживанню ялинових лісів Карпат у зв'язку із змінами клімату. *Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України*. 2009. Т. 19, № 15. С. 38—50.
- Крылов П.Н. К вопросу о колебании границ между степной и лесной областями. *Труды ботанического музея АН*. 1915. Вип. 14. С. 89—96.
- Лавренко Е.М. Растительность степей СССР. Растительность СССР. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. 265 с.
- Лановенко О.Г., Остапівщина О.О. Ризик екологічний: Словник-довідник з екології: навч.-метод. посіб. Херсон: ПП Вишемирський В.С., 2013. 226 с.
- Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.И. Физиология древесных растений: науч. пос. Москва: Лесн. пром-сть, 1974. 423 с.
- Лисецкий Ф.Н. Пространственно-временная организация агроландшафтов. Белгород: Изд-во Бел. гос. ун-та, 2000. 304 с.
- Лисогор Л.П. Структура та динаміка популяції *Asclepias syriaca* в угрупованнях перелогів Криворіжжя. Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 94—99.
- Ліпінський В.М., Дячук В.А., Бабіченко В.М., Рудішина С.Ф. Тривалість сонячного сяйва. Клімат України. Київ: Вид-во Раєвського, 2003. С. 42—45.
- Любінська Л.Г., Оптасюк О.М. *Quercus rubra* в умовах заповідних територій Хмельниччини. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 99—104.
- Ляшенко Г.В. Агрокліматичне районування України. *Український гідрометеорологічний журнал*. 2008. Вип. 3. С. 98—108.
- Макарьева А.М., Горшков В.Г. Биотический насос: конденсация, динамика атмосферы и климат. *International Journal of Water*. 2010. Vol. 5 (4). P. 365—385.
- Мацяк І.П., Крамарець В.О. Всихання ясена звичайного (*Fraxinus excelsior* L.) на заході України. *Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України*. 2014. Т. 24, № 7. С. 67—74.

Список літератури

- Методы изучения и расчета водного баланса; под ред. А.А. Соколова. Ленинград: Гидрометеиздат, 1981. 398 с.
- Мищенко З.А., Кирнасовская Н.В. Метод региональной оценки и районирования биоклиматического потенциала территории Украины. *Метеорология и гидрология*. 2005. № 5. С. 72—81.
- Мищенко З.А., Кирнасовская Н.В. Агроклиматические ресурсы Украины и урожай. Одесса: Экология, 2011. 296 с.
- Національна доповідь про стан навколишнього природного середовища в Україні у 2017 році. Київ: Мін-во захисту довкілля та природних ресурсів України, 2018. 445 с.
- Николис Т., Пригожин И. Самоорганизация у неравновесных системах. Москва: Мир, 1979. 512 с.
- Норенко К.М. Межі лісостепового ареалу *Elaeagnus angustifolia* L. на Правобережжі України. *Наукові записки НаУКМА. Сер. Біологія та екологія*. 2016. Т. 184. С. 57—60.
- Оболеньский В.Н. Основы метеорологии. Москва: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1933. 457 с.
- Осадчий В.І., Бабіченко В.М. Динаміка стихійних метеорологічних явищ в Україні. *Український географічний журнал*. 2012. № 4. С. 8—14.
- Парпан В.І., Шпарик Ю.С., Слободян П.Я. та ін. Особливості ведення лісового господарства в похідних ялиниках Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*. 2014. Вип. 12. С. 20—29.
- Плотников В.В. Эволюция структуры растительных сообществ. Москва: Наука, 1979. 275 с.
- Погребняк П.С. Общее лесоводство. Москва: Сельхозиздат, 1963. 366 с.
- Продромус рослинності України; відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 2019. 782 с.
- Прокопьев Е.Н. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы). Томск: Том. гос. ун-т, 2001. 340 с.
- Протопопова В.В. Адвентивні рослини Лісостепу і Степу України. Київ: Наукова думка, 1973. 192 с.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. Київ: Наукова думка, 1991. 201 с.
- Протопопова В.В., Шевера М.В., Кіш Р.Я. та ін. Фітоінвазії у флорі Українських Карпат і на прилеглих територіях. Кліматогенні зміни Українських Карпат. Чернівці: ДрукАрт, 2016. С. 79—120.
- Протопопова В.В., Шевера М.В., Федорончук М.М. та ін. Участь інвазійних видів рослин у природних та антропогенних біотопах Середнього Придніпров'я. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 141—146.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С. Структура растительности лесной зоны СССР. Москва: Наука, 1981. 275 с.
- Пьянков В.И., Яшков М.Ю., Решетова Е.А., Гангард А.А. Транспорт и распределение ассимилятов у растений Среднего Урала с разными типами экологических «стратегий». *Физиология растений*. 2000. Т. 47, № 1. С. 5—13.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. Москва: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Расевич В.В., Дідух Я.П., Дацюк В.В., Бойко Г.В. Поширення *Opuntia humifusa* (Cactaceae) на території континентальної України. *Український ботанічний журнал*. 2021. Т. 78, № 1. С. 62—68.
- Реймерс Н.Ф. Природопользование. Москва: Мысль, 1990. 638 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. Москва: Мир, 1979. 424 с.
- Розенблїт Ю.В. Екомери заплави Дністровського каньйону. *Український ботанічний журнал*. 2020. Т. 77, № 3. С. 156—172.
- Розроблення сценаріїв зміни кліматичних умов в Україні на середньо- і довгострокову перспективу з використанням даних глобальних та регіональних моделей: звіт про НДР, шифр роботи 1/13. Київ: УГМІ, 2013. 155 с. № ДР 0112U005845.
- Росс Ю.К. Радиационный режим и архитектура растительного покрова. Ленинград: Гидрометеиздат, 1975. 342 с.

Список літератури

- Сеченов И.М. О растительных актах в животной жизни. *Медицинский вестник*. 1861. № 26. С. 235—253.
- Сибгатуллина М.Ш., Валеева Г.Р. Металлы в травянистых растениях с разными типами адаптивных стратегий. *Юг России: экология, развитие*. 2013. № 1. С. 72—81.
- Слободян П.Я. Проблеми похідних ялинників Українських Карпат. *Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України*. 2012. Т. 22, № 10. С. 45—50.
- Стихийні метеорологічні явища на території України за останнє двадцятиріччя (1985—2005 рр.); за ред. В.М. Ліпінського, В.І. Осадчого, В.М. Бабіченко. Київ: Ніка-Центр, 2006. 312 с.
- Стойко С.М. Дубовые леса Карпатской горной системы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 094. Киев, 1969. 56 с.
- Стрижев А.Н. Календарь русской природы. Москва: Колос, 1993. 320 с.
- Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии. *Советская ботаника*. 1942. № 1—3. С. 5—17.
- Сукачев В.Н. К вопросам теории степного лесоразведения. *Лес и степь*. 1952. № 8. С. 11—22.
- Сукачев В.Н. Избранные труды: в 3 т. Ленинград: Наука, 1972. Т. 1: Основы лесной типологии и биогеоценологии. 419 с.
- Сукачев В.Н. Избранные труды. в 3 т. Ленинград: Наука, 1975. Т. 3: Проблемы фитоценологии. 543 с.
- Тарасова В.В., Дубровський В.П., Ковалевська І.М. та ін. Геоекологічний ризик. Житомир: Житомир. нац. агрокол. ун-т, 2008. 419 с.
- Ткач В.П. Ліси та лісистість в Україні: Сучасний стан і перспективи розвитку. *Український географічний журнал*. 2012. № 2. С. 49—55.
- Уранов А.А. Фитогенное поле. Проблемы современной ботаники. Москва: Наука, 1965. Т. 1. С. 251—254.
- Хакен Г. Синергетика. Москва: Мир, 1985. 404 с.
- Хом'як І.В. Ценотична приуроченість популяцій *Heracleum sosnowskyi* на території Українського Полісся. III Всеукр. наук. конф. «Синантропізація рослинного покриву України» (26—27 вер. 2019, м. Київ): матеріали. Київ: Наш формат, 2019. С. 170—175.
- Хромов С.П. К вопросу о континентальности климата. *Известия Всесоюзного Географического общества*. 1957. Вып. 89. С. 221—225.
- Цыганов Д.М. Экоморфы флоры широколиственных лесов. Москва: Наука, 1976. 60 с.
- Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. Москва: Наука, 1983. 198 с.
- Шашко Д.И. Агроклиматические ресурсы СССР. Ленинград: Гидрометеоиздат, 1985. 249 с.
- Швиденко Ф.З., Букша І.Ф., Краковська С.В. Уразливість лісів України до зміни клімату. Київ: Ніка-Центр, 2018. 184 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П., Дубина Д.В. и др. Продромус растительности Украины. Киев: Наукова думка, 1991. 272 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дубина Д.В., Вакаренко Л.П. Вплив стихійного лиха 2000 р. на ліси Південно-західної частини України. *Український ботанічний журнал*. 2002а. Т. 59, № 6. С. 666—675.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Мовчан Я.І., Дубина Д.В., Вакаренко Л.П. Як відновити баланс екосистеми? *Вісник НАН України*. 2002б. № 10. С. 5—14.
- Школьный Е.П., Серга Э.Н., Хохолькова Е.А. Исследование откликов климатических характеристик на территории Украины на процессы в системе «атмосфера—океан» Северной Атлантики. Метеорология, кліматологія та гідрологія: міжвідомчий науковий збірник України. 2002. Вип. 46. С. 13—24.
- Шульгин А.М. Климат почв и его регулирование. Ленинград: Гидрометиздат, 1972. 340 с.
- Шульц Г.Э. Общая фенология. Ленинград: Наука, 1981. 188 с.
- Ящик А.В. Водогосподарська екологія: у 4 т. Київ: Генеза, 2004. Т. 2, кн. 3—4. 238 с.
- Adamczak A. Expansion of *Acer platanoides* L. in areas freed from human impact. *Biodiversity Research and Conservation*. 2006. Vol. 3—4. P. 333—336.
- Adger W.N. Vulnerability. *Global Environmental Change*. 2006. Vol. 16, is. 3. P. 268—281.
- Anastasiu P., Negrean G., Başnou C. et al. A preliminary study on the neophytes of wetlands in Romania. Biological Invasions — from Ecology to Conservation. *Neobiota*. 2007. Vol. 7. P. 181—192.

Список літератури

- Angot A. Étude sur le régime pluviométrique de la méditerranée. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Paris: Annales, 1906. P. 120—134.
- Ayyub B.M. Systems Resilience for Multihazard Environments: Definition, Metrics, and Valuation for Decision Making. *Risk Analysis*. 2014. Vol. 34, is. 2. P. 340—355.
- Bagnouls F., Gaussen H. Saison seche et indice xérothermique. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*. 1953. Vol. 88. P. 193—240.
- Bagnouls F., Gaussen H. Les climats biologiques et leur classification. *Annales de géographie*. 1957. Vol. 455. P. 193—220.
- Bailey R.G. Ecoregions: The Ecosystem Geography of the Oceans and Continents. New York: Springer-Verlag, 1998. 180 p.
- Bailey R.G. Ecoregions: The Ecosystem Geography of the Oceans and Continents; 2nd ed. New York: Springer, 2014. 184 p.
- Barkman J.J. Phytosociology and Ecology of Cryptogamic Epiphytes. Assen: Van Gorcum, 1958. 628 p.
- Bates J.W. Effects of Intermittent Desiccation on Nutrient Economy and Growth of Two Ecologically Contrasted Mosses. *Annals of Botany*. 1997. Vol. 79, is. 3. P. 299—309.
- Beerling D.J., Osborne C.P. The origin of the savanna biome. *Global Change Biology*. 2006. Vol. 12, is. 11. P. 2023—2031.
- Benjamin S.L., Belluck D.A. Practical guidance on understanding, management and review of reports as evaluated by a risk an environment. Boca Katon: CRC Press, Lewis, 2001. 280 p.
- Berg Ch., Welk E., Jäger E.J. Revising Ellenberg's indicator values for continentality based on global vascular plant species distribution. *Applied Vegetation Science*. 2017. Vol. 20, is. 3. P. 482—493.
- Bertalanffy L. von. Modern Theories of Development; transl. by J.H. Woodger. New York: Harper Torchbooks, 1962. 204 p.
- Blackburn T.M., Essl F., Evans T. et al. A unified classification of alien species based on the magnitude of their environmental impacts. *PLoS Biology*. 2014. Vol. 12, is. 5. P. 1—11.
- Böcker R. Beispiele der Robinien-Ausbreitung in Baden-Württemberg. Gebietsfremde Pflanzenarten. Auswirkungen auf einheimische Arten, Lebensgemeinschaften und Biotope. Kontrollmöglichkeiten und Management; eds R. Böcker, H. Gebhardt, W. Konold, S. Schmidt-Fischer Landsberg: Ecomed, 1995. P. 57—65.
- Boit A., Sakschewski B., Boysen L. et al. Large-scale impact of climate change versus land-use change on future biome shifts in Latin America. *Global Change Biology*. 2016. Vol. 22, is. 11. P. 3689—3701.
- Bond W. Open Ecosystems: ecology and evolution beyond the forest edge. Oxford: Univ. Press, 2019. 177 p.
- Boratyński A., Filipjak M. Klony — *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L. Zarys ekologii. Nasze drzewa leśne. Poznań: Bogucki Wyd-wo Naukowe S.C., 1999. S. 275—327.
- Botta-Dukát Z. Invasion of alien species to Hungarian (semi-)natural habitats. *Acta botanica hungarica*. 2008. Vol. 50, suppl. 1. P. 219—227.
- Box E.O. Macroclimate and plant forms: an introduction to predictive modelling in phytogeography. Ser. Tasks for vegetation science. Vol. 1. Dordrecht: Springer Dordrecht, 1981a. 288 p.
- Box E.O. Predicting physiognomic vegetation types with climate variables. *Vegetatio*. 1981b. Vol. 45. P. 127—139.
- Box E.O. Life-form composition of mediterranean terrestrial vegetation in relation to climatic factors. *Ecologia Mediterranea*. 1982. Vol. 8, N 1—2. P. 173—181.
- Box E.O. Plant life forms and Mediterranean environments. *Annali di Botanica. Roma*. 1987. Vol. 45, N 2. P. 8—42.
- Box E.O. Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*. 1996. Vol. 7. P. 309—320.
- Bramwell D. Plant adaptation and climate change. 2nd World Scientific Congress Challenges in Botanical Research and Climate Change. Programme Book of abstract (June 29 — July 4 2008, Delft, the Netherlands). P. 3.
- Brockmann-Jerosch H., Rüberr E. Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig: W. Engelmann, 1912. 72 p.

