

Інститут екології Карпат
Національної академії наук України

**ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ
І РАРИТЕТНИХ ТИПІВ ОСЕЛИЩ В УМОВАХ
КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН**

Львів 2022

Збереження біорізноманіття і раритетних типів оселищ в умовах кліматичних змін: довідник / Ред. В. Кияк, І. Данилик, І. Шпаківська, О. Кагало, О. Лобачевська. – Львів: Левада, 2022. – 55 с.

У довіднику представлено рекомендації з оцінки характеру й тенденцій кліматичних змін за біокліматичними показниками, оцінки кліматогенних змін ареалів ентомофауністичних комплексів, заходи зі збереження різноманіття ентомофауністичних комплексів у західних регіонах України. Подано рекомендації поводження з мертвою деревиною для створення стійких лісів і збереження біорізноманіття. Для територій високогір'я Українських Карпат наведено рекомендовані заходи зі збереження популяцій загрожених холодолюбних видів рослин; виділено індикаторні ознаки оцінки стану і перспектив популяцій рідкісних видів рослин; опрацьовано заходи збереження зоорізноманіття і раритетних оселищ. Описано способи застосування бріофітів для моніторингу змін структурно-функціональної організації фітосистем в умовах кліматичних змін.

Для фахівців у галузі екології, працівників природоохоронних установ.

Conservation of biodiversity and rare habitat types under climate change conditions: reference book / Edited by V. Kyiak, I. Danylyk, I. Shpakivska, O. Kagalo, O. Lobachevska. – Lviv: Levada, 2022. – 55 p.

The reference book presents recommendations on the assessment of climate change trends by bioclimatic parameters, evaluation of climate-triggered change in the ranges of entomofaunistic complexes, and measures for the conservation of their diversity in the western regions of Ukraine. Recommendations are given on how to deal with deadwood for building up stable forests and conservation of biodiversity. For the high-mountain areas of the Ukrainian Carpathians measures for the conservation of endangered cold-loving plant species are recommended, and indicative characters for the assessment of the status and prospects of rare plant species populations are defined. Measures for the conservation of zoodiversity and rare habitats are elaborated. The ways of application of bryophytes for monitoring the changes in structural-functional organization of phytosystems under climate change conditions are described.

For specialists in the field of ecology and personnel of conservation institutions.

Колектив авторів: В. Кияк, І. Данилик, І. Шпаківська, О. Кагало, О. Лобачевська, Ю. Канарський, О. Марискевич, О. Андрєєва, Ю. Кобів, Т. Микитчак, Н. Кияк, І. Рабик.

Рецензенти:

Завідувач кафедри екології біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка, к.б.н., доц. **З. Мамчур**;

В.о. директора Природного заповідника «Розточчя», к.с-г.н., с.н.с. **І. Скольський**;

Заступник директора з наукової роботи Природного заповідника «Розточчя», к.с-г.н., с.н.с. **Г. Стрянець**

Рекомендовано до друку вченою радою Інституту екології Карпат НАН України

© Кияк В., Данилик І., Шпаківська І. та ін., 2022

© Інститут екології Карпат НАН України, 2022

ISBN 978-617-8055-11-0

Зміст

Вступ (В. Кияк).....	4
1. Методично-практичні рекомендації щодо оцінки стану природних екосистем і збереження біорізноманіття в умовах кліматичних змін	6
1.1. Оцінка характеру й тенденцій кліматичних змін за біокліматичними показниками (Ю. Канарський).....	6
1.2. Оцінка кліматогенних змін ареалів ентомофауністичних комплексів (Ю. Канарський).....	9
1.3. Заходи із збереження різноманіття ентомофауністичних комплексів у західних регіонах України (Ю. Канарський)....	11
2. Рекомендації поводження з мертвою деревиною для створення стійких лісів і збереження біорізноманіття (І. Шпаківська, О. Марискевич).....	16
3. Збереження біорізноманіття і раритетних типів оселищ в умовах кліматичних змін (О. Кагало, І. Данилик, О. Андрєєва).....	20
4. Збереження фіто- і зообіоти високогір'я Українських Карпат	26
4.1. Збереження популяцій загрожених холодолюбних видів рослин в умовах кліматичних змін (Ю. Кобів).....	26
4.2. Індикаторні ознаки оцінки стану і перспектив популяцій рідкісних видів рослин (В. Кияк).....	28
4.3. Збереження зоорізноманіття і раритетних оселищ в умовах кліматичних змін (Т. Микітчак).....	33
5. Застосування бріофітів для моніторингу змін структурно-функціональної організації фітосистем в умовах кліматичних змін (О. Лобачевська, Н. Кияк, І. Рабик).....	36
Список літератури.....	51

ВСТУП

Сучасна швидка кліматогенна трансформація біоти зумовлює загрозу для численних популяцій і угруповань видів флори і фауни. Для упередження негативного впливу кліматичних змін на біорізноманіття необхідними є поглиблені наукові дослідження і розроблення на їхній основі заходів збереження.

Серед рівнинних територій Заходу України найбільш відчутні кліматичні зміни у 1991-2021 роках спостерігалися на Західному Поліссі. На Волино-Поділлі вони менше виражені, а найслабше – в передгірних районах Карпат. У високогір'ї, навпаки, відзначене найбільше зростання сум температур і тривалості вегетаційних періодів.

Відзначається проникнення термофільних середземноморських видів комах у гірські райони південно-західного макросхилу і навіть високогір'я Карпат і регресія ареалів окремих видів бореального та суббореального екогеографічних комплексів.

Глибокі зміни біогеоценотичного покриву роблять гірські регіони вразливими до глобального потепління. Зі збільшенням висоти над рівнем моря змінюється співвідношення запасів Карбону грубих деревних залишків між стадіями розкладу зі збільшення частки мертвої деревини останніх стадій розкладу.

На основі комплексного флороісторичного та палеопалінологічного аналізу показана залежність оселищного різноманіття фагетального комплексу в рівнинних умовах України від дії кліматичних чинників і, дещо менша, – від антропогенних. На прикладі гігрофільного типу оселища у різних географічних регіонах встановлено різноманітні наслідки та потенційні тренди змін параметрів рідкісних видів рослин.

На рівнині і в Карпатах найбільш вразливими до кліматогенної трансформації середовища є малі за обсягом популяції й угруповання холодо-, волого- і світлолюбних малоконкурентних видів, які витісняються більш євритопними конкурентними видами.

У високогір'ї Карпат відбувається висхідне зміщення рослинних поясів. Трансформація угруповань зумовлює загрозу для численних популяцій і угруповань рідкісних холодолюбних видів і становить загрозу біорізноманіттю у цьому регіоні, де багато видів трапляється на північно-східній межі свого поширення у Центральній Європі. Для упередження негативного впливу кліматичних змін на біорізноманіття необхідним є застосування активних заходів збереження, зокрема помірного випасання, яке нівелює наслідки кліматогенної сукцесії.

Наслідками кліматичних змін, які призводять до змін функціонування метапопуляцій планктонних ракоподібних у високогірних

масивах Українських Карпат, є висихання астатичних водойм або надто короткий час їхнього існування для розвитку генерацій гіллястовусих чи веслоногих. Часті й тривалі бездошові періоди в останнє десятиліття призвели до зникнення багатьох астатичних планктоценозів.

На території болотних біотопів Розточчя потепління та падіння рівня ґрунтових вод спричинили істотні зміни видового складу мохів: кількість типових представників зменшилася удвічі, істотно зменшилося видове різноманіття печіночників та сфагнових мохів (насамперед, в урочищі Заливки), зросла частка мезофітної та мезоксерофітної груп до 60% видового складу. Ефективними маркерами прогнозування змін болотних екосистем є видовий склад мохоподібних, зміна співвідношення їх екологічних груп, проєктивне покриття і репродуктивна структура.

Узагальнюючи дослідження, проведені на територіях Західного Полісся, Волино-Поділля й Карпат, встановлено, що визначальними маркерами стану і перспектив фітосистем за впливу кліматичних змін є їх обсяг, зміни видового складу, ефективність самопідтримання і динаміка життєвості популяцій; для зоосистем – статеві структура і динаміка популяцій стенобіонтів.

З огляду на описані кліматичні зміни і кліматогенно спричинені процеси у біосистемах, авторами розроблено методичні наукові рекомендації, які повинні слугувати для збереження біорізноманіття у регіоні. Ця брошура містить рекомендації з оцінки характеру й тенденцій кліматичних змін за біокліматичними показниками, оцінки кліматогенних змін ареалів ентомофауністичних комплексів, заходи зі збереження різноманіття ентомофауністичних комплексів у західних регіонах України. Подано рекомендації поводження з мертвою деревиною для створення стійких лісів і збереження біорізноманіття. Для територій високогір'я Українських Карпат наведено рекомендовані заходи зі збереження популяцій загрожених холодолюбних видів рослин; виділено індикаторні ознаки оцінки стану і перспектив популяцій рідкісних видів рослин; опрацьовано заходи збереження зоорізноманіття і раритетних оселищ. Описано способи застосування бріофітів для моніторингу змін структурно-функціональної організації фітосистем в умовах кліматичних змін.

Ця брошура повинна слугувати для фахівців у галузі екології та працівників природоохоронних установ для впровадження на практиці заходів зі збереження біорізноманіття і раритетних типів оселищ в умовах, які спричинені змінами клімату.

РОЗДІЛ 1.

МЕТОДИЧНО-ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ЩОДО ОЦІНКИ СТАНУ ПРИРОДНИХ ЕКОСИСТЕМ І ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

1.1. ОЦІНКА ХАРАКТЕРУ Й ТЕНДЕНЦІЙ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН ЗА БІОКЛІМАТИЧНИМИ ПОКАЗНИКАМИ

З'ясування особливостей багаторічної динаміки природних процесів – одне з найважливіших завдань сучасної екологічної науки, від вирішення якого залежить розробка методів довготермінового прогнозу динаміки екологічних умов і зумовлених ними змін у життєдіяльності живих організмів, їх угруповань та екосистем. Питання впливу глобальних і локальних змін клімату на біоту актуальне як у вирішенні проблеми збереження біорізноманіття, так і в прогнозуванні перспектив розвитку екологічної ситуації.

Вихідними даними для оцінки кліматичних змін слугують багаторічні метеорологічні дані: добові, середньодекадні або середньомісячні значення температури повітря і кількості опадів. Згідно з методичними рекомендаціями Всесвітньої метеорологічної організації (WMO), основними для нормування кліматичних умов є середні показники температури повітря (T , °C) і кількості опадів (P , мм) у 30-річному періоді. За потреби можна використовувати дані за менші проміжки часу, але не менше 10 років.

Еталоном кліматичних умов (стандартною кліматичною нормою) вважається період 1961–1990 років (<https://community.wmo.int>).

На основі вихідних даних, для оцінки біокліматичних умов окремих років, вегетаційних сезонів та багаторічних періодів використовуємо такі розрахункові показники:

- **середні температури** найхолоднішого (T_m) і найтеплішого (T_M) місяців. Вони можуть не дорівнювати середнім у багаторічному ряді (наприклад, температури січня і липня в умовах континентального клімату), оскільки в окремі роки найхолоднішими можуть бути грудень, лютий або березень, а найтеплішими – червень або серпень;

- **дати сталих переходів** добових температур через ізотерми 0,5 і 10 °C і тривалість відповідних періодів (D_0 , D_5 , D_{10}) – теплого, вегетаційного і активної вегетації. В умовах холодного кліматичного поясу ($T_M < 10^\circ$) початком активної вегетації вважаємо сталий перехід добових температур через 5 °C. Дати весняного й осіннього переходів температур через 10 °C приблизно співпадають з останнім і першим заморозками в повітрі;

– **суми добових температур** періодів: теплого ($\sum t_0$), або сума додатніх температур; вегетаційного ($\sum t_5$) і активної вегетації ($\sum t_{10}$), або сума активних температур. Останній показник кількісно відображає фізіологічно найбільш ефективну частину тепла сонячної радіації (радіаційного балансу) і зональні закономірності поширення природних екосистем (Шашко, 1967). Суми температур та опадів розраховуємо на основі подекадної дискретизації добових показників, що дозволяє нівелювати вплив короткотривалих коливань погодних умов. На цій самій основі уточнюємо дати сталих переходів температур у спірних випадках. У разі відсутності добових або декадних показників можна застосувати подекадну інтерполяцію середньомісячних показників, але в цьому випадку величина похибки результату збільшується приблизно до $\pm 50^\circ$ і більше (для $\sum t_{10}$);

– **гідротермічні індекси (НС)** відповідних періодів ($НС_0$, $НС_5$, $НС_{10}$): відображають загальний баланс вологи і тепла, або коефіцієнт вологозабезпечення. Розраховуємо як нормоване відношення суми опадів (P , p) до суми температур певного періоду:

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

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

для теплого періоду: $НС_0 = \sum p_0 / (0,15 \cdot \sum t_0)$ (Шашко, 1967)³;

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

$$CI = (1,7 \cdot A / \sin \varphi) - 20^4,$$

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

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

– **сума опадів періоду з від'ємними температурами (метеорологічної зими)**: опосередковано відображає відносну забезпеченість ґрунтовою вологою на початку вегетаційного періоду (у

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

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

³ Нормувальний коефіцієнт 0,15 дозволяє отримати значення $НС_0$, більш співрозмірне з $НС_{10}$, ніж наведений в оригіналі (0,16)

⁴ Формула Горчинського-Йогансона

разі відсутності безпосередніх даних про тривалість залягання і висоту снігового покриву).

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

Для характеристики кліматичних умов використовуємо наведені нижче схеми зонування (табл. 1-2). За основу шкали показників теплозабезпечення вегетаційного періоду прийнято розробки М. С. Андріанова (Природа Українських Карпат, 1968) та Д.І. Шашка (1967), за основу зонування умов вологозабезпечення – шкалу аридності кліматів (Бабаєв и др., 1986).

Методи розрахунку гідротермічних індексів та градацію шкали кліматичних зон апробовано в результаті опрацювання базових показників понад 1000 метеостанцій Європейського континенту.

Таблиця 1

Кліматичні пояси і зони за показниками теплозабезпечення вегетаційного періоду

Сума температур*	Кліматичний пояс	Кліматична зона	Природні зони
0, $T_M < 5^\circ$	Дуже холодний	арктична пустельна / субнівальна	арктичні пустелі
$< 400^\circ$, $T_M > 5^\circ$		арктична / альпійська тундрова	арктичні / альпійські тундри і пустощі
400–600°	Холодний	субарктична / субальпійська	чагарникові тундри / субальпійські луки і сланці
600–1000°			лісотундра / субальпійські криволісся і рідколісся
1000–1400°	Прохолодно-помірний	північно-тайгова	бореальні шпилькові (тайгові) ліси
1400–1800°		середньо-тайгова	
1800–2200°		південно-тайгова	
2200–2800°	Помірний	помірна	широколистяні та мішані ліси
2800–3400°		тепло-помірна	широколистяні ліси, лісостеги, степи
3400–4000°	Помірно-теплий	тепла	південні степи, напівпустелі, субсередземні ліси і чагарники
$> 4000^\circ$, $T_m < 0^\circ$		дуже тепла	пустелі помірного поясу (“холодні”)
4000–6600°, $T_m > 0^\circ$	Субтропічний	помірно-субтропічна	субтропічні вічнозелені ліси і чагарники, “теплі”
6600–8000°		жарка субтропічна	напівпустелі та пустелі
$> 8000^\circ$	Тропічний	тропічні зони	тропічні ліси, савани, пустелі

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

Шкала аридності кліматичних умов

Гідротермічний індекс (НС)	Кліматична зона	Тип кліматичних умов	Природні зони
0,00–0,02	абсолютно аридна	Аридні	пустелі
0,03–0,10	періодично абсолютно аридна		
0,11–0,15	екстрааридна		напівпустелі
0,16–0,30	сильноаридна		
0,31–0,45	середньоаридна	Семіаридні	сухі степи, ксерофітні чагарники і рідколісся
0,46–0,60	слабоаридна		
0,61–0,80	субаридна	Субаридні	степи, лісостепи, мезоксерофітні лісові формації
0,81–1,00	субгумідна		
1,00–2,00	гумідна	Гумідні	лісові формації різних типів
> 2,00	екстрагумідна		

1.2. ОЦІНКА КЛІМАТОГЕННИХ ЗМІН АРЕАЛІВ ЕНТОМОФАУНІСТИЧНИХ КОМПЛЕКСІВ

Методологічною основою оцінки й моніторингу змін ареалів ключових груп безхребетних, що відображають стан екосистем, пропонується еколого-біогеографічний аналіз їх видового складу на оселищному та регіональному рівні. Схема еколого-біогеографічної класифікації ареалів розроблена на основі аналізу європейської фауни булавовусих лускокрилих (Lepidoptera: Papilionoidea), і може бути адаптована для інших таксономічних груп. Вона включає такі категорії, як екогеографічний комплекс, біотопна група та екологічний елемент фауни (Канарський, 2015, 2020).

