ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ

Кафедра загальної та прикладної екології і зоології

Кваліфікаційна робота
Бакалавра

на тему: ВПЛИВ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН НА МІГРАЦІЮ БЕЗХРЕБЕТНИХ У ЗАПОВІДНИХ ЗОНАХ УКРАЇНИ

IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON INVERTEBRATE SPECIES MIGRATION IN PROTECTED AREAS OF UKRAINE

Виконала: студентка 4 курсу, групи 6.1012

спеціальності 101 Екологія

освітньо-професійної програми

Екологія, охорона навколишнього середовища та збалансоване природокористування

Білик А.В.

Керівник доцент, доцент, к.б.н. Воронова Н.В.

Рецензент доцент, доцент, к.с/г.н. Притула Н.М.

Запоріжжя – 2026

ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

Біологічний факультет
Кафедра загальної та прикладної екології і зоології
Рівень вищої освіти бакалавр
Спеціальність 101 Екологія
Освітньо-професійна програма Екологія, охорона навколишнього середовища та збалансоване природокористування

ЗАТВЕРДЖУЮ

Завідувач кафедри загальної та прикладної екології і зоології, д.б.н., проф.

О.Ф. Рильський

«__» _____ 2026 року

ЗАВДАННЯ
НА КВАЛІФІКАЦІЙНУ РОБОТУ СТУДЕНТЦІ

Білик Анні Віталіївні

1. Тема роботи «Вплив кліматичних змін на міграцію безхребетних у заповідних зонах України»
керівник роботи доцент к.б.н., Воронова Н.В,
затверджена наказом ЗНУ від «05» січня 2026 р. № 08-с
2. Строк подання студентом роботи «____» _____ 20__ року
3. Вихідні дані до роботи: методичні матеріали, наукові джерела з питань кліматичних змін, міграції безхребетних, стану заповідних територій України, дані кліматичних спостережень.
4. Зміст розрахунково-пояснювальної записки (перелік питань, які потрібно розробити): проаналізувати сучасні наукові підходи до вивчення впливу кліматичних змін на біорізноманіття та міграційні процеси безхребетних, охарактеризувати кліматичні фактори, що визначають умови існування безхребетних у заповідних зонах України,
5. Перелік графічного матеріалу (з точним зазначенням обов'язкових креслень): 9 таблиць, 8 рисунків.

6. Консультанти розділів роботи

Розділ	Прізвище, ім’я, по-батькові та посада консультанта	Підпис, дата	
		завдання видав	завдання прийняв
4	Притула Н.М., доцент, к.с./г.н		

7. Дата видачі завдання _____

КАЛЕНДАРНИЙ ПЛАН

№ з/п	Назва етапів кваліфікаційної роботи	Строк виконання етапів роботи	Примітки
1.	Огляд літературних джерел. Написання відповідного розділу роботи.	01.11.2025 – 31.01.2026	Виконано
2.	Вивчення, засвоєння методик дослідження. Написання відповідного розділу роботи.	01.02.2026 – 28.02.2026	Виконано
3.	Засвоєння правил техніки безпеки під час виконання експериментальної частини. Написання відповідного розділу роботи.	01.02.2026 – 28.02.2026	Виконано
4.	Аналіз впливу температурного режиму та сезонності на міграцію безхребетних. Оформлення результатів дослідження.	01.03.2026 – 30.04.2026	Виконано
5.	Оформлення кваліфікаційної роботи. Передзахист роботи.	01.05.2026 – 30.05.2026	Виконано
6.	Рецензування кваліфікаційної роботи.	10.06.2026	Виконано
7.	Захист кваліфікаційної роботи.	18.06.2026	Виконано

Студентка _____ А.В. Білик

Керівник роботи _____ Н.В. Воронова

Нормоконтроль пройдено

Нормоконтролер Н.М. Притула

РЕФЕРАТ

В роботі 80 сторінок, 9 таблиць, 8 рисунків, було використано 60 літературних джерел, із них 35 іноземною мовою.

Об’єктом дослідження є міграційні процеси безхребетних тварин у заповідних зонах України.

Предметом дослідження є закономірності зміщення ареалів і зміни міграційної активності безхребетних під впливом температурного режиму, режиму зволоження та сезонної динаміки.

Методи досліджень: теоретичний аналіз і синтез літератури, порівняльно-географічний і картографічний аналіз, кліматичне моделювання, сценарний аналіз, статистичний аналіз часових рядів.

Метою кваліфікаційної роботи є комплексний аналіз закономірностей міграції безхребетних у заповідних зонах України під впливом кліматичних змін та обґрунтування підходів до збереження їхнього біорізноманіття.

Теоретично визначено, що кліматичні зміни трансформують просторову організацію угруповань безхребетних у заповідних зонах України. Встановлено вплив підвищення температури, зміни зволоження, скорочення снігового покриву, посилення посушливості та сезонних зрушень на фенологічні цикли, популяційну динаміку, міграційну активність і зміщення ареалів. Обґрунтовано необхідність адаптивного управління природно-заповідним фондом із підтриманням екологічної зв’язності та міграційних коридорів.

КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ, БЕЗХРЕБЕТНІ, МІГРАЦІЯ, ЗАПОВІДНІ ЗОНИ, БІОРІЗНОМАНІТТЯ, АРЕАЛИ ВИДІВ, ФЕНОЛОГІЧНІ ЗРУШЕННЯ, ЕКОЛОГІЧНІ КОРИДОРИ, АДАПТИВНЕ УПРАВЛІННЯ.

ABSTRACT

The qualification work contains 80 pages, 9 tables, 8 figures and uses 60 literary sources, including 35 sources in a foreign language.

The object of the research is the migration processes of invertebrate animals in protected areas of Ukraine.

The subject of the study is the patterns of range shifts and changes in the migration activity of invertebrates under the influence of temperature regime, moisture regime and seasonal dynamics.

Research methods include theoretical analysis and synthesis of scientific literature, comparative geographical and cartographic analysis, climate modelling, scenario analysis and statistical analysis of time series.

The purpose of the qualification work is to analyse the patterns of invertebrate migration in protected areas of Ukraine under the influence of climate change and to substantiate approaches to biodiversity conservation.

The study theoretically determines that climate change transforms the spatial organization of invertebrate communities in protected areas of Ukraine. It establishes the impact of rising temperatures, changes in moisture regime, reduction of snow cover, increasing aridity and seasonal shifts on phenological cycles, population dynamics, migration activity and species range shifts. The work substantiates the need for adaptive management of the nature reserve fund, including ecological connectivity and migration corridors.

CLIMATE CHANGE, INVERTEBRATES, MIGRATION, PROTECTED AREAS, BIODIVERSITY, SPECIES RANGES, PHENOLOGICAL SHIFTS, ECOLOGICAL CORRIDORS, ADAPTIVE MANAGEMENT.

ЗМІСТ

ВСТУП 7

РОЗДІЛ 1. КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ ТА БІОРІЗНОМАНІТТЯ 10

1.1. Глобальні та регіональні кліматичні зміни 10

1.2. Вразливість безхребетних до кліматичних факторів 15

1.3. Заповідні зони як осередки збереження біорізноманіття 21

РОЗДІЛ 2. МЕТОДОЛОГІЯ ДОСЛІДЖЕННЯ 28

2.1. Характеристика досліджуваних територій 28

2.2. Аналіз кліматичних даних 34

РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ КЛІМАТУ НА МІГРАЦІЮ БЕЗХРЕБЕТНИХ 42

3.1. Зміни температурного режиму та їх наслідки 42

3.2. Вплив вологості та сезонності 46

3.4. Прогноз міграційних змін 57

РОЗДІЛ 4. ОХОРОНА ПРАЦІ ТА БЕЗПЕКА В НАДЗВИЧАЙНИХ СИТУАЦІЯХ 65

ВИСНОВКИ 71

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ 73

ВСТУП

Актуальність роботи. Глобальне потепління перетворилося на вимірювану реальність, що змінює умови існування живих організмів швидше, ніж більшість екосистем здатні адаптуватися. За даними МГЕЗК, середня температура поверхні Землі зросла приблизно на 1,1°C порівняно з доіндустріальним рівнем, причому цей процес просторово і часово нерівномірний [1]. Для України, яка розташована на межі кількох кліматичних зон, наслідки особливо відчутні: зростання частоти посух у степових регіонах, зміна режиму зволоження в Поліссі, скорочення снігового покриву в Карпатах. У цьому контексті питання збереження біорізноманіття набуває нового виміру: йдеться вже не про захист окремих видів від локальних загроз, а про підтримання здатності цілих екосистем функціонувати в умовах системної кліматичної трансформації.

Актуальність теми визначається необхідністю наукового обґрунтування адаптивних підходів до охорони безхребетних у заповідних зонах України. Кліматичні зміни проявляються через підвищення температури, зміну режиму зволоження, посилення посушливості в степових регіонах і трансформацію снігового режиму в гірських екосистемах [1–7]. Для безхребетних ці процеси мають особливе значення, оскільки їхні життєві цикли, фенологічна активність, розвиток личинок і просторове переміщення тісно пов’язані з температурою, вологістю та сезонністю [8–12]. У зв’язку з цим заповідні території потрібно розглядати не лише як осередки охорони біорізноманіття, а і як елементи просторової екологічної мережі, здатної підтримувати міграційні коридори, рефугіуми та адаптивне природоохоронне управління [13–17].

Метою кваліфікаційної роботи є комплексний аналіз впливу кліматичних змін на міграцію безхребетних у заповідних зонах України та обґрунтування підходів до збереження їхнього біорізноманіття в умовах кліматичної трансформації екосистем.

Для досягнення поставленої мети було сформовано такі *завдання*:

1. Проаналізувати сучасні наукові підходи до вивчення впливу кліматичних змін на біорізноманіття та міграційні процеси безхребетних.

2. Охарактеризувати основні кліматичні фактори, що визначають умови існування безхребетних у заповідних зонах України.

3. Розглянути особливості досліджуваних заповідних територій як осередків збереження біорізноманіття та потенційних рефугіумів для безхребетних.

4. Визначити механізми впливу температурного режиму, вологості та сезонності на фенологічні цикли, популяційну динаміку й міграційну активність безхребетних.

5. Проаналізувати можливі напрями зміщення ареалів безхребетних під впливом кліматичних змін.

6. Обґрунтувати прогнозні сценарії міграційних змін і практичні підходи до адаптивного управління природно-заповідним фондом України.

7. Розглянути питання безпеки та організації польових екологічних досліджень у заповідних зонах.

Об'єктом дослідження є міграційні процеси безхребетних тварин у заповідних зонах України.

Предметом дослідження є закономірності зміщення ареалів і зміни міграційної активності безхребетних під впливом температурного режиму, режиму зволоження та сезонної динаміки, а також природоохоронні підходи до збереження їхнього біорізноманіття.

Методи дослідження. У роботі використано загальнонаукові та спеціальні методи дослідження: аналіз і синтез наукової літератури, порівняльно-географічний метод, картографічний аналіз, узагальнення даних щодо кліматичних тенденцій і стану заповідних територій, елементи кліматичного моделювання, сценарний аналіз, статистичний аналіз часових рядів, а також метод систематизації й порівняння наукових даних щодо реакції безхребетних на зміну кліматичних факторів.

Наукова новизна дослідження полягає в узагальненні та систематизації сучасних уявлень про вплив кліматичних змін на міграційні процеси безхребетних у заповідних зонах України. У роботі комплексно розглянуто взаємозв'язок між температурними змінами, режимом зволоження, сезонними зрушеннями, фрагментацією природних оселищ і просторовим переміщенням безхребетних. Запропоновано підхід до аналізу заповідних територій не лише як статичних осередків охорони біорізноманіття, а також елементів потенційної мережі екологічної зв'язності, що має значення для підтримання міграційних процесів в умовах кліматичної трансформації.

Практичне значення одержаних результатів полягає в можливості використання висновків роботи для вдосконалення підходів до управління природно-заповідним фондом України. Результати дослідження можуть бути застосовані під час планування заходів із підтримання екологічних коридорів, організації моніторингу безхребетних, оцінювання кліматичних ризиків для заповідних територій, розроблення адаптаційних природоохоронних заходів і підготовки навчальних матеріалів з екології, охорони біорізноманіття та заповідної справи.

Особистий внесок здобувача освіти полягає в аналізі й систематизації наукових джерел за темою дослідження, узагальненні даних щодо впливу кліматичних факторів на безхребетних, порівнянні особливостей заповідних територій України, формуванні авторських таблиць і схем, а також у розробленні висновків щодо можливих напрямів адаптивного управління збереженням безхребетних у заповідних зонах.

РОЗДІЛ 1. КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ ТА БІОРІЗНОМАНІТТЯ

1.1. Глобальні та регіональні кліматичні зміни

Фенологічні зрушення в екосистемах Центральної та Східної Європи добре показують, що кліматичні зміни проявляються не лише через середньорічну температуру. Зміна строків цвітіння рослин, лету комах і сезонної активності тварин створює асинхронність між компонентами екосистеми. Для безхребетних така асинхронність особливо помітна, оскільки їхні життєві цикли залежать від температури, вологості та доступності кормових ресурсів [2, 12, 19]. Тому аналіз глобальних і регіональних кліматичних змін потрібний не як загальний фон, а як основа для пояснення подальших змін міграційної активності.

Середня температура поверхні Землі зросла приблизно на 1,1–1,2 °C відносно доіндустріального рівня, але екологічні наслідки цього процесу не є однаковими для різних регіонів [1, 2]. В арктичних і субарктичних зонах потепління відбувається швидше, ніж у тропіках, а континентальні території загалом реагують інакше, ніж океанічні. Для безхребетних важливий не тільки сам факт потепління, а і те, як воно змінює тривалість активного сезону, частоту температурних екстремумів і умови зимівлі.

Зміни режиму опадів мають менш однозначний характер, ніж підвищення температури. В одних регіонах збільшується частка інтенсивних короткочасних опадів, в інших посилюється дефіцит вологи у вегетаційний період. Для безхребетних така нестабільність може бути критичною: ґрунтові, підстилкові, водні та прибережні групи залежать не від середньої кількості опадів за рік, а від того, коли саме і в якій формі доступна волога [1, 4, 18]. Теплові хвилі, посухи й різкі паводкові події в цьому контексті діють як короткі, але сильні стресові імпульси.

Для України ці глобальні тенденції набувають особливого регіонального виміру. За даними Карабінюка М. М., у північно-східному секторі ландшафту Чорногора (Українські Карпати) середньорічна температура за останні 30 років

зросла на 0,8–1,2 °C, а кількість днів стійкості сніговим покривом скоротилася на 15–20 % [6-7]. Це не просто кліматична статистика – скорочення снігового покриву впливають на термічний режим обґрунтування взимку, створюючи обґрунтовані безхребетні природні ізоляції від морозів і водночас змінюючи умови весняного зволоження. Карпатський регіон, де висотна поясність формує мозаїку мікрокліматів, виявляється особливо чутливим до таких змін: навіть незначне підвищення температури на 0,5 °C може зміщувати межі кліматичних зон на 80–100 м по вертикалі [6].

Степова зона України демонструє іншу модель трансформації. Нікітенко М. П. та Аверчев О. В. фіксують для півдня України стійке зростання посушливості, що виражається у збільшенні тривалості бездощових періодів влітку та зниження рівня обґрунтованих вод [5]. Якщо в Карпатах основним кліматичним стресом є температурна нестабільність і скорочення снігового покриву, то в степових заповідниках, зокрема в «Асканії-Новій», визначальним чинником стає дефіцит вологи. Соломаха Н. Г. та Короткова Т. М. показали, що в умовах посилення посушливості в «Асканії-Нова» відбувається перерозподіл угруповань безхребетних: гігрофільні види відступають до мікрозниження рельєфу та зволожених ділянок, тоді як ксерофільні форми розширюють свою присутність [20]. Цей процес є не просто зміщенням видів у просторі – він показує про реструктуризацію трофічної мережі, завершення зникнення або скорочення одних видів неминуче позначається на чисельності тих, хто від них залежить. Регіональні прояви кліматичних змін в Україні відрізняються за інтенсивністю температурного зростання, режимом зволоження та екологічними наслідками для безхребетних, що узагальнено на рисунку 1.1.

Рисунок 1.1 узагальнює різницю між регіональними проявами кліматичних змін в Україні. Для Карпат визначальним є скорочення тривалості снігового покриву й нестабільність весняного зволоження, тоді як для степової зони ключовим стає дефіцит вологи. Для безхребетних ці процеси означають не лише зміну комфортності середовища, а й поступову перебудову умов зимівлі, живлення, розмноження та просторового розподілу популяцій.

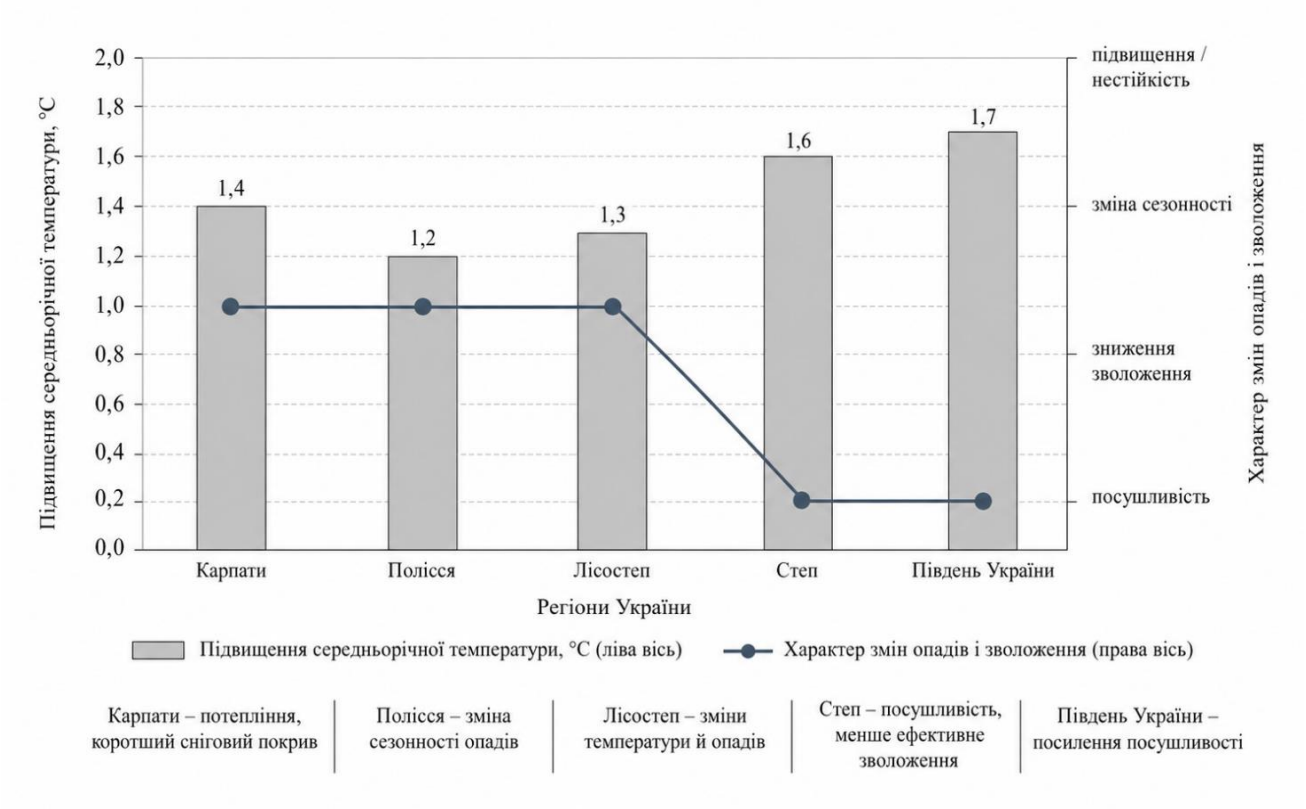


Рисунок 1.1 – Тенденції зміни температури та опадів в Україні.