Список літератури

- Candolle A. de. Constitution dans le règne végétal de groupes physiologiques applicables à la géographie botanique ancienne et moderne. *Archives des sciences physiques et naturelles*. 1884. Vol. 50, ser. 2. P. 5—42.
- Chakraborty A., Joshi P.K., Ghosh A., Areendran G. Assessing biome boundary shifts under climate change 12 scenarios in India. *Ecological Indicators*. 2013. Vol. 44. P. 536—547.
- Chapin E.S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 1980. Vol. 11. P. 233—260.
- Chmura D. Impact of Alien Tree Species *Quercus rubra* L. on Under storey Environment and Flora: a Study of the Silesian Upland (Southern Poland). *Polish Journal of Ecology*. 2013. Vol. 61, N 3. P. 431—442.
- Chytrý M., Otýpková Z. Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science*. 2003. Vol. 14. P. 563—570.
- Chytrý M., Hennekens S.M., Jiménez-Alfaro B. et al. European Vegetation Archive (EVA): An integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19, N 1. P. 173—180.
- Cierjacks A., Kowarik I., Joshi J. et al. Biological Flora of the British Isles: *Robinia pseudoacacia*. *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101, is. 6. P. 1623—1640.
- Cizauskas C., Carlson C.J., Burgio K.R. et al. Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach. *Royal Society Open Science*. 2017. N 4. 160535. doi:10.1098/rsos.160535.
- Clarkson J., Glaser S., Kierski M. et al. Application of risk estimation is in different countries. Assessment and management of environmental risks. Ser. NATO Science Series. Vol. 4. Dordrecht: Springer Dordrecht, 2001. P. 17—27.
- Clements F.E. Plant Succession: Analysis of the Development of Vegetation. Ser. Carnegie Institution of Washington Publication. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916. N 242. 512 p.
- Climate Change 1994. Radiative Forcing of Climate Change and an Evaluation of the IPCC 1992 IS92 Emission Scenarios. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. 347 p.
- Climate Change 2001: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2001. 1042 p.
- Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 976 p.
- Climate Change 2014: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2014. 1132 p.
- Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability, the Working Group II contribution. Available at: https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/downloads/report/IPCC_AR6_WGII_FinalDraft_FullReport.pdf.
- Coffin J.H., Coffin S.J., Woeikof A.I. The winds of the globe: or, the laws of atmospheric circulation over the surface of the Earth. Washington: Smithsonian Institution, 1875. 756 p.
- Conrad V. Usual formulas of continentality and their limits of validity. *Transactions of the American Geophysical Union*. 1946. Vol. 27, N 5. P. 663—664.
- Csiszár A., Bartha D. Small balsam (*Impatiens parviflora* DC.). The most important invasive plants in Hungary. Vácrátót: Institute of Ecology and Botany, Hungarian Academy of Sciences, 2008. P. 139—149.
- Currey D.R. Continentality of Extratropical Climates. *Annals of the Association of American Geographers*. 1974. Vol. 64, is. 2. P. 268—280.
- Daget P. Le bioclimat méditerranéen: caractères généraux et modes de caractérisation. *Vegetatio*. 1977. Vol. 44, N 1. P. 1—20.
- De Martonne E. L'indice d'aridité. *Le Bulletin de l'Association de Géographes Français*. 1926. Vol. 9. P. 3—5.
- Dengler J., Glockler J. The Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD): a new resource for vegetation science. *Journal of Vegetation Science*. 2011. Vol. 22, is. 4. P. 582—597.

- Dengler J., Oldeland J., Jansen F. et al. Schaminée Facilitating access to vegetation data — Introduction to the Special Volume. Vegetation databases for the 21st century. *Biodiversity & Ecology*. 2012. Vol. 4. P. 9—13.
- Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in syn-phytoindication. Kyiv: Phytosociocentre, 2011. 176 p.
- Didukh Ya.P., Chusova O.O., Olshevska I.A., Polischuk Yu.V. River valleys as the object of ecological and geobotanical research. *Ukrainian Botanical Journal*. 2015. Vol. 72, N 5. P. 415—430.
- Didukh Ya., Kontar I., Boratynski A. Phytoindicating Comparison of Vegetation of the Polish Tatras, the Ukrainian Carpathians, and the Mountain Crimea. Geographical Changes in Vegetation and Plant Functional Types. New York: Springer Cham, 2018. P. 185—210.
- Drude O. Die ökologie der Pflanzen. Braunschweig: F. Vieweg & sohn, 1913. 308 p.
- Eckstein D., Künzel V., Schäfer L. Global Climate Risk Index 2021. Who Suffers Most from Extreme Weather Events? Weather-Related Loss Events in 2019 and 2000 to 2019. Bonn; Berlin: Germanwatch e.V., 2021. 52 p.
- Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. Scripta Geobotanica 9. Göttingen: Verlag Erich Goltze KG, 1974. 97 s.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18. 3rd ed. Göttingen: Erich Goltze KG, 2001. 262 s.
- Emberger L. Sur une formule applicable en géographie botanique. *Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences*. 1930. Vol. 191. P. 389—391.
- Emberger L. Sur une formule climatique et ses applications en botanique. *La Météorologie*. 1932. Vol. 92—93. P. 1—10.
- Emberger L. La définition phytogéographique du climat désertique. *Memoires de la Societe. Biogeographie*. 1938. Vol. 6. P. 9—14.
- Emberger L. Un projet d'une classification des climats, du point de vue phytogéographique. *Bulletin de la Socièté d'Histoire Naturelle de Toulouse*. 1942. Vol. 77. P. 97—124.
- Emberger L. Une classification biogéographique des climats. Service botanique 7. Montpellier: Recueil, travaux de laboratoire géolo-zoologique, Faculté des sciences, 1955. P. 3—43.
- Emberger L. Sur la notion de transition en particulier dans le domaine du climat méditerranéen. *Bulletin du Service de la carte phytogéographique*. 1959. Vol. 4. P. 95—117.
- Emberger L. Considérations complémentaires au sujet des recherches bioclimatologiques et phytogéographiques-écologiques. Travaux de botanique et d'écologie. Paris: Masson, 1971. P. 291—301.
- Entrocassi G.S., Gavilán R.G., Sánchez-Mata D. Subtropical Mountain Forests of Las Yungas: Vegetation and Bioclimate. Ser. Geobotany studies. New York: Springer Cham, 2020. 191 p.
- Faliński J.B., Pawlacyk P. Zarys ekologii. Jesion wyniosły *Fraxinus excelsior* L. Ser. Nasze Drzewa Leśne. Ed. W. Barzdajn. Poznań: PAN, 1995. P. 217—306.
- Field Guide for Managing Russian Olive in the Southwest. Washington: United States Department of Agriculture. Forest Service, 2014. 11 p.
- Fisichelli N.A., Schuurman G.W., Hoffman C.H. Is «Resilience» Maladaptive? Towards an Accurate Lexicon for Climate Change Adaptation. *Environmental Management*. 2016. Vol. 57, N 4. P. 753—758.
- Foley K.P., McArthur G.A., Quéva C. et al. Targeted disruption of the MYC antagonist MAD1 inhibits cell cycle exit during granulocyte differentiation. *The EMBO Journal*. 1998. Vol. 17, is. 3. P. 774—785.
- Folke C., Polasky S., Rockström J. et al. Our future in the Anthropocene biosphere. *Ambio*. 2021. Vol. 50. P. 834—869.
- Forbes E. On the connexion between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles, and the geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the Northern Drift. Memoirs of the Geological Survey of Great Britain, and of the Museum of Economic Geology. 1846. Pt 1. P. 336—432.
- Fourier J. Mémoire sur la température de globe terrestre et des espaces planétaires. *Memoirs of the Royal Academy of Sciences of the Institut de France*. 1827. Vol. 7. P. 569—604.
- Friedlingstein P., O'Sullivan M., Jones M.W. et al. Global Carbon Budget 2020. *Earth System Science Data*. 2020. Vol. 12, is. 4. P. 3269—3340.

- Fritz Ö. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation*. 2009. Vol. 18, is. 2. P. 289—304.
- Gams H. Leguminosae. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 1924. Vol. 4, N 3. P. 1113—1644.
- Gausсен H. Flore mesog enne, vegetation et climat m diterran ens Comptes Rendus. *Soci t  des Sciences Biog ographie*. 1949. Vol. 228. P. 80—83.
- Gausсен H., Bagnouls F. L'indice xerothermique. *Bulletin de l'Association des G ographes Fran ais*. 1952. Vol. 222—223. P. 10—16.
- Gavil n R.G., Fern ndez-Gonz lez F., Blasi C. Climatic classification and ordination of the Spanish Sistema Central: relationships with potential vegetation. *Plant Ecology Research Group*. 1998. Vol. 139. P. 111.
- Gavil n R.G. The use of climatic parameters and indices in vegetation distribution. A case study in the Spanish Sistema Central. *International Journal of Biometeorology*. 2005. Vol. 50. P. 111—120.
- Gavil n R.G., S nchez-Mata D., Vilches B., Entrocassi G. Modeling current distribution of Spanish Quercus pyrenaica forests using climatic parameters. *Phytocoenologia*. 2007. Vol. 47, N 3—4. P. 561—581.
- Giacobbe A. Schema di una teoria ecologica per la classificazione della vegetazione italiana. *Nuovo Giornale Botanico*. 1938. Vol. 45. P. 37—121.
- Giacobbe A. La misura del Bioclima mediterraneo. *Annali. Accademia italiana di scienze forestali*. 1964. Vol. 13. P. 37—69.
- Gleason H.A. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1926. Vol. 53, N 1. P. 7—26.
- Gleason H.A., Cronquist A. Manual of vascular plants of northeastern United States and adjacent. 2nd ed. New York: New York Botanical Garden, 1991. 910 p.
- Gonzalez P., Neilson R.P., Lenihan J.M., Drapek R.J. Global patterns in the vulnerability of ecosystems 33 to vegetation shifts due to climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 2010. Vol. 19, N 6. P. 755—768.
- Gonz lez-Rebollar J.L., Ib nez J.J. Paisaje vegetal, cambio clim tico y degradaci n del suelo. Interpretaci n desde un modelo fitoclim tico. La naci n ante los desastres: retos y oportunidades hacia el siglo XXI. M xico: Red mexicana de estudios multidisciplinarios para la prevenci n de desastres, 2000. P. 223—260.
- Gorzynski W. Sur le calcul du degr  de continentalisme et son application dans la climatologie. *Geografiska Annaler*. 1920. Vol. 2. P. 324—331.
- Gordo O., Sanz J.J. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems. *Global Change Biology*. 2010. Vol. 16, is. 3. P. 1082—1106.
- Gordon B., Levis S., Sitch S. et al. A dynamic global vegetation model for use with climate models: concepts and description of simulated vegetation dynamics. *Global Change Biology*. 2003. Vol. 9, is. 11. P. 1543—1566.
- Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*. 1977. Vol. 111. P. 1169—1194.
- Grime J.P., Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. Hoboken; New Jersey: Wiley-Blackwell, 2012. 240 p.
- Grisebach A. Genera et Species Gentianearum adjectis observationibus quibusdam phytogeographicis. Stuttgart: T bingen: J.G. Cotta, 1838a. 389 p.
- Grisebach A. Ueber den Einfluss des Climats auf die Begranzung der nat rlichen floren. *Linnaea*. 1838b. Vol. 12. P. 159—200.
- Grisebach A. Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen — in zwri B nden. Vol. 1—2. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1872. 603 s.
- Hada  E., Sofron J. Notes on syntaxonomy of cultural forest communities. *Folia geobotanica et phytotaxonomica*. 1980. Vol. 15. P. 245—258.
- Handbook of Climate Change Mitigation and Adaptation; eds W.-Y. Chen, T. Suzuki, M. Lackner. New York: Springer New York, 2012. Vol. 1—4. 2130 p.
- Handbook of Climate Change Mitigation and Adaptation; eds W.-Y. Chen, T. Suzuki, M. Lackner; 2nd ed. New York: Springer Cham, 2017. Vol. 1—4. 3331 p.

Список літератури

- Handbook of Climate Change Mitigation and Adaptation; eds M. Lackner, B. Sajjadi, W.-Y. Chen; 3rd ed. Cham: Springer, 2022. 3970 p.
- Hart S.J., Veblen T.T., Schneider D., Molotch N.P. Summer and winter drought drive the initiation and 46 spread of spruce beetle outbreak. *Ecology*. 2017. Vol. 98, N 10. P. 2698—2707.
- Henze H. Ozeanität und Kontinentalität bei den sommerlichen Niederschlägen Norddeutschland. *Meteorologische Zeitschrift*. 1929. Bd. 46. S. P. 129—137.
- Holdridge L.R. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*. 1947. Vol. 105. P. 367—368.
- Holdridge L.R. Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data. *Science*. 1959. Vol. 130, is. 3375. P. 572.
- Holdridge L.R. The life zone system. *Adansonia*. 1966. Vol. 6. P. 199—203.
- Holdridge L.R. Life zone ecology. San José: Tropical Science Center, 1967. 206 p.
- Holdridge L.R., Grenke W.C., Hatheway W.C. et al. Forest environment in tropical life zones. New York: Apilot study, 1971. 747 p.
- Hopkins A.D. Bioklimaties: A science of life and climate relations. Unites states department of agriculture. Washington: Miscellaneous publication, 1938. N 280. 188 p.
- Hopper S.D. OCBIL theory: towards an integrated understanding of the evolution, ecology and conservation of biodiversity on old, climatically buffered, infertile landscapes. *Plant and Soil*. 2009. N 322. P. 49—86.
- Hossell J.E., Riding A.E., Brown I. The creation and characterization of a bioclimatic classification for Britain and Ireland. *Journal for Nature Conservation*. 2003. Vol. 11, is. 1. P. 5—13.
- Hugelius G., Loisel J., Chadburn S. et al. Large stocks of peatland carbon and nitrogen are vulnerable to permafrost thaw. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020. Vol. 117, N 34. P. 20438—20446.
- Humboldt von A. Ideen zu einem Geographie der Pflazen nebst einem naturgemälde die Tropenländer. Tübingen, 1807. 182 p.
- Huntley J.C. *Robinia pseudacacia* L. Black locust. Silvics of North America. Hardwoods; eds R.M. Burns, B.H. Honkala. 1990. Vol. 2. Washington: U.S. Department of Agriculture, Forest Service. P. 755—761.
- Hutchinson G.E. The ecological theater and the evolutionary play. New Haven: Yale Univ. Press, 1965. 139 p.
- IPCC, 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems; eds P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia et al. 2019. Available at: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2019/11/SRCCL-Full-Report-Complied-191128.pdf>.
- Jäger E.J. Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. *Feddes Repertorium*. 1968. Vol. 79, is. 3—5. S. 157—335.
- Jiang M., Felzer B.S., Nielsen U.N., Bedlyn B.E. Biome-specific climate space defined by temperature and precipitation predictability. *Global Ecology and Biogeography*. 2017. N 26. P. 1270—1282.
- Jurko A. Zmena pôvodných lesných fytocenyz introdukcioiu agáta. *Československá Ochrana Přírody*. 1963. Vol. 1. P. 56—76.
- Keith D.A., Ferrer-Paris J.R., Nicholson E., Kingsford R.T. The IUCN Global Ecosystem Typology 2.0: Descriptive profiles for biomes and ecosystem functional groups. Gland, Switzerland: IUCN, 2020. 170 p.
- Klauck E.J. Die *Sambucus nigra-Robinia pseudoacacia*-Gesellschaft und ihre geographische Gliederung. *Tuexenia*. 1988. Vol. 8. P. 281—286.
- Kohler A. Zum pflanzengeographischen Verhalten der Robinie in Deutschland. *Beiträge Naturkundliche Forschung Südwestdeutschland*. 1963. Vol. 12. P. 3—18.
- Köppen W. Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt (Attempted climate classification in relation to plant distributions). *Geographische Zeitschrift*. 1900. Vol. 6. S. 593—611, 657—679.
- Köppen W. Das Geographische System der Klimate. *Geographische Zeitschrift*. 1936. Vol. 6. S. 593—611.
- Köppen W. Climatología. Con un estudio de los climas de la Tierra. México: Fondo de Cultura Económica, 1948. 496 s.