Екогеографічний комплекс (ЕГК) – це сукупність видів, що мають подібні сучасні ареали, сформовані в результаті подібної біогеографічної історії та впливу макроекологічних (зонально-кліматичних) чинників (табл. 3).

У межах цих категорій також окремо вирізняються ендемічні субкомплекси ентомофауни. На заході України це, наприклад, подільський субкомплекс суббореального комплексу та карпатський монтанний субкомплекс європейського комплексу.

Біотопна група (БГ) – це сукупність видів і підвидів, які в екологічному оптимумі ареалу в межах хорону надпровінційного (регіонального) рангу населяють оселища з подібними едафічними й мікрокліматичними умовами та просторовою структурою (табл. 4).

Екогеографічні комплекси лускокрилих фауни Європи

ЕГК	Назва комплексу (субкомплексу)	Зонально-географічна характеристика ареалу
A	Арктичний (гіпербореальний)	Арктичні пустелі, тундри
(Am)	Аркто-альпійський	Ізольовані частини ареалу у віддалених високогірних регіонах
B	Європейсько-сибірський бореальний	Бореальні шпилькові (тайгові) та мішані ліси
(Bm)	Бореомонтанний	Ізольовані частини ареалу у віддалених гірсько-лісових регіонах
C	Палеарктичний температний	Помірний пояс Євразії від тайги до степової зони
D	Євразійський суббореальний	Широколистяно-лісова, лісостепова і частково степова зони континентальних регіонів
(Dm)	Суббореомонтанний	Ізольовані частини ареалу у віддалених гірських і височинних регіонах
E	Європейський неморальний	Широколистяні ліси гумідних субатлантичних регіонів (європейський неморальний хорон)
(Em)	Європейський монтанний	Гумідні гірські регіони Середньої та Південної Європи, Кавказу і Малої Азії (європейський гірсько-лісовий хорон)
F	Субсередземний	Західно-палеарктичні, у т.ч. європейсько-середземноморські ареали
H	Середземноморський (гесперійський)	Середземноморська (Гесперійська) область
R	Древньосередземний ксеромонтанний	Аридні гірські регіони Древнього Середзем'я (Сетійська область)
S	Скіфський степовий	Континентальна степова зона Євразії (Скіфська область)
T	Туранський пустельний	Напівпустелі й пустелі (Ірано-Туранська підобласть)
K	Субкосмополітний	Ареал охоплює кілька біогеографічних царств
Q	Палеотропічний	Мігранти з тропічних регіонів Старого Світу

Екологічний елемент фауни – це сукупність видів і підвидів, що належать до спільних екогеографічного комплексу й біотопної групи (ЕГК+БГ).

Таким чином, еколого-біогеографічна (екогеографічна) характеристика відображає в комплексі біогеографічний, макроекологічний (зонально-кліматичний), едафічний та просторовий контекст формування сучасного ареалу виду. Ретроспективний аналіз і моніторинг змін видового складу окремих екогеографічних комплексів і біотопних груп фауни безхребетних дозволяє оцінити загальні тенденції змін ареалів ключових груп безхребетних

унаслідок як природних (кліматичні зміни, тощо), так і антропогенно зумовлених чинників.

Таблиця 4

Біотопні групи лускокрилих фауни Європи

БГ	Назва групи	Біотопні переваги
За едафо-кліматичними умовами екотопу		
U	Убіквісти	Евритопні види без чітких переваг
M	Мезофіли	Помірно-вологі (широкого спектру умов)
X	Ксеротермофіли	Сухі й теплі (ксеротермні)
XM	Ксеромонтанні	Ксерофітні гірські
H	Гігрофіли	Вологі (у т.ч. заплавні й болотні)
HT	Гігро-термофіли	Вологі й теплі (у т.ч. “теплі” заплави)
HX	Гігро-ксерофіли	Вологі й сухі (з екотопною диз’юнкцією)
T	Тирфофіли	Торфово-болотні
A	Альпіколи (тундриколи)	Психрофітні високогірні й тундрові
За просторовою структурою біотопу		
1 (p)	Лучні, степові (пратиколи)	Трав’яні (“відкриті”)
2 (sp, ps)	Лісо-лучні, лісостепові (сильвіколи-пратиколи, пратиколи-сильвіколи)	Екотонні (“напіввідкриті”)
3 (s)	Лісові (сильвіколи)	Деревно-чагарникові

1.3. ЗАХОДИ ІЗ ЗБЕРЕЖЕННЯ РІЗНОМАНІТТЯ ЕНТОМОФАУНІСТИЧНИХ КОМПЛЕКСІВ У ЗАХІДНИХ РЕГІОНАХ УКРАЇНИ

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

Оліготрофні та мезотрофні торфові болота Західного Полісся й інших регіонів (Мале Полісся, Розточчя, Передкарпаття, Карпати) є унікальними оселищами низки рідкісних, у тому числі реліктових видів бореального та суббореального гігро- й тирфофільних комплексів ентомофауни.

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

Водночас, Західне Полісся не оминули грабіжницька експлуатація природних ресурсів і знищення природних екосистем, що за останню декаду набули тотального характеру у всій Україні. Одними з регіональних аспектів діяльності, що призводять до руйнування природного середовища, є неконтрольоване добування бурштину, а останнім часом – численні проекти розробки покладів торфу у Волинській, Рівненській та Житомирській областях. Ця діяльність неминуче матиме негативний вплив на гідрологічний режим регіону і прилеглих територій природно-заповідного фонду, зокрема й на екологічний стан і біорізноманіття унікальних, дотепер малопорушених водно-болотних екосистем.

Виходячи з цього, оліготрофні й мезотрофні болота регіону повинні мати найвищий природоохоронний пріоритет. Станом натеper, найбільш репрезентативними в плані збереження біорізноманіття є великі болотні масиви Рівненського природного заповідника – Коза-Березина, Переброди, Сомине, Сира Погоня, Кременне. Проте й тут є необхідність розширення охоронюваних територій, зокрема, за рахунок більшої частини масиву Сирої Погоні, яка з не зовсім зрозумілих причин не була включена до складу заповідника. Значно гірша ситуація у Волинській області, де в складі національних природних парків “Прип’ять-Стохід”, Шацького та Черемського природного заповідника охороняються лише невеликі ділянки оліго- й мезотрофних боліт, а решта дотепер збережених болотних масивів перебувають під загрозою деградації і знищення унаслідок масштабної діяльності з добування торфу та інших корисних копалин (бурштин, мідні руди), навіть перебуваючи в статусі заказників та інших об’єктів природо-заповідного фонду без вилучення земель.

Тим часом, враховуючи виразну тенденцію до збільшення аридності регіонального клімату, що вже відповідає лісостеповій зоні, а в окремі роки метеорологічні умови наближаються до умов Степу, збереження

водно-болотних екосистем є критичним питанням екологічної безпеки регіону.

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

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

У цій ситуації вкрай необхідною є інвентаризація всіх репрезентативних ділянок подільських степів, надання їм природоохоронного статусу та організація ефективної охорони із застосуванням активних методів – насамперед регульованого викошування і вирубування підросту сосни та інших дерев і чагарників.

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

Незважаючи на те, що більша частина високогір'я Чорногори і Мармароських гір перебуває в складі природо-заповідного фонду Карпатського НПП і Карпатського біосферного заповідника, тут і зараз

присутні загрози збереженню біорізноманіття, в тому числі й безхребетних тварин.

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

Рекреаційний прес також сягає загрозливих руйнівних масштабів у районі г. Петрос, Говерла, озер Несамовите і Бребенескул. Вершина г. Петрос і маршрут від г. Шешул до притулку КБЗ “Високогір’я Карпат” під г. Говерла відносно легкодоступні для різноманітного автотранспорту, котрий спричиняє потужну ерозію ґрунту на не розрахованих на таке навантаження пішохідних стежках. Аналогічний рекреаційний і транспортний прес посилюється і в інших локаціях Чорногірського та Мармароського масивів.

Особливу тривогу викликають проекти урбаністичного та промислового “освоєння” високогірних масивів: мега-курорту на Свидовці, вітрової електростанції на Боржаві, розробки поліметалевих руд у Мармароському масиві, тощо.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РОЗДІЛ 2.

РЕКОМЕНДАЦІЇ ПОВОДЖЕННЯ З МЕРТВОЮ ДЕРЕВИНОЮ ДЛЯ СТВОРЕННЯ СТІЙКИХ ЛІСІВ І ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРІЗНОМАНІТТЯ

Впродовж останніх десятиліть ліси почали розглядати як один з важливих чинників протидії глобальній зміні клімату та подолання його негативних наслідків. Лісові екосистеми мають два механізми впливу на клімат. По-перше, вони зменшують загальну концентрацію Карбону в атмосфері через його депонування у фітомасу, і у такий спосіб пом'якшують зміну клімату на глобальному рівні. По-друге, щільний лісовий намет запобігає перегріванню поверхні ґрунту та сприяє збереженню вологи на локальному рівні. Таке розуміння кліматорегулювальних екологічних послуг відображене зокрема у Спільній міжнародній системі класифікації екосистемних послуг (CICES, 2021). В останні роки лісова галузь України декларує перехід до сталих практик ведення лісового господарства, з'явилося розуміння того, що ліс – це не тільки товарна деревина, а складна екосистема, а збереження лісів є важливим для добробуту країни загалом. Але окремі моменти практики сталого ведення лісового господарства досі не сприймаються не тільки лісовою галуззю, але й багатьма науковцями. І проблема мертвої деревини – одна з таких.

Натепер є як мінімум чотири причини, чому частина мертвої деревини має залишатися в лісах.

По перше – це попередження зміни клімату. Під час росту в деревині зв'язується і накопичується Карбон. В середньому, загальна кількість Карбону, накопиченого на одному гектарі лісу, складає близько 150 тонн. Після загибелі дерева, в процесі його розкладу, Карбон повільно мінералізується (від 2 до 50 років), а його значна частка у вигляді водорозчинних органічних сполук потрапляє у ґрунт, де внаслідок складних біохімічних перетворень входить до складу стабільної органічної речовини ґрунтів – гумусу.

По друге – зменшення негативного впливу на лісові екосистеми тривалих посух влітку. Маючи губчасту структуру, мертва деревина під час опадів стає своєрідним резервуаром для води. Під час тривалих бездощових періодів така властивість мертвої деревини робить її оселищем значної групи живих організмів.

По третє – сприяння природному лісовідновленню. Завдяки наявності поживних речовин і води, стовбури мертвої деревини стають локальними осередками для проростання насіння значної кількості рослин, в тому числі і деревних порід.

По четверте – мертва деревина є оселищем для численних видів рослин, мікобіоти та притулком для тварин. Зокрема залежним від наявності мертвої деревини є жук-олень, який занесений не лише до Червоної книги, а й знаходиться під охороною Бернської конвенції.

Європейська агенція довкілля (European Environment Agency) зазначає, що станом на 2010 рік, середній обсяг мертвої деревини в українських лісах складав лише 27 м³ на гектар. Рекордсмени за її обсягами це праліси. Ці ліси зберегли на своїх територіях у 10-20 разів більші запаси мертвої деревини, ніж ліси, у яких постійно ведеться лісогосподарська діяльність.

Впродовж останніх десятиліть значна увага науковців зосереджена на встановленні запасів, темпів деструкції та мінералізації органічного Карбону мертвої деревини, що зумовлено його роллю як в циклі Карбону у зв'язку з глобальними кліматичними змінами, так і значенням для збереження оселищного біорізноманіття в лісових екосистемах. Вважається, що саме стале ведення лісового господарства і успішний менеджмент природоохоронних територій обов'язково повинні передбачати управління запасами та якісним складом мертвої деревини в залежності від природних особливостей території.

Зазвичай під мертвою деревиною розуміють деревні рослини або їх частини на різних стадіях розкладу, тобто вже неживі дерева та їхні фрагменти: стоячі чи лежачі частини стовбурів, гілок, коренів, старі пні тощо. Мертвою деревиною можна також вважати всохлі гілки дерев, які ще не впали, окремі дупла в ще живих деревах тощо. Прийнято вважати мертвою деревиною загальний обсяг стоячих та лежачих грубих деревних решток діаметром > 7 см з корою та мінімальною довжиною 1,0 м.

До категорій мертвої деревини, важливої для збереження біорізноманіття зараховують:

- старі живі дерева з процесами гниття (так звані «дерева-ветерани»);
- живі дерева з гніздами, тріщинами, дуплами, гнилими або мертвими частинами, пошкодженнями від лісозаготівлі;
- живи, вмираючі або мертві дерева, що вважаються особливо важливими для біорізноманіття з точки зору породи, форми чи розміру;
- деревини, залишеної на місці після лісозаготівлі (стоячої або лежачої) у процесі гниття та діаметром більше 24 см та завдовжки більше, ніж 1,3 м.

Натомість, відходи лісозаготівлі (порубні залишки), гілки невеликих розмірів, листя та підстилка не розглядаються як „мертва деревина”.

Живі “дерева-ветерани”:

- дуже старі дерева з великими гілками, з ознаками фізіологічного

відмирання, що забезпечують місця гніздування тварин (птахи, білки та інші види разом з ксилофагами та їхніми хижаками);

- дуже старі дерева з великими кронами для гніздування птахів (великі хижі птахи, такі, як беркут (*Aquila chrysaetos*), чорний лелека (*Ciconia nigra*);

- порожнини (дупла) на дуже старих деревах, які важливі для дуплогнізників, наприклад, для таких, як сич волохатий (*Aegolius funereus*);

- суха деревина на живих деревах, яка важлива для твердокрилих комах (*Lucanus cervus*, *Cerambyx cerdo*) та рідкісних видів грибів.

Кількість дерев для збереження біорізноманіття (разом з іншими відібраними деревами) має становити 100-300 дерев на 1 км².

Дерева-ветерани для збереження повинні відбиратися під час розробки менеджмент-планів (лісгоспів чи установ природно-заповідного фонду) або при відводах для лісогосподарських заходів експлуатаційних лісів.

Сухостій:

- стоячі стовбури різного віку, що поступово втрачають кору та гілки (колонізовані грибами, лишайниками, папоротями, а також безхребетними та іншими видами тварин, які видовбують або захоплюють гніздові дупла);

- стоячі дерева зі значними порожнинами, достатньо великими для укриття великих хижих тварин;

- молоді мертві дерева, важливі для спеціалізованих асоційованих грибів та бактерій/водоростей.

Їх кількість має становити 100-300 дерев на 1 км². Дерева, відібрані для збереження, мають відображати видовий склад та різноманіття діаметрів на рівні грудей конкретного деревостану (більшість із них мають належати до верхніх класів діаметру у деревостані).