Примітка: Побудовано автором на основі [1, 3-7, 18].

Заповідні території України опиняються в складному становищі. З одного боку, вони залишаються осередками збереження біорізноманіття. З іншого боку, багато з них функціонують як ізольовані природні ділянки серед агроландшафтів, урбанізованих територій або змінених лісових масивів. Це обмежує можливість видів реагувати на кліматичні зміни через вільне переміщення. Для безхребетних така ізоляція особливо відчутна, оскільки значна частина груп має обмежену здатність до активного розселення, а їхні мікрооселища можуть швидко втрачати придатність. Основні прояви глобальних і регіональних кліматичних змін, характерні для України, а також їхні екологічні наслідки для біорізноманіття узагальнено в табл. 1.1.

Таблиця 1.1 – Основні прояви глобальних і регіональних кліматичних змін та їх екологічні наслідки.

Прояв кліматичних змін	Регіональна специфіка для України	Екологічний внаслідок біорізноманіття
Підвищення середньої температури на 1,1–1,2 °C (глобально)[1, 2]	Карпати: +0,8–1,2 °C за 30 років, температура: +1,0–1,5 °C	Зміщення фенологічних фаз, порушення синхронізації між видами [10, 11]
Зростання частоти теплих хвиль	Збільшення кількості днів із температурою >35 °C на півдні	Теплова загибель термочутливих безхребетних, скорочення активного сезону
Зміна режиму опадів (інтенсивніші, але рідші)	Зростання посушливості в степовій зоні, нестабільність зволоження в Карпатах	Деградація мікрооселіщ гігрофільних видів, зміна структури обґрунтованих угруповань
Скорочення снігового покриву	Карпати: –15–20 % днів зі стійким покривом [6, 7]	Зниження термічної ізоляції обґрунтовано взимку, загибель зимуючих стадій безхребетних.
Підвищення рівня моря та зміна гідрологічного режиму	Дельта Дунаю: зміна солоності, вторгнення чужинських видів	Витіснення аборигенних водних безхребетних, зміна видового складу [20]
Зростання частоти екстремальних явищ (посухи, повені)	Степова зона: посухи [5], Полісся: нестабільність паводків	Фрагментація оселищ, загибель популяцій у роки екстремумів

Примітка: Побудовано автором на основі [1, 2, 11, 3–7, 21].

Дослідження європейських охоронюваних територій показують, що кліматичний тиск у їхніх межах може посилюватися не повільніше, ніж на прилеглих незаповідних територіях [27]. Тому заповідники не можна розглядати як повністю ізольовані від кліматичних змін “безпечні зони”. Їхня ефективність дедалі більше залежить від екологічної зв’язності, наявності рефугіумів і можливості підтримувати міграційні переходи між придатними оселищами.

Порівняння підходів різних дослідників до оцінки кліматичних змін виявляє принципову розбіжність у методологічних акцентах. Якщо Weiskopf SR зі співавторами розглядають кліматичні зміни передусім через призму їх впливу на екосистемні послуги та функціональне різноманіття [10], то Кияк В. та ін. у монографії 2022 р. наголошують на необхідність врахування локальної специфіки гірських і рівнинних регіонів України, де реакція біоти на кліматичні стресори суттєво залежить від висоти над рівнем моря, типу обґрунтованості та ступеня антропогенного навантаження [18]. Ця розбіжність не є розкриттям – вона відображає різні масштаби аналізу, а обидва підходи є взаємодоповнювальними: глобальні моделі дають загальний вектор змін, тоді як регіональні дослідження виявляють конкретні механізми, через які ці зміни реалізуються в конкретних екосистемах.

Особливої уваги заслуговує питання нелінійності кліматичних змін. Harvey JA зі співавторами звертають увагу на те, що комахи – найбільша група безхребетних – реагують на кліматичні зміни не зростають, а через порогові ефекти: при перевищенні певних температурних меж або при зміні тривалості фотоперіоду відбуваються різкі зрушення у фенології, чисельності та просторовому розподілі видів [12]. Це означає, що навіть помірне потепління може спричинити непропорційно великі зміни в угрупованні безхребетних, особливо в тих регіонах, де температурні показники вже наближаються до критичних порогів для окремих видів. Для заповідних зон України, де збереглися реліктові угруповання з високою екологічною амплітудою, цей ризик є особливо відчутним.

Зміни кліматичного режиму формують гідроградієнти придатності середовища – температурні, логічні, фенологічні, які становлять руйнівну силу просторових переміщень видів. Зростання температури зміщує межі термічно придатних зон у напрямку більших висот і вищих широт, зміна режиму опадів перерозподіляє доступність вологи між сезонами, скорочення снігового покриву змінює умови зимівлі [1, 2, 6, 7, 19–22]. Кожен із цих факторів окремо вже є достатнім для того, щоб порушити стабільність популяцій, прив’язаних до

конкретних мікроселіщ. Їхня сукупна дія створює умови, для яких збереження середовища на місці стає менш імовірним, ніж переміщення туди, де кліматичні умови будуть відповідати їхнім фізіологічним потребам, і сама ця логіка створює подальший напрям аналізу в контексті вразливості безхребетних кліматичних факторів.

1.2. Вразливість безхребетних до кліматичних факторів

Безхребетні є однією з найбільш чутливих груп тварин до змін кліматичних факторів, оскільки їхня життєдіяльність тісно пов’язана з температурою, вологістю, тривалістю сезонів і станом мікрооселищ. На відміну від багатьох хребетних, більшість безхребетних не має ефективної внутрішньої терморегуляції, тому зміни зовнішнього середовища безпосередньо впливають на швидкість розвитку, активність, розмноження та виживання окремих стадій життєвого циклу [12, 19, 20]. Саме тому безхребетні часто реагують на кліматичні зміни швидше, ніж великі й більш мобільні групи тварин.

Фізіологічна основа цієї вразливості виникає у прямому зв'язку метаболічних процесів від температури навколишнього середовища. Швидкість ферментативних реакцій, темп розвитку личинок, тривалість діапаузи – усі ці параметри регулюються не внутрішньою терморегуляцією, а зовнішнім тепловим режимом. Для окремих комах існує така сума ефективних температур – кількість теплових одиниць, які є певною для завершення певної стадії розвитку. Зміна температурного режиму, навіть у межах 1–2 °C, може прискорити або уповільнити розвиток на кілька тижнів, що в умовах короткого вегетаційного сезону є критичним [19, 20]. Haris A. показав, що для низки центральноєвропейських видів комах прискорення розвитку через потепління призвело до появи додаткового покоління на рік – здавалося б, позитивний ефект, однак це додаткове покоління нерідко виявляється десинхронізованим із

кормовою базою або умовами зими, що зрештою знижує виживаність популяції [23].

Температурний стрес діє не лише через прискорення або уповільнення розвитку, а й через прямий вплив на виживання. Теплові хвилі, які в Україні стали помітно частішими після 2010 р., спричиняють масову загибель безхребетних у верхніх шарах ґрунту та на відкритих поверхнях. Особливо вразливими є лічинні стадії та яйця, які не здатні до активного переміщення і не мають механізмів поведінки уникнення теплового стресу. Niedrist GH зі співавторами встановив, що гірські водні безхребетні, зокрема личинки хрономід і веснянок, демонструють непропорційно високу вразливість до підвищення температури води навіть на 1–2 °C вище звичайних літніх максимумів, після чого їх теплотолерантність формується в умовах стабільно холодних гірських потоків [24]. Для карпатських заповідників це означає, що потепління гірських вод може призвести до локального знищення цілої функціональної групи безхребетних, які є ключовими деструкторами органічних речовин.

Не менш визначальним обмежувальним фактором є вологість. Для грунтових безхребетних – особливо обґрунтованих форм, молюсків, мокриць, дощових червів – водний баланс є критичним параметром виживання. Покриви тіла цих організмів не забезпечують ефективного захисту від десикації, тому навіть короткочасне пересихання може спричинити масову загибель або вимушену міграцію вглиб профілю [25]. Силаєва А. А., досліджуючи угруповання обґрунтованих безхребетних у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику, зафіксувала, що в посушливі роки щільність мезофауни у верхньому горизонті (0–10 см) знижується на 40–60 % проти вологими роками, тоді як у горизонті 10–20 см ці коливання менш значно [24–26]. Це протокол про те, що посуха не знищує популяцію всієї, а перерозподіляє їх у просторі, але цей перерозподіл має наслідки для трофічних взаємодій у верхньому шарі підставі, де зосереджена основна маса органічних речовин, що розкладається. Узагальнену характеристику основних кліматичних факторів і їхнього впливу на життєдіяльність безхребетних наведено в табл. 1.2.

Таблиця 1.2 – Основні кліматичні фактори та їх вплив на життєдіяльність безхребетних.

Кліматичний фактор	Механізм впливу	Прояв у безхребетних	Приклад / джерело
Підвищення температури	Прискорення метаболізму, зміна суми ефективних температур	Поява додаткової оболонки, десинхронізація з кормовою базою	Комахи Центральної Європи [23]
Теплові хвилі	Пряма теплова загібель нерухомих стадій	Масова загібель яєць і личинок у підставі	Степові заповідники України [5, 20]
Дефіцит вологи / посуха	Десикація покривів, пересихання мікрооселищ	Скорочення щільності обґрунтованої мезофауни на 40–60 %.	Чорнобильський заповідник [25]
Зміна режиму опадів	Нестабільність зволоження, зміна гідрологічного режиму	Фрагментація оселіщ водних безхребетних	Гірські потоки Карпат [24]
Скорочення снігового покриву	Зниження термічної ізоляції підставу взимку	Загибель зимуючих стадій при різких морозах	Карпати [6, 7]
Зміна фотоперіоду та сезонності	Порушення тригерів діапаузи та виходу з неї	Передчасний вихід із діапаузи, невідповідність умовам	Одонати Північної Європи [26]
Підвищення температури водою	Зниження вмісту кисню, перевищення теплових порогів	Локальне зникнення холодноводних видів	Гірські водні безхребетні [24]

Примітка: Побудовано автором на основі [12, 19, 20, 23–27].

Окремої уваги заслуговує роль фенологічних зрушень як механізму, через який кліматичні зміни реалізуються в популяційній динаміці. Фенологія безхребетних – терміни виходу з діапаузи, лету імаго, відкладання яєць –

синхронізована з фенологією рослин і мікрокліматичними умовами через мільйони років коеволюції. Ця синхронізація є надзвичайно точною: наприклад, терміни масового лету багато видів метелів збігаються з піком цвітіння кормових рослин із точністю до кількох днів. Коли температурний режим змінюється, рослини і комахи реагують на нього по-різному – рослини більшою мірою орієнтуються на фотоперіод, потім як комахи – на суму температури. Результатом є фенологічна десинхронізація, яку Macadam CR зі співавторами описують як одну з ключових загроз для водних комах Британії в умовах потепління [27]. Для України цей ефект особливо значущий у заповідниках із добре збереженими рослинними угрупованнями, де порушення синхронізації між запилювачами та ентомофільними рослинами може мати каскадні наслідки для всієї екосистеми.

Діапауза – стан фізіологічного спокою, що дозволяє безхребетним переживати несприятливі сезони, є одним із найбільш кліматично чутливих процесів в їхньому життєвому циклі. Вхід у діапаузу та вихід із неї регулюється комбінацією температурних і фотоперіодичних сигналів, причому у різних видах ці сигнали мають різну відносну вагу. Потепління клімату порушує цю регуляцію двома шляхами: по-перше, скорочення холодного сезону може призвести до передчасного виходу з діапаузи, коли умови ще не є сприятливими для розвитку, по-друге, недостатнє охолодження взимку може взагалі перешкодити нормальному завершенню діапаузи, що знижує виживаність і репродуктивний успіх [19, 20, 23]. Pélissié M. зі співавторами, аналізуючи зміни ареалів одонат у Північній Європі, показали, що саме порушення діапаузних механізмів є одним із факторів, що обмежують просування теплолюбних видів на півночі при загальному потеплінні [26]. Це парадоксальне спостереження – потепління одночасно стимулює і обмежує розширення ареалів – добре ілюструє стійкість реакцій безхребетних на кліматичні зміни (Рис.1.2) .



Рисунок 1.2 – Вплив кліматичних факторів на життєвий цикл безхребетних.

Примітка: Побудовано автором на основі [12, 19, 20, 23, 24, 26, 27].

Рисунок відображає схему впливу основних кліматичних факторів (температура, вологість, фотоперіод, сезонність) на різні стадії та процеси життєвого циклу безхребетних: метаболізм, діапаузу, фенологію, розмноження. Розміщений після обговорення парадоксального явища – потепління одночасно стимулює і обмежує розширення ареалів через порушення діапаузних механізмів.

Поведінкові адаптації безхребетних до кліматичних змін є значно обмеженими порушеннями з хребетними тваринами. Більшість безхребетних не здатна до активної терморегуляції через переміщення на високій відстані – їх поведінкові реакції обмежуються вибором мікроселища в межах кількох метрів або десятків метрів. Крамарець В. О., Криницький Г. Т. та Ковальова В. А., досліджуючи комах-фітофагів соснових молодняків Розточчя та Малого Полісся, показали, що в таких насадженнях формується різноманітний комплекс фітофагів, склад якого залежить від стану молодих деревостанів і умов їхнього розвитку [28]. Ця поведінкова пластичність є великим буфером у

короткостроковій перспективі, однак вона не вирішує проблему, якщо зміни клімату є тривалими і стійкими: мікрооселіща з придатними умовами скорочуються, а можливості для переміщення обмеженої фрагментацією ландшафту.

Порівняння підходів різних дослідників до оцінки вразливості безхребетних виявляє кілька принципових розбіжностей. Lawlor J. зі співавторами наголошують на тому, що вразливість виду збільшується не лише його фізіологічними характеристиками, а й здатністю до розселення та наявністю придатних оселіщ у межах досяжності [29]. З цієї точки зору, вразливість безхребетних у заповідниках є вищою, ніж у відкритих ландшафтах, не через їхні біологічні особливості, а через ізольованість охоронюваних територій. Натомість Harvey JA зі співавторами акцентують увагу на тому, що ключовим фактором є непросторова ізоляція, а темп кліматичних змін відносно темпу еволюційної адаптації: якщо зміни відбуваються швидше, ніж встигає відбутися генетична адаптація, навіть мобільні види опіняються під загрозою [12]. Обидва підходи є правомірними, і їхнє з'єднання дає повнішу картину: безхребетні заповідні зони України вразливі одночасно через обмежену мобільність, ізольованість оселіщ і швидкість кліматичних змін, що вимагають темпу адаптації.

Водні безхребетні заслуговують на окремий розгляд, після чого їхня вразливість реалізується через специфічні механізми. Підвищення температури води знижує розчинність кисню у воді, що є критичним для видів із високими кисневими потребами – зокрема личинок веснянок, одноденок і волохокрильців, які є індикаторами якості водного середовища. Wilkes MA зі співавторами показали, що відступання льодовиків у гірських районах Альпса до реорганізації річкових оселіщ: холодноводні стенотермні безхребетні втрачають придатні умови, тоді як нові оселіща, що формуються нижче за течією, залишаються погано захищеними [30]. Для Карпат, де льодовикові форми рельєфу зберігають реліктові угруповання водних безхребетних, цей сценарій є досить реалістичним у горизонті найближчих десятиліть.

Сукупність фізіологічних обмежень, фенологічної чутливості, поведінкової негнучкості та незалежності від стабільності мікроселіщ формує особливий профіль вразливості безхребетних, який відрізняється від такого у хребетних тварин не тільки за ступенем, а й за характером. Ця вразливість не є рівномірною: одні групи – стенотермні гірські форми, гігрофільні ґрунтові безхребетні, спеціалізовані фітофаги – виявляються значно чутливішими, ніж евритермні та евригалінні види з широкою екологічною амплітудою. Саме ця диференційована вразливість вибирає, які першими реагують на кліматичні зміни змін ареалів, а які здатні утримувати свої позиції – і розуміння цих відмінностей є необхідним передумовою для аналізу просторових змін у розподілі безхребетних у заповідних зонах України [12, 19, 20, 24, 25, 29].

1.3. Заповідні зони як осередки збереження біорізноманіття

Питання про те, чи справді заповідні території виконують свою охоронну функцію в умовах кліматичних змін, що прискорюються, є значно складнішим, ніж може здатися на перший погляд. Традиційна логіка заповідання ґрунтувалася на припущенні про відносну стабільність кліматичних умов: якщо вилучити територію з господарського використання та забезпечити режим охорони, екосистема збережеться у своєму природному стані. Однак кліматичні зміни руйнують цю логіку, оскільки загроза надходить не ззовні, через антропогенний тиск, а зсередини самого кліматичного режиму, якому підпорядковані всі живі системи незалежно від їхнього охоронного статусу [15–17, 31]. Це не означає, що заповідні території втратили сенс – навпаки, їхня роль трансформується і набуває нових вимірів, які потребують переосмислення.