Список літератури

- Kosakivska I.V. Biomarkers of plants with different types of ecological strategies. *General and Applied Plant Physiology*. 2008. Spec. is. 34 (1—2). P. 113—126.
- Lambers H., Poorter H. Inherent Variation in Growth Rate between Higher Plants: A Search for Physiological Causes and Ecological Consequences. *Advances in Ecological Research*. 1992. Vol. 23. P. 187—261.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich: *Veröffentlichungen der Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel*, 1977. Vol. 64. P. 1—20.
- Langdon J.G.R., Lawler J.J. Assessing the impacts of projected climate change on biodiversity in the protected areas of western North America. *Ecosphere*. 2015. Vol. 6, is. 5. P. 1—14.
- Lenton T.M., Rockström J., Gaffney O. et al. Climate tipping points — too risky to bet against. *Nature*. 2019. Vol. 575, N 7784. P. 592—595.
- Lenton T.M., Held H., Kriegler E. et al. Tipping elements in the Earth's climate system. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2008. Vol. 105, N 6. P. 1786—1793.
- Levin J.M., McEachern A.K., Cowan C. Do competitors modulate rare plant response to precipitation change? *Ecology*. 2010. Vol. 91, is. 1. P. 130—140.
- Liebig J. Organic chemistry in its applications to agriculture and physiology. London: Taylor and Walton, 1840. 387 p.
- Likhanov A., Oliinyk M., Pashkevych N. et al. The Role of Flavonoids in Invasion Strategy of *Solidago canadensis* L. *Plants*. 2021. Vol. 10, is. 8, N 1748. P. 1—19.
- Lingviston B.E., Shreve F. The Distribution of Vegetation in the United States, as a Related to Climatic Conditions. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1921. 590 p.
- López Fernandez M.L., López Fernandez M.S. Worldwide Bioclimatology Manual and Guide. Documentos Aljbe «on-line» 2018, 8/ Ciudad Real. Available at: <http://www.naturelezen-hispania.com>.
- Lovelock J.E., Margulis L. Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis. *Tellus. Ser. A*. Stockholm: Internat. Meteorol. Inst., 1974. Vol. 26, N 1/2. P. 2—10.
- Lovelock J. The Ages of Gaia: A Biography of Our Living Earth. Oxford: Oxford Univ. Press, 2000. 255 p.
- Lundegarth H. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1925. 318 s.
- MacArthur R.H. On the relative abundance of bird species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1957. Vol. 43, N 3. P. 293—295.
- MacArthur R.H., Wilson E. The Theory of Island Biogeography. Princeton: Princ. Univ. Press, 1967. 224 s.
- Merriam Hart C. Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants in North America. *National Geographic Magazine*. 1894. N 6. P. 203—214.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraieuropäischen Flora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1965. 583 s.
- Möbius K.A. Die Auster und de Austernwirtschaft. Berlin: Verlag von Wiegandt, Hempel and Parey, 1877. 126 s.
- Moret P., Muriel P., Jaramillo R., Dangles O. Humboldt's tableau physique revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2019. Vol. 116, N 26. P. 12889—12894.
- Mucina L. Galio-Urticetea. Die Pflanzengesellschaft Österreichs: I: Heidelberg: Spektrum Akadem. Verlag, 1993. Vol. 1. P. 203—251.
- Mucina L., Hoare D.B., Lötter M.C. et al. Grassland biome. The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland; eds L. Mucina, M.C. Rutherford. *Pretoria*. 2006. Vol. 19. P. 336—449.
- Mucina L., Wardell-Johnson G. Landscape age and soil fertility, climatic stability, and fire regime predictability: beyond the OCBIL framework. *Plant and Soil*. 2011. Vol. 341, is. 1—2. P. 1—23.
- Mucina L., Bueltmann H., Dierßen K. et al. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19, is. 51. P. 3—264.
- Mucina L. Biome: Evolution of a crucial ecological and biogeographical concept. *New Phytologist*. 2018. Vol. 222, is. 1. P. 97—114.

- Mucina L. Biomes are everybody's kingdom: A platform where ecology and biogeography meet. *New Phytologist*. 2020. Vol. 228, is. 5. P. 1463—1466.
- Neumann M., Mues V., Moreno A. et al. Climate variability drives recent tree mortality in Europe. *Global Change Biology*. 2017. Vol. 23, is. 11. P. 4788—4797.
- Nordhaus W.D., Boyer J. Warming the World: Economic Models of Global Warming. Cambridge: The MIT Press, 2000. 246 p.
- Novoa A., González L., Moravcová L., Pyšek P. Constraints to native plant species establishment in coastal dune communities invaded by *Carpobrotus edulis*: Implications for restoration. *Biological Conservation*. 2013. Vol. 164. P. 1—9.
- Odum E.P. The concept of the biome as applied to the distribution of North American birds. *The Wilson Bulletin on JSTOR*. 1945. Vol. 57. P. 191—201.
- Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D. et al. Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *BioSciences*. 2001. N 51. P. 933—938.
- Oturbay A., Loidi J. Cambio climático: predicción de su influencia en la distribución de especies arbóreas en el País Vasco. Vegetación y Cambios Climáticos; eds F. Gímez Mercado, J.F. Mota Poveda. Almería: Servicio de Publicaciones Universidad de Almería, 2001. P. 283—304.
- Ozenda P. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Documents Cartographiques écologiques*. 1975. Vol. 16. P. 1—32.
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 37—42.
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2006. Vol. 47. P. 637—669.
- Parmesan C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*. 2007. Vol. 13, is. 9. P. 1860—1872.
- Parmesan C., Burrows M.T., Duarte C.M. et al. Beyond climate change attribution in conservation and ecological research. *Ecology Letters*. 2013. Vol. 6, is. 1. P. 58—71.
- Parmesan C., Hanley M.E. Plants and climate change: complexities and surprises. *Annals of Botany*. 2015. Vol. 116, is. 6. P. 849—864.
- Paterson S.S. The forest area of the world and its potential productivity. Göteborg: Royal Univ. of Göteborg, 1956. 216 p.
- Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007. Vol. 11. P. 1633—1644.
- Philippis A. de. Classificazioni ed indici del clima in rapporto alla vegetazione forestale Italiana. *Nuovo Giornale botanico italiano. Nuova serie*. 1937. Vol. 44. P. 1—142.
- Pierce S., Brusa G., Sartori M., Cerabolini B.E.L. Combined use of leaf size and 692 economic traits allows direct comparison of hydrophyte and terrestrial herbaceous 693 adaptive strategies. *Annals of Botany*. 2012. Vol. 109. P. 1047—1053.
- Pierce S., Brusa G., Vage I., Cerabolini B. Allocating CSR plant functional types: The use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*. 2013. Vol. 27, N 4. P. 1—9.
- Pierce S., Negreiros D., Bruno E.L. et al. A Global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. *Functional Ecology*. 2017. Vol. 41, N 2. P. 444—457.
- Pignatti S., Menegoni P., Pietrosanti S. Valiri di bioindicazione dell piante vascolari della flora d'Italia. Braun-Blanquetia. Recueil de travaux de géobotanique. Camerino, 2005. Vol. 49. 97 p.
- Ponte Lira C., Nobre Silva A., Taborda R., Andrade C. Coastline evolution of Portuguese low-lying sandy coast in the last 50 years: an integrated approach. *Earth System Science Data*. 2016. Vol. 8, is. 1. P. 265—278.
- Poloczanska E.S., Brown C.J., Sydeman W.J. et al. Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*. 2013. Vol. 3. P. 919—925.
- Poorter H., Bergkotte M. Chemical composition of 24 wild species differing in 14 relative growth rate. *Plant, Cell & Environment*. 1992. Vol. 15. P. 221—229.
- Prentice I.C., Cramer W., Harrison S.P. et al. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*. 1992. Vol. 19, N 2. P. 117—134.
- Protopopova V.V., Didukh Ya.P., Tkachenko V.S. et al. *Grindelia squarrosa* in Ukraine: current distribution and ecological and coenotic peculiarities. *Hacquetia*. 2021. Vol. 20, N 2. P. 263—272.

Список літератури

- Pyankov V.I., Gunin P.D., Tsoog S., Black C.C. C4 Plants in the Vegetation of Mongolia: Their Natural Occurrence and Geographical Distribution in Relation to Climate. *Oecologia*. 2000. Vol. 123. P. 15—31.
- Pyankov V., Ziegler H., Kuz'min A., Edwards G. Origin and evolution of C4 photosynthesis in the tribe Salsoleae (Chenopodiaceae) based on anatomical and biochemical types in leaves and cotyledons. *Plant Systematics and Evolution*. 2001. Vol. 230. P. 43—74.
- Quézel P. Les forets du pourtour mediterraneen: ecologie, conservation et aménagement. *UNESCO Not Tech MAB*. 1979. Vol. 2. P. 9—33.
- Rasquinha D.N., Sankaran M. Modelling biome shifts in the Indian subcontinent under scenarios of future climate change. *Current science*. 2016. Vol. 111, N 1. P. 147—156.
- Raunkier C. Types biologiques pour la geographie botanique. *Kongelige Danske Videnskaber-nes Selskabs Forhandling*. 1905. Vol. 5. P. 347—438.
- Reaumur R.A.F. de. Observations du thermomètre, faites a Paris pendant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, a l'isle de France, a Alger et quelques unes de nos isles de l'Amérique. Paris: Memoires de l'Académie des Sciences de Paris, 1735. 545 p.
- Reynolds L.V., Cooper D.J. Environmental Tolerance of an Invasive Riparian Tree and its Potential for Continued Spread in the Southwestern US. *Journal of Vegetation Science*. 2010. Vol. 21. P. 733—743.
- Río González S. del. El cambio climático y su influencia en la vegetación de Castilla y León (España). *Itinera Geobotica*. 2005. N 16. P. 5—534.
- Río S. del, Penas A., Perez-Romero R. Potential areas of deciduous forests in Spain (Castile and Leon) according to future climate change. *Plant Biosystems*. 2005. Vol. 139, is. 2. P. 222—233.
- Río S. del, Penas A. Potential distribution of semi-deciduous forests in Castile and Leon (Spain) in relation to climatic variations. *Plant Ecology*. 2006. Vol. 185. P. 269—282.
- Río S. del, Herrero L., Penas A. Bioclimatic analysis of the Quercus pyrenaica forests in Spain. *Phytocoenologia*. 2007. Vol. 47, N 3—4. P. 541—560.
- Rios-Cornejo D., Río S. del, Penas A. Relations between climax vegetation and isobioclimates in the Northwest of Spain (Leon province). *Acta botanica Gallica: bulletin de la Société botanique de France*. 2012. Vol. 159, N 2. P. 267—276.
- Rivas-Martínez S. Les etages bioclimatiques de la vegetation de la Peninsule Iberique. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 1981a. Vol. 47. P. 251—268.
- Rivas-Martínez S. Sobre la vegetaciyn da Serra da Estrela. *Anales de la Real Academia Nacional de Farmacia*. 1981b. Vol. 47. P. 435—480.
- Rivas-Martínez S. Nuevo índice de termicidad para la regiyn Mediterránea. Avances sobre la investigaciyn en bioclimatología. VII Reunion Bioclimatología Zaragoza. 1983. P. 377—380.
- Rivas-Martínez S. Pisos bioclimáticos de Espaca. *Lazaroa*. 1984. Vol. 5. P. 33—43.
- Rivas-Martínez S. Clasificaciyn bioclimática de la Tierra. *Folia Botanical Matritensis*. 1993. Vol. 10. P. 1—23.
- Rivas-Martínez S., Loidi J. Bioclimatology of the Iberian Peninsula. *Itinera Geobotanica*. 1999. Vol. 13. P. 41—47.
- Rivas-Martínez S., Sanchez-Mata D., Costa M. North American boreal and western temperate forest vegetation (Syntaxonomical synopsis of the potential natural plants communities of North-America II). *Itinera Geobotanica*. 1999. Vol. 12. P. 3—316.
- Rivas-Martínez S., Penas A., Luengo M.A., Rivas Sáenz S. Worldwide Bioclimatic Classification System. 2004. Available at: <https://webs.ucm.es/info/cif/form/entry.pdf>.
- Rivas-Martínez S. Series, geoseries y geopermaseries de vegetacio n de Espana. Discurso de Recepcion de Grado de Dr. Honoris Causa por la Universidad de Leo. 2005. P. 55—149.
- Rivas-Martínez S., Rivas Sáenz S., Penas A. Worldwide Bioclimatic Classification System. *Global Geobotany*. 2011. Vol. 1. P. 1—634.
- Roman-Palacios C., Wiens J.J. Recent responses to climate change reveal the drivers of species extinction and survival. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2020. Vol. 117, N 8. P. 4211—4217.
- Rose F. Temperate forest management: its effect on bryophyte and lichen floras and habitats. Bryophytes and lichens in a changing environment; eds J.W. Bates, A.M. Farnes. London: Clarendon Press, 1992. P. 211—233.