Лежача мертва деревина (захарашеність):

- лежача мертва деревина (сухі дерева або частини дерев) і деревина, що залишилася на місці після лісозаготівлі, на різних стадіях розкладу (без урахування підстилки, дрібних гілок або лісозаготівельних решток);

- нещодавно повалені колоди з корою та гілками (важливі для асоційованих видів включають гриби та твердокрилі комахи);

- повалені стовбури без кори чи гілок, що розкладаються (важливі для асоційованих видів комах, грибів, мохоподібних);

- повалені колоди, без кори і гілок, що повністю лежать на землі (важливі для асоційованих видів личинок комах, спеціалізованих видів грибів);

- повалені колоди, майже цілком розкладені (трухляві), але все ще цілі (важливі оселища для мокриць, багатоніжок тощо);
- “колода-розсадник”, на якій проростають папороті та деревні породи хвойних рослин у гірських лісах;
- вивалені дерева зі ще прикріпленою кореневою системою (коріння може захищати оселища тварин та комах).

Беручи до уваги модель природного деревостану, кількість лежачої мертвої деревини в ідеалі має бути приблизно у 3 рази більшою, ніж стоячої мертвої деревини. Мертві дерева слід залишити для продовження процесу розкладу.

“Острови старіння” - це група дерев площею 0,1-0,2 га, яка не підлягає вирубуванню при комерційних рубках в експлуатаційних лісах. Їх призначення в тому, щоб сформувати усі категорії мертвої деревини на одній ділянці: дерева для біорізноманіття, дерева-ветерани, трухляві дерева, сухостій і повалена деревина на різних стадіях розкладання. На таких “островах” дозволяються активні заходи управління, але їх призначення полягає у підтримці та створенні локальних осередків дерев-ветеранів (30%) та мертвої деревини (70%), з дотриманням вимог щодо збереження елементів асоційованого біорізноманіття.

“Острови старіння” разом із наявним природним поновленням і старовіковими деревостанами мають формувати мережу, в якій ці елементи мертвої деревини мають бути на відстані не менше 3 км один від одного. Враховуючи, що кожен вид дерев відповідає різним спеціалізованим видам-колоністам (у тому числі асоційованих з розкладом мертвої деревини), також важливо, щоб мережа мертвої деревини відображала природний склад лісових екосистем.

Залишення “островів старіння” має бути пріоритетним навколо: “елементів біорізноманіття”, “маргінальних оселищ” або територій, де заготівля деревини може мати негативний вплив на інші екологічні складові ландшафту (наприклад, ерозія ґрунту, якість води тощо). Щодо найбільш репрезентативних “елементів біорізноманіття”, де можна позначити “острівці старіння”, то це дерева-ветерани, які мають гнізда (рідкісних видів птахів) або природні борті диких бджіл, розташовані в районах з барлогами/притулками рідкісних або зникаючих видів (наприклад, барлоги/лігва для ведмедів, рисі); навколо мурашників або дуплистих дерев, які утворюють місця сплячки/притулку для кажанів; ізольовані території, що містять екземпляри рідкісних/ зникаючих видів рослин (наприклад, тис - *Taxus baccata*, кедрова сосна - *Pinus cembra*, орхідея зозулині черевички - *Cypripedium calceolus*, півонія - *Paeonia spp.* тощо).

Як наслідок, мережа таких островів не обов'язково має бути рівномірно розподілена по лісотаксаційній одиниці (кварталі, виділі), а розташована там, де вона найбільше важлива, враховуючи структуру лісових екосистем у конкретному ландшафті. У більшості випадків “острів старіння” є ефективнішою альтернативою одиничним деревам біорізноманіття.

Рекомендації розроблені в рамках виконання проекту “Сприяння мертвій деревині для стійких лісів (RESFOR)”/2SOFT/1.2/13 Promote deadwood for resilient forests in the Romanian-Ukrainian cross border region (RESFOR) <https://ro-ua.net/en/about-the-programme/awarded-projects/154-map-with-projects/1089-2soft-1-2-1.html>

РОЗДІЛ 3.

ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРИЗНОМАНІТТЯ І РАРИТЕТНИХ ТИПІВ ОСЕЛИЩ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Обов'язковими складовими плану збереження біорізноманіття і раритетних типів оселищ в умовах кліматичних змін є система моніторингу й оцінки як процесів, що відбуваються в природних екосистемах, так і людської діяльності та її впливу на природні комплекси. Ця система є необхідною умовою забезпечення зворотного зв'язку між об'єктами природоохоронної території (природними та антропогенними) та керуючими структурами. Вона забезпечує громадськість, керівні установи й служби, інші зацікавлені організації та партнерів природоохоронної території інформацією щодо реалізації програмних завдань. Процес оцінки забезпечує зворотній зв'язок між ними, який сприяє врегулюванню й узгодженню дій, планів та бюджетів зацікавлених сторін. Як правило, реалізуються три рівні моніторингу в рамках менеджмент-плану (Кагало, 2003 а, б):

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

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

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

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

ступеня впевненості в гарантованому успіху реалізованого заходу чи дії;

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

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

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

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

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

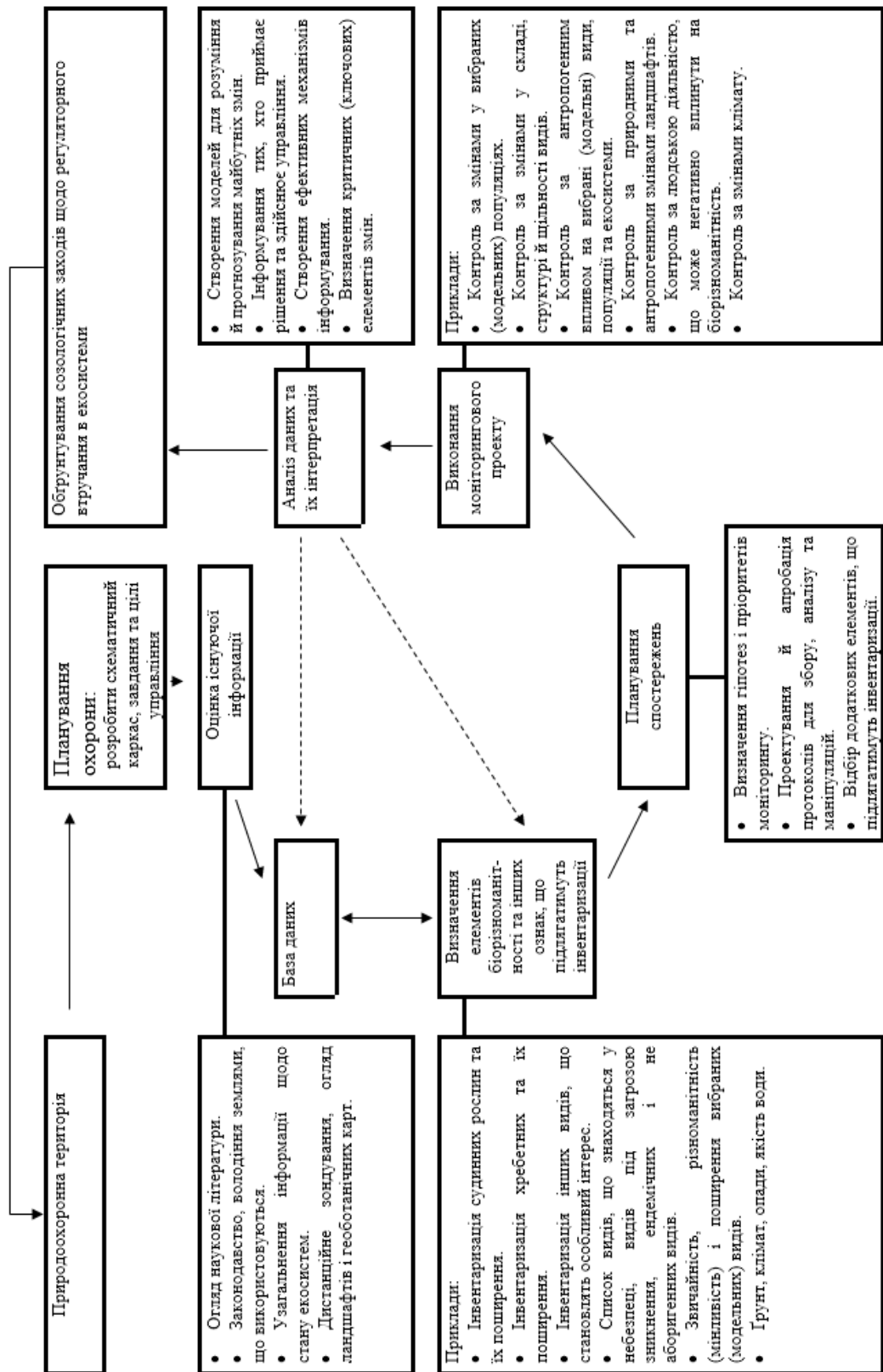
Періодичність моніторингу, його методичні засади й конкретні методи визначаються на підставі загальних концептуальних положень Національної програми екологічного моніторингу та її складових, щодо стану довкілля, біорізноманітності тощо з урахуванням загальноєвропейських підходів до оцінки стану довкілля й біорізноманітності з огляду на формування Смарагдової мережі України як складової частини Пан'європейської екомережі. Щодо природоохоронних територій, програма й структура такого моніторингу має враховувати вимоги Програми ведення Літопису природи та загальні аспекти екологічного менеджменту природоохоронної території (Табл. 5).

ПРИНЦИПИ ВИБОРУ ПАРАМЕТРІВ ТА ОБ'ЄКТІВ ФІТОМОНІТОРИНГУ ДЛЯ ОЦІНКИ АНТРОПОГЕННИХ І КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН БІОРІЗНОМАНІТНОСТІ

У рамках системи Національного екологічного моніторингу, підсистемою якого має бути фітомоніторинг, час на проведення робіт, спрямованих як на формування базових інформаційних систем, так і на збирання поточної інформації в межах регіонального, локального та імпактного рівнів є обмежений. Крім того, завжди існує певний ліміт матеріальних і людських ресурсів для збирання та опрацювання інформації. У зв'язку з цим доцільною є диференціація параметрів за ступенем їхньої інформативності, універсальності, доступності тощо,

Таблиця 5

Послідовність заходів щодо формування інформаційної основи й системи моніторингу біорізноманітності на природоохоронних територіях (на основі Dallmeier, 1996 зі змінами й доповненнями Кагало, 2003 б)



зокрема в межах загального функціонального розділу моніторингу. Звичайно, у межах фонового, або наукового моніторингу, їх кількість може бути значно більшою. Фітомоніторинг, як підсистема екологічного моніторингу, повинний відображати цілісний, інтегральний підхід до оцінки стану фітосистем, а не бути лише сумою певної кількості показників, що їх характеризують (Кагало, 2008; Кагало, Жижин, 2010).

Вибір параметрів функціонально полягає в оцінці їхньої репрезентативності щодо відображення інтегрального стану фітосистеми (Куркин, 1980; Жижин, Кагало, 1989 а, б, в; Жижин, 1990), а діапазон критеріїв цього може бути досить широким. Першим та основним принципом системного підходу до вибору параметрів є принцип цілісності, який певною мірою сформульований геоботаніками під час розробки класифікаційних схем рослинності (Сукачев, 1929; Ярошенко, 1961; Шенников, 1964; та ін.). Він був конкретизований у пізніших публікаціях (Работнов, 1978; Куркин, 1980; Миркин, 1985) і відомий під терміном “емерджентність”. Відповідно з ним для інтегральних цілісних характеристик об’єкта слід підбирати способи цілісної їх оцінки, а не намагатися отримати їх у спосіб сумування парціальних параметрів.

Другий принцип, який можна назвати принципом “чистоти” досліджень, передбачає перевагу тих параметрів, вимірювання яких не спотворює досліджуваних процесів та об’єкта загалом, тобто не потребує відчуження тих або інших компонентів, а здійснюється візуально, дистанційно або опосередковано інструментально.

Третій принцип передбачає вибір таких параметрів, вимірювання яких збігається з періодом зміни процесів і властивостей, які вони характеризують. Стосовно до фітомоніторингу він передбачає необхідність перманентності спостережень протягом усього року.

Відповідно до четвертого принципу необхідним є тісний функціональний зв’язок обраного параметра з тим процесом або властивістю об’єкту, для відображення якого він призначений.

П’ятий принцип сформульований як принцип функціональної ізометричності (Куркин, 1980), тобто різні значення обраного параметра повинні якомога точніше відображати масштаби змін властивостей, процесів, взаємодій, які вони характеризують.

В організаційному аспекті забезпечення репрезентативності означає ще й необхідність точності вимірювань та обліків. У цьому аспекті є два шляхи її підвищення: збільшення кількості (повторюваності) вимірювань та підвищення точності кожного з них. Важливим критерієм, що обмежує точність досліджень є їхня рентабельність, тому збільшення повторностей дослідження може бути компенсоване зниженням їхньої собівартості.

Однак, ураховуючи необхідність охоплення фітомоніторинговими дослідженнями значних територій, доцільним визнано використання обмеженого числа найінформативніших показників, що характеризують фітобіоту та стан окремих фітосистем різного рівня організації (Кагало, 2010). Серед таких параметрів найпридатнішими є:

1. Видовий склад флори (регіональних та елементарних флор);
2. Параметри структурної організації флори на систематичному, біоморфологічному, ценологічному, екологічному та ін. рівнях;
3. Синтаксономічна структура рослинного покриву до рівня асоціацій та їхніх варіантів; якщо вона визначена за домінантною класифікацією – обов'язковими є дані про повний видовий склад угруповань;
4. Екотопологічна й флороценотична диференціація флори, структура екотопологічних флорокомплексів на систематичному, ценологічному, біоморфологічному, екологічному та ін. рівнях;
5. Хорологічні закономірності й тотальна хорологія видів флори (хорологічні карти з точною прив'язкою об'єктів картування або база даних з тотальним переліком відомих локалітетів);
6. Видовий склад раритетного ядра;
7. Структура й стан локальних популяцій раритетних та індикаторних видів;
8. Динаміка структури й стану флороценотичних функціональних елементів локальних популяцій (ценопопуляцій у розумінні А.Т. Работнова (Работнов, 1992)).

Аналітичний процес вибору окремих параметрів базується на тому, що одна й та сама характеристика об'єкта може бути відображена через різні інтегральні параметри, а їх підбір має здійснюватися з урахуванням явища мультиінформаційності, тобто можливості використання одного параметра для відображення кількох характеристик об'єкта. Як свідчать дослідження, властивість мультиінформаційності характерна для багатьох з первинних параметрів (Василевич, 1971, 1973; Куркин, 1980), особливо для співвідношення видів рослин у структурі біогеоценозів і фітосистем різного рівня. Воно може бути використане як індикатор екологічного режиму фітосистеми, її генезису, рівня стабільності та мінливості, ценоструктурного режиму тощо. Зокрема, на флороструктурному рівні такими мультиінформаційними показниками є структура флороекотопологічної та флороценотичної диференціації фітобіоти, що відображає закономірності генезису рослинного покриву регіону, його видовий склад і таксономічну структуру окремих структурно-функціональних підрозділів, пристосування фітобіоти до диференційованого освоєння екотопічної різноманітності території. З

параметрів фітоценозу мультиінформаційністю відзначаються показники проективного вкриття та висоти травостою на луках, діаметр, висота і зімкненість деревостану в лісах.

Особливе значення має вивчення структурно-функціональної організації популяцій модельних видів, параметри якої можуть служити індикаторами для оцінки стану й динамічних тенденцій цілих флороценотичних, або, навіть, флороекотопологічних комплексів і груп видів. Як параметри, які характеризують стан і динамічні тенденції індикаторних популяцій, можуть служити їх диференціація між структурними одиницями рослинного покриву, вікова, просторова й біоморфологічна структури, особливості онтоморфогенезу, цитогенетична й біохімічна структури та деякі інші, визначення яких має впливати з особливостей досліджуваного виду.