Природно-заповідний фонд України охоплює понад 8 % території країни і включає різні категорії охоронюваних об'єктів – від суворих природних заповідників до регіональних ландшафтних парків і заказників [13, 32]. Ця

різноманітність категорій відображає не лише адміністративну логіку, а й реальну різницю у функціях, які виконують різні типи охоронюваних територій. Біосферні заповідники, зокрема Карпатський і «Асканія-Нова» – функціонують як довгострокові майданчики для моніторингу та наукових досліджень, що дозволяє відстежувати зміни в угрупованнях безхребетних у часовій перспективі, недосяжній для короткострокових проєктів [32, 33, 34]. Національні природні парки, натомість, поєднують охоронну та рекреаційну функції, що створює специфічне навантаження на буферні зони і нерідко обмежує можливості для природного розселення видів. Заказники, які зазвичай охоплюють менші площі, відіграють роль «кроків» у потенційних екологічних коридорах – і саме ця функція набуває особливого значення в умовах, коли кліматичні зміни змушують види переміщуватися [15–17].

Концепція рефугіуму – ділянки, де умови залишаються придатними для виду навіть тоді, коли навколишній ландшафт стає несприятливим, є ключовою для розуміння того, як заповідні території можуть функціонувати в умовах кліматичних змін. Для безхребетних рефугіальна функція реалізується передусім на мікрооселищному рівні: затінені ущелини, вологі балки, береги постійних водотоків, ділянки з потужним підстилковим горизонтом – усі ці мікроструктури забезпечують локальну термічну та гідрологічну стабільність, яка може суттєво відрізнятися від загального кліматичного тренду. Збереження таких мікрооселищ можливе лише в умовах відсутності господарського використання, тобто саме в межах заповідних зон [15–17, 31] Проте важливо розуміти обмеження цієї функції: рефугіум може підтримувати популяцію лише доти, доки кліматичні умови не виходять за межі фізіологічної толерантності виду, і якщо потепління продовжується, навіть найкраще збережений рефугіум зрештою перестає бути придатним. Основні функції різних категорій заповідних територій у збереженні біорізноманіття в умовах кліматичних змін наведено в табл. 1.3.

Таблиця 1.3 – Функції заповідних територій у збереженні біорізноманіття в умовах кліматичних змін [13, 15–17, 31–35].

Тип заповідної території	Основна охоронна функція	Роль у збереженні безхребетних	Обмеження в умовах кліматичних змін	Приклад в Україні
Природний заповідник	Суворий захист екосистем без господарського використання	Збереження реліктових угруповань, рефугіум для стенотермних видів	Ізольованість, неможливість активного управління	«Горгани», «Медобори»
Біосферний заповідник	Довгостроковий моніторинг, наукові дослідження	Відстеження динаміки популяцій безхребетних у часі	Зміщення кліматичних ніш за межі охоронюваної зони	Карпатський, «Асканія-Нова»
Національний природний парк	Поєднання охорони та рекреації	Підтримка екологічних коридорів, буферні зони	Рекреаційне навантаження на буферні зони	НПП «Сколівські Бескиди», Ужанський
Регіональний ландшафтний парк	Збереження ландшафтного різноманіття	Підтримка локальних популяцій у трансформованих ландшафтах	Недостатня площа для підтримки життєздатних популяцій	Шацьке поозер'я
Заказник	Охорона окремих видів або екосистем	«Крок» в екологічному коридорі	Мала площа, відсутність буферної зони	Численні місцеві заказники

Примітка: Побудовано автором на основі [13, 15–17, 31–35].

Карпатський регіон є найбільш дослідженим прикладом рефугіальної функції заповідних територій в Україні. Висотна поясність Карпат створює природний градієнт кліматичних умов на відносно невеликій горизонтальній відстані, що дозволяє видам реагувати на потепління вертикальним

переміщенням замість горизонтального[6, 7, 18, 22]. Бедернічек Т. Ю. зі співавторами, аналізуючи результати довгострокового моніторингу на ділянках Мілоша Дейла в Карпатах, зафіксували зміни у видовому складі ґрунтових безхребетних, що корелюють із температурними трендами останніх десятиліть [34]. Водночас дослідження факторів загроз біорізноманіттю Українських Карпат показують, що навіть у межах охоронюваних територій інвазійні види, зміни гідрологічного режиму та інші екологічні стресори можуть посилювати вразливість природних комплексів, зокрема тих, з якими пов’язані угруповання безхребетних [35]. Степова зона України представляє принципово інший сценарій взаємодії між заповідними територіями та кліматичними змінами. На відміну від Карпат, де висотний градієнт забезпечує певний буфер, степові заповідники розташовані в умовах рівнинного рельєфу, де єдиним напрямком кліматичної міграції є горизонтальне переміщення на північ. Дослідження кліматичних змін у Південному Степу України показує, що зростання температури та посилення аридизації змінюють умови зволоження, погіршують водозабезпеченість екосистем і створюють додаткові ризики для степових природних комплексів [5]. Для «Асканії-Нова» – найбільшого степового біосферного заповідника України – ця проблема є особливо гострою: заповідник є ізольованим острівцем природного степу серед суцільних агроландшафтів, і можливості для природного обміну видами з іншими степовими ділянками практично відсутні [33].

Водно-болотні угіддя, представлені в Україні передусім Шацьким поозер'ям і дельтою Дунаю, є ще одним типом охоронюваних екосистем із специфічним профілем вразливості [36, 37]. Сон М. О. зі співавторами зафіксували появу нових чужинських видів водних безхребетних в українській частині дельти Дунаю, що є прямим наслідком зміни гідрологічного режиму та температурного режиму водойм [37]. Показово, що охоронний статус цих територій не перешкоджає проникненню інвазійних видів –навпаки, добре збережені природні угруповання можуть виявитися більш вразливими до інвазій, ніж трансформовані, оскільки в них відсутні «порожні ніші», що виникають

після антропогенного порушення. Це парадоксальне спостереження свідчить про те, що охорона біорізноманіття в умовах кліматичних змін не може зводитися лише до пасивного збереження – вона потребує активного управління. Міжнародний досвід управління охоронюваними територіями в умовах кліматичних змін пропонує кілька підходів, які поки що недостатньо впроваджені в Україні. Gillingham P. K. зі співавторами обґрунтовують необхідність переходу від статичної моделі охорони – де межі заповідника фіксовані, а управління спрямоване на підтримання існуючого стану – до динамічної, яка передбачає адаптацію меж і режимів охорони відповідно до змін кліматичних умов [17]. Semenchuk P. зі співавторами показали, що значна частина кліматичних ніш охоронюваних видів Європи вже зараз виходить за межі існуючих охоронюваних територій, і ця частка зростатиме зі збільшенням температури [38]. Для України, де мережа охоронюваних територій формувалася переважно у другій половині XX ст. без урахування кліматичних сценаріїв, це означає, що частина існуючих заповідників може втратити свою охоронну ефективність щодо тих видів, заради яких вони створювалися (Рис.1.3).

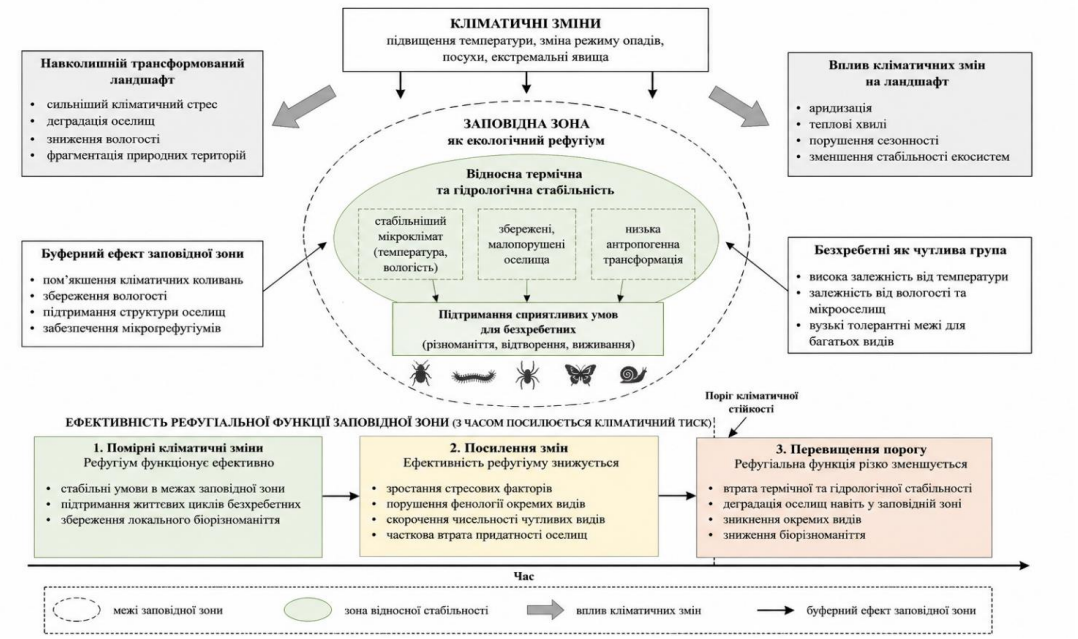


Рисунок 1.3 – Роль заповідних зон як екологічних рефугіумів.

Примітка: Побудовано автором на основі [15–17, 31, 38].

Рисунок ілюструє концепцію рефугіальної функції заповідних територій: як охоронювані ділянки забезпечують локальну термічну та гідрологічну

стабільність для безхребетних в умовах загальних кліматичних змін. Показано обмеження цієї функції – рефугіум ефективний лише до певних порогів потепління, після яких навіть найкраще збережена ділянка перестає бути придатною. Природоохоронні рекомендації щодо збереження жуків-турунів у заповіднику «Горгани» – одному з найменш порушених лісових масивів Українських Карпат – ілюструють практичний вимір цієї проблеми. Туруни є чутливими індикаторами стану лісових екосистем і реагують на зміни мікрокліматичних умов зміною видового складу угруповань. Рекомендації, розроблені за підтримки Rufford Foundation, передбачають не лише охорону існуючих оселищ, а й збереження потенційних коридорів для переміщення видів між ділянками з різними висотними характеристиками [39]. Цей підхід відображає розуміння того, що ефективна охорона безхребетних в умовах кліматичних змін потребує не лише збереження місць, де вони є зараз, а й забезпечення доступу до місць, де вони можуть опинитися в майбутньому.

Правові засади функціонування природно-заповідного фонду України визначають необхідність охорони природних комплексів, збереження біорізноманіття та організації наукових спостережень у межах заповідних територій [13]. Водночас для безхребетних проблема стандартизованого моніторингу залишається особливо складною через високу видову різноманітність, дрібні розміри об’єктів обліку та потребу в спеціальній таксономічній підготовці дослідників. Дослідження кліматичних показників у Сколівських Бескидах свідчить про необхідність урахування локальних кліматичних змін під час організації довгострокового моніторингу природних комплексів заповідних територій [7].

Пріоритетні напрямки охорони природи в умовах кліматичних змін, визначені за результатами ІІІ Зимових читань у Синогорі, включають розвиток екологічних коридорів між охоронюваними територіями як один із ключових інструментів адаптації [40]. Ця ідея є концептуально правильною, однак її реалізація в умовах фрагментованого агроландшафту України стикається з серйозними практичними обмеженнями – земельними, фінансовими та

інституційними. Природно-заповідний фонд розглядається як один із ключових інструментів збереження біорізноманіття в Україні, однак його потенціал реалізується лише частково через недоліки процедури створення об’єктів ПЗФ, відсутність повноцінних менеджмент-планів та недостатню інтеграцію охоронюваних територій у загальну природоохоронну політику [41].

Розуміння того, як заповідні зони функціонують в умовах кліматичних змін – де вони ефективні, де їхні можливості обмежені і які механізми визначають їхню охоронну спроможність щодо безхребетних, є необхідною теоретичною основою для розробки методологічного підходу до дослідження міграційних процесів у конкретних заповідних територіях. Саме тому наступний розділ роботи присвячений характеристиці досліджуваних територій і методам, що дозволяють фіксувати та інтерпретувати просторові зміни в розподілі безхребетних у часовій динаміці.

РОЗДІЛ 2. МЕТОДОЛОГІЯ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Характеристика досліджуваних територій

Географічна різноманітність України, від Карпатських гір до причорноморських степів і поліських боліт, створює унікальну мозаїку природних умов, у межах якої заповідні території виконують роль не просто охоронюваних ділянок, а своєрідних еталонних зон, де екологічні процеси відбуваються без прямого господарського втручання. Саме ця різноманітність робить українські заповідники особливо цінними для дослідження міграції безхребетних: кожен тип заповідної території формує специфічний набір умов існування, і реакція безхребетних на кліматичні зміни в гірському лісі принципово відрізняється від тієї, що спостерігається у степовому або водно-болотному середовищі. Розуміння цих відмінностей є необхідною передумовою для коректної інтерпретації міграційних процесів [3, 13, 18].

Гірські заповідні території Українських Карпат – Карпатський біосферний заповідник, НПП «Сколівські Бескиди», «Горгани», Ужанський НПП – об'єднує спільна риса: висотна поясність, яка на відносно невеликій горизонтальній відстані відтворює кліматичний градієнт, порівнянний із переміщенням на кілька сотень кілометрів у широтному напрямку. Середньорічна температура змінюється від +8–9 °C у передгір'ях до –2–4 °C на гребенях хребтів, а кількість опадів зростає з 700–800 мм на рік у долинах до 1400–1600 мм на висотах понад 1500 м н. р. м. Для безхребетних це означає, що в межах одного заповідника одночасно існують угруповання, характерні для широколистяних лісів помірного клімату, хвойних бореальних лісів і субальпійських луків – кожне зі своїм специфічним видовим складом і фенологічним ритмом [6, 7, 18, 35]. Ця вертикальна стратифікація є одночасно перевагою і вразливістю: вона дозволяє видам реагувати на потепління вертикальним переміщенням, але верхня межа такого переміщення обмежена висотою гребенів, вище яких умови стають непридатними для більшості безхребетних.

Ґрунтовий покрив карпатських заповідників відзначається значною різноманітністю: від бурих лісових ґрунтів у нижньому поясі до гірсько-лучних і торфово-болотних у верхньому. Ця різноманітність безпосередньо визначає склад ґрунтових безхребетних – найчисленнішої і найменш мобільної групи, яка реагує на кліматичні зміни повільніше, ніж літаючі комахи, але зате є надійним індикатором довгострокових трансформацій екосистеми. Бедернічек Т. Ю. зі співавторами зафіксували, що у верхньому поясі карпатських лісів щільність ґрунтової мезофауни корелює з потужністю підстилкового горизонту, який, своєю чергою, залежить від температурного режиму і вологості [34]. Скорочення снігового покриву, зафіксоване в Карпатах за останні три десятиліття, змінює термічний режим ґрунту взимку і тим самим впливає на виживання зимуючих стадій безхребетних – ефект, який не є очевидним при аналізі лише середньорічних температурних показників [6, 7].

Лісові заповідні території Полісся: Поліський природний заповідник, Чорнобильський радіаційно-екологічний біосферний заповідник, НПП «Прип'ять–Стохід» – представляють принципово інший тип середовища. Рівнинний рельєф, близьке залягання ґрунтових вод, переважання піщаних і торфових ґрунтів, висока частка заболочених ділянок формують умови, у яких вологість є визначальним екологічним фактором для більшості безхребетних. Для водно-болотних комплексів Полісся особливе значення мають зарості вищих водних рослин, які формують специфічні мікрооселища для безхребетних. Дослідження епіфітону, асоційованого із заростями *Stratiotes aloides* в озерах Чорнобильського радіаційно-екологічного біосферного заповідника, показує, що такі угруповання відрізняються високою таксономічною різноманітністю та залежать від локальних умов водойм [42]. Показово, що Чорнобильський заповідник, попри специфіку свого походження, став унікальним майданчиком для спостереження за відновленням угруповань безхребетних в умовах відсутності господарського тиску – і отримані там дані мають значення далеко за межами радіоекологічної проблематики. Порівняльну характеристику

основних типів заповідних територій України та їхніх екологічних особливостей наведено в табл. 2.1.

Таблиця 2.1 – Характеристика основних типів заповідних територій України та їх екологічні особливості.

Тип території	Представники в Україні	Кліматичні умови	Особливості середовища для безхребетних	Реакція на кліматичні зміни
Гірські (Карпати)	КБЗ, «Горгани», Ужанський НПП	t° від –4 до +9 °C, опади 700–1600 мм/рік	Висотна поясність, різноманітність ґрунтів, стабільна вологість	Вертикальне зміщення ареалів, скорочення субальпійських оселищ
Лісові (Полісся)	Поліський ПЗ, Чорнобильський РЕБЗ	t° +6–8 °C, опади 550–650 мм/рік	Перезволожені ґрунти, висока частка боліт, гігрофільні угруповання	Зміна гідрологічного режиму, висихання боліт у посушливі роки
Степові (південь)	«Асканія-Нова», «Єланецький степ»	t° +9–11 °C, опади 350–450 мм/рік	Дефіцит вологи, відкриті простори, ксерофільні угруповання	Посилення посушливості, деградація степових оселищ
Водно-болотні	Дунайський БЗ, Шацьке поозер'я	t° +8–10 °C, опади 500–600 мм/рік	Водне та прибережне середовище, висока продуктивність	Зміна гідрологічного режиму, інвазії чужинських видів
Лісостепові	НПП «Подільські Товтри», «Синевир»	t° +7–9 °C, опади 500–650 мм/рік	Мозаїка лісових і відкритих оселищ, перехідні угруповання	Зміщення меж між лісовими і степовими угрупованнями

Примітка: Побудовано автором на основі [3, 5–7, 18, 33, 36, 37, 42].

Степові заповідні території півдня України – «Асканія-Нова», «Єланецький степ», Луганський природний заповідник – функціонують в умовах, що кардинально відрізняються від карпатських і поліських. Середньорічна кількість опадів тут не перевищує 350–450 мм, а випаровуваність

значно перевищує кількість опадів, що формує стійкий дефіцит вологи протягом більшої частини вегетаційного сезону. Для безхребетних це означає, що вологість є не фоновим, а лімітуючим фактором: розподіл видів у степових заповідниках визначається передусім доступністю мікрооселищ із підвищеною вологістю – западин рельєфу, берегів тимчасових водотоків, ділянок із потужним трав'яним покривом [5, 33]. Соломаха Н. Г. та Короткова Т.М. показали, що в «Асканії-Нова» просторовий розподіл угруповань безхребетних відтворює мікрорельєф ділянки з точністю, яка недосяжна при аналізі лише макрокліматичних показників. Це спостереження має принципове значення для методології дослідження: у степових умовах масштаб аналізу повинен бути значно дрібнішим, ніж у гірських або лісових екосистемах.