- Rowland L., Costa A.C.L. da, Galbraith D.R. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*. 2015. Vol. 528. P. 119–122.
- Rutherford M.C., Mucina L., Powrie L.W. Biomes and bioregions of southern Africa. The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. Pretoria, 2006. Vol. 19. P. 30–51.
- Sanderson M. The climate of Canada according to the new Thornthwaite classification. *Scientia Agricola*. 1948. Vol. 28. P. 501–517.
- Sanz-Elorza M., Dana E.D., González A., Sobrino E. Changes in the High mountain vegetation of the Central Iberian Peninsula as a probable sign of global warming. *Annals of Botany*. 2003. Vol. 92, N 2. P. 273–280.
- Sattar Q., Maqbool M.E., Ehsan R., Akhtar S. Review on climate change and its effect on wildlife and ecosystem. *Open Journal of Environmental Biology*. 2021. Vol. 6, N 1. P. 8–14.
- Schmiedel D., Huth F., Wagner S. Using Data From Seed-Dispersal Modelling to Manage Invasive Tree Species: The Example of *Fraxinus pennsylvanica* Marshallin Europe. *Environmental Management*. 2013. Vol. 52, N 4. P. 851–860.
- Sentis A., Montoya J.M., Lurgi M. Warming indirectly increases invasion success in food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2021. Vol. 288, is. 1947, N 20202622.
- Shelford V.E. Animal communities in temperate America, as illustrated in the Chicago Region; a study in animal ecology. Chicago: The Univ. of Chicago Press, 1913. 362 p.
- Snow R. Continental Climate and Continentality. Encyclopedia of World Climatology. Encyclopedia of Earth Sciences Series; ed. J.E. Oliver. Springer: Dordrecht, 2005. P. 3–12.
- Steffen W., Crutzen P.J., McNeill J.R. The Anthropocene: Are humans now overwhelming the great forces of Nature? *Ambio*. 2007. Vol. 36. P. 614–621.
- Sterner T., Barbier E.B., Bateman I. et al. Policy design for the Anthropocene. *Nature Sustainability*. 2019. Vol. 2. P. 14–21.
- Stonevicius E., Stankunavicius G., Rimkus E. Continentality and Oceanity in the Mid and High Latitudes of the Northern Hemisphere and Their Links to Atmospheric Circulation. *Advances in Meteorology*. 2018. Vol. 2018, N 5746191. P. 1–12.
- Sudnik-Wójcikowska B., Moysiienko I., Slim P.A., Moraczewski R. Impact of the Invasive Species *Elaeagnus angustifolia* L. on Vegetation in Pontic Desert Steppe Zone (Southern Ukraine). *Polish Journal of Ecology*. 2009. Vol. 58, N 2. P. 327–340.
- Supan A. Grundzüge der physischen Erdkunde. Leipzig: Veit & Comp., 1896. 492 p.
- Thornthwaite C.W. The climates of North America according to a new classification. *Geographical Review*. 1931. Vol. 21. P. 633–655.
- Thornthwaite C.W. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*. 1948. Vol. 48. P. 55–94.
- Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B. et al. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2005. Vol. 102, N 23. P. 8245–8250.
- Tubiello F.N., Conchedda G., Wanner N. et al. Carbon emissions and removals from forests: new estimates, 1990–2020. *Earth System Science Data*. 2021. Vol. 13, is. 4. P. 1681–1691.
- Tuhkanen S. Climatic parameters and indices in plant geography. *Acta Phytogeographica Suecica*. 1980. Vol. 67. P. 3–110.
- Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic phytogeographical regions. *Acta Botanica Fennica*. 1984. Vol. 127. P. 3–50.
- Turczański K. Occurrence and spread of *Chalara fraxinea* on common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in the selected countries of Northern Europe. *Sylwan*. 2016. Vol. 160, N 7. P. 539–546.
- Tyler T., Karlsson T., Milberg P. Invasive plant species in the Swedish flora: developing criteria and definitions, and assessing the invasiveness of individual taxa. *Nordic Journal of Botany*. 2015. Vol. 43. P. 300–317.
- Tyler T., Herbertsson L., Olofsson J., Olsson P.A. Ecological indicator and traits values for Swedish vascular plants. *Ecological indicators*. 2021. Vol. 120. P. 1–13.
- Udvardy M.D.F. A classification of the biogeographical provinces of the world. Morges: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1975. 50 p.
- Urban M. Accelerating extinction risk from climate change. *Science*. 2015. Vol. 348, N 6234. P. 571–573.
- Walker B.H., Abel N., Anderies J.M., Ryan P. Resilience, adaptability, and transformability in the Goulburn-Broken Catchment, Australia. *Ecology and Society*. 2009. Vol. 14, N 1. 12 p.

Список літератури

- Walter H. Die Vegetation der Erde in ökologophysiologische Betrachtung. Bd. 2. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1964. 592 p.
- Walter H., Lieth H. Klimadiagramm-Weltatlas. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1967.
- Walter H. Vegetation of the Earth in Relation to Climate and the Eco-physiological Conditions. New York: Springer Verlag, 1973. 237 p.
- Walter H., Harnickell E., Müller-Dombois D. Climate-diagram maps of the individual continents and the ecological climatic regions of the earth. Supplement to the vegetation monographs. Geografisk Tidsskrift. Vol. 74. Berlin; Heidelberg: Springer Verlag, 1975. P. 35—36.
- Walter H. Die ökologischen Systeme der Kontinente. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1976. 131 s.
- Walter H. Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geobiosphere. Berlin; New York: Springer Verlag, 1985. 318 p.
- Warren R., Price J., Graham E. et al. The projected effect on insects, vertebrates, and plants of limiting global warming to 1.5 °C rather than 2 °C. *Science*. 2018. Vol. 360, N 6390. P. 791—795.
- Weaver J.E., Clements F.E. Plant ecology. New York: McGraw-Hill Book Company, 1929. 522 p.
- Werner T. Physiographical Climates of California. Yearbook of the Association of Pacific Coast Geographers. 1966. Vol. 28. P. 55—73.
- Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*. 1998. Vol. 199, N 2. P. 213—227.
- Westoby M., Falster D., Molis A., Vesk P.A. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2002. Vol. 33, N 1. P. 125—159.
- Willdenow K.L., Capieux J.S. Grundriss der Kräuterkunde zu Vorlesungen. Berlin: Bei Haude und Spener, 1792. 486 p.
- Wolkovich E.M., Cook B.I., Davies T.J. Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: Building predictions across space, time and species diversity. *New Phytologist*. 2014. Vol. 201. P. 1156—1162.
- Woodward F.I. Climate and plant distribution. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1987. 188 p.
- Woodward F.I., Williams B.G. Climate and plant distribution at global and local scales. *Vegetatio*. 1987. Vol. 69. P. 189—197.
- Woodward F.I., Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*. 1996. Vol. 7. P. 306—308.
- Xu X., Jia G., Zhang X. et al. Climate regime shift and forest loss amplify fire in Amazonian forests. *Global Change Biology*. 2020. Vol. 26, is. 10. P. 5874—5885.
- Yu Z., Loisel J., Brosseau D.P. et al. Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophysical Research Letters*. 2010. Vol. 37, is. 13. P. 1—5. doi: 10.1029/2010GL043584.
- Zach L.S., Keey R.B. To methodology on the analysis of risk of environment. Complex risk estimation. Rotterdam: Balkema, 1995. P. 235—242.
- Zarzycki K. Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych. Kraków: Polish Acad. of Sci., 1984. 46 p.
- Zarzycki K., Trzciska-Tacik H., Rzyński W. et al. Ecological indicator values of vascular plants of Poland. Biodiversity of Poland; ed. Z. Mirek. Kraków: Szafer Institute of Botany, Polish Acad. of Sci., 2002. 184 p.

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	5
ВСТУП	7
Розділ 1. ВПЛИВ КЛІМАТУ НА РОСЛИННИЙ СВІТ	10
1.1. Взаємозв'язок між рослинним світом і кліматом	10
1.2. Загрози і ризики втрат біорізноманіття, пов'язані зі зміною клімату	13
Розділ 2. БІОКЛІМАТ ТА ЙОГО ХАРАКТЕРИСТИКИ	17
2.1. Уявлення про біокліматологію	17
2.2. Біокліматичні характеристики оцінювання фітостроми	21
2.2.1. Терморежим	21
2.2.2. Кріорежим	26
2.2.3. Континентальність	30
2.2.4. Омброрежим	35
Розділ 3. МЕТОДИКА ОЦІНЮВАННЯ ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКІВ МІЖ КЛІМАТОМ І РОСЛИННИМ СВІТОМ	41
3.1. Синфітоіндикація біокліматичних параметрів	44
3.2. Методика оцінювання умов існування біоти	50
3.3. Методика оцінювання динаміки рослинних угруповань	53
Розділ 4. КЛІМАТОГЕННІ ЗМІНИ РОСЛИННОГО СВІТУ УКРАЇНИ	58
4.1. Термодинамічні підходи і методи оцінювання впливу екологічних чинників	58
4.2. Оцінювання взаємозв'язків між біотичними і абіотичними компонентами екосистем	59
4.3. Реакції екосистем на кліматичні зміни	65
4.4. Вплив змін клімату на оселища видів та сценарії можливих змін	83
4.5. Географічна та еколого-ценотична реакція рослинного світу на кліматичні зміни	105
4.6. Зміна структури деревостанів у лісах	119
4.7. Вплив мікрокліматичних умов на структуру бріоценозів лісових екосистем	122
4.8. Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінньо-зимового періоду 2019—2020 рр.	126
Розділ 5. ПРОГНОЗИ МОЖЛИВИХ ЗМІН, ЗАХОДИ ЩОДО АДАПТАЦІЇ ТА ЗБЕРЕЖЕННЯ ФІТОРІЗНОМАНІТТЯ УКРАЇНИ В УМОВАХ ЗМІН КЛІМАТУ	131
5.1. Часові зміни рослинного покриву	131
5.2. Прогнози можливих змін рослинності України	133
5.3. Проблеми і заходи щодо адаптації до негативних змін клімату	140
ПІДСУМКИ	148
SUMMARY	151
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	157

CONTENTS

PREFACE	5
INTRODUCTION	7
Chapter 1. THE IMPACT OF CLIMATE ON THE WORLD OF PLANTS	10
1.1. Relationship between the world of plants and climate	10
1.2. Threats and risks of biodiversity loss associated with climate change	13
Chapter 2. BIOCLIMATE AND ITS CHARACTERISTICS.....	17
2.1. Representations of bioclimatology	17
2.2. Bioclimatic characteristics of phytostroma assessment.....	21
2.2.1. Thermal climate.....	21
2.2.2. Cryoclimate	26
2.2.3. Continental climate	30
2.2.4. Humidity.....	35
Chapter 3. METHODS FOR EVALUATING THE RELATIONSHIPS BETWEEN CLIMATE AND THE WORLD OF PLANTS	41
3.1. Synphytoindication of bioclimatic parameters	44
3.2. Methodology for evaluating the conditions of existence of biota	50
3.3. Methodology for evaluating the dynamics of plant communities	53
Chapter 4. CLIMATOGENIC CHANGES OF THE WORLD OF PLANTS OF UKRAINE ...	58
4.1. Thermodynamic approaches and methods of evaluating the impact of ecofactors	58
4.2. Assessment of the relationships between the biotic and abiotic components of ecosystems	59
4.3. Ecosystem responses to climate change	65
4.4. Impact of climate change on species habitats and scenarios of possible changes	83
4.5. Geographical and ecological-coenotic reaction of the world of plants to climate change ...	105
4.6. Changes in the structure of forests in the forest ecosystems	119
4.7. Impact of microclimatic conditions on the structure of bryocoenoses of forest ecosystems	122
4.8. Phenological reaction of vascular plants to the extreme thermal regime in autumn-winter of 2019—2020	126
Chapter 5. FORECASTS OF POSSIBLE CHANGES, MEASURES FOR ADAPTATION AND CONSERVATION OF PHYTODIVERSITY OF UKRAINE IN THE CONDITIONS OF CLIMATE CHANGE	131
5.1. Possible temporary changes of the vegetation cover	131
5.2. Forecasts of possible changes of vegetation of Ukraine	133
5.3. Problems and measures of adaptation to negative climate changes.....	140
CONCLUSIONS	148
SUMMARY	151
LITERATURE	157

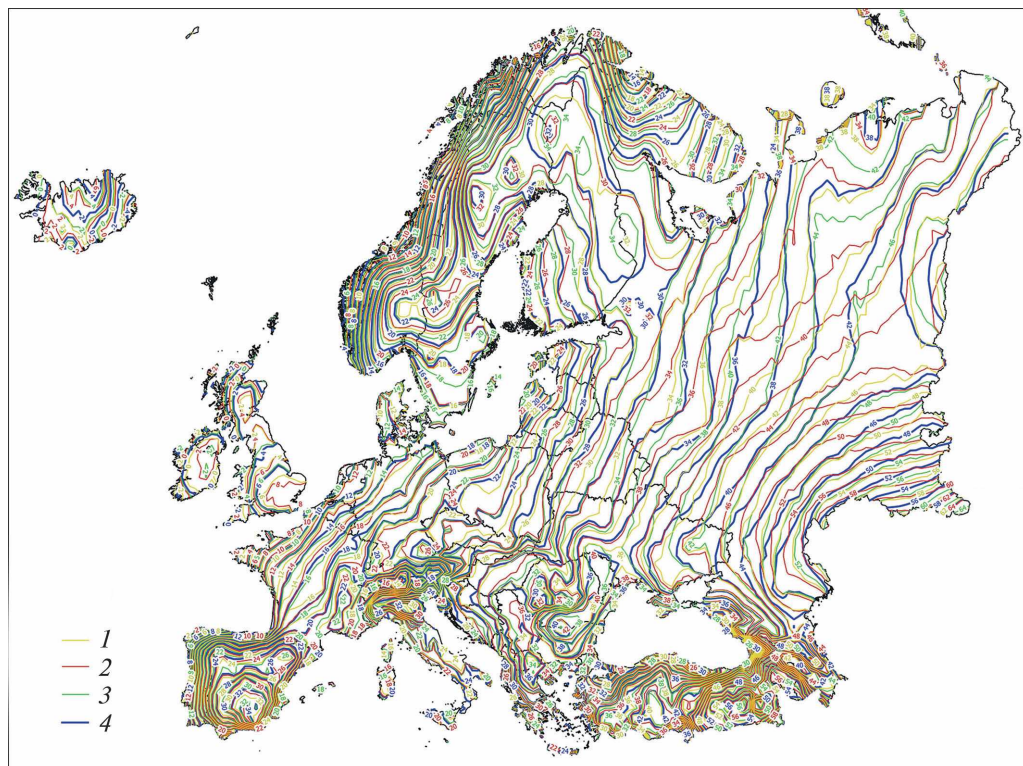
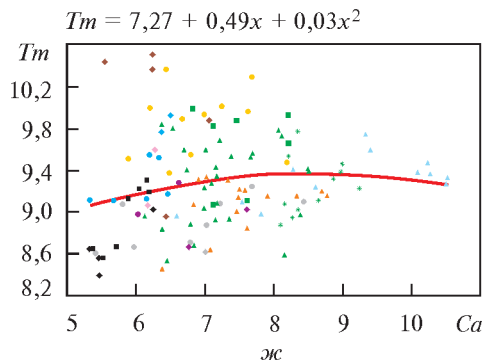
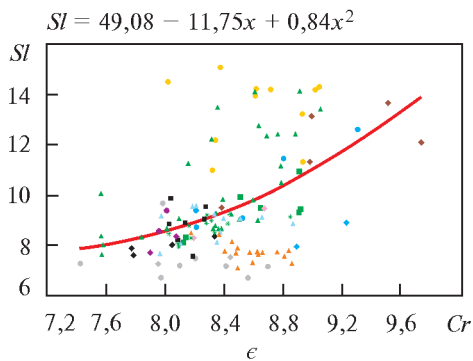
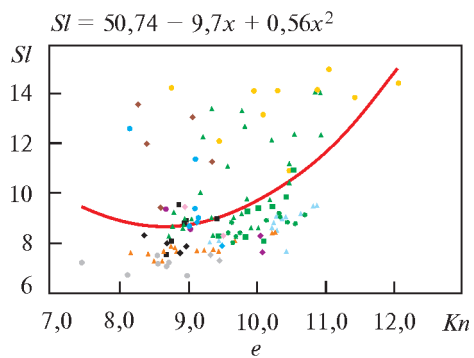
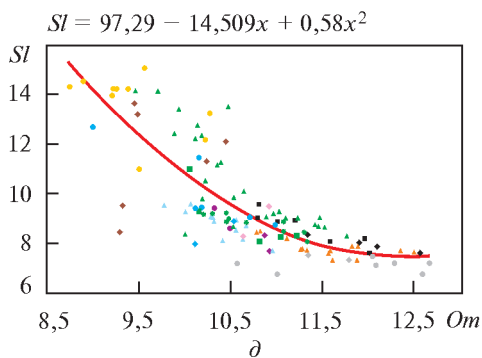
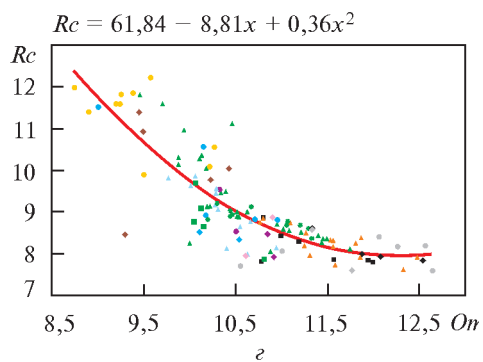
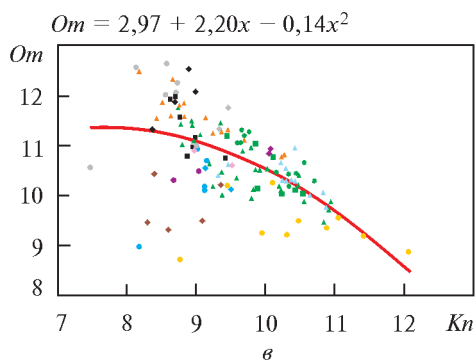
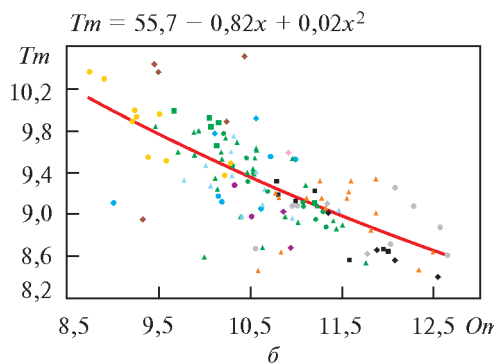
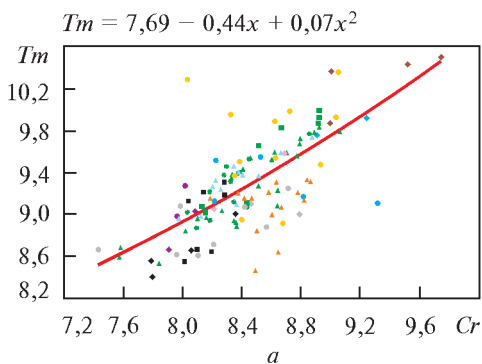