Параметри й методи моніторингу повинні задовольняти, у першу чергу, вимогам універсальності та легкоповторюваності. Відповідно до цього мають бути застосовані загальноприйняті, апробовані методики, що забезпечують вивчення легкодоступних параметрів фітосистем. Крім того, урахувуючи необхідність перманентної повторюваності досліджень, бажано, щоби їх могла здійснювати мінімальна кількість спеціалістів. У зв'язку з цим недоцільним є використання унікальних або оригінальних методик, недоступних для застосування в інших регіонах на аналогічних об'єктах. Так само це стосується і важкодоступних параметрів, звичайно, якщо це не зумовлено завданням і метою дослідження.

Отже, об'єктом фітомоніторингу є фітосистема як стохастична, безрозмірна система популяцій рослин у межах ландшафтного виділу певної розмірності, яка взаємодіє з іншими аналогічними системами та іншими компонентами біогеоценозу. Відповідно до мети, задля якої здійснюється моніторинг, визначають безпосередні об'єкти: популяції окремих видів (рідкісних, індикаторних тощо), екотопологічні комплекси флори різного рівня організації, фітоценози як ініціальні флоротопічні комплекси нано-топологічного рівня (флороценотичні комплекси).

Як базові об'єкти фітомоніторингу доцільно використовувати місцеві популяції видів і фітосистеми, що формувалися внаслідок їх взаємодії між собою та середовищем. Параметри, стеження за якими є необхідним і достатнім для визначення закономірностей їх структурно-функціональної організації та динамічних тенденцій під впливом кліматичних змін визначаються загальноприйнятими методиками еколого-популяційних та еколого-флористичних досліджень.

РОЗДІЛ 4. ЗБЕРЕЖЕННЯ ФІТО- І ЗООБІОТИ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

4.1. ЗБЕРЕЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ЗАГРОЖЕНИХ ХОЛОДОЛЮБНИХ ВИДІВ РОСЛИН В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Кліматичні зміни, що спостерігаються упродовж останніх десятиліть, є особливо відчутними у високогір'ї Українських Карпат, де наявні унікальні для нашої країни еколого-ценотичні умови, придатні для існування холодолюбних альпійських видів рослин. Вони здебільшого приурочені до рідкісних типів оселищ, площа яких є дуже малою: прихребтових ділянок, скель, післясніжникових улоговин з незімкненим рослинним покривом. Кліматогенні сукцесійні зміни в їхніх оселищах сприяють висхідному заселенню альпійських екосистем конкурентнішими і термофільнішими видами, більш властивими субальпійській та лісовій зонам. Йдеться про щільнодернинні злаки (насамперед *Deschampsia caespitosa*), чагарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*) і чагарники (*Juniperus communis* subsp. *alpina*, *Salix* spp.), які інтенсивно витісняють zagrożені низькорослі альпійські трав'яні види.

У результаті, виявлено скорочення площі оселищ, а також регресування і вимирання популяцій низки вразливих високогірних видів, зокрема *Arabidopsis neglecta*, *Cerastium cerastoides*, *Draba siliquosa*, *Veronica alpina*, *Oxyria digyna*, *Lloydia serotina*, *Louseleuria procumbens*, *Luzula spicata*, *Noccaea dacica*, *Pedicularis oederi*, *Polygonum viviparum*, *Salix herbacea*, *Saxifraga adscendens*, *S. aizoides*, *S. bryoides*, *S. carpatica*, *Trifolium badium*, *Veronica bellidioides* (Kobiv, 2017, 2018).

Прикметно, що ці негативні процеси цілковито або частково нівелюються на тих ділянках високогір'я, де зберігся режим помірного випасання на відміну від його повного припинення. Як показали обстеження територій, що зазнають антропогенного впливу різної інтенсивності, ця форма господарської діяльності істотно сповільнює сукцесійні зміни і протидіє заростанню більш термофільними і конкурентоспроможними рослинами оселищ багатьох вразливих високогірних видів, приурочених до скель, післяснігових улоговин, дрібнозлакових лук тощо. Подібні результати отримано також в інших гірських системах (Klein et al., 2004).

Тому необхідно зберегти або відновити випасання помірної інтенсивності в оселищах високогірних видів, zagrożених унаслідок демуаційних і кліматогенних змін рослинності у Чорногорі, Свидовці,

Мармароських і Чивчинських горах, що стосується також природоохоронних територій.

Отже, рішення про введення режиму абсолютної заповідності чи повне припинення будь-якого пасовищного землекористування у Карпатському регіоні повинні враховувати можливі негативні наслідки щодо рідкісних видів та ймовірних змін в їхніх оселищах.

Крім того, слід обмежити відвідування туристами найвищих привершинних і прихребтових ділянок у високогір'ї Чорногори, Свидовця, Боржави, Мармароських і Чивчинських гір, а також запобігати використанню таких ділянок як місць відпочинку, де відвідувачі затримуються на тривалий час. Для збереження оселищ загрожених високогірних видів рослин слід забезпечити облаштування обхідних стежок.

Іншим чинником, що становить загрозу збіднення біорізноманіття у високогір'ї, є спорудження гірськолижних трас і витягів. Встановлено, що флора та рослинність високогірних гірськолижних трас істотно відрізняються від прилеглих непорушених ділянок (Roux-Fouillet et al., 2011; Rixen et al., 2003, 2008). Найбільш негативного впливу завдають земляні роботи з профілювання лижних трас (grading) з метою їх вирівнювання і забезпечення потрібного нахилу, однак усі інші види облаштування трас і підготовки на них снігового покриву теж впливають на рослинний світ (Wipf et al., 2005), що виявився особливо вразливим власне у високогір'ї (The impacts of skiing..., 2013). Встановлено, що діяльність лижників і ратраків спричиняє механічне пошкодження рослин та сприяє ерозії схилів. Штучне засніження схилів та кондиціонування снігового покриву за допомогою ратраків істотно змінюють режим температури та зволоження ґрунту (Keller et al., 2004), що викликає перебудови видового складу рослинних угруповань (Rixen et al., 2003). Унаслідок великої кількості опадів у високогір'ї схили на лижних трасах зазнають інтенсивної ерозії. Відновлення рослинного покриву на них вимагає величезних зусиль, високої кваліфікації та застосування місцевого насіннєвого чи посадкового матеріалу. Навіть при дотриманні усіх згаданих вимог не вдається провести повної ревіталізації порушеної рослинності на високогірних лижних трасах (The impacts of skiing..., 2013). Через оголення ґрунтового покриву такі порушені ділянки стають осередками проникнення адвентивних (чужорідних) видів рослин, що становить величезну загрозу біорізноманіттю високогірних екосистем. На лижних трасах виявлено великий відсоток адвентивних видів (Van Ommereen, 2001). Деякі з цих чужорідних видів є вселенцями з інших гірських масивів, що потрапляють при розсіванні травосумішей для формування трав'яного покриву на схилах. Лижно-рекреаційна діяльність

призводить до механічного знищення або пошкодження особин видів, що охороняються, а також порушення природного еколого-ценотичного режиму в їхніх оселищах: температури (у тому числі підснігової), зволоження, товщини і тривалості снігового покриву, зімкненості рослинного покриву, затінення, задерніння, сусідства з іншими видами, щільності ґрунту.

Тому потрібно відмовитися від створення у високогір'ї Українських Карпат нових лижних трас. На високогір'я (тобто території, розташовані вище 1500 м н.р.м.) припадає лише 1,7% площі Українських Карпат (Круглов, 2008), проте майже половина включених до Червоної книги України (2009) видів судинних рослин, що поширені в регіоні (104 види), приурочені до високогір'я, причому 61 вид трапляється лише в цьому висотному поясі (Kobiv, 2017). Отже, на цій унікальній території слід утриматися від видів антропогенного впливу, які становлять загрозу збіднення біорізноманіття.

У природоохоронній літературі, що стосується Карпатського регіону, зокрема у “Червоній книзі України” (2009), донедавна не надавалося належної уваги впливові кліматичних змін на динаміку популяцій рідкісних і загрожених карпатських високогірних видів. Очевидно, роль цього фактора слід істотно переглянути.

Згідно з результатами вивчення поширення і стану популяцій рідкісних високогірних видів Українських Карпат, які зазнали істотного регресування чи вимирання унаслідок демутаційних та кліматогенних змін в їхніх оселищах, пропонується внести до наступного видання “Червоної книги України” такі таксони з відповідним статусом загроженості:

- *Arabidopsis neglecta* (Schult.) O’Kane et Al-Shehbaz (= *Cardaminopsis neglecta* (Schult.) Hayek) як критично загрожений (CR),
 - *Luzula spicata* (L.) DC. як критично загрожений (CR),
 - *Saxifraga adscendens* L. як загрожений (EN),
 - *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult. subsp. *transsilvanica* (Schur) A. Nyár. (= *Koeleria transsilvanica* Schur) як зниклий (EX),
- а також змінити статус *Agrostis rupestris* All. із загроженого (зникаючого) на зниклий (EX).

4.2. ІНДИКАТОРНІ ОЗНАКИ ОЦІНКИ СТАНУ І ПЕРСПЕКТИВ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН

Останнім часом раритетна фітобіота високогір'я Українських Карпат зазнає істотних несприятливих трансформацій під дією кліматичних змін. Ці процеси призводять до швидкої перебудови високогірних ценозів.

Внаслідок цього, під загрозою деградації й елімінації опинилася велика кількість популяцій і угруповань рідкісних видів флори.

Для встановлення шляхів запобігання їхнього відмирання виникає потреба в поглибленому науковому опрацюванні онтогенетичних і екологічних властивостей раритетних видів, зокрема на межі їх екологічної толерантності, порівняльному вивченні популяцій на різних стадіях великих життєвих циклів, з'ясуванні їхньої резистентності, буферності й пластичності, адаптаційних можливостей за несприятливих змін середовища існування. Необхідно вивчити особливості онтогенезу особин, структури, динаміки й функціонування популяцій у песимумі та критичних умовах. Це дозволить розробити практичні заходи й нові підходи до охорони, збереження й відновлення популяцій і фітоценозів раритетних видів, які зазнають негативної динаміки, деградації і загрози відмирання.

На основі попередніх даних і проведених досліджень зроблено наступні узагальнення методичного і рекомендаційного характеру.

Для життєздатності популяцій різного обсягу роль багатьох популяційних й індивідуальних параметрів вагомо відрізняється. Для великих популяцій широко поширених видів найважливішими характеристиками життєвості й життєздатності є щільність, вікова структура, насіннева продуктивність, вегетативна рухливість, запас фітомаси, віталітетна структура (Злобин, Скляр, Клименко, 2013; Кияк, 2013). Натомість для малих популяцій рідкісних видів флори головними індикаторними ознаками, що слугують для оцінки стану і перспектив популяцій за різноманітних змін середовища існування, зокрема кліматогенних, є наступні.

- Зміна загальної і ефективної чисельності популяції.
- Зміна площі популяційного ареалу.
- Зміна вікового спектру, зокрема у її генеративній частині.
- Ефективність генеративного і вегетативного розмноження.
- Динаміка чисельності квітучих особин.
- Внутрішньопопуляційна різноманітність.
- Зміна життєвості репродуктивних особин.
- Наявність і динаміка щільності позитивних і негативних видів-сусідів.

Для оцінки життєздатності – прогностичного параметру – необхідним є аналіз багаторічних даних за названими ознаками.

Співвідношення ефективної чисельності популяції до чисельності дорослих особин (коефіцієнт генерування популяції) і багаторічна динамічність цього співвідношення може використовуватися як один з

індикаторів життєздатності малих популяцій. Для великих популяцій значення цього показника менш вагоме.

За умов вираженої гетерогенності внутрішньопопуляційної структури (просторової, вікової, способів розмноження, шляхів онтогенезу і життєвості особин) життєздатність популяцій забезпечується за меншої чисельності особин у порівнянні з популяціями гомогенними.

У більшості популяцій рідкісних видів високогір'я адаптаційні потенції до кліматогенних змін обмежені. Найчутливішою індикаторною ознакою та найвразливішою складовою життєздатності популяцій є сфера їх генеративного розмноження. Для оцінки життєвості репродуктивних особин найінформативнішими параметрами є: висота особин, діаметр горизонтальної проекції; кількість репродуктивних органів (пагонів, квіток) і насіннева продуктивність. Для оцінки тривіальних видів показовою є також зміна величини фітомаси середньовікових генеративних особин. Однак для дослідження рідкісних видів застосовуються лише неущкоджуючі методи.

Особливо важлива позиція і роль тих складових, які пов'язані з репродукцією популяцій. Під час життєвого циклу особин і популяцій найістотніші зміни екологічної ніші відбуваються саме у їх репродуктивній фазі. Репродуктивна ніша популяції диференціюється на дві складові – нішу потомства і нішу репродуктивних особин. У будь-якій популяції параметри цих ніш істотно відрізняються. Окрім того, умови, сприятливі для розвитку потомства, або умови, сприятливі для репродуктивних особин, відрізняються від умов існування дорослих пре- і пострепродуктивних особин. Для розроблення способів збереження і відновлення життєздатності популяцій рідкісних видів актуальним є дослідження внутрішньопопуляційної варіабельності та структурованості репродуктивних зон, особливостей онтогенезу у початковій і генеративній фазах, встановлення оптимальних і критичних умов для особин і популяцій загалом та диференційовано для зон розвитку потомства і для репродуктивних особин (Кияк, Білонога, 2017; Зміни..., 2018).

До індикаторних ознак стану популяцій належать параметри, пов'язані з насіннєвим розмноженням, зокрема ефективна чисельність, коефіцієнт генерування популяції, а також життєвість генеративних особин, на основі яких встановлюється віталітет популяції. Відтак, для встановлення життєздатності популяції ці параметри необхідно вивчати у багаторічній динаміці. Підставою багаторічних досліджень є наступні головні причини. По-перше, ритміка цвітіння у рослин характерна значними флуктуаціями у різні роки. І по-друге, щоб з'ясувати спрямованість динаміки ефективної чисельності, необхідні переважно не менше, ніж 4-5 річні спостереження. Адже у численних видів після

цвітіння і плодоношення притаманні паузи у цвітінні частини генеративних особин. Піки цвітіння настають переважно з періодичністю у 3-4 роки. Відтак, для виявлення тої чи іншої спрямованості змін ефективної чисельності популяції, необхідними є багаторічні дослідження.

Для деяких видів притаманна синхронізація цвітіння на великих площах і в різних популяціях у багаторічній динаміці, наприклад, у *Pulsatilla alba*, *Senecio carpathicus* і *Rhododendron myrtifolium*. Це проявляється у односезонному зацвітанні генеративних особин різних вікових станів, або ж навпаки, у пропусканні цвітіння більшістю особин. Така синхронізація більше виражена у видів дерев і чагарників (*Picea abies*, *Pinus mugo*, *Juniperus alpina*) і має виражений циклічний характер, притому їхній ритм мало залежить від погодних умов у різні роки. У чагарничків і трав чіткі цикли загалом не притаманні, а роки з одночасною активацією або, навпаки, пригніченням цвітіння трапляються зрідка.

Короткотермінові (до 3-5 років) динамічні процеси у популяціях, які проявляються на змінах їхньої структури, життєвості й життєздатності, найкраще проявляються на малих популяціях, у той час, як усереднені дані у великих популяціях можуть недостатньо репрезентативно відтворювати таку динаміку. Найінформативніше порівнювати малі ізольовані локальні популяції, а у метапопуляції – малі часткові популяції. За умов меншої внутрішньопопуляційної різноманітності у малих за площею локалітетах швидше відбуваються динамічні процеси, ніж у великих. У багаточисельних популяціях, що розташовані на обширних площах, необхідно передусім обслідувати внутрішньопопуляційні локуси, які перебувають на межі умов існування: на периферії популяційного ареалу і за критичних умов щодо різних екологічних чинників. Динаміка таких локусів найшвидша – чи позитивна, чи негативна. У великих популяціях центральні локуси, які розташовані за найсприятливіших умов, змінюються найповільніше. Тому, якщо зосереджувати дослідження у них, то у результаті буде отримана надто оптимістична оцінка стану і перспектив динаміки такої популяції.