Посилення посушливості, зафіксоване в степовій зоні України за останні два десятиліття, вже призводить до помітних змін у складі угруповань безхребетних. Кліматичні зміни в Україні проявляються через підвищення середньорічної температури, збільшення кількості спекотних діб, зміну сезонності та перерозподіл режиму зволоження. Такі процеси впливають на природні екосистеми, можуть спричиняти зміщення меж поширення рослинних і тваринних видів, зокрема комах, а також змінювати структуру біорізноманіття у степових і лісостепових регіонах [3, 5]. Це підтверджує, що кліматичний фактор є самостійним і незалежним від режиму охорони – і що заповідний статус не захищає від кліматично зумовлених трансформацій угруповань. Водночас саме наявність довгострокових рядів спостережень у степових заповідниках дозволяє відрізнити кліматично зумовлені зміни від флуктуацій, пов'язаних із міжрічною мінливістю опадів (Рис 2.1). Картосхема, що відображає географічне розміщення основних типів заповідних зон України: гірських (Карпати), лісових (Полісся), степових (південь), водно-болотних (дельта Дунаю, Шацьке поозер'я) та лісостепових. Рисунок наочно демонструє просторову різноманітність досліджуваних екосистем і підкреслює, що кліматичні зміни впливають на кожен тип по-різному.

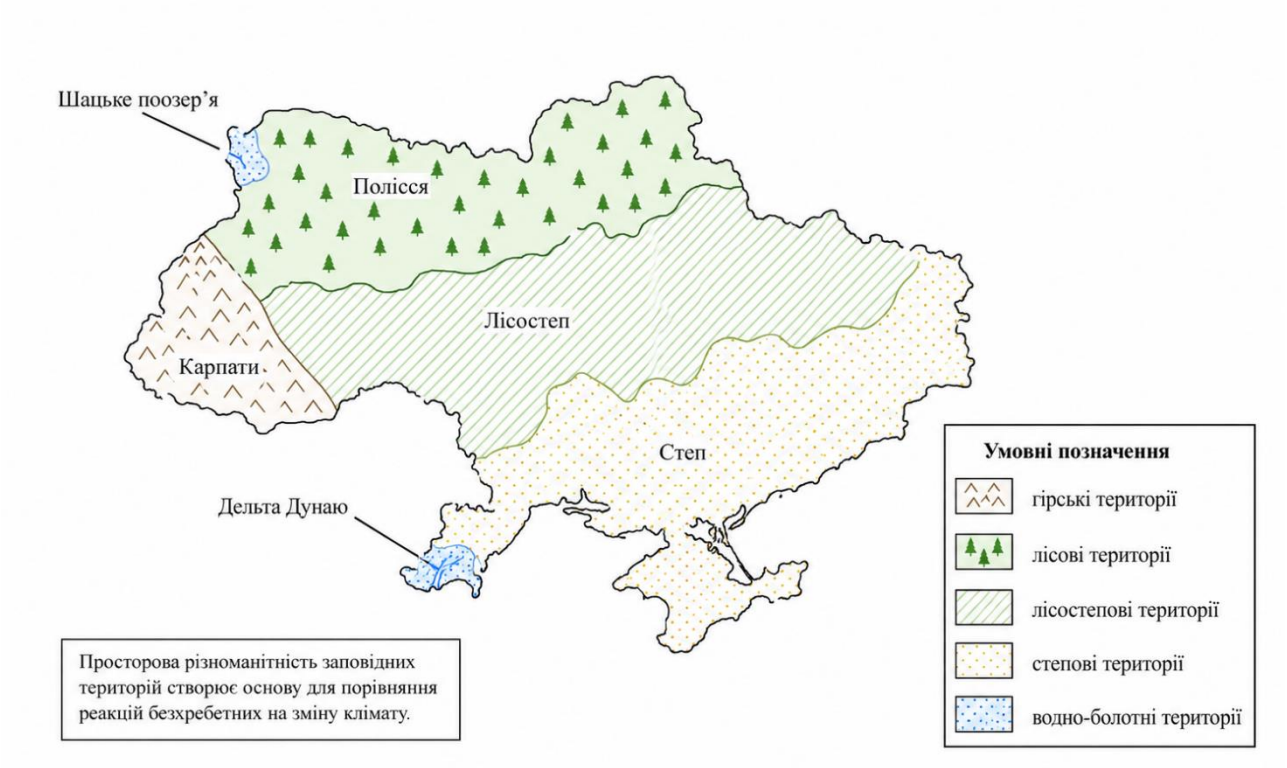


Рисунок 2.1 – Просторове розташування основних типів заповідних територій України.

Примітка: Побудовано автором на основі [3, 5–7, 13, 18, 33, 36, 37, 42].

Водно-болотні угіддя, представлені в Україні Дунайським біосферним заповідником і Шацьким поозер'ям, є середовищем із найвищою продуктивністю серед усіх типів заповідних екосистем і водночас – одним із найбільш динамічних щодо реакції на кліматичні зміни. Дельта Дунаю є зоною контакту прісноводних і морських екосистем, де навіть незначні зміни гідрологічного режиму або солоності можуть кардинально змінити умови існування водних безхребетних. Сон М. О. зі співавторами зафіксували появу нових чужинських видів молюсків і ракоподібних в українській частині дельти, що є прямим наслідком зміни температурного режиму водойм і зростання солоності в окремих рукавах [37]. Шацьке поозер'я, натомість, є прикладом озерної екосистеми в умовах Полісся, де основною загрозою є не потепління як таке, а зміна балансу між надходженням і витратою води через зміну режиму опадів і зростання випаровуваності. Матеріали конференції, присвяченої Шацькому поозер'ю в контексті змін клімату, підтверджують, що для цього регіону особливо

значущими є питання гідрологічного режиму, стану озерних і прибережних екосистем та їхньої реакції на кліматичні трансформації [36].

Лісостепові заповідні території – НПП «Подільські Товтри», «Синевир», «Деснянсько-Старогутський» – займають особливе місце в контексті дослідження міграції безхребетних, оскільки розташовані на межі між лісовими і степовими зонами. Ця перехідна позиція означає, що в їхніх межах одночасно присутні угруповання обох зон, а межа між ними є динамічною і реагує на кліматичні зміни зміщенням у просторі. Крамарець В. О., Криницький Г. Т. та Ковальова В. А. на матеріалі соснових молодняків Розточчя та Малого Полісся показали, що склад комах-фітофагів пов’язаний зі структурою молодих лісових насаджень, тому такі угруповання можуть використовуватися для оцінювання стану лісових екосистем [28].Ця динаміка є прямим виразом того, як кліматична мінливість реалізується у просторовому розподілі безхребетних на рівні конкретних ділянок.

Порівняння різних типів заповідних територій виявляє принципову відмінність у механізмах, через які кліматичні зміни впливають на угруповання безхребетних. У гірських екосистемах ключовим є температурний градієнт і його зміна, у поліських – гідрологічний режим і рівень ґрунтових вод, у степових – баланс між опадами і випаровуваністю, у водно-болотних – температура і хімічний склад водойм. Ця різноманітність механізмів означає, що єдиного методологічного підходу для дослідження міграції безхребетних у всіх типах заповідних територій не існує – і що методи, ефективні для карпатських заповідників, потребують адаптації для застосування в степових або водно-болотних умовах [3, 18, 35, 37, 42].

Релевантність саме цих типів заповідних територій для дослідження міграції безхребетних визначається кількома факторами одночасно. По-перше, вони охоплюють основні кліматичні зони України і тим самим дозволяють порівнювати реакції безхребетних на кліматичні зміни в принципово різних умовах. По-друге, більшість із них має достатньо тривалі ряди спостережень, щоб відрізнити кліматично зумовлені тренди від короткострокових флуктуацій.

По-третє, різний ступінь ізольованості цих територій від прилеглих ландшафтів дозволяє оцінити роль ландшафтної зв'язності у формуванні міграційних потоків безхребетних. Сукупність цих характеристик робить обрані типи заповідних територій оптимальною основою для методологічного підходу, що розробляється у наступних підрозділах.

2.2. Аналіз кліматичних даних

Кліматичні дані в екологічних дослідженнях виконують функцію, яку важко замінити будь-яким іншим джерелом інформації: вони дозволяють встановити зв'язок між фізичними характеристиками середовища і біологічними процесами, що відбуваються в ньому. Для дослідження міграції безхребетних ця функція є особливо значущою, оскільки переміщення видів у просторі є, по суті, реакцією на зміну кліматичних умов – і без кількісної характеристики цих змін неможливо ні описати, ні пояснити спостережувані зрушення в розподілі угруповань.

Водночас кліматичні дані самі по собі не є екологічними: температура повітря або сума опадів стають екологічно значущими лише тоді, коли вони інтерпретуються через призму біологічних вимог конкретних видів і функціональних характеристик екосистем. Саме ця інтерпретаційна робота – перетворення метеорологічних вимірювань на екологічно змістовні показники – є центральним завданням аналізу кліматичних даних у контексті дослідження міграції [1, 2, 19, 20, 29].

Температура є найбільш очевидним і водночас найбільш складним кліматичним показником для екологічного аналізу. Її очевидність полягає в тому, що температурний режим безпосередньо визначає швидкість метаболічних процесів у пойкілотермних організмів – а безхребетні є саме такими організмами. Складність же полягає в тому, що для різних екологічних процесів значущими є

різні температурні характеристики: для фенології розмноження – температура весняного прогрівання, для зимівлі – мінімальні температури холодного сезону, для активності дорослих особин – денні максимуми теплого сезону.

Середньорічна температура, яка є найпоширенішим показником у кліматологічних дослідженнях, може маскувати зміни, що відбуваються в окремих сезонах і є критично важливими для конкретних видів. Саме тому сучасні підходи до аналізу кліматичних даних у контексті екологічних досліджень передбачають декомпозицію річного температурного режиму на сезонні складові – і аналіз трендів у кожній із них окремо [1, 2, 19, 20, 23].

Опади формують водний режим екосистем – і через нього визначають умови існування безхребетних значно складнішим чином, ніж температура. Річна сума опадів є показником, що характеризує загальну водозабезпеченість території, але для більшості екосистем важливішою є сезонна розподіленість опадів: посушливе літо при достатній річній сумі може бути значно більш стресовим для ґрунтових безхребетних, ніж рівномірно зволожений рік із меншою загальною кількістю опадів.

Зміна сезонності опадів – зокрема, зміщення максимуму з весни на осінь або збільшення частки опадів, що випадають у вигляді інтенсивних злив, – є одним із найбільш екологічно значущих аспектів сучасних кліматичних змін в Україні, але водночас одним із найменш відображених у стандартних кліматологічних характеристиках [1-3, 5]. Це протиріччя між доступністю даних і їхньою екологічною релевантністю є постійним викликом для дослідників, що працюють на межі кліматології та екології.

У зв’язку з цим для екологічного аналізу важливо враховувати не лише базові кліматичні показники, а й ті, що відображають реальні умови водного стресу. Основні кліматичні показники та їх значення для екологічного аналізу наведено в табл. 2.2.

Таблиця 2.2 – Основні кліматичні показники та їх значення для екологічного аналізу.

Показник	Одиниця виміру	Екологічне значення	Вплив на безхребетних	Джерела даних
Середньорічна температура	°C	Загальний тепловий режим екосистеми	Визначає межі ареалу, швидкість розвитку	Метеостанції, ERA5, WorldClim
Температура найхолоднішого місяця	°C	Умови зимівлі, виживання в холодний сезон	Смертність під час зимівлі, глибина діапаузи	Метеостанції, CMIP6
Температура найтеплішого кварталу	°C	Умови активного сезону, репродукції	Тривалість репродуктивного сезону, фенологія	WorldClim, супутникові дані
Річна сума опадів	мм	Загальна водозабезпеченість	Вологість ґрунту, доступність мікрооселищ	Метеостанції, GPCC
Сезонність опадів	індекс	Розподіл вологи протягом року	Стресові посушливі періоди, затоплення	Метеостанції, ERA5
Відносна вологість повітря	%	Умови транспірації, мікрокліматичний режим	Активність наземних безхребетних	Метеостанції, супутникові дані
Кількість днів із заморозками	дні/рік	Тривалість безморозного сезону	Фенологічні зрушення, зимівля	Метеостанції
Індекс посушливості (SPEI)	безрозмірний	Інтегральна оцінка водного дефіциту	Стрес ґрунтових безхребетних у посушливі роки	ERA5, відкриті бази

Примітка: Побудовано автором на основі [1, 2, 5–7, 19, 20, 24–26, 43].

Аналіз динаміки кліматичних показників у часі є методологічним ядром кліматологічних досліджень, що мають екологічне застосування. Часові ряди метеорологічних спостережень – послідовності вимірювань, що охоплюють десятиліття або навіть сторіччя, – дозволяють виявити довгострокові тренди, що не є очевидними при аналізі окремих років або коротких періодів. Для виявлення статистично значущих трендів у кліматичних часових рядах широко застосовується непараметричний критерій Манна–Кендалла, що не вимагає

нормального розподілу даних і є стійким до наявності викидів. Лінійний тренд у часовому ряді може бути оцінений за допомогою оцінки Сена (формула 2.1):

$$\hat{\beta} = \frac{y_j - y_i}{x_j - x_i}, \quad i < j \hat{f}(x) = arg\, max_{f \in F} H(f), \tag{2.1}$$

$$\text{за умови} \qquad E_f[\phi_j] = E_{\hat{p}}[\phi_j], \quad j = 1, \ldots,$$

де x^i і x^j – значення показника в моменти часу і і j, а медіана береться по всіх можливих парах спостережень. Ця оцінка є більш стійкою до аномальних значень, ніж звичайна лінійна регресія, і тому краще відображає реальну швидкість зміни кліматичного показника в умовах природної мінливості клімату [43, с. 18–20]. Для дослідження міграції безхребетних важливим є не лише сам факт наявності тренду, а й його просторова диференціація: різні регіони України демонструють різну швидкість потепління, і ця нерівномірність безпосередньо визначає напрямок і інтенсивність міграційних процесів.

Порівняння кліматичних умов між різними часовими періодами – наприклад, між 1961–1990 і 1991–2020 роками – є стандартним підходом до кількісної характеристики кліматичних змін на регіональному рівні. Такий підхід дозволяє не лише зафіксувати зміну середніх значень, а й виявити зрушення в розподілі екстремальних подій: збільшення частоти аномально теплих літ, скорочення тривалості снігового покриву, зміну дат настання фенологічних сезонів. Для безхребетних ці зміни в режимі екстремальних подій можуть бути більш значущими, ніж зміна середніх показників: одна аномально суха весна здатна знищити популяцію ґрунтових безхребетних на ділянці, де середньорічні умови залишаються цілком придатними для виду [1, 2, 5–7, 19, 20, 25]. Саме тому аналіз кліматичних даних для екологічних цілей не може обмежуватися лише трендами середніх значень – він має включати аналіз мінливості і частоти екстремальних подій. Динаміку основних кліматичних показників у часовому розрізі узагальнено на рис. 2.2.

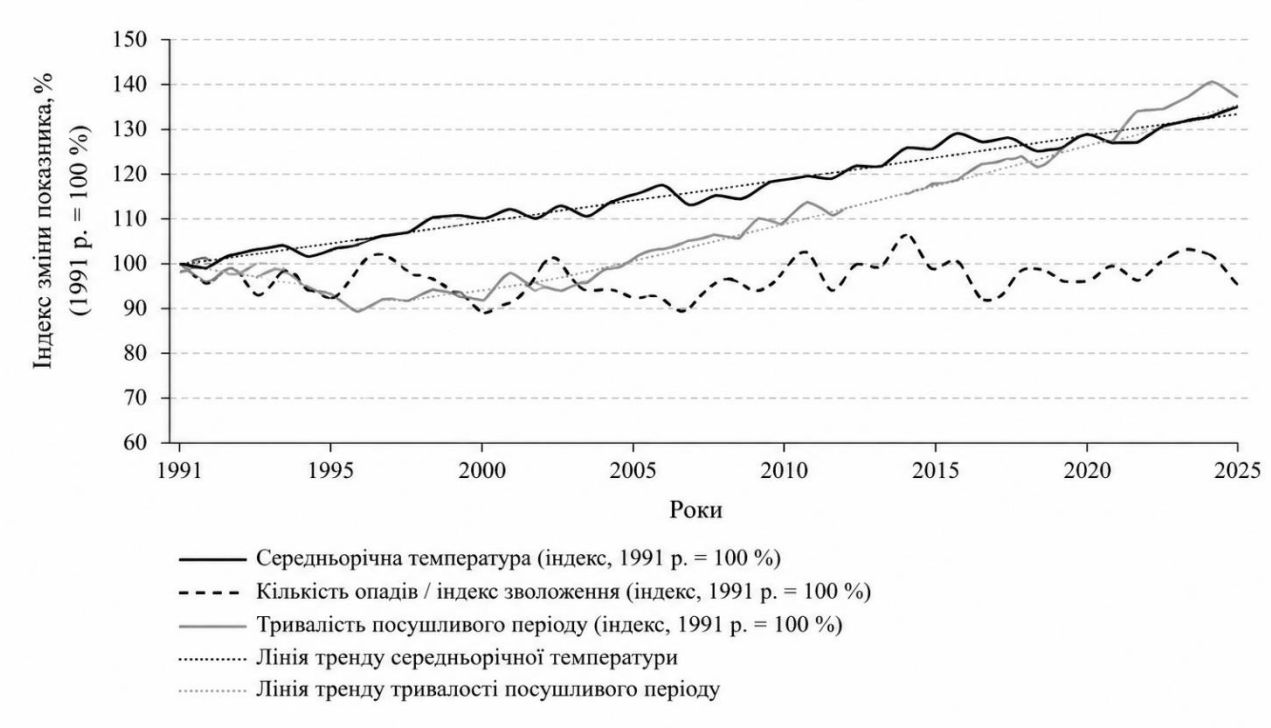


Рисунок 2.2 – Динаміка кліматичних показників у часі.

Примітка: Побудовано автором на основі [1, 2, 5–7, 19, 20, 23, 44].

Рисунок демонструє часові тренди ключових кліматичних показників в Україні: зростання температури, зміни в режимі опадів, збільшення кількості поколінь безхребетних за сезон. Розміщений після обговорення того, як збільшення кількості поколінь підвищує ймовірність мікроеволюційних змін у популяціях під кліматичним тиском.