Рис. 2.6. Зміна показників континентальності клімату Європи за 30-річні періоди з 1900 до 2019 р.:

1 — 1900—1929 рр.; 2 — 1930—1959; 3 — 1960—1989; 4 — 1990—2019 рр.



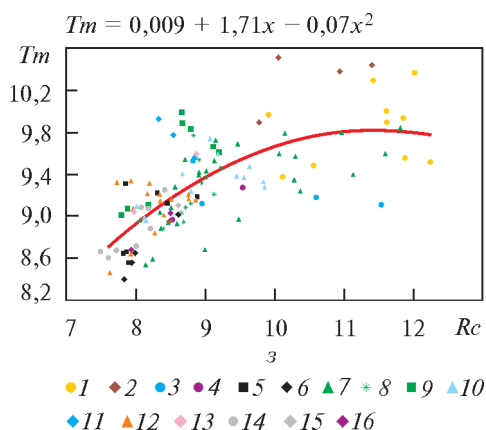


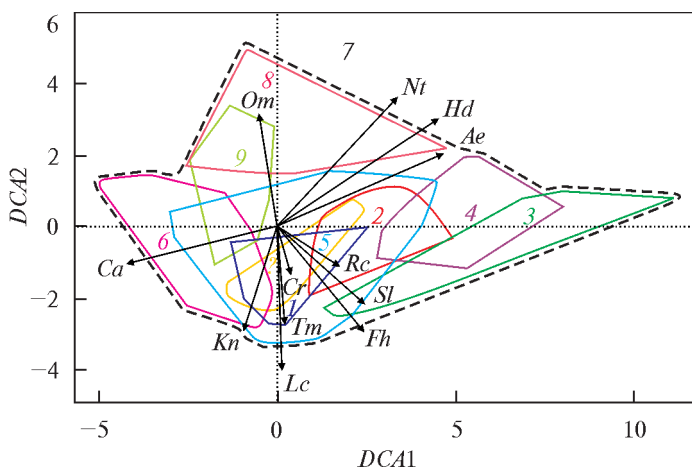
Рис. 4.3. Розподіл синтаксонів в ординаційному полі за показниками окремих екофакторів:

a — терморежим (*Tm*) — кріорежим (*Cr*); *б* — терморежим (*Tm*) — омброрежим (*Om*); *в* — омброрежим (*Om*) — континентальність (*Kn*); *г* — кислотність ґрунтів (*Rc*) — омброрежим (*Om*); *д* — сольовий режим (*Sl*) — омброрежим (*Om*); *е* — сольовий режим (*Sl*) — континентальність (*Kn*); *ж* — терморежим (*Tm*) — карбонати в ґрунті (*Ca*); *з* — терморежим (*Tm*) — кислотність ґрунту (*Rc*). Синтаксони: 1 — літоральні екосистеми (*Ammophiletea*, *Cakiletea maritimae*); 2 — еугалофітна

рослинність, солончаки (*Kalidietea foliatae*, *Therosalicornietea*); 3 — водна рослинність непроточних водойм (*Lemnetea*, *Potamogetonetea*); 4 — водна рослинність проточних водойм (*Callitricho hamulatae-Ranunculeitalia aquatilis*); 5 — прибережно-водна рослинність (*Phragmitetalia*); 6 — болота (*Magnocaricetalia*); 7 — луки і галофітна рослинність (*Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Puccinellietea*, *Juncetea maritimae*); 8 — справжні степи (*Festucetalia valesiacae*); 9 — псамофітна рослинність (*Koelerio-Corynephoretea*); 10 — ксеропетрофітна рослинність (*Helianthemo-Thymetea*, *Sedo-Scleranthetea*, *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis*); 11 — саваніди (*Chenopodietea*); 12 — мезоксерофільні чагарники (*Rhamno-Prunetea*); 13 — чагарники на алювіальних відкладах (*Salicetea purpureae*); 14 — листяні ліси (*Carpino-Fagetea sylvaticae*, *Quercetea pubescentis*, *Alnetea glutinosae*); 15 — хвойні ліси (*Vaccinio-Piceetea*, *Pyrolo-Pinetea*); 16 — рослинність кристалічних відслонень (*Asplenietea trichomanis*, *Rhizocarpetea geographici*)

Рис. 4.4. DCA-аналіз залежності основних типів рослинних угруповань відносно провідних екофакторів:

1 — рослинність приморського узбережжя; 2 — солончаки, солонці та засолені луки; 3 — водна рослинність; 4 — прибережно-водна та болотна рослинність; 5 — луки; 6 — степи; 7 — наскельна рослинність; 8 — хвойні ліси; 9 — листяні ліси



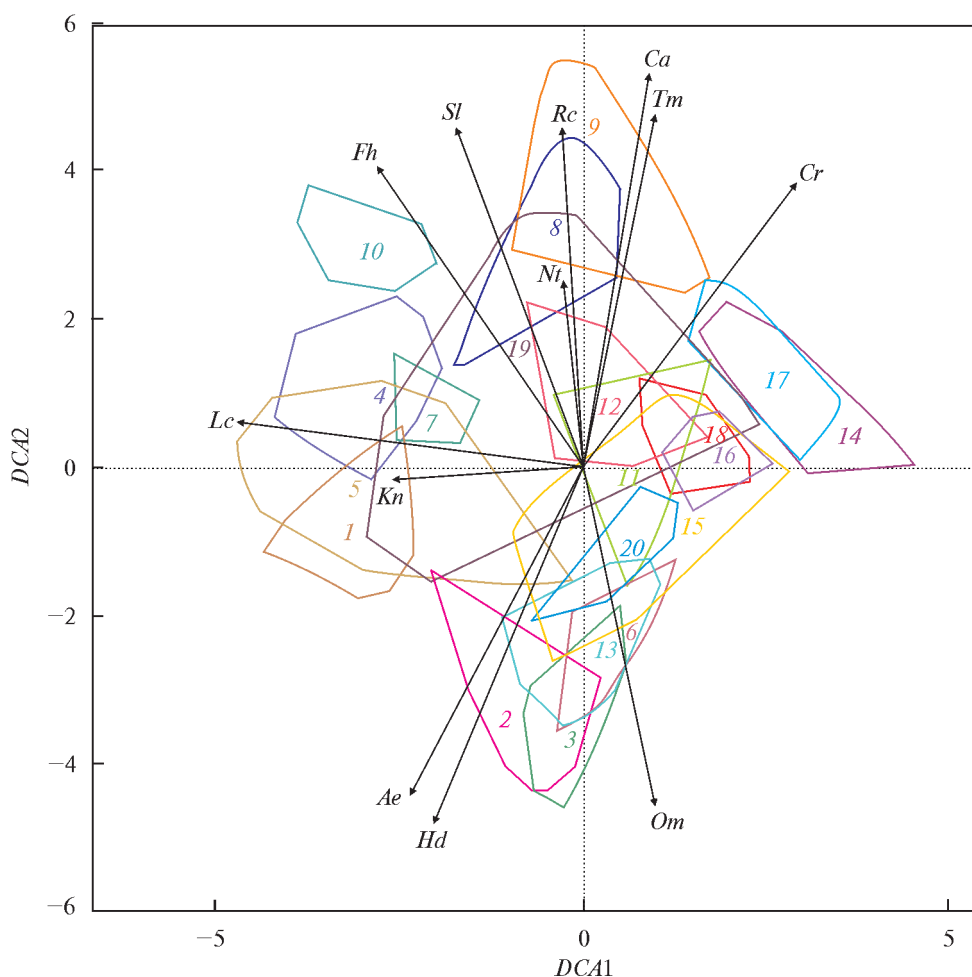


Рис. 4.5. DCA-аналіз залежності основних типів рослинних угруповань лісової та лісостепової зон відносно провідних екофакторів:

1 — *Magnocaricion gracilis* (*Phragmito-Magnocaricetea*); 2 — *Scheuchzerietalia palustris* (*Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*); 3 — *Andromeda polifoliae-Sphagnetum magellanici*, *Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris* (*Oxycocco-Sphagnetetea*); 4 — *Festucion pratensis* (*Molinio-Arrhenatheretea*); 5 — *Molinion Deschampsion*, *Calthion* (*Molinio-Arrhenatheretea*); 6 — *Rhodococco-Vaccinietum myrtilli* (*Calluno-Ulicetea*); 7 — *Calluno-Nardetum* (*Nardetea strictae*); 8 — *Cirsio-Brachypodion* (*Festuco-Brometea*); 9 — *Festucion valesiacae* (*Festuco-Brometea*); 10 — *Corynephorion canescentis* (*Koelerio-Corynephoretea canescentis*); 11 — *Peucedano-Pinetum* (*Vaccinio-Piceetea*); 12 — *Cladonio-Pinetum* (*Vaccinio-Piceetea*); 13 — *Vaccinio uliginosi-Pinetum* (*Vaccinio-Piceetea*); 14 — *Carpinion betuli* (*Carpino-Fagetetea sylvaticae*); 15 — *Pino-Quercion* (*Quercetea robori-petraeae*); 16 — *Potentillo albae-Quercetum petraeae* (*Quercetea pubescentis*); 17 — *Quercion petraeae* (*Quercetea pubescentis*); 18 — *Festuco-Pinion sylvestris*, *Koelerio glaucae-Pinion sylvestris* (*Pyrolo-Pinetea sylvestris*); 19 — *Salicion albae* (*Salicetea purpureae*); 20 — *Molinio-Betuletum* (*Molinio-Betuletea pubescentis*)

Рис. 4.6. DCA-аналіз залежності основних типів рослинних угруповань степової зони відносно провідних екофакторів:

1 — *Phragmito-Magnocaricetea*; 2 — *Molinio-Arrhenatheretea*; 3 — *Festuco-Brometea*; 4 — *Koelerio-Corynephoretea canescentis*; 5 — *Crypsietea aculeatae*; 6 — *Juncetea maritimi*; 7 — *Festuco-Puccinellietea*; 8 — *Therosalicornietea*; 9 — *Kalidietea foliati*; 10 — *Helianthem-Thymetea*; 11 — *Sedo-Scleranthetea*; 12 — *Rhamno-Prunetea*; 13 — *Salicetea purpureae*; 14 — *Carpino-Fagetea*; 15 — *Quercetea pubescentis*; 16 — *Quercetea robori-petraeae*; 17 — *Pyrolo-Pineteta sylvestris*; 18 — *Erico-Pineteta*