Під час віталітетного аналізу популяцій порівнювати варто насамперед середньовікові генеративні особини високої життєвості: за морфометричними параметрами, за життєвістю загалом і за їхньою щільністю. Так найкраще виявляється еколого-фітоценотичний оптимум або песимум як всередині популяції, так і регіонально для виду. Таким чином можна встановити, на якій висоті над р.м., у яких фітоценозах, за яких антропогенних умов віталітет особин і популяцій досягає вищих або ж нижчих показників.

У той час, як мікроумови екотопу високогір'я Українських Карпат зумовлюють у великих популяціях відмінність ознак переважно внутрішньопопуляційного рівня, у малих популяціях вони впливають на головні їх властивості.

Для рідкісних видів рослин встановлено високу вірність тісного сусідства з одним-двома або декількома іншими видами, з якими вони мають чіткий позитивний взаємовплив чи асоційованість (Кияк, 2013). Під час кліматогенної трансформації угруповань відбувається істотна зміна їх флористичного складу, щільності й ценозоутворюючих позицій компонентів, що істотно впливає на потенційну і реалізовану екологічні ніші популяцій.

Ще мало уваги приділяється вивченню взаємодії між видами. Однак, як показують наші дослідження, параметри потенційної екологічної ніші зумовлюються, поряд з головними сприятливими чинниками абіотичного середовища, також наявністю позитивних видів-сусідів. І навпаки, їхня відсутність або наявність негативних видів-сусідів спричиняють лімітуючу дію, звужуючи, поряд з конкуренцією за ресурси, реалізовану екологічну нішу популяції. Повільний розвиток цього напрямку екологічних досліджень має об'єктивні передумови, адже методи вивчення взаємодій між видами рослин трудомісткі. Очевидно, на часі розроблення простіших і, водночас, надійних і універсальних методів оцінки різних аспектів взаємостосунків між видами різних життєвих форм.

Зважаючи на неодмінну наявність істотних змін у структурі популяцій у різні роки, що узгоджується з явищем динамічної рівноваги біосистем, яке притаманне навіть рівноважним популяціям і проявляється у флуктуаціях різних параметрів, для достовірної оцінки життєвості й життєздатності популяцій багаторічників необхідними є багаторічні дослідження. На основі дво- трирічних досліджень висновки щодо оцінки їхнього стану і прогнозу можуть виявлятися у значній частині хибними. Така ситуація стосується передусім рідкісних видів, щодо яких можна застосовувати лише неушкоджуючі методи досліджень, без істотного порушення особин. Адже без викопування (видалення) буває неможливим встановити цілу низку онтогенетично-популяційних характеристик протягом одного-двох (трьох) років спостережень. З цього огляду методично доцільним є надавати дослідженням цих рідкісних видів більш тривалі терміни. Таким чином, моніторингові, тобто регулярні тривалі дослідження повинні лежати в основі програм вивчення рідкісних видів флори України на популяційному рівні. Зважаючи на повільний ефект і значні часові затрати такі програми повинні мати цільову державну підтримку.

4.3. ЗБЕРЕЖЕННЯ ЗООРІЗНОМАНІТТЯ І РАРИТЕТНИХ ОСЕЛИЩ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Поверхневі водойми суші розділяють на два основні типи: лотичні (протічні – ріки, потоки, струмки, меліоративні водотоки) та лентичні (непротічні – озера, водосховища, стави, калюжі, болота) (Одум, 1986). На гірських територіях унаслідок пересіченого рельєфу, високої вологості, великої кількості опадів та частого виходу ґрунтових вод на поверхню переважають лотичні водойми. Природні лентичні водойми в Українських Карпатах представлені поодинокими озерами, проте часто трапляються перезволожені території, калюжі, невеликі болітця й болота та штучно створені стави та водосховища. Переважна більшість лентичних водойм Українських Карпат мають антропогенне походження. Практично у кожному населеному пункті є декілька ставів, копанок, загат. Чисельні дороги сприяють утворенню невеликих загат, калюж, заболочених ділянок, ровів, затоплених колій від коліс. Також до лентичних водойм належать стариці рік і потоків. Якщо поверхневі водойми належать до епігейних, тобто тих, які мають безпосередній контакт з відкритим повітряним простором, то для гір також притаманне значне різноманіття гіпогейних водойм, тобто тих, які мають безпосередній зв'язок з підземними водами. До них належать джерела, криниці, зволожений мох, ґрунтові води, водні прошарки у товщі дна й на берегах (інтерстиціаль). У всіх цих типах водойм розвивається специфічна гідрофауна, яка часто притаманна лише гірським районам. Таким чином, будь-яка гірська територія, від масивів до окремих об'єктів, заселена різноманітними водними тваринами, з яких найбільш різноманітними є безхребетні.

Моніторинг, одним з методів якого є біоіндикація, є невід'ємною й необхідною складовою вивчення сучасного стану та змін середовища в екосистемах водойм гірських регіонів.

Контроль за якістю поверхневих вод, у першу чергу, є важливим для розроблення ефективних методів їх використання, збереження біорізноманіття, та запобігання надмірної антропопресії на гідроценози.

У теперішній час системи моніторингу поверхневих вод істотно змінилися. Основою цих змін є перехід від лише хімічного контролю якості води до біологічного, який базується на системі біоіндикації, адже угруповання водних організмів відображають сукупну дію факторів середовища на якість поверхневих вод.

Результати моніторингу водних екосистем, як лотичних, так і лентичних, потребують переведення результатів наукових досліджень в управлінські рішення щодо водних ресурсів.

Надзвичайно актуальним є оцінка стану гідроценозів гірських річок, що протікають як на природоохоронних територіях, так і в районах загального природокористування, адже зміни, відзначені в їхніх басейнах, показують антропогенний вплив у заповідних і порушених екосистемах. До того ж, долини гірських рік завжди були центрами людських поселень, де концентрується промисловість, комунікації, і, відповідно, є основними територіями впливу людини на наземні й водні екосистеми гірських районів.

Фауна гірських водотоків за тривалий еволюційний період пристосувалась до двох основних параметрів – низькі температури води й високий вміст у ній розчиненого кисню. Саме ці екологічні чинники є визначальними для функціонування гірської реофільної (пристосованої до течії) гідрофауни. Антропогенний вплив у більшості випадків негативно впливає на біоту гірських річок. Створення гребель, водосховищ, скид комунальних стоків і побутових відходів, неочищені стоки промислових підприємств, надмірна рекреація та нераціональне ведення лісгосподарства призводять до накопичення алохтонної (зовнішньої, невластивої для природного стану) органіки. Надмір органічних речовин призводить до зміни гідрохімічного й гідрофізичного стану водотоків. Гниття органічних решток забирає кисень з води, зменшення швидкості течії перешкоджає утворенню перекатів, на яких річки й потоки насичуються киснем, збільшує температуру води. Усі ці явища призводять до деградації автохтонних (природних, аборигенних) угруповань гідробіонтів та до їхньої заміни угрупованнями з видів-вселенців, які більше пристосовані до органічного забруднення. Крім того, антропогенний вплив призводить до погіршення естетичної цінності гірських водойм і ландшафтів, які є визначальними для туристичного бізнесу в гірських регіонах.

Для своєчасного виявлення негативних антропогенних і природних процесів і можливого запобігання їхньому розвитку необхідним є гідроекологічний моніторинг з використанням стандартизованих у світі біотичних індексів.

Одним з найбільш поширених у світі методів біоіндикації лотичних гідроекосистем є індекс ТВІ (індекс Вудівісса) (Woodiwiss 1964, 1978; Семенченко, 2004; Методи..., 2006). Він був розроблений для індикації води англійської ріки Трент (Trent Biotic Index) і на даний час є одним з найбільш поширених і апробованих біотичних індексів у країнах Європи й у світі загалом. Індекс базується на представленості у водоймі організмів, що належать до індикаторних груп та загальній кількості груп водяних безхребетних. За умови підвищення ступеня забруднення водойми

представники індикаторних груп зникають з угруповання в певній послідовності.

Для оцінки екологічного стану лентичних водойм найбільш адекватним і прийнятим у світі є індекс сапробності. Сапробність водойми – це характеристика ступеню забрудненості водойми за видовим складом чи біомасі гідробіонтів (Дедю, 1989). Основні принципи біоіндикації були розроблені Kolkwitz і Marsson (1986), які ввели поняття сапробності й біологічного самоочищення вод. Визначення індексу сапробності значно доповнене за рахунок змін кількісного аналізу, таксономічного і номенклатурного характеру (Pantle, Buck, 1955; Олексив, 1992).

Переведення значень індексу ТВІ та ступеней сапробності у ранги якості води подано в низці праць (Методика екологічної оцінки..., 1998; Арсан, Давидов, Дьяченко, 2006). Бальна оцінка якості води за біотичними індексами переведена у стандартизовані категорії якості води за державними нормами України (Оксиук, Жукинський и др., 1993; Арсан, Давидов, Дьяченко, 2006).

Для оцінки трансформації високогірних гідроекосистем Українських Карпат, крім вище наведених біотичних індексів ТВІ та сапробності (на рівні угруповань), також пропонуємо використовувати параметри монтанних видів – *Daphnia obtusa* Kurz, 1874, *Mixodiaptomus tatricus* (Wierzejski, 1883) і космополітичних – *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853), які заселяють подібні оселища – літораль озер, озерця, калюжі з глибинами 0,2–1,2 м зі слаболужним чи нейтральним значенням рН води; а також інші види планктонних ракоподібних та їх угруповання.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

РОЗДІЛ 5.

ЗАСТОСУВАННЯ БРІОФІТІВ ДЛЯ МОНІТОРИНГУ ЗМІН СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ ОРГАНІЗАЦІЇ ФІТОСИСТЕМ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

Для оцінки екологічного стану природного середовища, поряд з інструментальними методами аналізу, щораз частіше застосовують біологічні методи, а саме бріоіндикаційні, на основі оцінювання індивідуальної чутливості окремих видів мохоподібних до змін умов середовища. Такі методики є значно простішими, потребують менших затрат для проведення довготривалого моніторингу і дають можливість встановити чітку картину динаміки трансформації природного середовища в умовах кліматичних змін.

До основних показників бріоіндикації належать: видовий склад і активність видів, частота трапляння, проективне покриття та біомаса, а також репродуктивне зусилля домінантних видів мохів, які залежать від стану ґрунтового та рослинного покривів.

Мохоподібні зміною видового складу (появою чи зникненням окремих видів) реагують на мінімальні зміни екологічних факторів. Спостерігаючи за змінами видового складу, частоти трапляння, проективного покриття домінантних і субдомінантних видів, можна простежити прояви впливу абіотичних та біотичних факторів середовища як у низинних, так і високогірних біотопах, а на основі їх реакцій визначити напрямок дії факторів та тенденцію подальших змін. У цьому контексті найбільше індикаційне значення мають такі методи досліджень:

Частота трапляння (ЧТ). Частоту трапляння визначають за відношенням кількості ділянок з певним видом до загальної кількості описаних ділянок (метод Раункієра):

$$T_i = \frac{d_i}{d} \times 100,$$

де T_i – частота трапляння i -того виду,

d_i – кількість ділянок з i -тим видом,

d – кількість всіх ділянок.

Динаміка видового складу та частоти трапляння високоактивних та малоактивних видів бріофітів є показником локальних змін температури та вологості, що дає можливість подальшого прогнозування тенденцій кліматичних змін.

Проективне покриття (ПП). Проективне покриття мохоподібних визначають за модифікованим методом Н. Корневої (цит. за Улична та ін., 1989). Для визначення відсотка проективного покриття контури дернинки замальовують на поліетиленових плівках розміром 50×50 см. Після замальовування контурів збирають частинки дернинки мохів для остаточного визначення видового складу в лабораторії. Проективне покриття кожного виду визначають у лабораторних умовах зважуванням вирізаних контурів дернинки і розрахунку відношень одержаних результатів до маси однієї плівки:

$$P_i = \frac{m_i}{m} \times 100,$$

де P_i – проективне покриття i -того виду,

m_i – вага вирізаного контуру дернинки i -того виду,

m – вага всієї плівки.

Покриття бріофітів встановлюють з точністю до 0,01%.

За підвищення температури та зменшення рівня зволоженості змінюються показники проективного покриття мохоподібних: вони

зростають для субдомінантних і спорадичних та зменшуються для домінантних видів.

Біомаса бріофітів. Встановлюють за методикою Б. Ван Торена із співавторами (van Tooren et al., 1991). З кожної ділянки відбирають зразки однакової площі для визначення біомаси. Бріофіти, включаючи коричневу частину, відділяють від часток ґрунту і промивають водою. Суху масу зразка визначають після висушування протягом 48 год за 70 °С.

Біомаса домінантних епігейних видів зростає за сприятливих умов зволоження і зменшується за дефіциту вологи, тому показники біомаси мохових дернин на окремих ділянках характеризують гідротермічні умови місцевиростань.

Репродуктивна біологія мохів

Дослідження статевого і вегетативного розмноження та різних типів одно- і дводомності, співвідношення фертильних та стерильних рослин є важливим аспектом для з'ясування особливостей репродуктивної стратегії мохів, їх життєздатності на порушених територіях. Поєднання різноманітних стратегій безстатевого і статевого розмноження мохів з утворенням численних діаспор свідчить про значну пластичність розвитку та підвищений генетичний поліморфізм домінантних видів бріофітів, успішне їх розселення на гетерогенній території та віддалі поширення. Спорами відбувається розсіювання на переважно дальші відстані, тоді як безстатеві пропагули важливі для локального поширення і підтримки популяції, зокрема за відсутності статевого розмноження.

У репродуктивній стратегії мохів в умовах високої інсоляції та недостатнього зволоження значну роль відіграє вегетативне розмноження надземними виводковими пропагулами і підземними ризоїдними бульбочками, яке, доповнюючи генеративне, сприяє їх поширенню в умовах кліматичних змін. Значення **репродуктивного** коефіцієнта менше 1 у результаті підрахунку співвідношення кількості видів, які часто утворюють спорогони, до кількості видів з поодинокими коробочками або без, вказує на незначні порушення природних умов та свідчить про сповільнену трансформацію екологічних умов, є характерним для старовікових лісів, коефіцієнти більше 1,5 – для територій, представлених фрагментованими ділянками або з високою інтенсивністю природних порушень.

Інтенсивність освітлення, температура та едафічні фактори (наявність макро- та мікроелементів, насамперед кальцію, органічних речовин, рН субстрату) впливають на формування гаметангіїв і розвиток спорофіту бріофітів (Glime, 2007). Залежно від розташування антеридіїв та архегоніїв розрізняють одно-, дво- та багатодомні (гетеродомні) види. В

однодомних (двостатевих) видів антеридії та архегонії розміщені на одній рослині, тоді як антеридії та архегонії **дводомних** – на окремих чоловічих і жіночих рослинах в одній або різних дернинах. Для бріофітів вирізняють такі типи однодомності: **автеція** (антеридії та архегонії розміщені окремо на одному й тому ж пагоні або на різних гілках однієї рослини), **гетереція** (різні гаметангії наявні на одній або різних рослинах одного виду), **пареція** або незмішана двостатевість (антеридії розміщені під архегоніями в пазухах листків) та **синеція** або змішана двостатевість (антеридії й архегонії знаходяться в одній листовій обгортці. Мохоподібні, у яких на одній рослині утворюються дво- й одностатеві, переважно чоловічі, гаметангії належать до **багатодомних** видів.