Регіональний масштаб аналізу кліматичних змін є особливо важливим для дослідження міграції безхребетних, оскільки переміщення видів відбувається саме в регіональному просторі – між конкретними заповідниками, ландшафтними зонами, висотними поясами. Глобальні кліматичні тренди, зафіксовані в доповідях МГЕЗК, є важливим контекстом, але не можуть безпосередньо використовуватися для пояснення локальних міграційних процесів. Регіональна кліматична мінливість в Україні є значною: степова зона півдня країни демонструє більш виражене потепління і посилення посушливості порівняно з Поліссям, тоді як Карпати характеризуються специфічним висотним градієнтом температурних змін, що суттєво відрізняється від рівнинних регіонів

[3, 5–7, 18]. Ця регіональна диференціація кліматичних змін є одним із ключових факторів, що визначають просторову неоднорідність міграційних процесів безхребетних на території України.

Джерела кліматичних даних, доступні для екологічних досліджень в Україні, є різноманітними за просторовим охопленням, часовою роздільністю і методологічними особливостями. Мережа метеорологічних станцій Укргідрометцентру забезпечує найдовші часові ряди спостережень – у деяких випадках понад 100 років – але має нерівномірне просторове покриття: густота станцій є значно вищою в урбанізованих районах і значно нижчою в гірських і малонаселених регіонах, де розташована більшість заповідників. Глобальні кліматичні реаналізи – ERA5 від Європейського центру середньострокових прогнозів погоди і NCEP/NCAR від американських метеорологічних служб – забезпечують просторово рівномірне покриття з роздільністю близько 30 км, але є модельними продуктами, а не прямими вимірюваннями, і можуть містити систематичні похибки в регіонах із складним рельєфом [44]. Для заповідних територій, що часто розташовані в гірських або важкодоступних районах, ця просторова нерівномірність даних є серйозним методологічним обмеженням.

Супутникові спостереження відкрили принципово нові можливості для кліматологічного аналізу в екологічному контексті – насамперед через можливість отримання просторово безперервних даних про температуру поверхні, вологість ґрунту і вегетаційні індекси. Індекс NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), що характеризує інтенсивність фотосинтетичної активності рослинності, є непрямим індикатором кліматичних умов і водночас безпосередньою характеристикою якості оселища для безхребетних. Під час побудови моделей розподілу видів доцільно враховувати не лише кліматичні змінні, а й просторові характеристики оселищ, оскільки якість середовища, структура рослинності та локальні екологічні умови можуть суттєво впливати на придатність території для виду [45]. Водночас супутникові дані мають власні обмеження: хмарність знижує якість оптичних знімків, а алгоритми обробки

даних вносять додаткову невизначеність, особливо в перехідних зонах між різними типами рослинності.

Похибки вимірювання і просторова нерівномірність даних є не просто технічними проблемами – вони мають безпосередні наслідки для екологічних висновків, що базуються на кліматичному аналізі. Ефект теплового острова міста – підвищення температури в урбанізованих районах порівняно з навколишньою сільською місцевістю – може спотворювати тренди, розраховані на основі даних міських метеостанцій, якщо не застосовуються відповідні корекції. Для заповідних територій, що розташовані поза містами, використання даних найближчих міських станцій без урахування цього ефекту може призводити до систематичного завищення оцінок потепління [44, 45]. Просторова інтерполяція кліматичних даних між станціями – необхідна для отримання характеристик конкретних заповідних ділянок – вносить додаткову невизначеність, що зростає зі збільшенням відстані між станціями і складністю рельєфу.

Результати аналізу кліматичних даних набувають екологічного змісту лише тоді, коли вони зіставляються з біологічними спостереженнями – даними про чисельність популяцій, фенологію, просторовий розподіл видів. Зіставлення кліматичних трендів із динамікою популяцій безхребетних дозволяє виявити кліматичні змінні, що є найбільш значущими для конкретних таксономічних груп, і оцінити чутливість цих груп до кліматичних змін. Дослідження, проведені в Карпатському біосферному заповіднику, показали, що динаміка чисельності ряду видів ґрунтових безхребетних статистично значуще корелює з показниками весняного зволоження і температурою квітня – тобто з умовами, що визначають вихід із зимівлі і початок репродуктивного сезону [6, 7, 34]. Це уточнення є важливим: не загальне потепління, а зміна конкретних сезонних характеристик клімату є тим механізмом, через який кліматичні зміни впливають на популяційну динаміку безхребетних.

Міжнародний досвід аналізу кліматичних даних у контексті екологічних досліджень демонструє тенденцію до інтеграції різних джерел даних і методів аналізу. Проєкт E-OBS, що забезпечує просторово рівномірні кліматичні дані для

Європи на основі інтерполяції даних метеостанцій, широко використовується в дослідженнях біорізноманіття і є стандартним джерелом для порівняльних досліджень у різних країнах. Його застосування в українських дослідженнях дозволяє інтегрувати результати в загальноєвропейський контекст і порівнювати кліматичні тренди в Україні з тенденціями в сусідніх країнах [46]. Це порівняльне вимірювання є особливо цінним для дослідження міграції безхребетних, оскільки міграційні процеси не обмежуються державними кордонами і можуть бути зрозумілі лише в регіональному – загальноєвропейському – контексті.

Кліматичні дані є необхідною, але не достатньою умовою для розуміння міграційних процесів безхребетних. Їхня аналітична цінність реалізується лише в поєднанні з даними про розподіл видів, характеристики оселищ і ландшафтну структуру заповідних територій. Аналіз кліматичних показників дозволяє встановити, які умови змінилися і наскільки – але відповідь на питання про те, як на ці зміни реагують конкретні угруповання безхребетних, вимагає інтеграції кліматичного аналізу з польовими спостереженнями і методами моделювання, розглянутими в попередніх підрозділах. Саме ця інтеграція – а не ізольоване застосування кліматологічних методів – формує методологічну основу комплексного дослідження міграції безхребетних у заповідних зонах України.

РОЗДІЛ 3. ВПЛИВ КЛІМАТУ НА МІГРАЦІЮ БЕЗХРЕБЕТНИХ

3.1. Зміни температурного режиму та їх наслідки

У цьому підрозділі проаналізовано, як зміни температурного режиму впливають на фенологію, розвиток і просторову активність безхребетних у заповідних зонах України. Основну увагу приділено не лише самому факту потепління, а й екологічним наслідкам: скороченню зимового періоду, більш ранньому початку активності, подовженню репродуктивного сезону та зміні умов існування для термофільних і стенотермних видів [12, 19, 20, 23].

Для оцінки температурного впливу в роботі зіставлено дані з літературних джерел щодо теплових порогів розвитку, фенологічних зрушень і зміщення ареалів. Замість дублювання методичних формул у цьому розділі наведено інтерпретацію результатів: підвищення температури на 1–2 °C може прискорювати розвиток окремих груп комах, збільшувати кількість поколінь за сезон і порушувати синхронізацію між фітофагами, рослинами та хижаками [19, 20, 23].

Практичне значення такого впливу полягає в тому, що температурна реакція різних груп безхребетних є неоднаковою. Мобільні термофільні види можуть розширювати ареали, тоді як малорухливі ґрунтові форми або холодолюбні гірські види частіше опиняються в умовах кліматичного стресу без достатньої можливості переміщення [20, 21, 22, 29].

У результаті формуються різні стратегії виживання: від просторового зміщення ареалів до локального скорочення чисельності або повної втрати придатних мікрооселищ у межах існуючих територій. Особливо вразливими є види, тісно пов’язані зі стабільними мікрокліматичними умовами ґрунту або високогірних екосистем, де навіть незначні зміни температурного режиму можуть призводити до суттєвих екологічних зрушень. Узагальнені основні типи регіональних реакцій безхребетних на температурні зміни наведено в табл. 3.1.

Таблиця 3.1 – Температурні зміни та біологічні реакції безхребетних у різних регіональних умовах.

Регіон / група	Ключовий температурний чинник	Проаналізована реакція	Джерела
Карпатські заповідники	Скорочення холодного періоду та зміна висотних градієнтів	Ймовірне висотне зміщення холодолюбних і стенотермних форм, зростання ризику «пастки вершини»	[6, 7, 18, 22]
Степові заповідники півдня України	Поєднання літніх температурних максимумів із посушливістю	Скорочення активності гігрофільних ґрунтових форм і розширення частки ксерофільних видів	[5, 33]
Водні безхребетні гірських потоків	Підвищення температури води та зменшення вмісту кисню	Зниження придатності оселищ для холодноводних личинок веснянок, одноденок і волохокрильців	[24, 30]
Мобільні комахи (метелики, бабки)	Зростання суми ефективних температур	Раніший початок активності, потенційне розширення ареалів на північ і вгору по висоті	[21, 23, 26]
Малорухливі ґрунтові форми	Накопичення теплового та водного стресу у верхніх горизонтах ґрунту	Локальна втрата придатних мікрооселищ і залежність від рефугіумів	[25, 29]

Примітка: створено автором на основі джерел [5, 12, 19–24, 29].

Фенологічні зрушення в роботі розглянуто як один із найпомітніших наслідків температурних змін. Для заповідних територій України важливим є не

лише ранній вихід безхребетних із зимівлі, а й відповідність цього зрушення сезонному розвитку рослинності. Якщо фенологія кормових рослин, запилювачів і хижаків зміщується з різною швидкістю, виникає фенологічний розрив, що знижує стабільність трофічних зв'язків [10, 12, 23, 27].

Окремо проаналізовано вплив потепління на види з коротким життєвим циклом. Для попелиць, кліщів і частини двокрилих підвищення температури може збільшувати кількість поколінь за сезон, що підсилює популяційні коливання. У природних екосистемах це небезпечно тим, що локальне зростання чисельності фітофагів може порушувати рівновагу між рослинністю і консументами [19, 20, 23].

Зв'язок між температурою і міграційною активністю не є прямою залежністю за принципом «тепліше – більше міграцій». Підвищення температури може відкривати для термофільних видів нові ділянки, але за перевищення теплового оптимуму активність знижується, а смертність зростає. Тому температурний фактор діє як стимулятор переміщення лише в межах фізіологічної толерантності виду [20, 21, 29].

Для України зміщення ареалів безхребетних фіксується переважно непрямими методами – через зіставлення літературних даних, матеріалів моніторингу, колекційних відомостей і регіональних досліджень. Найбільш імовірними напрямами реакції є просування термофільних видів на північ, висотне зміщення у Карпатах і локальний перерозподіл угруповань у степових екосистемах [5, 6, 7, 21, 22, 33].

Міжнародний досвід дослідження температурного впливу на безхребетних демонструє, що швидкість зміщення ареалів є видоспецифічною і залежить від цілого ряду факторів, що виходять за межі суто кліматичних. Дослідження в Центральній Європі показали, що види з високою мобільністю – метелики, бабки, деякі жуки – реагують на потепління значно швидше, ніж малорухливі ґрунтові безхребетні або види з вузькою екологічною нішею. Для останніх температурні зміни можуть виявитися не стимулом до міграції, а загрозою існуванню: якщо вид не здатний перемістити ся достатньо швидко, щоб

залишитися в межах своєї кліматичної ніші, він опиняється в умовах наростаючого кліматичного стресу без можливості адаптації через переміщення [21, 22, 23, 29]. Саме ця асиметрія між видами з різною мобільністю є одним із ключових факторів, що визначають зміни в структурі угруповань безхребетних заповідних зон.

Адаптаційні можливості безхребетних до температурних змін є обмеженими і визначаються як фізіологічними, так і генетичними факторами. Фізіологічна акліматизація – здатність організму змінювати свої функціональні характеристики у відповідь на зміну умов середовища без зміни генотипу – є відносно швидким процесом, але має чіткі межі. Більшість видів безхребетних здатні переносити температурні відхилення від оптимуму в межах 5–10 °C, але при більших відхиленнях фізіологічні механізми компенсації виявляються недостатніми. Генетична адаптація – зміна частот алелів у популяції під дією природного відбору – є більш потужним механізмом, але вимагає значно більшого часу: для видів із тривалим циклом розвитку цей процес може займати десятки поколінь, тоді як кліматичні зміни відбуваються значно швидше [12, 29]. Ця невідповідність між темпами кліматичних змін і темпами еволюційної адаптації є фундаментальним обмеженням, що визначає вразливість багатьох видів безхребетних до сучасного потепління.

У роботі враховано, що температурний стрес рідко діє ізольовано. У степових заповідниках півдня України він поєднується з дефіцитом вологи, у Карпатах – зі змінами снігового покриву, а в Поліссі – з нестабільністю гідрологічного режиму. Саме поєднання температурних і вологісних чинників пояснює регіональні відмінності у реакції безхребетних [5, 6, 7, 25, 33, 42].

Температурний режим є тим кліматичним параметром, зміни якого найбільш безпосередньо і найбільш різноманітно відображаються на біології безхребетних – від молекулярного рівня до популяційної динаміки і просторового розподілу видів. Зафіксовані в Україні тенденції потепління вже призвели до помітних зрушень у фенології, структурі угруповань і просторовому розподілі ряду таксонів, і ці зрушення продовжуються. Заповідні зони в цьому

контексті є не лише об'єктами дослідження, а й природними лабораторіями, де температурний вплив на безхребетних може бути вивчений в умовах мінімального антропогенного втручання – що робить їх незамінними для розуміння механізмів кліматичної адаптації і міграції[12, 19-22, 29].

3.2. Вплив вологості та сезонності

У цьому підрозділі проаналізовано роль вологості та сезонності у формуванні життєвих циклів безхребетних. Якщо температура визначає швидкість розвитку, то вологість визначає доступність мікрооселищ і можливість підтримання водного балансу. Для ґрунтових безхребетних, молюсків, мокриць і личинок комах дефіцит вологи є одним із ключових обмежувальних факторів [24-25, 27].

Дефіцит вологи розглянуто на прикладі степових і поліських територій. У степових заповідниках аридизація сприяє скороченню чисельності гігрофільних видів і переміщенню частини угруповань до мікрознижень рельєфу, тоді як у Чорнобильському радіаційно-екологічному біосферному заповіднику посушливі роки супроводжуються зменшенням щільності ґрунтової мезофауни у верхніх горизонтах ґрунту [5, 25, 42].

Надлишок вологи також може бути стресовим чинником. Тимчасове затоплення змінює газовий режим ґрунту, обмежує активність аеробних форм і порушує розвиток личинок водних комах. Для річкових і болотних екосистем критичним є не лише обсяг води, а й стабільність гідрологічного режиму, оскільки різкі коливання рівня води можуть спричиняти втрату придатних оселищ [24, 27, 30, 36, 37]. Узагальнені приклади впливу вологості та сезонності на різні групи безхребетних у регіональних екосистемах наведено в табл. 3.2.

Таблиця 3.2 – Вплив вологості та сезонності на безхребетних у регіональних екосистемах.

Регіон / екосистема	Фактор вологості або сезонності	Групи безхребетних	Очікувана або зафіксована реакція	Джерела
Південний степ України	Літня посуха, зниження вологості ґрунту	Ґрунтова мезофауна, молюски, мокриці	Переміщення до зволожених мікроділянок, скорочення чисельності гігрофільних форм	[5, 33]
Чорнобильський біосферний заповідник	Посушливі роки та зміна вологості верхнього горизонту ґрунту	Колемболи, кліщі, личинки комах	Зменшення щільності у шарі 0–10 см, частковий перерозподіл у глибші горизонти	[25, 42]
Карпатські гірські потоки	Нестабільність водного режиму і потепління води	Личинки одноденок, веснянок, волохокрильців	Втрата холодноводних мікрооселищ, зниження виживаності чутливих стадій	[24, 30]
Лісові екосистеми Полісся	Порушення сезонної синхронізації	Фітофаги та запилювачі	Ризик фенологічних розривів між розвитком комах і кормовими рослинами	[10, 12, 23, 27, 42]
Гірські та лісові території	Скорочення снігового покриву	Зимуючі стадії ґрунтових і підстилкових безхребетних	Зниження природної теплоізоляції, підвищення ризику зимової смертності	[6, 7, 34]

Примітка: створено автором на основі джерел [5, 24, 25, 27, 30, 36, 37, 42].

Сезонність у роботі розглянуто як систему сигналів, що регулює діапаузу, вихід із зимівлі, розмноження та міграційну активність. Сучасні кліматичні зміни порушують цю систему: рання весна може стимулювати передчасну активність, а подальші поворотні заморозки підвищують смертність зимуючих або щойно активованих стадій [12, 23, 26, 27].

Роль снігового покриву особливо важлива для зимуючих стадій безхребетних. Сніг виконує функцію природної теплоізоляції, а його скорочення робить ґрунтові й підстилкові мікрооселища вразливішими до різких температурних коливань. Тому потепління може парадоксально збільшувати зимову смертність окремих груп безхребетних [6, 7, 34].

Синхронізація безхребетних із рослинними угрупованнями є важливою умовою стабільності екосистем. Коли розвиток фітофагів і фенологічні фази рослин зміщуються з різною швидкістю, виникають фенологічні розриви. Для заповідних територій це означає ризик порушення трофічних зв’язків навіть без прямого антропогенного впливу [10, 12, 23, 27]. Динаміка змін сезонної активності безхребетних у відповідь на кліматичні фактори узагальнена на рис. 3.1.

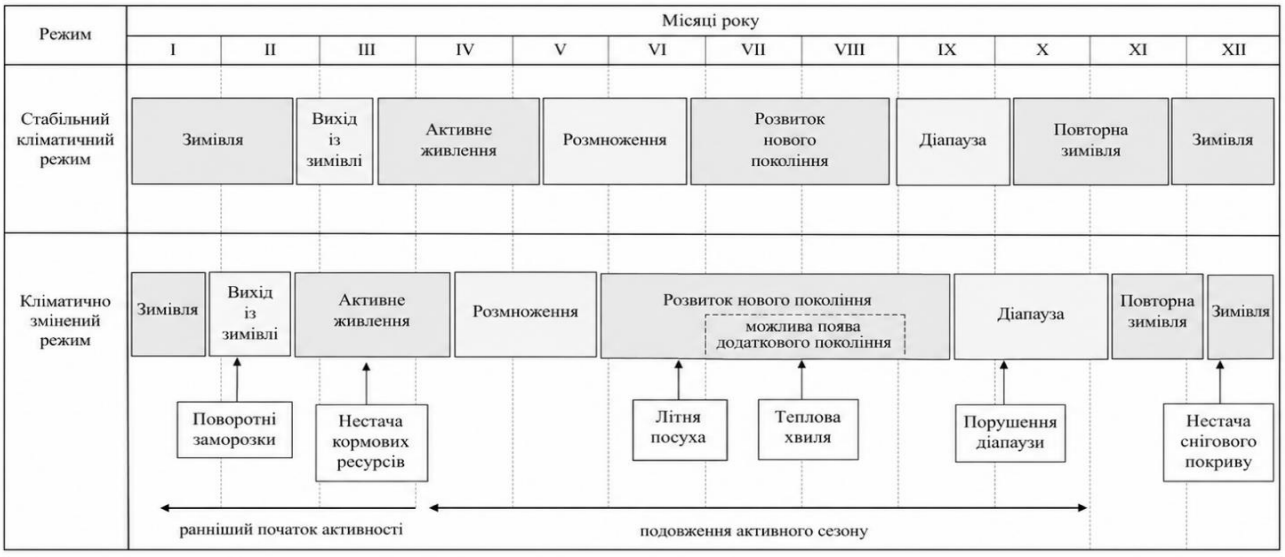


Рисунок 3.1 – Зміни сезонної активності безхребетних під впливом кліматичних факторів.