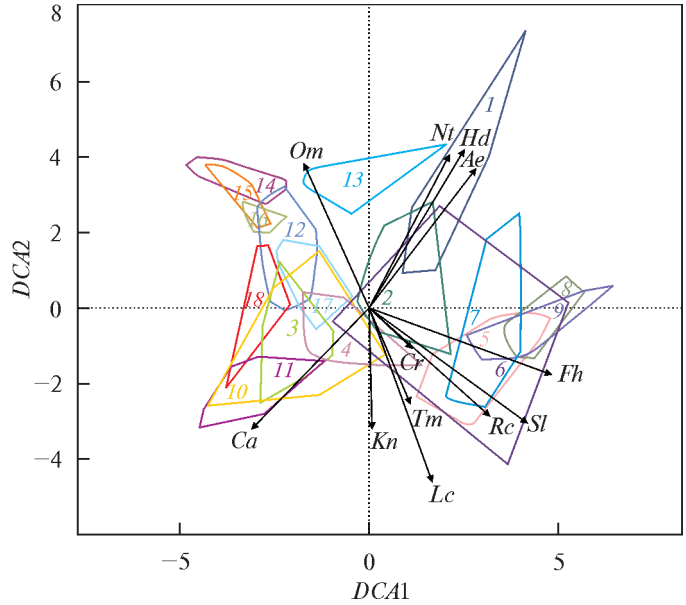
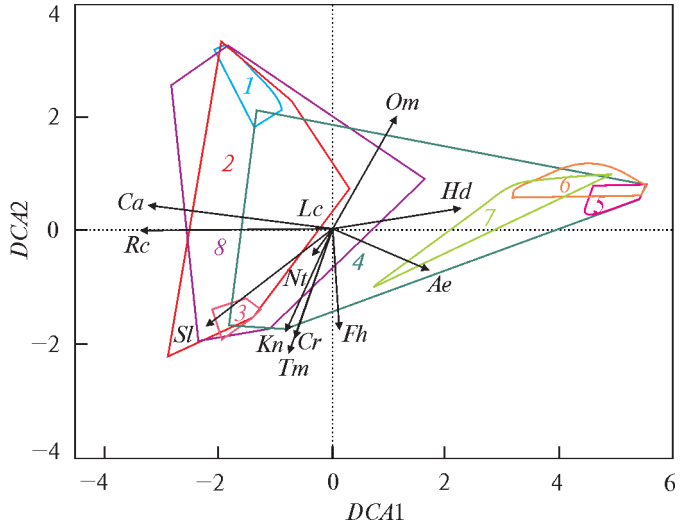


Рис. 4.7. DCA-аналіз залежності основних типів рослинних угруповань Українських Карпат відносно провідних екофакторів:

1 — *Asplenietea trichomanis*; 2 — *Elyno-Seslerietea*; 3 — *Juncetea trifidi*; 4 — *Calluno-Ulicetea*; 5 — *Nardo-Callunetea*; 6 — *Vaccinio-Piceetea*; 7 — *Roso pendulinae-Pineteta mugo*; 8 — *Querco-Fagetea*



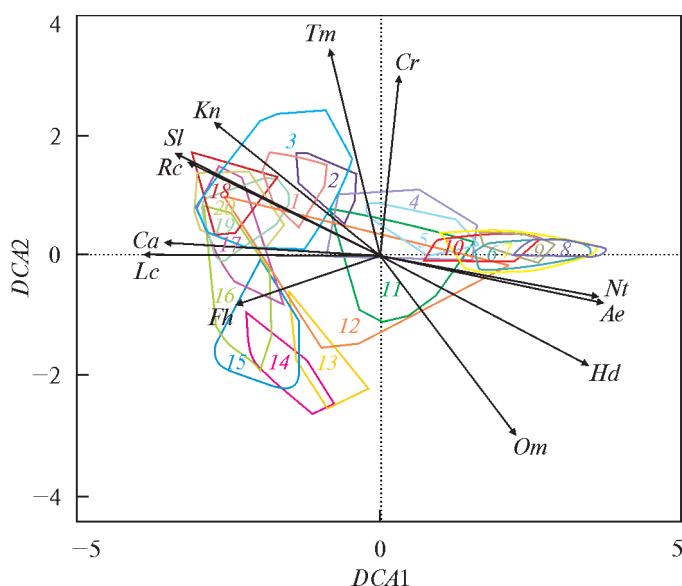


Рис. 4.8. DCA-аналіз залежності основних типів рослинних угруповань Гірського Криму відносно провідних екофакторів:

1 — *Phleo-Juniperetum*; 2 — *Cisto-Arbutetum*; 3 — *Paliuro-Pistacietum*; 4 — *Carpino orientalis-Quercion pubescentis*; 5 — *Pysospermo-Quercetum*; 6 — *Corno-Quercetum petraeae*; 7 — *Laseri trilobi-Carpinetum*, *Ranunculo constantinopolitani-Fraxinetum*; 8 — *Dryopterido-Fagetum*; 9 — *Latyro aurei-Fagetum*, *Aceri steveni-Fagetum*; 10 — *Alnion incanae*; 11 — *Coronillo coronatae-Pinetum pallasiana*; 12 — *Caricetohumilis-Pinetum kochiana*; 13 — *Molinio-Arrhenatheretea (Trifolio pratensis-Brizion elatioris)*; 14 — *Helictotricho compressi-Bistortion officinalis*; 15 — *Carici humilis-Androsacion*; 16 — *Adonido-Stipion tirsae*; 17 — *Veronico multifidae-Stipion ponticae*; 18 — *Agropyro-Asphodelinion*; 19 — *Sedo-Scleranthetea*, *Asplenietea trichomanis*; 20 — *Hordeion murini (Aegilopsetum biunciali-cylindrica, Stipo-Trachynietea)*

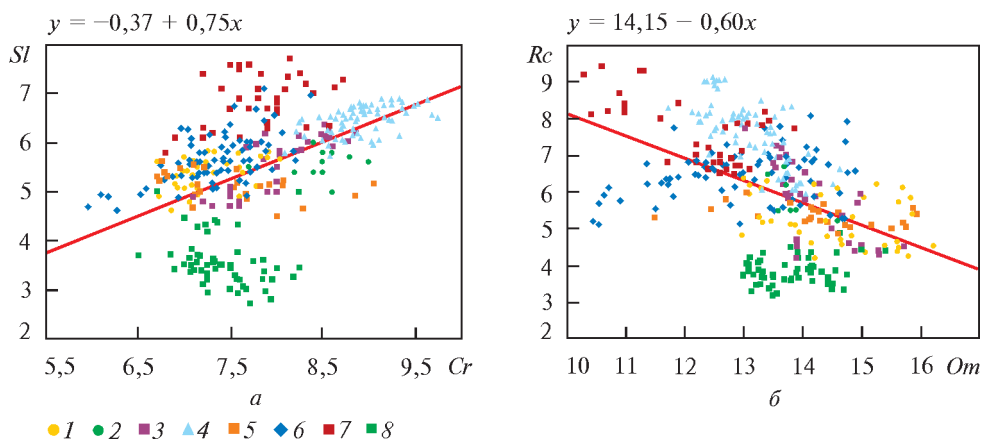


Рис. 4.9. Залежність між показниками провідних екофакторів основних типів угруповань Українських Карпат (Дідух та ін., 2016):

а — сольовий режим (Sl) — кріорежим (Cr); б — кислотність ґрунту (Rc) — омброрежим (Om); 1 — угруповання альпійського поясу; 2 — угруповання субальпійського поясу; 3 — хвойні ліси; 4 — широколистяні ліси; 5 — заплавні дрібнолистяні ліси; 6 — ксерофітно-степові угруповання; 7 — лучні угруповання; 8 — прибережно-болотні угруповання

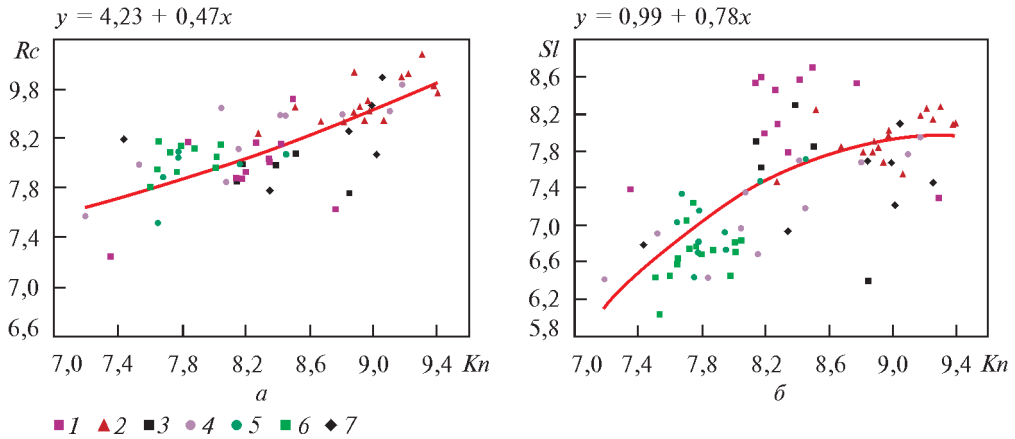
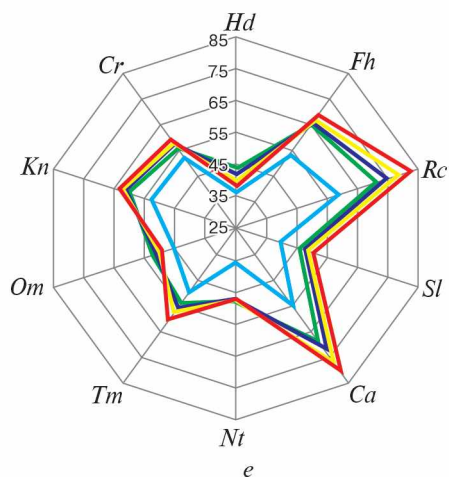
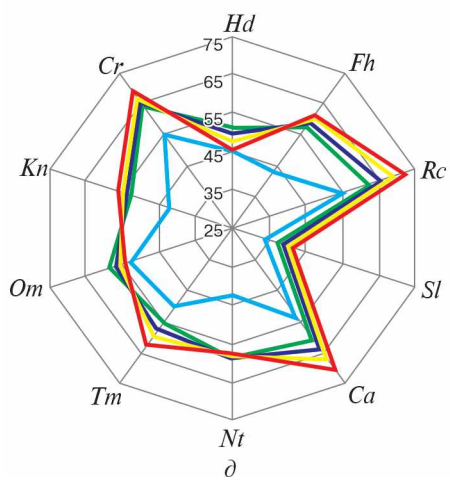
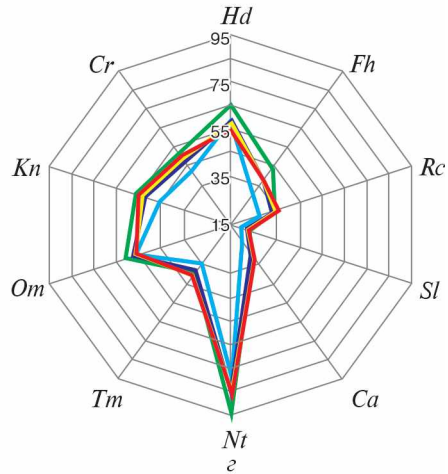
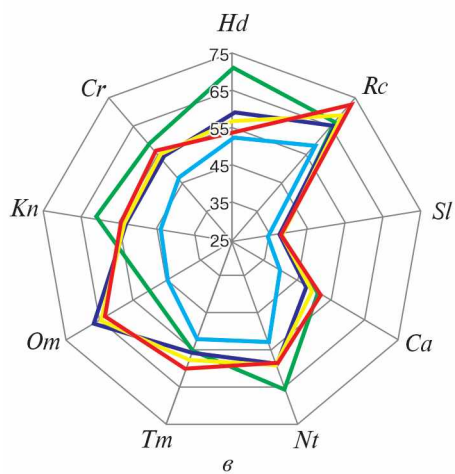
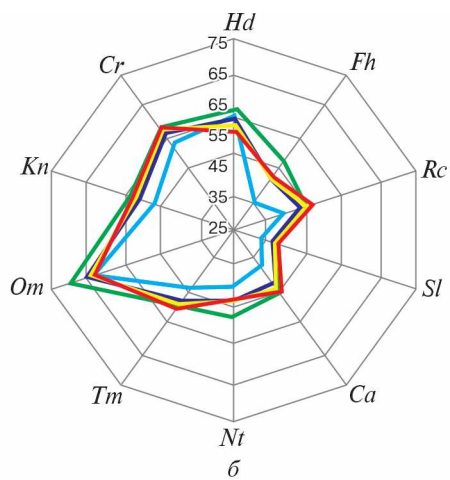
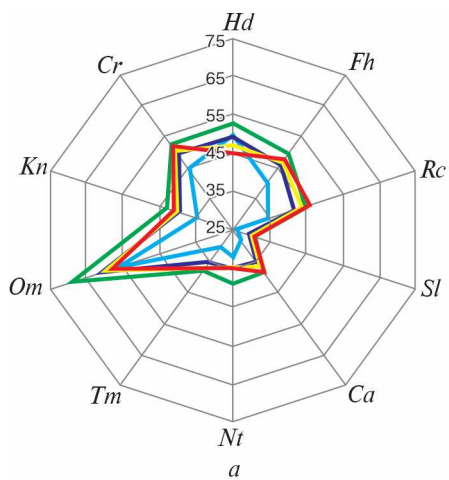


Рис. 4.10. Залежність між показниками кислотності (а), сольового режиму ґрунтів (б) та континентальності клімату основних типів угруповань Дністровського каньйону (Розенблiт, 2020):

1 — прибережно-водні угруповання, що формуються за достатнього обводнення на мулистих і піщаних відкладах з різкою змінністю зволоження (*Phragmito-Magnocaricetea*, *Bolboschoenetea maritimi*, *Isoëto-Nanojuncetea*, *Bidentetea tripartitae*); 2 — лучно-степові угруповання (*Festuco-Brometea*); 3 — луки (*Molinio-Arrhenatheretea*); 4 — чагарникові угруповання (*Crataego-Prunetea*); 5 — надмірно зволожені чагарникові угруповання та прирічкові ліси (*Salicetea purpureae*); 6 — ліси (*Carpino-Fagetea sylvaticae*, *Quercetea pubescentis*); 7 — наскельні угруповання (*Sedo-Scleranthetea*, *Asplenetetea trichomanis*, *Verrucarietea nigrescentis*)



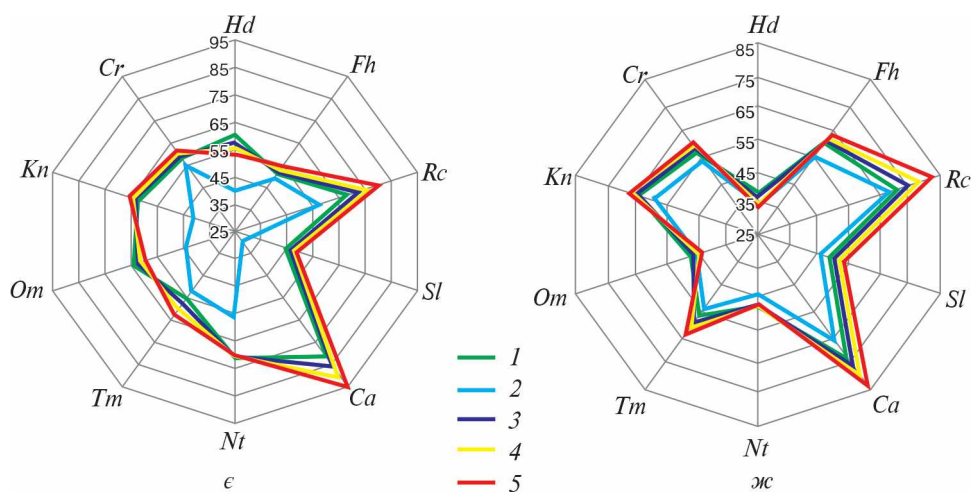


Рис. 4.12. Циклограми зміни середніх значень показників екофакторів модельних синтаксонів за підвищення середньорічної температури на 1, 2 і 3 °С:

a — *Juncion trifidi*; *б* — *Pinion mugii*; *в* — *Salicion albae*; *г* — *Oxycocco-Sphagneteta*; *д* — *Quercion petraeae*; *е* — *Tulipo-Quercetorum*; *ε* — угруповання з домінуванням *Stipa pennata*; *ж* — угруповання з домінуванням *Stipa zalesskyi*; 1 — $\bar{x} + 2\sigma$; 2 — $\bar{x} - 2\sigma$; 3 — 1; 4 — 2; 5 — 3 °С