Для дводомних видів мохоподібних важливо відзначати наявність жіночих та чоловічих рослин у популяції, оскільки досить часто спостерігається просторове розділення жіночих (у природі розрізняють, насамперед, за наявністю спорофіту) та чоловічих дернин (виділяються за наявністю брунькоподібних, головчастих та дископодібних андроцеїв). Утворення більшої кількості жіночих рослин у дернинах мохоподібних досить поширене явище (Stark, 2002; Лобачевська, 2012). Відсутність чоловічих рослин деякі автори (Shaw, 2000) пояснюють підвищеною чутливістю чоловічої статі до змін умов середовища. Загалом, на співвідношення статей істотно впливають час першої репродукції та швидкість відмирання особин (Meagher, 1981; Бойко, 1999).

В умовах кліматичних змін за підвищення температури та зменшення вологості місцевиростань дводомні види мохів є життєздатнішими, більшість з них використовує різноманітні способи розмноження: окрім високої регенеративної здатності, фрагментації гаметофіту, вони утворюють органи безстатевого розмноження, які доповнюють, або повністю замінюють статеве розмноження. Відзначено, що внаслідок активного вегетативного поновлення та високої регенераційної здатності багатьох фрагментів гаметофіту відбувається самоклонування бріофітів, що виконує важливу роль в адаптації виду до змінених умов середовища.

Статеве співвідношення визначається як співвідношення кількості чоловічих рослин до загальної кількості фертильних рослин (чоловічих + жіночих).

Під впливом природних факторів створюються відмінні умови розвитку мохоподібних, що призводить до зміни співвідношення вегетативного і генеративного розмноження та різноманіття репродуктивних циклів. За відсутності генеративного розмноження і утворення спор, переважно, у дводомних мохоподібних, експансія виду залежить від вегетативного розмноження. Більшість бріофітів

використовує різні способи розмноження: окрім високої регенеративної здатності усіх клітин гаметофіту та спорофіту, фрагментації гаметофіту, вони мають органи безстатевого розмноження, які доповнюють або повністю замінюють статеве розмноження. У мохів поширене вегетативне поновлення фрагментами гаметофіту і, відповідно, формування дочірніх рослин як рамет. Фрагментація, як спосіб самоклонування, виконує важливу роль у динамічних процесах розвитку виду у зміненому середовищі. До спеціалізованих органів безстатевого розмноження належать: **виводкові нитки** – однорядні бурі нитки з 5-ти і більше клітин, звичайно в пазухах листків; **виводкові бруньки** – округлі зачатки пагонів у пазухах листків або на кінцях слані; **виводкові гілки** – короткі з дрібними листочками гілки, скупчені в пазухах листків біля верхівки пагонів; **геми** – округлі, 1-2 – 7(50)-клітинні або лінзоподібні тільця, що зібрані у виводкових кошиках; **виводкові листки** – листки, які легко відпадають та відрізняються за розмірами й формою від інших листків; **виводкові бульбочки** – бульбоподібні тільця на ризоїдах.

Оскільки добір відмінних типів життєвої стратегії мохоподібних відбувається внаслідок випробування компромісних ситуацій, важливо звертати увагу на спосіб уникнення несприятливих стресових періодів: на стадії спор чи толерантного гаметофіту, завдяки великій кількості малих спор чи небагатьох великих, зміни тривалості життя чи репродуктивної активності.

Показано, що чоловічі рослини є чутливішими до кліматичних змін, зокрема, до вологості, оскільки в умовах недостатнього зволоження та підвищеної температури кількість чоловічих особин в дернинах суттєво зменшується (Лобачевська, 2012; 2014). Жіночі рослини є стійкішими до підвищеної температури та нестабільного зволоження, що є необхідним для успішного запліднення, розвитку спорофіту та подальшого відтворення рослин.

Стратегії життєвого циклу бріофітів

Г. Дюрінг (During, 1979) розробив класифікацію бріофітів за типами життєвих стратегій залежно від особливостей їхнього життєвого циклу, тривалості життя, реакції на стрес абіотичних й біотичних чинників та участі у рослинних угрупованнях. Він виділив такі типи стратегії життєвого циклу бріофітів: поселенець, біженець, однорічний човник, багаторічний човник, багаторічний стаєр конкурентний, багаторічний стаєр стрес-толерантний та домінант.

Поселенець – стратегія життєвого циклу бріофітів, які заселяють місця, що виникають спонтанно й існують кілька років. Характерні ознаки: коротка тривалість життя, вегетативна репродукція відбувається на ранніх стадіях розвитку (вік першої – кілька місяців), спорофіти

розвиваються через 1-3 роки, спори < 20 мкм, дуже стійкі, інновації наявні; життєва форма – низька дернинка. Розрізняють стратегії **поселенець-ефемер** (для видів, залежних від порушень цілісності покриву інших видів) та **поселенець-піонер** – видів, які заселяють місцевиростання, що виникають непередбачувано й зберігаються, принаймні, кілька років після порушення.

Біженець – стратегія видів, пристосованих до дуже непередбачуваних, короткотривалих умов. Характерні ознаки: коротка тривалість життя (ефемери або однорічники); висока статева репродуктивна здатність, великий відсоток рослин зі спорофітами, вегетативне розмноження відсутнє, перша репродукція в межах одного року, інновацій не утворюють, спори малі (< 20 мкм). Життєва форма – низька пухка дернинка.

Однорічний човник – стратегія життєвого циклу бріофітів, що ростуть в умовах незначних порушень, які тривають 2-3 роки і витримують суворі стресові періоди. Характерні ознаки: тривалість життя коротка, ефемери; одно- або кількарічники; статеве репродуктивне зусилля високе і часте, спори великі (25-50 (-200) мкм), вік першої репродукції менший від 1 року, несприятливі періоди переживає спорами; коробочки часто занурені (ніжка коротка або її немає), інновації рідко; життєві форми – пухкі дернини, сланеві килими.

Багаторічний човник – стратегія видів мохоподібних, які потребують стабільних умов (епіфіти). Характерні ознаки: багаторічники зі значною тривалістю життя; репродуктивне статеве зусилля – помірне або низьке, вік першої статевої репродукції > 5 років; спори великі (25-200 мкм), їх тривалість життя коротка; вегетативне репродуктивне зусилля помірне, утворюють інновації, вік першої вегетативної репродукції мінливий. Життєві форми: подушки, гладенькі і шерехаті килими, дернинки.

Багаторічний стаєр конкурентний – стратегія життєвого циклу мохоподібних багаторічників зі значною тривалістю життя, швидким ростом, низькою статевою і безстатевою репродукцією; першою репродукцією через кілька років, спорами < 20 мкм, мінливою тривалістю життя. Життєві форми: плетива, деревця, килими, великі подушки.

Багаторічний стаєр стрес-толерантний – стратегія мохоподібних низинних і зеленомохових боліт, пустель. Характерні ознаки: багаторічники з довгою тривалістю життя, ріст повільний, статеве і вегетативне зусилля низькі або майже відсутні; перша репродукція лише через кілька років, спори < 20 мкм з різною тривалістю життя; життєва форма мінлива, високі або низькі дернинки (*Sphagnum* spp.).

Домінант – стратегія життєвого циклу виду, що є панівним в екосистемі. Характерні ознаки: багаторічники зі значною тривалістю життя, статеве і вегетативне репродуктивне зусилля низьке, спори великі (> 20 мкм), життєва форма – висока дернинка (деякі *Sphagnum* spp.).

Для оцінки стану бріофітного покриву доцільно використовувати види-індикатори. Кожний живий організм має певну норму реакції на вплив екологічних чинників. Хоча багато мохоподібних мають широкі екологічні амплітуди, все ж за характером опанованих ними біотопів, особливостями їх загальної організації можна виявити певні вимоги виду до факторів середовища: світла, вологи, температури, рН та типу субстрату тощо.

В умовах підвищеної температури та несприятливого водного режиму домінують види-поселенці, які завдяки зменшенню тривалості онтогенезу і віку першої репродукції утворюють майже суцільний моховий покрив, відтворюючи максимальну кількість нащадків за мінімально короткі терміни. Види мохів з іншим типом життєвої стратегії трапляються невеликими дернинами, або, частіше, як домішка серед інших видів.

Еколого-ценотичні показники

На основі спільності вимог видів до того чи іншого кліматично-едафічного чинника виділяються екоморфи: геліо-, гідро-, термо-, рН-морфи та ін. (Dierßen, 2001). Під час визначення їх у бріофітів звертається увага на особливості місцевиростань кожного виду в межах регіону дослідження, його адаптивні морфолого-анатомічні особливості.

У результаті бріоекологічних досліджень встановлено, що мохоподібні за режимом освітлення поділяються на такі геліоморфи: сціофіти (пристосовані до мінімуму сонячного освітлення), субсціофіти (живуть в затінених стаціях), помірні фотофіти, субфотофіти (ростуть в умовах значного освітлення) та власне фотофіти, що витримують максимум сонячного освітлення. Виділяють також індиферентні види – здатні успішно існувати за різних умов освітлення.

Одним із важливих факторів у поширенні рослин є зволоження екотопів (Лобачевська, 2014). Для бріофітів за напрямком підвищення ступеня зволоження виділяють такі гігроморфи: ксерофіти (види сухих освітлених стацій), мезоксерофіти, ксеромезофіти, мезофіти (мохи свіжих лісо-лучних екотопів), мезогідрофіти, гідрофіти, гідрогідрофіти та гідрофіти (пристосовані до життя в воді). Ті мохи, які витримують тимчасове водне занурення називають амфібійними; ті, що живуть у водоймах з стоячою водою – лімнофітами; ті що ростуть у повільно текучій воді – реофітами.

За кислотним режимом мохоподібні поділяють на шість груп: гіперацидофіли – рослини дуже кислих ($\text{pH} < 3,3$) ґрунтів, перацидофіли ($\text{pH} 3,4-4,0$), значні ацидофіли ($\text{pH} 4,1-4,8$), помірні ацидофіли ($\text{pH} 4,9-5,6$), субнейтрофіли ($\text{pH} 5,7-7,0$) та базифіли – види лужних ґрунтів ($\text{pH} > 7,0$). Слід зауважити, що серед бріофітів є стенотопні види, які ростуть тільки в дуже кислих умовах оліготрофних боліт, а також ті, що можуть існувати в стаціях з досить широкими межами кислотного режиму.

Загальновідомим є той факт, що мохи приурочені в своєму поширенні не стільки до типів рослинності, як до субстратів. Вони ростуть не лише на ґрунті, а й на інших субстратах, іноді таких, які не можуть бути місцем поселення для судинних рослин. Під час визначення субстратоморфи того чи іншого виду слід брати до уваги тип субстрату на якому частіше трапляється мох. В природі мохоподібні здебільшого трапляються на таких субстратах: ґрунті, стовбурах і гілках живих рослин, гнилій деревині, рештках тварин та кам'янистих породах. Цим субстратам відповідають такі субстратоморфи: епігеї, епіфіти, епібіоти, копрофіли та епіліти. Серед епігейних деякі бріологи додатково розрізняють види, що ростуть на торфі, піску (псамофіти), засолених ґрунтах (галофіти), на болотах (гелофіти). У межах епіфітів виділяють види коренів та окоренків (факультативні епіфіти), а також стовбурів дерев (власне епіфіти). Епібіотні види, в свою чергу, можуть поселятися на мертвій (без кори), гнилій та трухлявій деревині. Значна відмінність спостерігається між видовим складом мохів кислих та карбонатних кам'янистих порід. Облігатні епіліти першими опановують оголені ділянки скель, тоді як факультативні з'являються вже пізніше на продуктах їх руйнування.

Для визначення успішності заселення нових місцевиростань потрібно оцінювати активність видів мохоподібних, застосовуючи такі показники як частота трапляння, проективне покриття, біомаса та ін. На основі аналізу цих даних виділяють групи активності видів: надактивні (70-30%), високоактивні (30-15%), середньоактивні (15-5%), малоактивні (5-1%), неактивні (менше 1%). Видове розмаїття та динаміка бріофітних угруповань залежить від гідротермічних умов та сезону. Відбуваються постійні зміни кількості та активності видів мохів і заміна одних видів іншими, тобто підбір видів, краще пристосованих до умов місцевиростань. Закономірно, що бріофітний покрив формують надактивні, високоактивні та середньоактивні види, однак динаміка малоактивних та неактивних мохоподібних є індикатором негативних змін умов місцевиростань.

Рівень активності виду характеризує успішність заселення нових місцевиростань, ріст у певних умовах, а також те, наскільки ці умови відповідають його еколого-біологічним особливостям. Аналіз зміни кількості та активності над-, високо- та середньоактивних видів сприятиме

визначенню суті динамічних процесів у структурі бріофітних угруповань з різною життєвою формою та їхнього впливу на формування рослинного покриву на досліджуваній території в умовах кліматичних змін та залежно від ступеня антропогенного навантаження.

Життєві форми бріофітів

Встановлено, що пристосування мохів до істотних змін мікрокліматичних умов зумовлені, насамперед, пластичністю морфологічної структури мохових дернин, а саме змінами густоти дернин та розмірів листків і їх частин. Збільшення облистненості пагонів є одним із механізмів фотозахисту пігментного апарату в умовах високої інсоляції та засобом підтримки водного балансу всередині дернин моху в умовах підвищених температур та дефіциту вологи. У несприятливих мікрокліматичних умовах рослини проявляють ознаки ксероморфності: формують щільніші дернини з меншими листками на пагонах, що забезпечує зниження випаровування вологи в умовах водного дефіциту.

Життєві форми бріофітів характеризують групу рослин (не обов'язково споріднених) з подібними пристосувальними структурами, вони є результатом природного добору в певних умовах середовища та відображають певні екологічні умови та є індикаторами їх змін (Данилків та ін., 2008). Для встановлення життєвих форм мохоподібних використовують класифікацію К. Гамінгайма і Е. Робертсона (Gimingham, Robertson, 1950), модифіковану К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1982), П. Річардсом (Richards, 1984) та доповнену Д. Гляймом (Glime, 2007).

Однорічники – до них належать види з тривалою протоневою, що не залишають вегетативних пагонів на наступний рік (*Buxbaumia*, *Diphyscium*, *Ephemerum*, *Phascum*, *Riccia*).

Дернинки характерні для акрокарпних мохів та деяких печіночників з ортотропним ростом. Стебла їх переважно нерозгалужені, вертикальні, часто покриті ризоїдною повстю (*Tortella*, *Meesia*, *Paludella*, *Pseudobryum*). Види роду *Sphagnum* мають бічні гілочки з обмеженим ростом, які спіралью розташовані на стеблі та зібрані пучками; така ЖФ належить до пучкувато-гілчасто-дернистої. Також виділяють високі дернинки, що поширені у лісовому ярусі помірних зон (*Bartramiaceae*, *Dicranaceae*, *Polytrichaceae*) та низькі дернинки – характерні для відкритих мінеральних ґрунтів (*Barbula*, *Ceratodon*, *Didymodon*).

Подушки напівсферичної форми утворюють акрокарпні мохи з радіальним розподілом пагонів, рясним симподіальним галузненням і прикріпленням до субстрату ризоїдами. Вони трапляються на добре освітлених скелях та корі дерев (*Andreaea*, *Grimmia*, *Leucobryum*, *Orthotrichum*, *Plagiopus*);

Килимки характерні для плагіотропних видів, головні та латеральні пагони яких розміщені більш-менш в одній площині й прикріплюються ризоїдами до субстрату по всій довжині стебла. Килимки поділяються на шерехаті, гладенькі, нитчасті й сланеві (*Homalothecium*, *Ptychodium*, *Plagiothecium*, *Neckera*, *Targionia*, *Athalamia*, більшість *Marchantiaceae*). Ростуть на скелях та корі дерев.