Примітка: створено автором на основі джерел [12, 23, 26, 27].

Рисунок ілюструє зміщення сезонних піків активності безхребетних: більш ранній вихід із зимівлі, подовження активного сезону, зміни у фенологічних ритмах. Показано «фенологічні розриви» між безхребетними та їхніми кормовими рослинами. Розміщений після обговорення того, як нестабільність сезонних умов змінює стратегії міграційної поведінки.

Вплив змін сезонності на міграційну активність безхребетних є двоспрямованим. З одного боку, рання весна і подовжений теплий сезон розширюють часове вікно, протягом якого міграція є фізіологічно можливою, – і це може сприяти розширенню ареалів і колонізації нових територій. З іншого боку, нестабільність сезонних умов підвищує ризики, пов'язані з міграцією: особини, що розпочали переміщення у відповідь на ранні весняні сигнали, можуть опинитися в несприятливих умовах при поверненні холодів. Для видів із обмеженими енергетичними резервами – а це більшість дрібних безхребетних – невдала міграційна спроба може означати загибель. Тому зміни сезонності не просто змінюють терміни міграції, а змінюють саму стратегію міграційної поведінки: відбувається відбір на більш консервативні або більш гнучкі стратегії залежно від того, яка з них виявляється адаптивнішою в умовах нестабільного клімату [21, 23, 26, 29].

Гідрологічний режим заповідних зон України зазнає змін, що виходять за межі простого зменшення кількості опадів. Змінюється розподіл опадів протягом року: зими стають менш сніжними, весняні паводки – менш передбачуваними, а літні посухи – більш тривалими і інтенсивними. Для водно-болотних заповідників, таких як Дунайський біосферний заповідник або заповідники Полісся, ці зміни мають особливе значення: водні безхребетні, що складають основу трофічних ланцюгів цих екосистем, є надзвичайно чутливими до змін гідрологічного режиму. Зниження рівня ґрунтових вод, що фіксується в ряді поліських заповідників, призводить до скорочення площі придатних оселищ для водних і напівводних безхребетних і може стимулювати їхнє переміщення у пошуках більш вологих мікрооселищ [24, 27, 36, 37, 42]. Цей процес є прикладом

того, як зміни гідрологічного режиму можуть ініціювати міграцію навіть у видів, що зазвичай є малорухливими.

Порівняння українських і міжнародних даних щодо впливу вологості на безхребетних виявляє як спільні закономірності, так і регіональну специфіку. Загальна тенденція до збільшення частоти екстремальних гідрологічних подій – як посух, так і повеней – є характерною для більшості регіонів Центральної і Східної Європи. Але реакція безхребетних на ці події є різною залежно від типу екосистеми і таксономічного складу угруповань. Дослідження в Центральній Європі показали, що угруповання безхребетних степових і лучних екосистем є більш стійкими до короткочасних посух, ніж угруповання лісових екосистем, – очевидно, через те, що степові і лучні види мають більш розвинені механізми толерантності до водного стресу [23]. Для України це означає, що наслідки змін вологісного режиму будуть різними для різних типів заповідних зон, і уніфікований підхід до оцінки цих наслідків є недостатнім.

Взаємодія між вологістю і сезонністю є особливо важливою для розуміння динаміки популяцій безхребетних у перехідні сезони – весну і осінь. Саме в ці періоди вологість відіграє роль додаткового сигналу, що уточнює або коригує фенологічні реакції безхребетних на температурні зміни. Суха весна може затримати вихід із зимівлі навіть при достатньо високих температурах, тоді як волога осінь може продовжити активний сезон і відтермінувати початок діапаузи. Ці взаємодії роблять прогнозування фенологічних змін значно складнішим завданням, ніж просте екстраполювання температурних трендів. Дослідження в Карпатському регіоні підтвердили, що моделі, які враховують лише температурний фактор, систематично недооцінюють варіабельність фенологічних дат порівняно з моделями, що включають показники вологості. Це є аргументом на користь мультифакторного підходу до аналізу кліматичних впливів на безхребетних [6, 7, 24, 34].

Вологість і сезонність є факторами, що діють не паралельно з температурою, а в складній взаємодії з нею, формуючи гідротермічний режим, який визначає реальні умови існування безхребетних. Зміни цього режиму в

заповідних зонах України вже призводять до помітних зрушень у структурі угруповань, фенологічних ритмах і просторовому розподілі видів. Особливо вразливими виявляються ті групи, чиї життєві цикли найбільш жорстко прив'язані до сезонних сигналів або залежать від стабільності гідрологічного режиму. Розуміння цих залежностей є необхідною передумовою для розробки ефективних стратегій збереження безхребетних в умовах кліматичних змін, що тривають [12, 24, 25, 27, 30, 36, 37].

3.3. Зміщення ареалів видів

Просторова динаміка ареалів безхребетних є одним із найбільш документально підтверджених проявів кліматичних змін у сучасній екологічній літературі. Показово, що перші систематичні свідчення цього процесу з'явилися не з теоретичних моделей, а з польових спостережень ентомологів і зоологів, які фіксували появу видів у місцях, де їх раніше не реєстрували. Саме ця «знизу вгору» логіка – від конкретних фактів до узагальнень – є найбільш продуктивною для розуміння того, що відбувається з ареалами безхребетних в умовах сучасного клімату. Зафіксовані зміни охоплюють три основні просторові вектори: зміщення у напрямку вищих широт, підйом у гірські пояси та перерозподіл у межах локальних екосистем. Кожен із цих векторів має власну логіку і власні наслідки для структури угруповань [21, 22, 29].

Широтне зміщення ареалів є найбільш масштабним і найкраще задокументованим процесом. Метааналіз даних із понад 1700 видів, проведений у рамках великих міжнародних програм моніторингу, показав, що середня швидкість зміщення ареалів у напрямку полюсів становить близько 17 км за десятиліття, хоча для окремих груп безхребетних цей показник є значно вищим [21]. Денні метелики Центральної Європи, наприклад, демонструють зміщення меж ареалів зі швидкістю до 35–40 км за десятиліття – і ця швидкість перевищує

темпи зміщення більшості рослинних угруповань, якими вони живляться. Саме тут виникає перший парадокс просторової динаміки безхребетних: вони переміщуються швидше, ніж їхні кормові ресурси, що створює ситуацію, коли вид опиняється в нових географічних умовах без звичної кормової бази. Практичне значення цього факту полягає в тому, що широтне зміщення ареалу не є автоматично успішною адаптацією – воно може призводити до нових форм екологічного стресу.

Причини, через які безхребетні демонструють значно швидші зміни ареалів порівняно з хребетними або рослинами, пов’язані з низкою їхніх біологічних та екологічних особливостей. Насамперед, короткі генераційні цикли дозволяють цим організмам швидко реагувати на зміни умов середовища через механізми природного добору, що прискорює еволюційні та популяційні зсуви. Висока чисельність популяцій збільшує генетичну різноманітність і підвищує ймовірність появи особин із новими, більш адаптивними екологічними характеристиками.

Крім того, суттєву роль відіграє різноманітність механізмів розселення: від активного польоту у багатьох груп комах до пасивного перенесення вітром, водними потоками або іншими організмами. Це значно розширює потенціал колонізації нових територій і прискорює просторові зміни ареалів. Для крилатих комах особливо важливою є здатність до активного пошуку сприятливих мікрооселищ, що забезпечує оперативну реакцію на кліматичні зміни порівняно з малорухливими видами. Водночас така мобільність є не лише адаптивною перевагою, але й потенційним ризиком, оскільки види можуть швидко потрапляти в нові екологічні умови, до яких вони ще не повністю пристосовані еволюційно [21, 23, 29].

Узагальнені основні напрями зміщення ареалів безхребетних під впливом кліматичних змін наведено в табл. 3.3.

Таблиця 3.3 – Основні напрямки зміщення ареалів безхребетних під впливом кліматичних змін.

Напрямок зміщення	Таксономічні групи	Середня швидкість	Рушійні фактори	Приклади в Україні	Екологічні наслідки
Широтне (на північ)	Лускокрилі, прямокрилі, клопи	17–40 км/10 років	Підвищення температури, подовження теплого сезону	Поява термофільних видів у Поліссі	Нові конкурентні взаємодії
Висотне (вгору)	Жуки, павуки, двокрилі	8–20 м/10 років	Зміна температурного градієнта	Підйом видів у Карпатах	Витіснення альпійських видів
Локальне (зміна мікрооселищ)	Ґрунтові безхребетні, молюски	Метри–сотні метрів	Зміна вологості, рослинного покриву	Переміщення у заповідниках степу	Зміна структури угруповань
Інвазійне розширення	Чужорідні види	Сотні км за роки	Потепління + антропогенний вплив	Мармуровий клоп, амброзієва цикадка	Витіснення аборигенних видів
Скорочення (ретракція)	Кріофільні та гігрофільні	Від'ємне	Потепління, посушливість	Скорочення ареалів у Карпатах	Фрагментація популяцій
Фрагментація ареалу	Малорухливі наземні	Змінна	Знищення оселищ + клімат	Ізольовані популяції у заповідниках	Генетична ерозія

Примітка: створено автором на основі джерел [21, 22, 23, 29, 33, 37, 47].

Висотне зміщення ареалів у гірських екосистемах є процесом, що має особливо виражені наслідки для збереження біорізноманіття. Карпатський регіон України є в цьому відношенні модельним об'єктом: тут на відносно невеликій площі представлені всі висотні пояси від передгір'їв до субальпійського, і зміщення видів між цими поясами є добре відстежуваним [6, 7, 18, 22, 34]. Дослідження ентомофауни Карпатського національного

природного парку зафіксували підйом теплолюбних видів жуків і метеликів на висоти, де вони раніше не реєструвалися, – у середньому на 120–180 м за останні два десятиліття . Водночас кріофільні і стенотермні види, що мешкають у субальпійському поясі, опиняються в ситуації «екологічної пастки»: їхній ареал стискається знизу через підйом тепліших видів, але не може розширитися вгору через відсутність придатних оселищ вище існуючих висотних меж. Цей процес, який у міжнародній літературі отримав назву «summit trap» або «пастка вершини», є одним із найбільш серйозних ризиків для гірської ентомофауни.

Степові і лісостепові зони України демонструють інший тип просторової динаміки – не стільки спрямоване зміщення, скільки фрагментацію і перерозподіл ареалів у межах існуючих екосистем. Для малорухливих ґрунтових безхребетних широтне або висотне зміщення є практично неможливим, тому їхня реакція на кліматичні зміни виражається у зміні локального розподілу в межах ландшафту – концентрації у більш вологих мікрооселищах, переміщенні у тінисті ділянки або до берегів водойм. У степових заповідниках півдня України цей процес призводить до того, що угруповання безхребетних стають просторово більш гетерогенними: різні мікрооселища в межах одного заповідника починають суттєво відрізнятися за видовим складом і чисельністю [5, 25, 28, 33]. З одного боку, це підвищує загальне біорізноманіття на рівні ландшафту, з іншого – означає, що окремі популяції стають більш ізольованими і вразливими до локальних катастрофічних подій.

Проблема інвазійних видів у контексті зміщення ареалів заслуговує на окремий розгляд, оскільки вона поєднує кліматичний і антропогенний виміри. Потепління клімату розширює зону кліматичної придатності для багатьох чужорідних видів, що раніше не могли закріпитися в Україні через недостатньо теплі зими або короткий вегетаційний сезон. Мармуровий клоп (Halyomorpha halys), що з'явився в Україні у 2018–2019 роках і вже зафіксований у кількох областях, є показовим прикладом: його успішне поширення стало можливим саме завдяки поєднанню потепління клімату і антропогенного завезення [47]. Важливо розуміти, що інвазійні безхребетні не просто займають «вільні»

екологічні ніші – вони активно взаємодіють з аборигенними видами через конкуренцію, хижацтво або паразитизм, змінюючи структуру угруповань у спосіб, що важко передбачити заздалегідь. Нові екологічні взаємодії, що виникають унаслідок зміщення ареалів, є одним із найменш вивчених, але водночас найбільш складних аспектів сучасних кліматичних змін. Коли два види, які історично існували в різних географічних або висотних поясах, опиняються в одному просторі, між ними формуються взаємодії, до яких жоден із них не має сформованих еволюційних адаптацій. Це може проявлятися як у посиленні конкуренції між екологічно близькими видами, так і у виникненні нових хижацько-жертвенних зв'язків між організмами, що раніше ніколи не контактували. Емпіричні спостереження в поліських заповідниках уже фіксують подібні процеси, зокрема появу нових трофічних зв'язків між термофільними видами хижих жуків, які розширили свій ареал на північ, і місцевими ґрунтовими безхребетними, що не мали еволюційного досвіду взаємодії з такими хижаками [42, 48]. Наслідки подібних змін для структури угруповань є складними, багаторівневими та можуть проявлятися протягом тривалого часу, формуючи нові траєкторії розвитку екосистем (рис. 3.2).

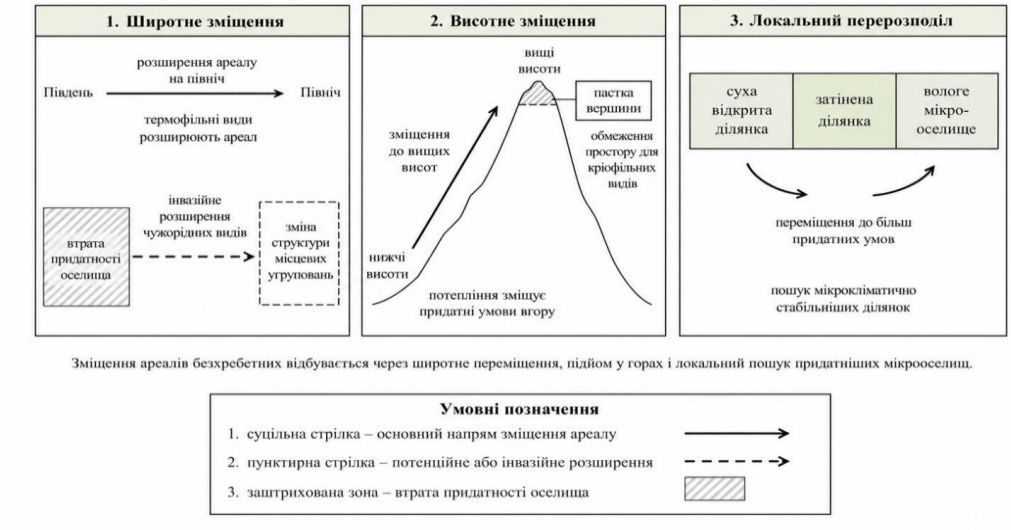


Рисунок 3.2 – Схема зміщення ареалів видів у відповідь на кліматичні зміни.

Примітка: створено автором на основі джерел [21, 22, 29, 33, 37, 47, 48].

Схема відображає три основні вектори просторової динаміки ареалів: широтне зміщення на північ, висотне зміщення вгору в горах та локальний перерозподіл у межах екосистем. Показано також явище «пастки вершини» (summit trap) для кріофільних гірських видів та процес інвазійного розширення чужорідних видів. Розміщений після опису нових трофічних взаємодій між термофільними хижаками та місцевими ґрунтовими безхребетними.

Порівняння різних наукових підходів до інтерпретації зміщення ареалів виявляє суттєві відмінності у розумінні рушійних механізмів цього процесу. Кліматично-нішевий підхід, що домінує у більшості моделювальних досліджень, розглядає зміщення ареалу як пряму відповідь виду на зміну кліматичних умов у межах його фундаментальної ніші. Цей підхід є зручним для прогнозування, але він недооцінює роль біотичних взаємодій і дисперсійних обмежень. Альтернативний підхід, що акцентує на популяційній динаміці і генетичній мінливості, розглядає зміщення ареалу як результат диференційованого виживання і розмноження особин із різними екологічними характеристиками – тобто як еволюційний, а не лише екологічний процес [21, 29, 38, 45]. Для практики охорони природи ця відмінність є принциповою: якщо зміщення ареалу є переважно екологічним процесом, то достатньо забезпечити фізичну можливість переміщення видів, якщо ж воно є еволюційним – необхідно зберігати генетичне різноманіття популяцій, що забезпечує адаптивний потенціал.

Роль заповідних зон у контексті зміщення ареалів є неоднозначною. З одного боку, заповідники є джерелами видів, що розширюють свої ареали, і притулками для видів, що відступають під тиском кліматичних змін. З іншого боку, ізольованість більшості заповідників у фрагментованому ландшафті обмежує можливості для реального переміщення видів між охоронюваними територіями [15–17, 29, 31, 38, 41]. Дослідження показують, що для успішного зміщення ареалу безхребетним необхідні не лише придатні оселища в новому місці, а й безперервні коридори між старим і новим ареалом. Відсутність таких коридорів між українськими заповідниками є одним із ключових обмежень для

природної адаптації безхребетних до кліматичних змін – і це обмеження є антропогенним за своєю природою, а не кліматичним.

Міжнародний досвід дослідження зміщення ареалів безхребетних дає підстави для кількох важливих узагальнень, що мають пряме відношення до українського контексту. По-перше, швидкість зміщення ареалів є видоспецифічною і залежить від мобільності, екологічної пластичності і генетичного різноманіття виду. По-друге, зміщення ареалів рідко є лінійним процесом – воно відбувається стрибкоподібно, через колонізацію придатних «острівців» оселищ, а не через поступове просування фронту. По-третє, зміщення ареалів неминуче призводить до реструктуризації угруповань, і ця реструктуризація може мати каскадні наслідки для функціонування екосистем [21, 22, 29, 38]. Для України, де значна частина заповідних територій є ізольованими остівцями природних екосистем у трансформованому ландшафті, ці закономірності означають, що зміщення ареалів безхребетних буде відбуватися нерірвномірно і непередбачувано – і моніторинг цього процесу є необхідною умовою для своєчасного реагування.