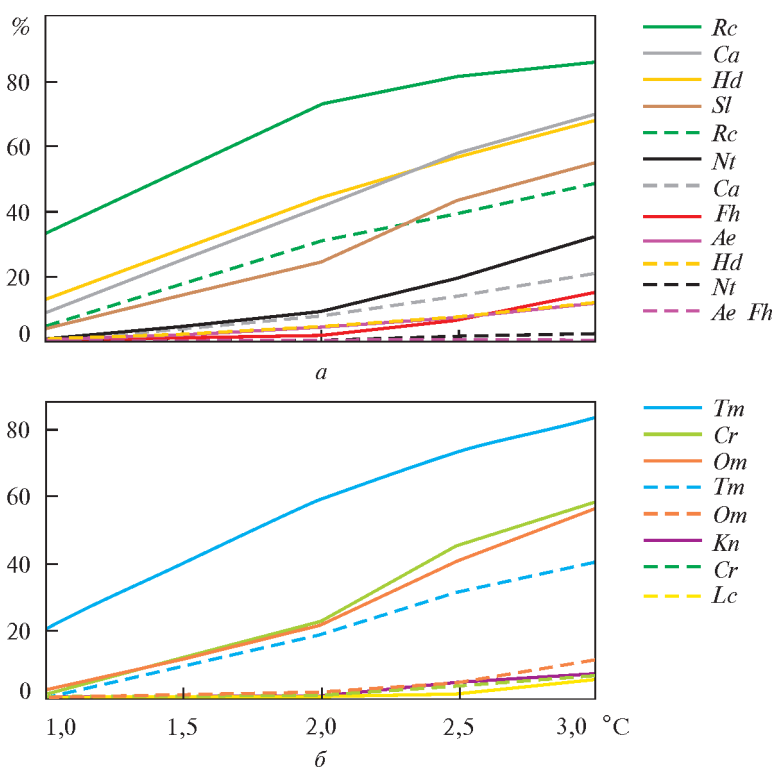


Рис. 4.13. Кількісні показники допустимої зміни (суцільні лінії) та ризику втрати (штрихові лінії) оселищ рідкісних видів України під впливом провідних кліматичних (а) та едафічних (б) чинників за підвищення температури на 1–3 °С

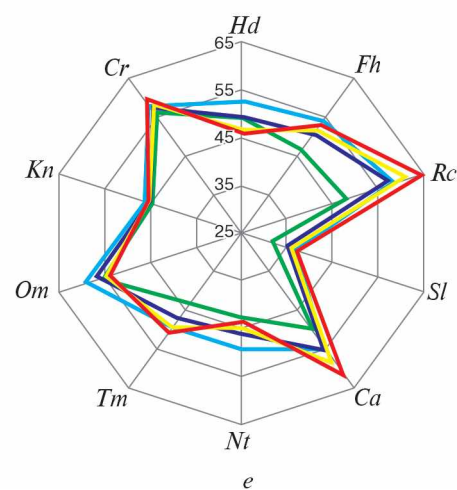
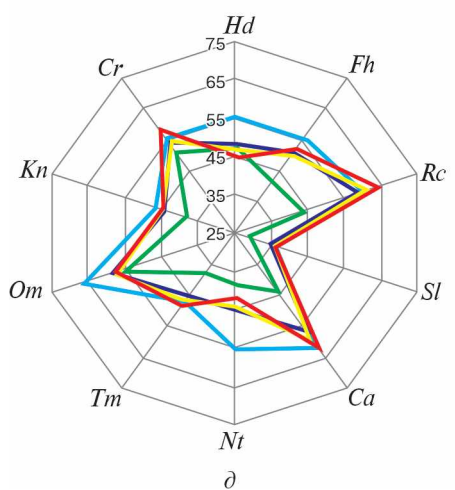
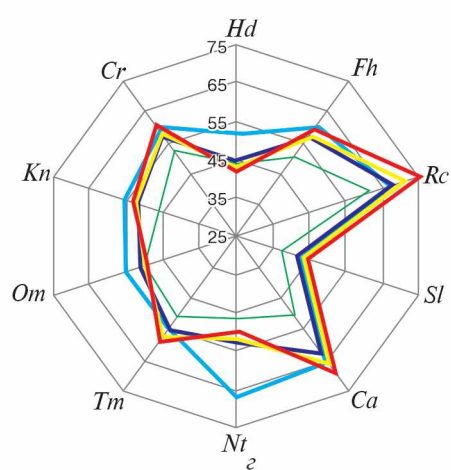
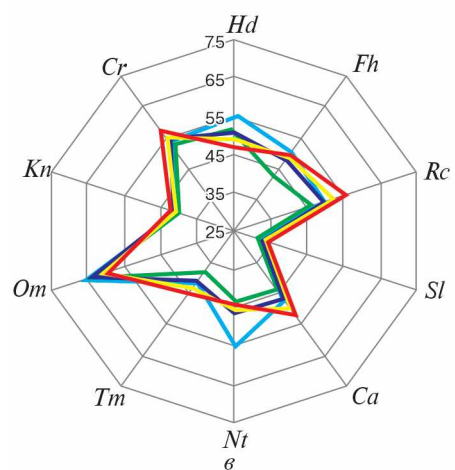
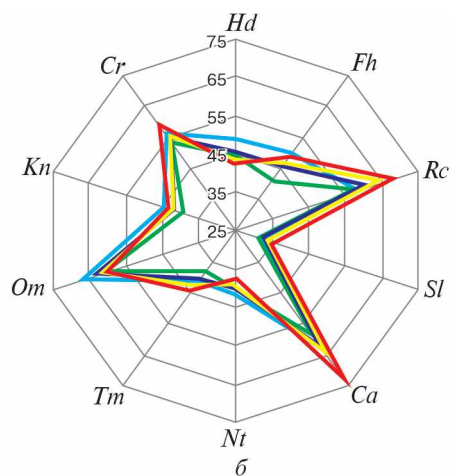
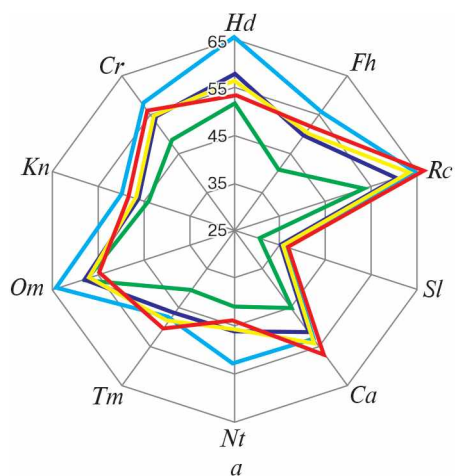


Рис. 4.15. Циклограми зміни середніх значень показників екофакторів модельних рідкісних видів за підвищення середньорічної температури на 1, 2 і 3 °С:
a — *Swertia perennis*; *б* — *Leontopodium alpinum*; *в* — *Gentiana punctata*; *г* — *Bulbocodium versicolor*; *д* — *Anemone narcissiflora*; *е* — *Epipactis helleborine* (пояснення див. на рис. 4.12)



Рис. 4.17. Усихання соснових посадок та експансія робінії звичайної (*Robinia pseudoacacia*) на берегах р. Дністер як результат кліматичних змін



Рис. 4.18. Заселення робінії звичайної (*Robinia pseudoacacia*) в екстремальних умовах на карбонатних відслоненнях Дністровських стінок

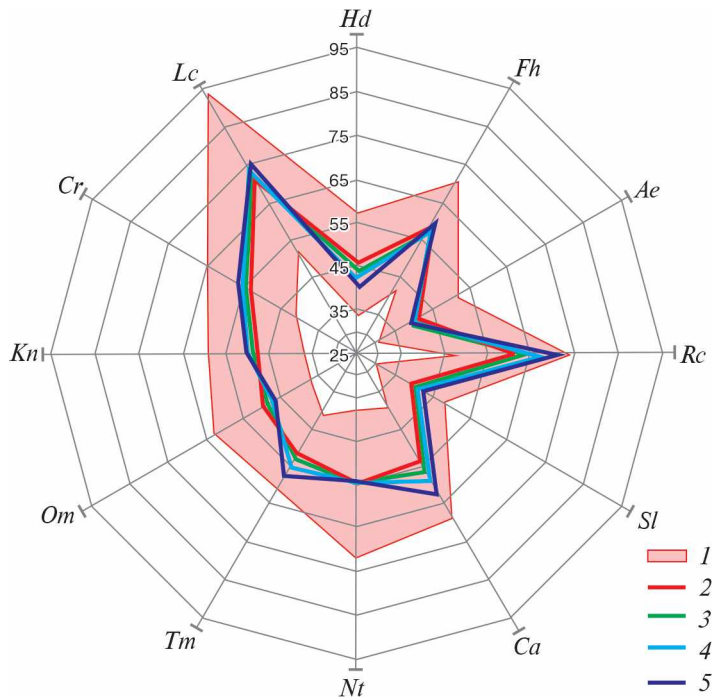


Рис. 4.19. Екологічна ніша *Robinia pseudoacacia* (середні значення — лінія червоного кольору) та її можливі зміни: 1 — $\bar{x} \pm 2\sigma$; 2 — $\bar{x}$; 3 — 1 °C; 4 — 2 °C; 5 — 3 °C

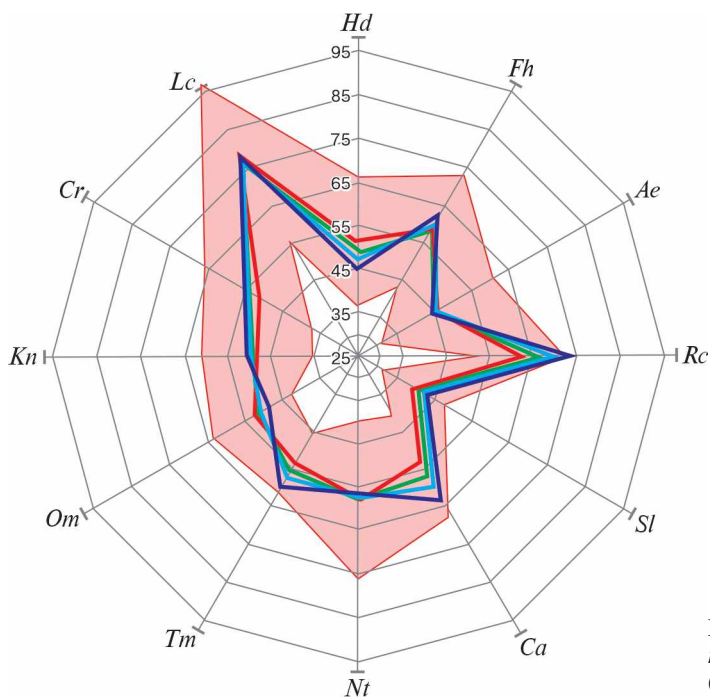


Рис. 4.20. Екологічна ніша *Acer negundo* та її можливості зміни (пояснення див. на рис. 4.19)

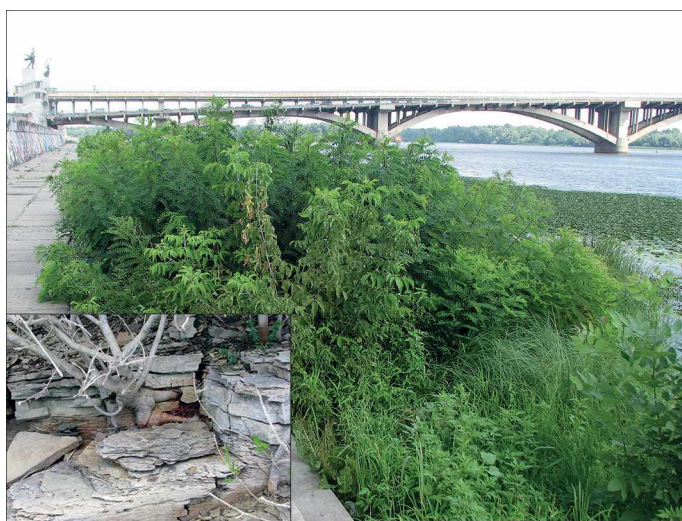


Рис. 4.21. Укорінення адвентивного виду аморфи кушової (*Amorpha fruticosa*) на забетонуваних берегах р. Дніпро та щільних вапняках Дністровського каньйону

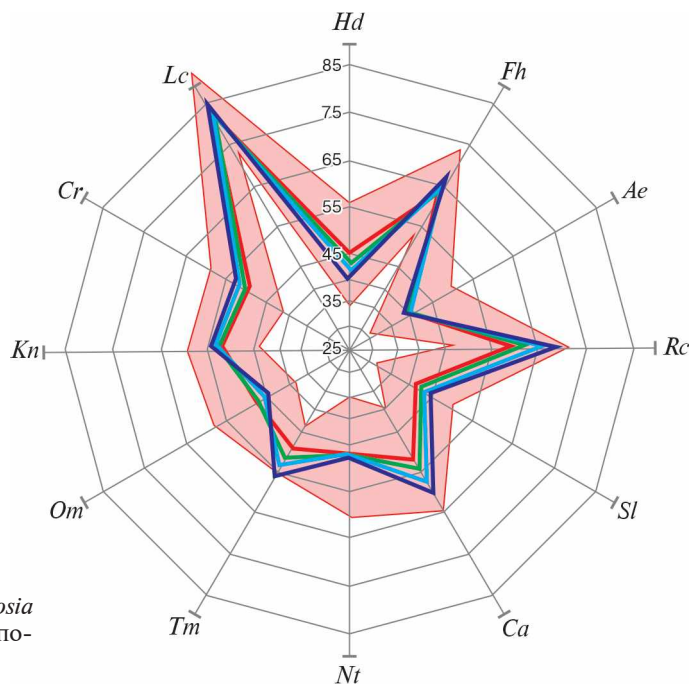


Рис. 4.22. Екологічна ніша *Ambrosia artemisiifolia* та її можливі зміни (по-яснення див. на рис. 4.19)



Рис. 4.23. Спонтанне розселення маслинки вузьколистої (*Elaeagnus angustifolia*) на лесових схилах Бесарабії (Чернівецька обл.)