Плетива – система пухких сплетінь, різноманітно і рясно розгалужених стебел (вертикальних, лежачих чи висхідних) з небагатьма ризоїдами чи без них. Такі ЖФ утворюють мохи, які характеризуються ортотропною орієнтацією головних пагонів і рясним боковим галуженням, переважно легко відокремлюються від субстрату. Характерні для лісового ярусу помірної зони (*Brachytheciaceae*, *Hylocomiaceae*, *Bazzania*, *Pleurozium*, *Pseudocalliergon* *Ptilidium*, *Thuidium*, *Trichocolea*).

Підвіски – епіфіти, переважно тропічні; для них характерне довге звисле головне стебло з короткими бічними гілками (*Meteoriaceae*, *Phyllogoniaceae*, тропічні види *Frullania*).

Хвости – ростуть на деревах і скелях; тінелюбні форми з радіально облистненими стеблами і гілками (*Plagiochila*).

Віяла – трапляються на вертикальних субстратах; повзучі рослини зі стеблами і гілками в одній площині (*Neckeraceae*, *Pterobryaceae*, *Thamnobryum*, деякі *Plagiochila*).

Деревця утворюють епігейні, рідше епіфітні або епілітні, мохи з різомами і надземними вертикальними стеблами (*Climacium*, *Hypnodendron*, *Hypopterygium*).

Стрічки – довгі, плаваючі стебла у струмках і озерах (*Fontinalis*).

Встановлено, що життєва форма мохів змінюється залежно від місцевиростання. *Climacium dendroides*, як правило, дендроїдної форми, але в умовах тривалого затоплення утворює плагіотропні перисторозгалужені стебла. На сухих освітлених ділянках піщаного ґрунту формуються нетипові дернинки *Pohlia nutans* – подушкоподібної життєвої форми, стебла на верхівці з чубкоподібно зібраними листками, що закінчуються довгими гіаліновими волосками. Спостерігається також зміна висоти стебел даного виду: від низьких дернинок (2 см) адаптованих до сухих умов, до високих (5 см) – на вологому ґрунті. У *Polytrichum formosum* Hedw. на вологих місцевиростаннях сформувалися високі дернинки (до 15 см), тоді як на відкритих оголених ділянках – низькі (1,5-2 см). Подібна закономірність спостерігається й у *Polytrichum longisetum* Sw. ex Brid., з низькими дернинками (1,5 см) в основі стовбурів та на вивернутому корінні дерев, і високими (10 см) на ґрунті. Види родів *Calliergon* та *Drepanocladus*, в умовах повного занурення у воду, не

змінюють життєвої форми, лише гілочки стають довшими, а плетиво – пухкішим.

Показано, що при підвищенні температури та зменшенні вологості місцевиростань у мохових угрупованнях домінують низькі пухкі дернини та пухкі плетива (вони можуть становити до 57,9% від усіх представлених життєвих форм (Рабик, 2010; Лобачевська, 2012; Кияк, 2013)). Очевидно, в таких місцевиростаннях виживання моху залежить від механізмів, що забезпечують захист від дефіциту води, а поглинання CO_2 стає лімітаційною стадією швидкості фотосинтезу. Пухке розташування низьких стебел сприяє кращому провітрюванню, доступу CO_2 та поглинанню води. У вогкіших місцевиростаннях мохи утворюють щільні дернини чи плетива, що забезпечує максимальну продуктивність моху за мінімальних втрат води в умовах інтенсивного освітлення (Лобачевська, 2011).

ФІЗІОЛОГІЧНІ ПОКАЗНИКИ БРІОІНДИКАЦІЇ

Найбільшу чутливість до зміни мікрокліматичних і гідротермічних умов місцевиростань проявляє асиміляційний апарат фотосинтезу мохів. Насамперед для індикації використовують зміну забарвлення листків, а саме показники хлорозу і некрозу листків бріофітів та інтенсивності флуоресценції хлорофілу. Співвідношення хлорофілів *a/b* та вмісту хлорофілів/каротиноїдів, вмісту феофітинів та міцності зв'язку хлорофілів та каротиноїдів з пігмент-білковими комплексами є найбільше придатними бріоіндикаційними показниками.

Цитофотометричний аналіз вмісту хлорофілу. Цитофотометричне визначення інтенсивності свічення хлорофілу проводять на цитофлуориметрі ЛЮМАМ-РЗ з використанням цитофотометричної приставки з інтерференційним світлофільтром 685 ± 14 нм; збудження люмінесценції зумовлювало синьо-фіолетове світло ртутної лампи надвисокого тиску ДРШ-250 (Демків, Сытник, 1985). Для аналізу використовують свіжозібраний матеріал моху. Листки відбирають з середньої частини пагона. Вимірювання здійснюють у різних ділянках середньої частини листової пластинки: у клітинах жилки, облямівки і посередині між жилкою та облямівкою. Інтенсивність люмінесценції визначають як середнє арифметичне значення з усіх вимірів.

Люмінесценція хлорофілу як показник функціонування фотосинтетичного апарату мохів в умовах несприятливого температурного та водного режимів знижується, що може бути індикатором кліматичних змін.

Кількісний вміст хлорофілів та каротиноїдів. Порівняння результатів щодо кількісних та якісних змін пігментів пластид в рослинах

у природних умовах за складного поєднання основних екологічних факторів середовища дає уявлення про пластичність чи консервативність обмінних процесів, свідчить про ступінь пристосованості окремих видів до умов існування.

Для визначення вмісту пігментів наважку рослинного матеріалу (100-200 мг) гомогенізують у 80%-ому ацетоні за методом Д. Арнона (Arnon, 1949). Отриманий ацетоновий екстракт, який містить суму зелених та жовтих пігментів, центрифугують (10 хв, 4000 g) та спектрофотометрично визначають оптичну густину екстракту за довжин хвиль 663 нм та 646 нм, які відповідають максимумам поглинання хлорофілів *a* та *b*, відповідно. Для визначення суми каротиноїдів оптичну густину екстракту вимірюють за $\lambda = 470$ нм.

У сприятливих мікрокліматичних умовах у пагонах мохів характерне високе співвідношення хлорофілів *a/b* та низькі показники співвідношення хлорофілів/каротиноїдів. В умовах високої інсоляції, несприятливого температурного та водного режимів відбувається суттєве збільшення вмісту каротиноїдів у пагонах мохів, що засвідчує їх фотопротекторну функцію – захист хлорофілу від фотоокиснення та пригнічення утворення активних форм кисню. Також характерним є зменшення співвідношення хлорофілів *a/b* унаслідок збільшення кількості хлорофілу *b* у загальному пулі зелених пігментів, молекули якого більше гідратовані та мають міцніші зв'язки з водою, що є певною компенсаційною реакцією пігментного апарату на стрес. Більшу стабільність вмісту хлорофілу *b* можна також пояснити і функціонуванням регуляторних механізмів, які впливають на міцність зв'язку пігментів з білково-ліпідним комплексом тилакоїдних мембран в умовах стресу.

Міцність зв'язку пігмент-білкових комплексів. Дослідження міцності зв'язку пігмент-білкових комплексів здійснюють за методикою Годнєва-Осипової, яка на підставі порівняння екстракції пігментів 60% водним розчином ацетону та 100% ацетоном. Вважається, що 60% розчин ацетону може екстрагувати лише ті пігменти, які не зв'язані із ліпопротеїдним комплексом мембран тилакоїда. За співвідношенням екстрагованих 60% розчином ацетону пігментів (із зруйнованих пігмент-білкових комплексів) та їхнього загального вмісту роблять висновки про характер зв'язку (Ніколайчук, Білик, 1997).

При підвищенні температури та зменшенні вологості повітря у пагонах мохів збільшується міцність зв'язку хлорофілів у пігмент-білкових комплексах хлоропластів, що свідчить як про підвищення толерантності пігментного апарату мохів до стресових умов, так і про активацію антиоксидантної системи захисту моху.

Вміст антоціанів. Антоціани беруть участь у захисті мембран тилакоїдів хлоропластів в умовах підвищеної інсоляції, температури та водного дефіциту, виконуючи функцію оптичного фільтру, який захищає електрон-транспортний ланцюг (Hollozy, 2002). Їх антиоксидантні властивості зумовлені високою донорною активністю і здатністю стабілізувати й делокалізувати неспарений електрон, що припиняє ланцюгові вільнорадикальні реакції (Ahmad et al., 2010).

Вміст антоціанів (мг/г маси сирої речовини) визначали за М.Н. Голубчиковим (Голубчиков, 1971). Наважку рослинного матеріалу гомогенізували у 10 мл 1% розчину соляної кислоти в етиловому спирті та витримували на водяній бані при 40-45 °С протягом 20 хв. Отриманий гомогенат фільтрували, вимірювали оптичну густину фільтрату за довжини хвилі 539 нм.

Збільшення концентрації антоціанів у клітинах мохів може бути індикатором змін пігментного апарату мохів в умовах підвищення температур та погіршення водозабезпечення рослин.

Вміст феофітинів. Значну частину пігментного фонду рослин становлять феофітини, які утворюються під час темнових реакцій фотосинтезу і деградації хлорофілів. Вміст феофітинів є важливою індикаційною ознакою рослинного організму на вплив несприятливих мікрокліматичних умов, зокрема погіршення гідротермічного режиму місцевиростань.

Для визначення вмісту феофітинів отримують екстракт пігментів у 100% ацетоні. Спочатку в екстракті вимірюють оптичну густину при 662 та 644 нм, потім до нього додають 1 краплю 25% HCl, перетворюючи всі хлорофіли до феофітинів. Після ретельного перемішування вмісту пробірки, вимірюють його екстинцію при 665 і 653 нм. Розраховують концентрації феофітину (Романюк, 2003). За різницею концентрацій хлорофілу і феофітину обчислюють вміст феофітину у вихідному екстракті.

Показано, що в умовах кліматичних змін, тобто за підвищення температури та зменшенні вологості значно збільшуються показники конверсії хлорофілів (особливо хл *a*) у феофітини.

Хлорофільний індекс. Основою продукційного процесу рослин є перетворення енергії й утворення органічних речовин у процесі фотосинтезу. Вміст хлорофілів є важливим показником потенційної здатності рослинного покриву до зв'язування атмосферного вуглецю. Як показник фотосинтетичної продуктивності доцільно використовувати хлорофільний індекс, що характеризує валовий вміст хлорофілу в рослинному покриві та може бути параметром для порівняння рослин різної морфології та систематичного положення. Для його встановлення

використовують величини вмісту хлорофілів a і b і дані по фітомасі усіх компонентів угруповання (Шмакова, 2005). Визначають за формулою: $XI = (x_l a + x_l b) \times \text{фітомаса (г/м}^2\text{)}$.

Хлорофільний індекс може бути важливим критерієм для оцінки впливу кліматичних змін на продукційний процес бріофітів. За несприятливого температурного та водного режиму зменшуються величини хлорофільного індексу унаслідок пригнічення роботи фотосинтетичного апарату та менших показників фітомаси мохових дернин.

Показники перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ). Чутливим показником біоіндикації є процеси ПОЛ, які характеризують стан біомембран клітин, які першими сприймають вплив несприятливих факторів середовища. Тому, оцінюючи інтенсивність пероксидації мембранних ліпідів у клітинах мохів, можна контролювати первинні процеси адаптації рослин до комплексу екологічних факторів (Glime, 2007). Рівень ПОЛ рекомендується досліджувати за вмістом первинних та вторинних продуктів ліпопероксидації – дієнових кон'югатів та малонового діальдегіду, оскільки підвищення рівня дієнових кон'югатів у клітинах є чутливим тестом на появу гідроперекисів, а малоновий діальдегід є маркером розвитку деструктивних процесів у ліпідній компоненті мембран. Також доцільно використовувати показник окисної модифікації білків – вміст карбонільних груп білків (Луцак та ін., 2004; Кияк, 2007; Кияк та ін., 2017).

Для визначення кількості дієнових кон'югатів наважку рослинного матеріалу гомогенізують у 0,1 М калій-фосфатному буфері (рН 7,0), додають суміш гептан-ізопропанол (1:1) та екстрагують протягом 20 хв. Вміст ДК визначають спектрофотометрично у гептановому шарі за довжини хвилі 232 нм, та виражають в одиницях абсорбції (Гаврилов, Мишкорудная, 1983).

Для визначення вмісту малонового діальдегіду (МДА) рослинний матеріал гомогенізують у 20% розчині трихлороцтової кислоти та інкубують із 0,5% розчином тіобарбітурової кислоти на киплячій водяній бані протягом 30 хв. У супернатанті, отриманому після центрифугування, спектрофотометрично визначають вміст малонового діальдегіду за довжини хвилі 532 нм. Вміст виражають в нМ МДА на 1 г сирової маси (Мусиенко и др., 2001).

Для визначення вмісту карбонільних груп (КГ) білків наважку рослинного матеріалу гомогенізують у 50 мМ калій-фосфатному буфері (рН 7,0). Отриманий після центрифугування (10 хв, 5000 g) осад розчиняють у 10 мМ розчині 2,4-динітрофенілгідразину та інкубують протягом 1 год при кімнатній температурі. Суміш центрифугують в

попередньому режимі, а отриманий осад розчиняють у 6 М гуанідингідрохлориді. Вміст КГ білків визначають у супернатантах спектрофотометрично за довжини хвилі 370 нм, використовуючи коефіцієнт молярного поглинання $22000 \text{ M}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ (Лушак та ін., 2004). Концентрацію білка визначають за методом Бредфорда (Bredford, 1976).

За несприятливого температурного та водного режимів у пагонах мохів підвищується вміст первинних і вторинних продуктів ліпопероксидації – дієнових кон'югатів та малонового діальдегіду, а також показник окисної модифікації білків – вміст карбонільних груп.

Співвідношення компонентів аскорбатного циклу. Важливим біохімічним індикатором стану навколишнього середовища, а також біомаркером фізіологічного стану рослин у стресових умовах є співвідношення компонентів аскорбатного циклу (Basile et al., 2013; Smirnoff, 2005; Кияк, 2014), тому доцільно досліджувати вміст аскорбату та його дегідроформ для оцінки толерантності різних видів мохів до кліматичних змін.

Метод визначення вмісту аскорбінової (АК), дегідроаскорбінової (ДАК) та дикетогулонової кислот (ДКГК) ґрунтується на взаємодії 2,4-динітрофенілгідразину з ДАК та ДКГК з утворенням у середовищі з сірчаною кислотою відповідних озазонів, які дають червоне забарвлення (Чупахіна, 2000). Наважку рослинного матеріалу розтирають у 5% метафосфорній кислоті (1:10). Вміст АК, ДАК, ДКГК розраховують за різницею поглинання при 520 нм на спектрофотометрі Specord 210 Plus та виражають у мкг/г маси сухої речовини.