Просторова динаміка ареалів безхребетних в умовах кліматичних змін є процесом, що одночасно відображає адаптивний потенціал цієї групи і виявляє межі цього потенціалу. Швидкість, з якою окремі види реагують на зміни клімату через розширення ареалів, вражає – але за цією швидкістю приховується значна диференціація між видами, екосистемами і регіонами. Ті, хто виграє від кліматичних змін через розширення ареалу, і ті, хто програє через його скорочення або фрагментацію, визначаються не лише кліматичними факторами, а й структурою ландшафту, наявністю коридорів між оселищами і характером антропогенного впливу. Саме це поєднання кліматичних і некліматичних чинників робить прогнозування майбутніх змін ареалів складним завданням, що потребує інтеграції даних різних масштабів і дисциплін [21, 22, 29, 31, 38].

3.4. Прогноз міграційних змін

Будь-який прогноз у екології є не передбаченням майбутнього, а структурованою інтерпретацією можливих траєкторій розвитку подій за різних умов. Саме тому питання «що станеться з безхребетними заповідних зон України у найближчі десятиліття» не має єдиної відповіді – воно має кілька відповідей, кожна з яких відповідає певному сценарію кліматичного розвитку. Ця множинність не є слабкістю наукового підходу, а навпаки – відображає реальну складність екологічних систем, де навіть незначні відмінності у вихідних умовах можуть призводити до принципово різних результатів. Розуміння цієї варіативності є необхідною передумовою для розробки ефективних стратегій збереження біорізноманіття, оскільки управлінські рішення, що ґрунтуються на єдиному «найбільш вірогідному» сценарії, є надзвичайно вразливими до помилок прогнозування [31, 38, 47].

Сучасні підходи до прогнозування міграційних змін безхребетних можна умовно розділити на два напрями, що відрізняються не стільки методологічно, скільки за своєю логікою інтерпретації. Перший – кореляційний – будує прогноз на основі статистичних зв'язків між сучасним поширенням видів і кліматичними змінними, екстраполюючи ці зв'язки на майбутні кліматичні умови. Другий – механістичний – намагається відтворити фізіологічні та поведінкові механізми, через які клімат впливає на виживання, розмноження і розселення видів. Обидва підходи мають суттєві обмеження: кореляційні моделі не враховують еволюційну адаптацію і біотичні взаємодії, тоді як механістичні моделі вимагають детальних даних про фізіологію видів, які для більшості безхребетних просто відсутні [45, 47]. Практичне значення цього розмежування полягає в тому, що прогнози, отримані різними методами, можуть суттєво відрізнятися – і ця розбіжність сама по собі є важливою інформацією про рівень невизначеності.

Кліматичні сценарії МГЕЗК (RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 8.5) задають принципово різні умови для розвитку міграційних процесів. За сценарієм RCP

2.6, що передбачає обмеження глобального потепління на рівні 1.5–2°C, більшість безхребетних заповідних зон України зберігатимуть можливість адаптації через поступове зміщення ареалів без критичного розриву між швидкістю кліматичних змін і темпами розселення видів. За сценарієм RCP 8.5, що передбачає потепління на 3.7–4.8°C до кінця століття, ситуація є принципово іншою: швидкість кліматичних змін перевищуватиме адаптивні можливості значної частини видів, що призведе до масштабних втрат біорізноманіття навіть у межах охоронюваних територій [1, 2, 48]. Для України, де середня температура вже зросла на 1.2–1.4°C порівняно з доіндустріальним рівнем, реалістичним є сценарій, що знаходиться між RCP 4.5 і RCP 8.5 – і саме цей діапазон є найбільш важливим для прогнозування. Узагальнені очікувані зміни міграційних процесів безхребетних у межах різних кліматичних сценаріїв наведено в табл. 3.4.

Таблиця 3.4 – Прогнозні зміни міграції безхребетних під впливом кліматичних сценаріїв.

Кліматичний сценарій	Прогнозне потепління (до 2100 р.)	Очікувані зміни ареалів	Ризик втрати видів	Стан заповідних зон	Адаптаційний потенціал
RCP 2.6 (оптимістичний)	+1.5–2.0°C	Поступове зміщення на північ і вгору, збереження більшості ареалів	Низький (5–15% видів під загрозою)	Зберігають функцію рефугіумів	Достатній для більшості видів
RCP 4.5 (помірний)	+2.0–3.0°C	Прискорене зміщення, часткова фрагментація ареалів	Помірний (20–35% видів під загрозою)	Часткова втрата функції рефугіумів	Обмежений для стенотермних видів
RCP 6.0 (підвищений)	+3.0–3.7°C	Масштабна реструктуризація угруповань, інвазії	Високий (35–50% видів під загрозою)	Ізольовані острівці придатних оселищ	Критично обмежений

RCP 8.5 (песимістичний)	+3.7–4.8°C	Колапс ареалів кріофільних видів, масові інвазії	Дуже високий (>50% видів під загрозою)	Критична деградація більшості зон	Недостатній, масові локальні вимирання
Регіональний (Україна, RCP 4.5–8.5)	+2.5–4.0°C	Зникнення степових ендеміків, підйом у Карпатах	Високий для степу і гір	Карпатські заповідники – ключові рефугіуми	Диференційований за типами екосистем

Примітка: створено автором на основі джерел [1, 2, 21, 22, 31, 38, 48, 49].

Прогнозована динаміка ареалів безхребетних у Карпатському регіоні є найбільш детально змодельованою для України. За помірним сценарієм потепління, до 2050 року слід очікувати підйому меж ареалів гірських видів на 200–350 м порівняно з сучасними показниками, що означатиме суттєве скорочення придатних оселищ для субальпійських і альпійських видів [6, 7, 22, 49]. Особливо вразливими є ендемічні види, поширення яких обмежене кількома гірськими масивами: для них зміщення ареалу вгору є не адаптацією, а поступовим скороченням доступного простору. Водночас передгірські і нижньогірські зони отримають нові термофільні види з рівнинних екосистем, що призведе до формування угруповань без сучасних аналогів – тобто таких, що не мають відповідників у сучасній або палеоекологічній літературі. Ця «новизна» майбутніх угруповань є одним із найбільш серйозних викликів для прогнозування, оскільки поведінку систем без аналогів неможливо передбачити на основі існуючих даних.

Степові і лісостепові заповідники півдня України стикаються з якісно іншим прогнозним сценарієм. Тут основним ризиком є не зміщення ареалів, а їх скорочення і фрагментація внаслідок посилення посушливості. Прогнозоване збільшення частоти і тривалості посух у степовій зоні України до 2070 року означатиме, що значна частина сучасних оселищ безхребетних стане непридатною для існування – не через температурний стрес, а через дефіцит

вологи і деградацію рослинного покриву [5, 25, 33, 48] Для ґрунтових безхребетних, що не здатні до активного розселення, це означає локальне вимирання без можливості компенсації через міграцію. Прогнозні моделі для степових заповідників України показують, що за сценарієм RCP 6.0 до 2080 року може зникнути від 30 до 45% сучасних видів ґрунтової мезофауни – і ця оцінка є консервативною, оскільки не враховує синергетичних ефектів між кліматичними і антропогенними факторами (Рис.3.3). Означатиме, що значна частина сучасних оселищ безхребетних стане непридатною для існування – не через температурний стрес, а через дефіцит вологи і деградацію рослинного покриву [5, 25, 33, 48]

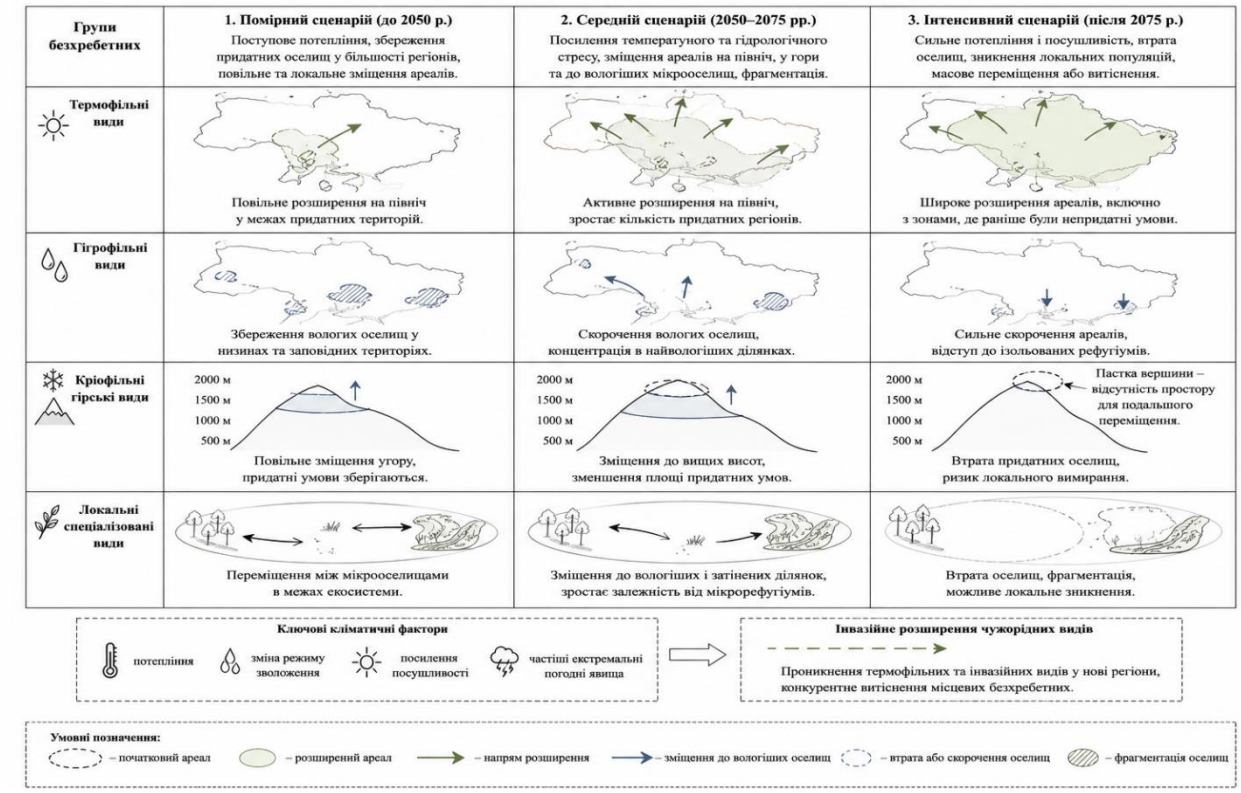


Рисунок 3.3 – Прогноз зміщення ареалів безхребетних у майбутньому.

Примітка: створено автором на основі джерел [1, 2, 5, 21, 22, 31, 38, 48, 49].

Рисунок відображає прогнозні сценарії змін ареалів безхребетних у заповідних зонах України за різними кліматичними сценаріями (RCP 2.6–8.5). Для степових заповідників показано ризик скорочення та фрагментації ареалів

через посушливість, для Карпат – потенціал як регіонального рефугіуму. Розміщений після даних про прогнозовану втрату 30–45% видів ґрунтової мезофауни степових заповідників за сценарієм RCP 6.0 до 2080 року.

Адаптаційні можливості безхребетних у контексті прогнозованих змін є диференційованими і залежать від кількох ключових характеристик виду. Найбільш стійкими до кліматичних змін є евритермні і евригігрні види з широкою екологічною нішею, короткими генераціями і високою чисельністю популяцій – саме вони мають найбільший потенціал для швидкої адаптації через природний відбір. Натомість стенотермні спеціалісти, що мешкають у вузьких кліматичних умовах і мають тривалі генерації, є найбільш вразливими: їхній адаптивний потенціал обмежений як генетично, так і демографічно [12, 19, 20, 29]. Важливо, що ця диференціація не є статичною – вона може змінюватися залежно від швидкості кліматичних змін. За повільного потепління навіть відносно вразливі види можуть адаптуватися через поступову зміну фенотипу, за швидкого – навіть потенційно стійкі види можуть не встигнути відреагувати на зміни, що відбуваються швидше, ніж тривалість їхньої генерації.

Роль заповідних територій у майбутньому збереженні безхребетних є предметом активної наукової дискусії, і ця дискусія має практичні наслідки для управлінських рішень. Традиційна концепція заповідника як «острова» незайманої природи, що захищає види від зовнішніх впливів, є недостатньою в умовах кліматичних змін: якщо клімат змінюється всередині заповідника так само, як і за його межами, то охоронний статус сам по собі не гарантує збереження видів. Альтернативна концепція – заповідник як «трамплін» для міграції видів між різними кліматичними зонами – є більш адекватною для умов кліматичних змін, але вимагає принципово іншого підходу до просторового планування охоронних територій [15–17, 31, 38, 41]. Для України, де більшість заповідників є ізольованими і не з'єднані екологічними коридорами, перехід від концепції «острова» до концепції «трампліну» є стратегічним завданням, що потребує не лише наукового обґрунтування, а й суттєвих змін у земельній і природоохоронній політиці.

Міжнародні прогнози щодо майбутніх змін ареалів безхребетних, адаптовані до умов Центральної і Східної Європи, дають підстави для кількох важливих висновків. Дослідження в рамках проекту ALARM (Assessing Large-scale Risks for Biodiversity with tested Methods) показали, що до 2080 року за сценарієм помірного потепління близько 35% видів комах Центральної Європи зазнають суттєвого скорочення ареалів, тоді як 15–20% розширять свої ареали за рахунок колонізації нових територій [50]. Для України ці цифри потребують корекції з урахуванням специфіки регіону: більш континентальний клімат, вища частка трансформованих ландшафтів і менша щільність мережі охоронних територій означають, що реальні втрати можуть бути вищими за середньоєвропейські показники. Водночас Карпатський регіон, завдяки своїй висотній різноманітності і відносно збереженим природним екосистемам, може виступати як регіональний рефугіум для видів, що відступають з рівнинних зон.

Рівень невизначеності прогнозів є суттєвим і не може бути усунений навіть за умови вдосконалення методів моделювання. Ця невизначеність має кілька джерел: по-перше, невизначеність самих кліматичних сценаріїв, що залежать від майбутніх соціально-економічних рішень, по-друге, невизначеність щодо реакції видів на кліматичні зміни, що визначається їхнім адаптивним потенціалом, по-третє, невизначеність щодо майбутніх змін у землекористуванні і структурі ландшафту, що можуть посилювати або послаблювати кліматичні ефекти [45, 47, 48]. Практичне значення цієї невизначеності полягає в тому, що управлінські стратегії збереження біорізноманіття мають бути розроблені не для одного «найбільш вірогідного» сценарію, а для діапазону можливих сценаріїв – тобто бути адаптивними за своєю природою. Заповідники, що управляються за принципом адаптивного менеджменту, мають суттєво більші шанси зберегти біорізноманіття в умовах кліматичних змін, ніж ті, що дотримуються фіксованих управлінських протоколів.

Зіставлення різних наукових підходів до прогнозування виявляє не лише методологічні відмінності, а й різні уявлення про те, що саме є метою прогнозу. Якщо мета – передбачити майбутній видовий склад конкретних заповідників, то

необхідні детальні видоспецифічні моделі з урахуванням локальних кліматичних умов. Якщо мета – оцінити загальний ризик втрати біорізноманіття на регіональному рівні, то достатньо агрегованих моделей із широкими таксономічними групами. Якщо ж мета – розробити управлінські рекомендації, то найбільш корисними є сценарні підходи, що дозволяють оцінити наслідки різних управлінських рішень за різних кліматичних умов [15–17, 31, 38, 41, 47]. Для дипломної роботи, що поєднує науковий аналіз із практичними рекомендаціями, найбільш продуктивним є саме сценарний підхід – він дозволяє уникнути хибної точності єдиного прогнозу і водночас надати конкретні орієнтири для управлінських рішень.

Прогноз міграційних змін безхребетних у заповідних зонах України не є картиною майбутнього, що чекає на реалізацію незалежно від людських дій. Це – карта можливостей і ризиків, де кожен сценарій відповідає певному набору рішень: кліматичних, земельних, природоохоронних. Карпатські заповідники мають реальний потенціал стати регіональними рефугіумами для видів, що відступають з рівнинних зон, – але лише за умови збереження їхньої цілісності і з'єднання екологічними коридорами. Степові заповідники стоять перед загрозою втрати значної частини ендемічної ентомофауни – і ця загроза є реальною навіть за оптимістичних кліматичних сценаріїв. Між цими двома полюсами знаходиться широкий спектр можливих траєкторій, що визначатимуться не лише кліматом, а й тим, наскільки ефективно суспільство зможе відреагувати на виклики, що вже стають очевидними у польових даних сьогодення [5, 6, 7, 15–17, 21, 22, 31, 38, 49].

РОЗДІЛ 4. ОХОРОНА ПРАЦІ ТА БЕЗПЕКА В НАДЗВИЧАЙНИХ СИТУАЦІЯХ

Польові екологічні дослідження є тією сферою наукової діяльності, де безпека дослідника і якість отриманих результатів перебувають у прямій залежності одне від одного. Ця залежність є не очевидною на перший погляд, але принципово важливою: дослідник, що перебуває в стані фізичного або психологічного стресу через небезпечні умови роботи, допускає більше помилок при ідентифікації видів, пропускає важливі спостереження і скорочує час перебування на ділянці, що безпосередньо знижує репрезентативність зібраних даних. Охорона праці в екологічних дослідженнях є тому не адміністративною формальністю, а умовою наукової достовірності. Відповідно до Закону України «Про охорону праці» від 14.10.1992 № 2694-XII, роботодавець зобов'язаний забезпечити безпечні умови праці для всіх категорій працівників, включаючи науковий персонал, що виконує роботи в нестаціонарних умовах [51]. Для польових екологічних досліджень це означає необхідність системного підходу до оцінки ризиків і розробки заходів їх мінімізації ще на етапі планування дослідження, а не після того, як інцидент вже стався.