Рис. 4.24. Заростання степів чагарниками — результат кумулятивної реакції на кліматогенний і антропогенний вплив

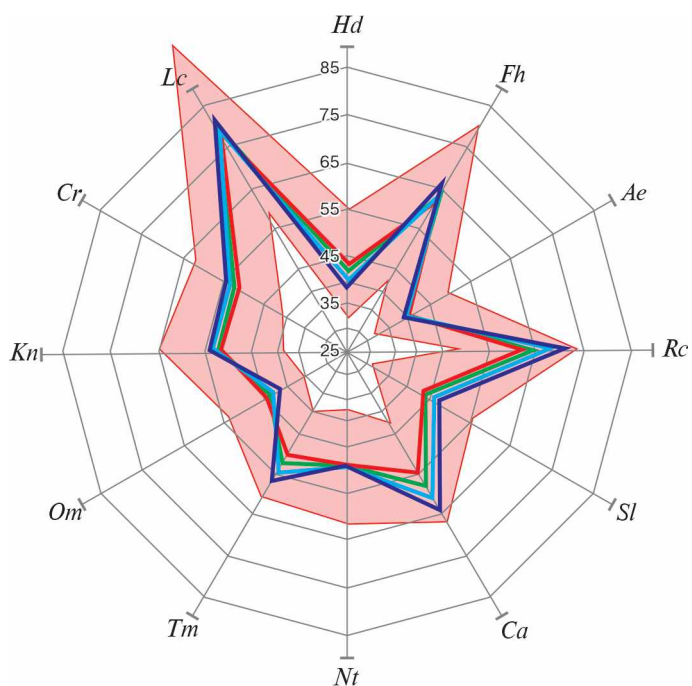


Рис. 4.25. Екологічна ніша *Elaeagnus angustifolia* та її можливі зміни:
 1 — $\bar{x} \pm 2\sigma$; 2 — 1°C ; 3 — 2°C ;
 4 — 3°C



Рис. 4.26. Великі площі заростей адвентивного виду золотушника канадського (*Solidago canadensis*) на перелогах

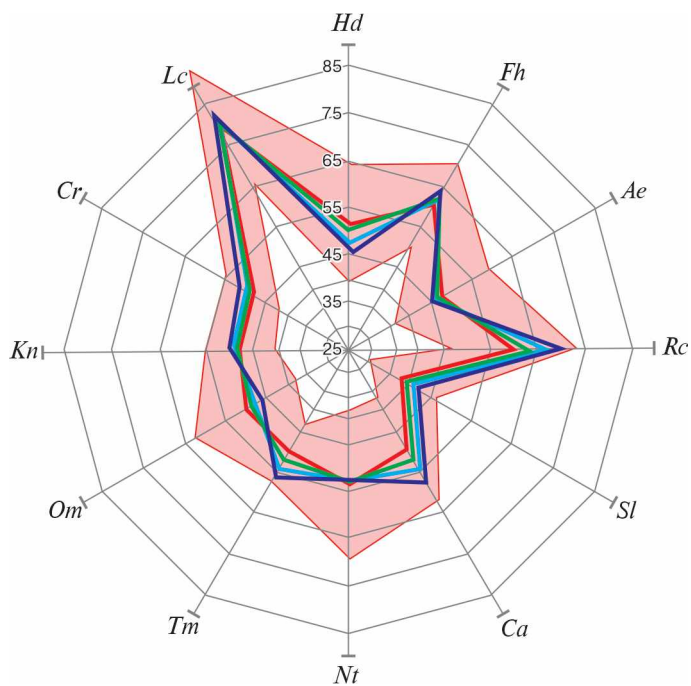


Рис. 4.27. Екологічна ніша *Solidago canadensis* та її можливі зміни (пояснення див. на рис. 4.19)

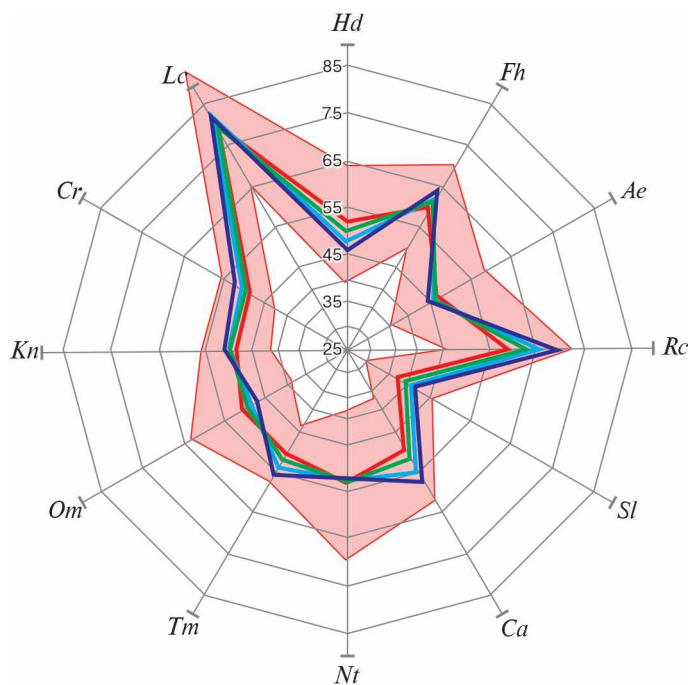


Рис. 4.28. Екологічна ніша *Atorpha fruticosa* та її можливі зміни (пояснення див. на рис. 4.19)



Рис. 4.29. Долини річок — коридори розселення адвентивних видів (золотушник канадський (*Solidago canadensis*) на передньому плані та ехіноцистис шипуватий (*Echinocystis lobata*) у заплаві)



Рис. 4.30. Усихання вербових лісів й формування заростей ехіноцистиса шипуватого (*Echinocystis lobata*) — результат зміни гідротермічних умов

Рис. 4.31. Масивні зарості на Передкарпатті борщівника Сосновського (*Heracleum sosnowskyi*), що спричинює опіки



Рис. 4.32. Угруповання рудбеції роздільнолистої (*Rudbeckia laciniata*) у заплавах річок Передкарпаття

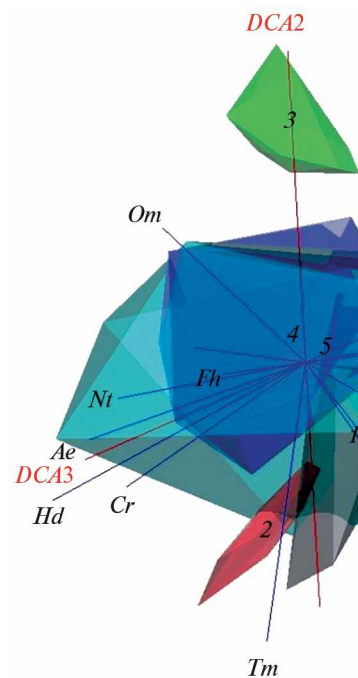


Рис. 4.34. DCA-ординація основних асоціацій з участю *Grindelia squarrosa*:

1 — *Melilotetum albi-officinalis-Grindelietosum squarrosae*; 2 — *Ambrosio artemisiifoliae-Grindelietum squarrosae*; 3 — *Lappulo squarrosa-Grindelietum squarrosae*; 4 — *Festuco valesiacae-Koelerietum cristatae*; 5 — *Achilleo submillefolii-Gypsophiletum perfoliatae*



Рис. 4.35. Американські кактуси (*Opuntia*) проникають у природні угруповання Криму і дісталися м. Київ



Рис. 5.1. Розселення ялини європейської (*Picea abies*) в субальпійський пояс Карпат

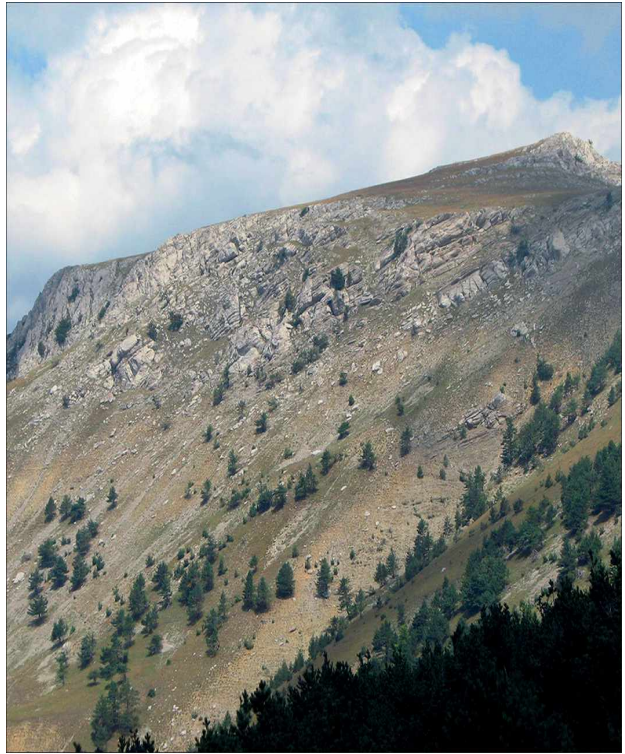


Рис. 5.2. Розширення межі сосни Коха (*Pinus kochiana*) на яйлах Гірського Криму



Рис. 5.3. Масове усихання ялиників у лісовому поясі Українських Карпат



Рис. 5.4. Усихання соснових посадок на Поліссі

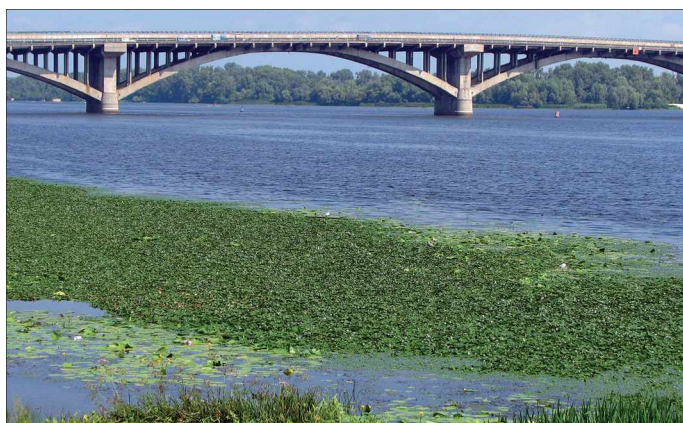


Рис. 5.5. Усихання дуба звичайного (*Quercus robur*) в басейні р. Ворскла під впливом зниження рівня ґрунтових вод

Рис. 5.6. Усихання дуба звичайного (*Quercus robur*) у Деснянському біосферному резерваті внаслідок підтоплення



Рис. 5.7. Формування потужних заростей водяного горіха плаваючого (*Trapa natans*) на обмілинах р. Дніпро, що добре прогріваються



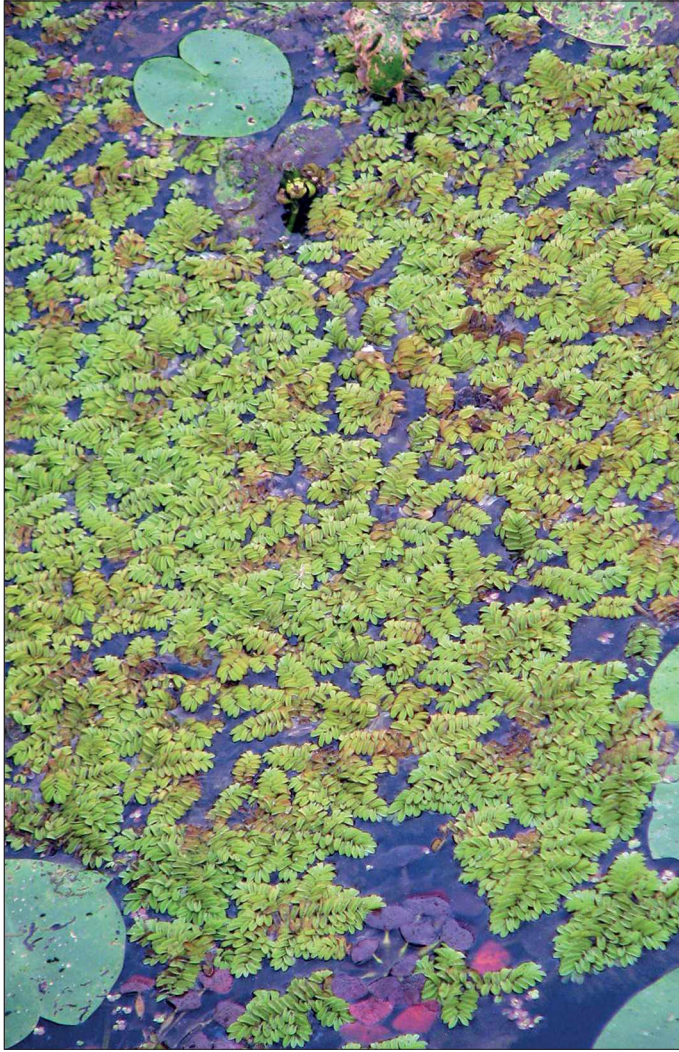


Рис. 5.8. Адаптація сальвінії плаваючої (*Salvinia natans*) в евтрофних умовах водойм Полісся



Рис. 5.9. Пожежі дісталися субальпійського поясу Українських Карпат (вигорілі чорничники на полонині Боржава)

Рис. 5.10. Стихійне лихо — вітроломи, що суттєво впливають на зміну структури лісових екосистем



Рис. 5.11. Пірогенні сукцесії у лісах Закарпаття





Рис. 5.12. Після пожеж у соснових лісах зони відчуження ЧАЕС інтенсивно розвиваються адвентивні види, а ліси відновлюються дуже повільно



Рис. 5.13. Алергенний вид амброзія полинолиста (*Ambrosia artemisiifolia*) освоює найекстремальніші умови

Наукове видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

ДІДУХ Яків Петрович
РОСЛИННИЙ СВІТ
УКРАЇНИ
В АСПЕКТІ
КЛІМАТИЧНИХ
ЗМІН

Київ, Науково-виробниче підприємство
«Видавництво “Наукова думка” НАН України», 2023

Художнє оформлення *Л.О. Кулагіної*
Художній редактор *І.П. Савицька*
Технічний редактор *Т.С. Березяк*
Коректор *В.М. Ткаченко*
Оператор *О.О. Пономаренко*
Комп'ютерна верстка *Л.В. Багненко*

Підп. до друку 26.04.2023. Формат 70×100/16. Папір офс. № 1.
Гарн. Таймс. Друк офс. Ум. друк. арк. 16,25.
Обл.-вид. арк. 19,0. Тираж 50 прим.
Зам. № ДФ-1261

Оригінал-макет виготовлено
у НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН України»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 2440 від 15.03.2006 р.
01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 3

ПП «Видавництво “Фенікс”»
03680 Київ 680, вул. Шутова, 136
Свідоцтво про внесення до Державного реєстру
серія ДК № 271 від 07.12.2000 р.

РОСЛИННИЙ
СВІТ УКРАЇНИ
В АСПЕКТІ
КЛІМАТИЧНИХ
ЗМІН