В сприятливих мікрокліматичних умовах рівновага між компонентами аскорбатного циклу у клітинах мохів зміщена в бік нагромадження аскорбінової кислоти, що свідчить про резервні властивості антиоксидантної системи мохів. В умовах кліматичних змін за несприятливого гідротермічного режиму зменшується вміст аскорбінової кислоти в рослинах та нагромаджуються її окиснені форми (дегідроаскорбінова та дикетогулонова кислоти). Співвідношення відновлених та окиснених форм аскорбату є важливим показником окисно-відновного статусу клітин мохів та біомаркером фізіологічного стану рослинного організму в умовах кліматичних змін.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Арсан О.М., Давидов О.А., Дяченко Т.А. та ін. (2006). Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. К.: ЛОГОС, 408 с.
- Бойко М.Ф. (1999). Мохообразные в ценозах степной зоны Европы. Херсон: Айлант, 160 с.
- Василевич В.И. К методике выделения растительных ассоциаций с помощью математических методов. *Методы выделения растительных ассоциаций*. Л.: Наука, 1971: 111-123.
- Василевич В.И. Ценоквант как наименьшая единица растительного покрова. *Ботан. журн.* 1973; 58, № 9: 1241-1251.
- Гаврилов В.Б., Мишкорудная М.И. Спектрофотометрическое определение содержания диеновых гидроперекисей липидов в плазме крови. *Лаб. дело*. 1983, №3: 33-35.
- Голубчиков М.Н. (1971). Выделение фенольных соединений из растительных материалов. М.: Наука, 107 с.
- Данилків І., Лобачевська О., Рабик І., Щербаченко О. (2008). Словник біологічних термінів. Львів, 149 с.
- Дедю И.И. (1989). Экологический энциклопедический словарь. Кишинев: Гл. ред. Молд. сов. энцикл., 406 с.
- Демків О.Т., Сытник К.М. (1985). Морфогенез архегоніат. Киев: Наук. думка, 204 с.
- Жижин М.П. Проблеми режиму заповідних територій. *Укр. ботан. журн.* 1990; 47, № 6: 62-68.
- Жижин М.П., Кагало О.О. Особливості охорони заплавної рослинності заповідника "Розточчя". *Укр. ботан. журн.* 1989 а; 46, № 2: 81-85.
- Жижин Н.П., Кагало А.А. Особенности процесса синантропизации флоры заповедных территорий. *Проблемы изучения синантропной флоры СССР*. Матер. Всесоюзн. совещ. 1989 в. Ч. 2. М.: 60-62.
- Жижин Н.П., Кагало А.А. Структура ценопопуляций и особенности охраны березы низкой (*Betula humilis* Schrank) в заповеднике "Расточье". *Популяционные исследования растений в заповедниках*. М.: Наука, 1989 б: 88-104.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. (2013). Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы : Университетская книга, 49 с.
- Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження (2018). За ред. В. Кияка. Львів: Вид-во ННВК «АТБ», 280 с.
- Кагало О. Концептуально-методичні засади соціологічної оцінки змін рослинного покриву. *Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна*. 2003 б. Вип. 34: 3-18
- Кагало О.О. Менеджмент-план природоохоронної території і місце в ньому системи моніторингу біорізноманітності. *Біосферний резерват як модель сталого розвитку територій та об'єктів природно-заповідного фонду*. Мат-ли між нар. наук.-практ. конф. Львів: Меркатор, 2003 а: 108-111.
- Кагало О.О. Екомережа як організаційна та об'єктна основа комплексного моніторингу біорізноманітності. *Відновлення порушених природних екосистем*: Мат-ли третьої між нар. наук. конф. (м. Донецьк, 7-9 жовтня 2008 р.). Донецьк, 2008: 243-250.
- Кагало О.О. Теоретичні засади системної фітосоціології в аспекті вивчення та оцінки біорізноманіття в умовах антропогенно зміненого ландшафту. *Матеріали міжнародної наукової конференції "Промислова ботаніка – стан та перспективи розвитку"* (4-7 жовтня 2010 р., м. Донецьк). Донецьк, 2010: 207-215.
- Кагало О.О., Жижин М.П. Методичні аспекти соціологічної оцінки резерватогенних змін біогеоценозів у системі екомережі та природно-заповідних територій. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. Львів, 2010; Т. 1(8), № 1: 9-28.
- Канарський Ю. Принципи екогеографічного аналізу ентомофауністичних комплексів. *Конструктивна географія і картографія: стан, проблеми, перспективи*: матеріали

міжнародної науково-практичної онлайн-конференції, присвяченої 20-річчю кафедри конструктивної географії і картографії Львівського національного університету імені Івана Франка (Україна, Львів, 1–3 жовтня 2020 р.). Львів: Простір-М, 2020: 212-216.

Канарський Ю.В. Екогеографічна характеристика денних лускокрилих (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2015. Т. 6(13), № 1: 235-248.

Канарський Ю.В., Панін Р.Ю. Еколого-біогеографічні аспекти формування угруповань турунів (Coleoptera, Carabidae) у високогір'ї Чорногори (Українські Карпати). *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*. 2017. Т. 8(15), № 1: 185-216.

Кияк В.Г. (2013). Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 248 с.

Кияк В.Г., Білонога В.М. Завдання онтогенетичних і популяційних досліджень для уникнення втрат фіторізноманіття у високогір'ї Українських Карпат. *Біологічні Студії*. 2017. Т. 11, № 3-4: 89-90.

Кияк Н.Я. Особливості накопичення іонів свинцю та їх вплив на стан прооксидантноантиоксидантної системи у пагонах водного моху *Fontinalis antipyretica* Hedw. *Чорноморський ботанічний журнал*. 2007. 3 (1): 56–64.

Кияк Н.Я. Сезонні зміни вмісту компонентів глутатіоно-аскорбатного циклу в мохах на території відвалу видобутку сірки. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2014. Випуск 67: 189–197.

Кияк Н.Я., Баїк О. Л., Кіт Н. А. Морфо-фізіологічна адаптація бріюфітів до екологічних факторів на дегазованих територіях видобутку сірки. *ScienceRise: Biological Science*. 2017. 5 (8): 33-38. doi: 10.15587/2519-8025.2017.113540

Круглов І. Делімітація, метризація та класифікація морфогенних екорегіонів Українських Карпат. *Укр. геогр. журн.* 2008: 59-68.

Куркин К.А. Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению. *Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол.* 1980. Вып. 3: 40-56.

Лобачевська О.В. Екологічні особливості та репродуктивна стратегія мохоподібних на антропогенно трансформованих територіях. *Наукові записки Тернопільського держ. педагог. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*. 2011. 2(47): 109–113.

Лобачевська О.В. Мохоподібні як модель дослідження екофізіологічної адаптації до умов природного середовища. *Чорн. бот. журн.* 2014. 10(1): 48–60.

Лобачевська О.В. Репродуктивна стратегія мохоподібних на дегазованих територіях видобутку сірки (Львівська область). *Укр. ботан. журн.* 2012. 69(5): 406–416.

Луцак В. І., Багнюкова Т. В., Луцак О. В. Показники окислювального стресу. 1. Тіобарбітуратактивні продукти і карбонільні групи білків. *Укр. біохім. журн.* 2004. Т. 71, № 5: 112-117.

Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод (2006). К.: Логос, С. 340–364.

Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями (1998). К.: Символ-Т, 28 с.

Миркин Б.М. (1985). Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 136 с.

Мусяненко М. М., Паршикова Т. В., Славный П. С. (2001). Спектрофотометрические методы в практике физиологии, биохимии и экологии растений. К.: Фитосоциоцентр, 200 с.

Ніколайчук В.І., Білик П.П. (1997). Лабораторно-практичні роботи з ґрунтознавства. Ужгород, 112 с.

Одум Ю. Экология (1986). В 2-х т. М.: Мир. Т. 1, 328 с.; Т. 2, 376 с.

Оксиук О.П., Жукинський В.Н. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши. *Гидробиол. журн.* 1993. Т. 29, № 4: 62–76.

Олексив И.Т. (1992). Показатели качества природных вод с экологических позиций. Львів: Світ, 232 с.

Природа Українських Карпат (1968). Львів: Вид-во Львівського університету, 266 с.

Рабик І.В., Данилків І.С., Щербаченко О.І. Структура і динаміка бріофітних угруповань на девастрованих землях Львівщини (на прикладі відвалу гірничо-хімічного підприємства "Сірка"). *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2010. Вип. 53: 58-66.

Работнов Т.А. (1992). Фитоценология. М.: Изд-во Московск. ун-та, 352 с.

Романюк Н., Цвілинюк О., Микієвич І., Терек О. (2003). Фізіологія рослин: метод. вказівки до лабор. робіт з малого практикуму для студ. біол. ф-ту. Львів: Вид. центр ЛНУ імені Івана Франка, 78 с.

Семенченко В.П. (2004). Принципы и системы биоиндикации текучих вод. Минск: Орех, 125 с.

Сукачев В.Н. Сущность типов леса как растительной ассоциации. *Труды по лесному опытному делу*. 1929. 1/75: 4-32.

Улична К.О., Гапон С.В., Кулик Т.Г. К методике изучения эпифитных моховых обрастаний. Проблемы бриологии в СССР. 1989. Л.: Наука: 201–206.

Червона книга України. Рослинний світ (2009). Під заг. ред. Я.П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 912 с.

Чупахина Г. Н. (2000). Физиологические и биохимические методы анализа растений: практикум. Калининград : Изд-во Калининград. гос. ун-та, 59 с.

Шашко Д.И. (1967). Агроклиматическое районирование СССР. М.: Колос, 335 с.

Шенников А.П. (1964). Введение в геоботанику. Л.: Изд-во Ленинград. Ун-та, 446 с.

Шмакова Н.Ю. Продуктивность злаково-кустарничково-моховых сообществ в окрестностях пос. Баренцбург (Шпицберген). *Комплексные исследования природы Шпицбергена*. Апатиты. 2005. Вып. 5: 519-525.

Ярошенко П.Д. (1961). Геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 474 с.

Ahmad, P., Jaleel, C. A., Salem, M. A., Nabi, G., Sharma, S. . Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology*. 2010. 30, №3: 161-175. DOI: 10.3109/07388550903524243

Arnon D. Copper enzymes isolated chloroplasts, polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*. 1949. 24: 1-15.

Basile A. S., Sorbo B. C., Golia S., Montanari R. C., Esposito S. Antioxidant activity in extracts from *Leptodictyum riparium* (Bryophyta), stressed by heavy metals, heat shock and salinity. *Plant Biosyst*. 2013. Vol. 145: 77-80.

Bredford W. A simple method for protein test. *Annal. Biochem*. 1976. N 72: 248-252.

Common International Classification of Ecosystem Services [Електронний ресурс]. European Environmental Agency, 2021. Режим доступу: <https://cices.eu/resources/>

Dallmeier F. Biodiversity inventories and monitoring: essential elements for integrating conservation principles with resource development projects. *Biodiversity in managed landscapes: theory and practice* / Ed. by R.C. Szaro, D.W. Johnston. New York: Oxford Univ. Press, 1996: 221-236.

Dierßen K. (2001). Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca*, Band 56, 289 p.

During H.J. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*. 1979. 5: 2-18.

Gimingham C.H., Robertson E.T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. *Transaction of British Bryological Society*. 1950. 1: 330–344.

Glime J. M. Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. 2007. – E-book sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Accessed on March 2008 at <<http://www.bryoecol.mtu.edu/>>.

Hollozy, F. Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron*. 2002. 33: 179-197. doi: 10.1016/s0968-4328(01)00011-7

Keller T., Pielmeier C., Rixen C., Gadiant F., Gustaffson D., Stähli M. Impact of artificial snow and ski-slope grooming on snowpack properties and soil thermal regime in a sub-alpine ski area. *Ann. Glac*. 2004. 38: 314-318.

- Klein J.A., Harte J., Zhao X.Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecol. Lett.* 2004. 7: 1170-1179.
- Kobiv Y. Response of rare alpine plant species to climate change in the Ukrainian Carpathians. *Folia Geobot.* 2017. 52: 217-226.
- Kobiv Y. Trends in population size of rare plant species in the alpine habitats of the Ukrainian Carpathians under climate change. *Diversity.* 2018. 10(3): 62.
- Kolkwitz R., Marsson M. Ökologie der pflanzlichen Saprobien. *Ber. dt. bot. Ges.* 1908. Vol. 26A.: 505-519.
- Łukasiewicz Sz. Propozycja modyfikacji metody wykreślenia okresu wilgotnego, “humidowego” w “diadramie klimatycznym Gaussena-Waltera”. *Badania fizjograficzne nad Polską Zachodnią. Seria A – Geografia Fizyczna.* 2006. Tom 57: 95-99.
- Mägdefrau K. Life-forms of bryophytes. *Bryophyte ecology.* Ed. A.J.E. Smith. London: Chapman a. Hall., 1982.: 45-58.
- Meagher T.R. Population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious lily. II. Mechanisms governing sex ratios. *Evolution.* 1981. 35: 557-567.
- Pantle E. and Buck H. (1955). Die Biologische Überwachung der Gewässer und Die Darstellung der Ergebnisse, Gas- und Wasserfach, Vol. 96, No. 18: 1-604.
- Richards P. W. The ecology of tropical forest bryophytes. *New Manual of Bryology*, vol. 2. – The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan. 1984: 1233-1270
- Rixen C., Freppaz M., Stoeckli V., Huovinen C., Huovinen K., Wipf S. Altered snow density and chemistry change soil nitrogen mineralization and plant growth. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2008. Vol. 40: 568–575.
- Rixen C., Stoeckli V., Ammann W. Does artificial snow production affect soil and vegetation of ski pistes? A review. *Perspect. Plant Ecol. Syst.* 2003. 5(4): 219–230.
- Roux-Fouillet P., Wipf S., Rixen C. Long-term impacts of ski piste management on alpine vegetation and soils. *J. Appl. Ecol.* 2001. 48(4): 906–915.
- Shaw A.J. Population ecology, population genetics and microevolution. In *Bryophyte Biology.* Eds. Shaw A.J., Goffinet B. – Cambridge University Press, Cambridge, 2000: 369–402.
- Smirnoff N. Ascorbate, tocopherol and carotenoids: metabolism, pathway engineering and functions. In: Smirnoff, N. (ed.). *Antioxidants and Reactive Oxygen Species in Plants.* Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK, 2005: 53-86.
- Stark L.R. New frontiers in bryology: Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *Bryologist*, 2002. 105: 204–218.
- The impacts of skiing and related winter recreational activities on mountain environments (2013). Eds: C. Rixen, A. Rolando. Oak Park: Bentham Science Publishers, 221 p.
- Tooren van B.F., Ode B., Bobbink R. Management of Dutch chalk grasslands and the species richness of the cryptogam layer. *Acta Botanica Neerlandica.* 1991. 40: 379-380.
- Van Ommeren R.J. Species composition on reclaimed ski runs compared with unseeded areas. *J. Range Manage.* 2001. 54.: 307-311.
- Wipf S., Rixen C., Fischer M., Schmid B., Stoeckli V. Effects of ski piste preparation on alpine vegetation. *J. Appl. Ecol.* 2005. 42: 306-316.
- Woodiwiss F.S. The biological system of stream classification used by the Trent River Board. *Chemistry and Industry.* 1964. Vol. 11: 443.
- Woodiwiss F.S. (1978). Comparative study of biological-ecological water quality assessment methods. *Summary Report. Commission of the European Communities.* UK.: Seven Trent Water Authority, 45 p.
- World Meteorological Organization: <https://community.wmo.int> [електронний ресурс]

Наукове видання

Володимир Григорович КИЯК, Іван Миколайович ДАНИЛИК,
Ірина Миронівна ШПАКІВСЬКА, Олександр Олександрович КАГАЛО,
Оксана Василівна ЛОБАЧЕВСЬКА, Юрій Васильович КАНАРСЬКИЙ,
Оксана Георгіївна МАРИСКЕВИЧ, Ольга Олегівна АНДРЕЄВА,
Юрій Йосифович КОБІВ, Тарас Ігорович МИКІТЧАК,
Наталія Ярославівна КИЯК, Ірина Володимирівна РАБИК

ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОРИЗНОМАНІТТЯ І РАРИТЕТНИХ ТИПІВ ОСЕЛИЩ В УМОВАХ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

ДОВІДНИК

Авторська редакція

Комп'ютерний набір та верстка:
В.П. Штупун

Оригінал-макет виготовлено
В Інституті екології Карпат НАН України
79026, Львів, вул. Козельницька, 4

Підписано до друку 12.12.2022 р.
Формат 60×84/16. Папір офсетний.
Ум.-друк. арк. 3,2.
Наклад 100 прим.

Видавництво “Левада”
79013, м.Львів, вул. Ст. Бандери, 45

Друк ПП Ощипок М.М.
81600, м. Миколаїв, вул. Лисенка, 37, Львівська обл.
Свідоцтво суб'єкта видавничої діяльності
Серія ДК №5291 від 08.02.2017 р.