Природні небезпеки є найбільш різноманітною і водночас найменш передбачуваною категорією ризиків польових досліджень. Рельєф заповідних територій України є надзвичайно різноманітним – від рівнинних боліт Полісся до крутих схилів Карпат і скельних виходів степових заповідників – і кожен тип рельєфу формує специфічний профіль небезпек. Карпатські дослідження пов'язані з ризиком падіння на крутих схилах, особливо в умовах вологої погоди або при переміщенні з важким обладнанням, поліські болота становлять небезпеку провалювання у трясовину, що є особливо критичним при одиночній роботі без страхування, степові заповідники в літній період характеризуються ризиком теплового удару через відсутність природного затінення і значні відстані між джерелами води [51, 54]. Важливо розуміти, що ці ризики не є

статичними – вони змінюються залежно від сезону, погодних умов і конкретного маршруту, що вимагає динамічної, а не одноразової оцінки небезпек перед кожним виходом у поле.

Біологічні ризики є специфічною категорією небезпек, що набуває особливого значення саме при дослідженні безхребетних. Контакт із членистоногими – кліщами, перетинчастокрилими, двокрилими – є невід'ємною частиною роботи ентомолога, і ступінь небезпеки цього контакту суттєво варіює залежно від виду і регіону. Іксодові кліщі є переносниками кліщового енцефаліту і хвороби Лайма, поширеність яких в Україні є значною і зростає в міру розширення ареалів переносників під впливом кліматичних змін. За даними Центру громадського здоров'я України, у 2020–2023 роках спостерігалося стійке зростання кількості зареєстрованих випадків хвороби Лайма, причому значна частина інфікувань відбувалася саме під час перебування в природних екосистемах [52]. Для дослідника безхребетних це означає, що ризик укусу кліща є не гіпотетичним, а цілком реальним і потребує систематичних профілактичних заходів, а не ситуативної реакції.

Вплив погодних умов на безпеку дослідника є фактором, що систематично недооцінюється при плануванні польових робіт. Метеорологічні умови в Україні характеризуються значною мінливістю, особливо в гірських районах, де погода може змінюватися протягом кількох годин від сонячної до грозової з різким зниженням температури [53]. Для дослідника, що перебуває на відкритій ділянці або в лісовому масиві, гроза є не просто незручністю, а реальною загрозою: блискавка вражає одиноких людей на відкритих просторах і під окремими деревами значно частіше, ніж це усвідомлюється більшістю польових дослідників. Теплові умови є не менш критичними: при температурі повітря вище +32°C і відносній вологості понад 60% ризик теплового удару при фізичному навантаженні зростає нелінійно, і перші симптоми – запаморочення, нудота, дезорієнтація – можуть розвиватися настільки швидко, що дослідник не встигає вжити заходів самодопомоги. Відповідно до ДСН 3.3.6.042-99, при роботі в умовах підвищеної температури необхідно забезпечити регулярні

перерви в затінених місцях і достатнє споживання рідини, що в польових умовах потребує заздалегідь спланованої логістики водопостачання [53].

Організація польових досліджень з точки зору безпеки починається задовго до виходу на маршрут і включає кілька взаємопов'язаних компонентів, кожен із яких є необхідним, але недостатнім сам по собі. Маршрутний лист є базовим документом безпеки, що фіксує плановий маршрут, склад групи, час виходу і повернення, контактні дані відповідальної особи, яка залишається на базі. Його значення полягає не в бюрократичній функції, а в тому, що він забезпечує можливість організованого пошуку у разі, якщо група не повернулася у встановлений час [51]. Без маршрутного листа пошукова операція може розпочатися із значним запізненням, що в критичних ситуаціях – травма, гостра алергічна реакція, втрата орієнтації – може мати вирішальне значення для результату. Відповідно до НПАОП 0.00-1.15-07, проведення польових робіт без попереднього інструктажу і оформлення відповідної документації є порушенням вимог охорони праці незалежно від кваліфікації і досвіду дослідника [54].

Принципи безпечної роботи з біологічним матеріалом у польових умовах суттєво відрізняються від лабораторних стандартів, і ця відмінність часто не усвідомлюється дослідниками, що переходять від лабораторної до польової роботи. У лабораторії є чітко визначені зони роботи з різними категоріями матеріалу, засоби захисту є стандартизованими і завжди доступними, а процедури деконтамінації є відпрацьованими. У полі всі ці умови відсутні: дослідник працює в нестандартизованому середовищі, засоби захисту обмежені тим, що він взяв із собою, а можливості для деконтамінації є мінімальними. Для роботи з безхребетними це означає, що захисні рукавички є обов'язковими не лише при роботі з потенційно небезпечними видами, а й при будь-якому контакті з матеріалом, що підлягає фіксації хімічними реагентами. Формалін і 70-відсотковий етанол, що широко використовуються для фіксації зоологічних зборів, є токсичними речовинами, і їхній вплив при систематичному контакті без засобів захисту може призводити до хронічних уражень шкіри і слизових оболонок [55].

Засоби індивідуального захисту (ЗІЗ) у польових екологічних дослідженнях є не стандартним набором, а системою, що формується відповідно до конкретного профілю ризиків конкретного дослідження. Захисний одяг для роботи в умовах підвищеного ризику укусів кліщів повинен відповідати певним вимогам: щільне прилягання манжет і комірця, світлий колір для полегшення виявлення кліщів, матеріал, що не дозволяє кліщу швидко прикріпитися. Репеленти на основі DEET або перметрину є ефективними засобами захисту, але їхня ефективність залежить від правильного нанесення і регулярного оновлення, що в умовах тривалої польової роботи потребує дисципліни і планування. Взуття є критично важливим елементом ЗІЗ, що часто недооцінюється: для роботи на нерівному рельєфі необхідне взуття з жорсткою підошвою і фіксацією гомілковостопного суглоба, тоді як для роботи у вологих умовах – водонепроникне взуття з нековзною підошвою [52, 56]. Невідповідність взуття умовам роботи є однією з найбільш поширених причин травм при польових дослідженнях.

Організаційні заходи безпеки охоплюють широкий спектр аспектів – від формування складу дослідницької групи до процедур реагування на надзвичайні ситуації – і їхня ефективність визначається не наявністю відповідних інструкцій, а ступенем їхньої реальної інтеграції в практику роботи [51]. Принцип «ніколи не працювати поодинці» є фундаментальним правилом польової безпеки, що обґрунтовується не лише можливістю надання взаємодопомоги, а й психологічним фактором: дослідник, що знає про присутність партнера, є більш уважним і менш схильним до ризикованих рішень. Для невеликих дослідницьких груп, де одиночна робота є іноді неминучою, необхідним є встановлення чітких процедур регулярного зв'язку: визначені часові інтервали для перевірки зв'язку, чіткий протокол дій у разі відсутності відповіді. Сучасні супутникові комунікатори типу Garmin inReach або SPOT забезпечують двосторонній зв'язок і можливість надсилання сигналу лиха навіть у районах без мобільного покриття, що є особливо актуальним для роботи у віддалених заповідних територіях.

Нормативна база охорони праці при проведенні польових екологічних досліджень в Україні є достатньо розвиненою, але її практичне застосування залишає бажати кращого. Закон України «Про охорону праці», НПАОП 0.00-1.15-07 «Правила охорони праці під час виконання робіт на висоті», ДСН 3.3.6.042-99 «Санітарні норми мікроклімату виробничих приміщень» – ці та інші нормативні документи формують правову основу для організації безпечної роботи, але їхня адаптація до специфіки польових екологічних досліджень є недостатньою [51, 53, 54]. Більшість нормативних документів розроблялися для промислових умов і потребують суттєвої інтерпретації при застосуванні до наукових польових робіт. Це створює ситуацію, коли формальне дотримання нормативних вимог не гарантує реальної безпеки, а реальна безпека потребує виходу за межі формальних вимог на основі фахового аналізу конкретних ризиків.

Взаємозв'язок між дотриманням вимог безпеки і ефективністю дослідження є більш глибоким, ніж простий причинно-наслідковий зв'язок між безпечними умовами і відсутністю травм. Дослідник, що не витрачає когнітивні ресурси на постійну оцінку небезпек і управління ризиками в режимі реального часу, може зосередитися на науковому спостереженні. Добре організована польова робота з чіткими процедурами безпеки дозволяє планувати більш тривалі і географічно розширені маршрути, оскільки ризики є передбачуваними і контрольованими. Навпаки, дослідження, що проводяться без належної організації безпеки, як правило, є більш короткими, менш систематичними і більш схильними до переривання через інциденти, що не лише знижує якість даних, а й підвищує загальну вартість дослідження через необхідність повторних виходів.

Безпека польових екологічних досліджень є інтегральною характеристикою їхньої організації, що не може бути забезпечена жодним окремим заходом, яким би ефективним він не був. Вакцинація від кліщового енцефаліту знижує один ризик, але не захищає від падіння на слизькому схилі, GPS-навігатор вирішує проблему орієнтування, але не замінює партнера при

гострій алергічній реакції, якісне взуття є необхідним, але недостатнім без знання маршруту і метеопрогнозу. Лише системний підхід, що охоплює попередню оцінку ризиків, відповідне спорядження, організаційні процедури і підготовку персоналу, здатний забезпечити той рівень безпеки, що є необхідним для проведення тривалих і методологічно повноцінних досліджень у природних екосистемах [51–56]. Цей підхід є не обмеженням наукової діяльності, а її необхідною умовою – умовою, що дозволяє дослідникові повернутися з поля не лише живим і здоровим, а й із даними, що мають реальну наукову цінність.

ВИСНОВКИ

1. Проаналізовано сучасні кліматичні тенденції та встановлено, що для заповідних зон України найбільш значущими чинниками впливу на безхребетних є підвищення середньорічної температури, посилення літньої посушливості, нестабільність режиму опадів, скорочення снігового покриву та зміщення сезонних фаз. Ці чинники змінюють умови існування безхребетних і підвищують ризик фенологічної десинхронізації.

2. Охарактеризовано основні типи заповідних територій України як середовища існування безхребетних. Показано, що Карпати забезпечують можливості для висотного зміщення ареалів, степові заповідники є вразливими до аридизації та ізоляції, Полісся залежить від стабільності гідрологічного режиму, а водно-болотні угіддя чутливі до зміни рівня води й температури.

3. Визначено механізми впливу температури, вологості та сезонності на популяційну динаміку безхребетних. Температурні зміни прискорюють розвиток і можуть збільшувати кількість поколінь за сезон, дефіцит вологи знижує щільність ґрунтової мезофауни, а порушення сезонних сигналів впливає на діапаузу, зимівлю та репродуктивні цикли.

4. Узагальнено основні напрями просторових змін у розподілі безхребетних: широтне просування термофільних видів на північ, висотне зміщення гірських форм у Карпатах, локальний перерозподіл угруповань у межах степових і поліських екосистем, а також посилення ролі мікрооселищ і рефугіумів.

5. Сформовано прогноз міграційних змін за кліматичними сценаріями. За помірного потепління очікується поступове зміщення ареалів і збільшення ролі екологічних коридорів, тоді як за інтенсивного потепління зростає ризик втрати придатних оселищ, фрагментації популяцій і локального зникнення стенотермних та гігрофільних видів.

6. Обґрунтовано необхідність адаптивного управління природно-заповідним фондом України. Найбільш доцільними заходами є підтримання екологічної зв’язності між охоронюваними територіями, збереження мікрооселищ, розвиток довгострокового моніторингу безхребетних, урахування кліматичних прогнозів у менеджмент-планах та мінімізація додаткового антропогенного тиску.

7. Визначено вимоги до безпечної організації польових екологічних досліджень. Польові роботи мають проводитися з попередньою оцінкою ризиків, дотриманням вимог охорони праці, пожежної безпеки, санітарно-гігієнічних норм і режиму природно-заповідної території.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. Climate Change 2023: Synthesis Report. Summary for Policymakers / IPCC. Geneva : IPCC, 2023. DOI: https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647.001. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/ (дата звернення: 11.06.2026).

2. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Summary for Policymakers / IPCC. Cambridge : Cambridge University Press, 2022. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/ (дата звернення: 11.06.2026).

3. Гавриленко О. П., Шищенко П. Г. Геоекологічні проблеми України : підручник. Київ : ПВТП «LAT&K», 2022. 379 с. ISBN 978-617-7824-53-3. URL: https://geo.knu.ua/wp-content/uploads/2022/06/gavrylenko-shyshhenko-geoekologichni-problemy-ukrayiny.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

4. Status of Environment and Climate in Ukraine / C. Belis та ін. Joint Research Centre, European Commission, 2025. URL: https://publications.jrc.ec.europa.eu/ (дата звернення: 11.06.2026).

5. Зміна клімату та аридизація Південного Степу України / Р. А. Вожегова, І. Т. Нетіс, Л. І. Онуфран, Г. І. Сахацький, Н. Г. Шарата. Аграрні інновації. 2021. № 7. С. 16–20. DOI: https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2021.7.3. URL: https://agrarian-innovations.izpr.ks.ua/index.php/agrarian/article/view/139 (дата звернення: 20.04.2026).

6. Карабінюк М. М. Динамічність кліматичних умов та сучасні тенденції їхніх змін у північно-східному секторі ландшафту Чорногора (Українські Карпати). Карпатський біосферний заповідник. 2024. URL: https://surl.li/ewryhn (дата звернення: 20.04.2026).

7. Леневич О. І., Канарський Ю. В. Кліматичні показники та зміни у Сколівських Бескидах. Ліси природно-заповідних територій в умовах глобальних змін : матеріали міжнародної науково-практичної конференції з

нагоди 25-ї річниці Національного природного парку «Сколівські Бескиди», Сколе–Львів, 5 липня 2024 р. Сколе, 2024. С. 149–154. URL: https://surl.li/fudtud(дата звернення: 20.04.2026).

8. Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services. Summary for Policymakers / IPBES. Bonn : IPBES Secretariat, 2019. URL: https://ipbes.net/global-assessment (дата звернення: 11.06.2026).

9. IPBES-IPCC Co-Sponsored Workshop Report on Biodiversity and Climate Change / H.-O. Pörtner, R. J. Scholes, J. Agard та ін. IPBES , IPCC, 2021. DOI: https://doi.org/10.5281/zenodo.5101133.

10. Climate change effects on biodiversity, ecosystems, and ecosystem services / S. R. Weiskopf та ін. Science of the Total Environment. 2020. URL: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969720312948 (дата звернення: 20.04.2026).

11. Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Chapter 2: Terrestrial and Freshwater Ecosystems and Their Services / IPCC. Cambridge : Cambridge University Press, 2022. URL: https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/ (дата звернення: 11.06.2026).

12. Scientists' warning on climate change and insects / J. A. Harvey та ін. Ecological Monographs. 2023. DOI: https://doi.org/10.1002/ecm.1553. URL: https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ecm.1553 (дата звернення: 20.04.2026).

13. Про природно-заповідний фонд України : Закон України від 16 червня 1992 р. № 2456-XII. Відомості Верховної Ради України. 1992. № 34. Ст. 502. URL: https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2456-12#Text (дата звернення: 20.04.2026).

14. The Future of Protected Areas in Ukraine / WWF. 2024. URL: https://surl.li/bzulux (дата звернення: 11.06.2026).

15. Climate Change and Protected Areas: An Issues Paper / IUCN. 2024. URL: https://iucn.org/ (дата звернення: 11.06.2026).

16. Adapting to Climate Change: Guidance for Protected Area Managers and Planners / J. E. Gross, S. Woodley, L. A. Welling, J. E. M. Watson, eds. Gland : IUCN, 2016. URL: https://surl.li/otvpwr (дата звернення: 11.06.2026).

17. Gillingham P. K., Britton J. R., Jones G., Miller-Rushing A., Stafford R., Slater H. D. Climate change adaptation for biodiversity in protected areas: An overview of actions. Biological Conservation. 2024. Vol. 289. Article 110375. DOI: https://doi.org/10.1016/j.biocon.2023.110375.

18. Ecosystems and Climate Impacts / European Environment Agency. 2025. URL: https://www.eea.europa.eu/ (дата звернення: 11.06.2026).

19. Haris A. Climate Change Influences on Central European Insect Fauna: Range Shifts, Phenological Changes and Invasions. Diversity. 2025. Vol. 17, Iss. 1. Article 16. URL: https://surl.li/lyhttj

20. Соломаха Н. Г., Короткова Т. М. Вплив змін клімату на динаміку розподілу безхребетних у біосферному заповіднику «Асканія-Нова». Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». 2019. Т. 21. С. 125–138. URL: https://geobot.org.ua/files/publication/2619/solomaha.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

21. Нові дані про водних чужинських безхребетних у українській частині дельти Дунаю / М. О. Сон, О. В. Годлевська, О. В. Корнюшенко та ін. BioInvasions Records. 2023. Vol. 12, No. 3. P. 757–766. URL: https://www.reabic.net/journals/bir/2023/3/BIR_2023_Son_etal.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

22. Impacts of Climate Warming on Terrestrial Ectotherms across Latitude / C. A. Deutsch та ін. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2008. Vol. 105, Iss. 18. P. 6668–6672. DOI: https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105.

23. Thermal-Safety Margins and the Necessity of Thermoregulatory Behavior across Latitude and Elevation / J. M. Sunday та ін. Proceedings of the

National Academy of Sciences. 2014. Vol. 111, Iss. 15. P. 5610–5615. DOI: https://doi.org/10.1073/pnas.1316145111.

24. The vulnerability of British aquatic insects to climate change / C. R. Macadam та ін. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. 2022. URL: https://surl.li/mcctgs (дата звернення: 20.04.2026).

25. Niedrist G. H., Füreder L. Disproportional vulnerability of mountain aquatic invertebrates to climate change effects. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2023. Vol. 55, No. 1. Article 2181298. DOI: https://doi.org/10.1080/15230430.2023.2181298.

26. Potential Impact of Climate Change on Aquatic Insects: A Sensitivity Analysis for European Caddisflies (Trichoptera) Based on Distribution Patterns and Ecological Preferences / D. Hering та ін. Aquatic Sciences. 2009. Vol. 71. P. 3–14. URL: https://surl.li/zhwhns

27. The accelerating exposure of European protected areas to climate change / M. Cimatti, V. Mezzanotte, R. K. Heikkinen та ін. Global Change Biology. 2025. Vol. 31, Iss. 6. Article e70261. DOI: https://doi.org/10.1111/gcb.70261.

28. Ukraine: National Biodiversity Strategy / Programme of Work on Protected Areas / Convention on Biological Diversity. URL: https://www.cbd.int/ (дата звернення: 11.06.2026).

29. Природно-заповідний фонд – внесок України у збереження Життя на Землі : біла книга нової політики управління ПЗФ / Міжнародна благодійна організація «Екологія-Право-Людина». Львів, 2022. 19 с. URL: https://epl.org.ua/wp-content/uploads/2022/05/Polisi_PZF_UKR_fin.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

30. Protected Planet Report 2024 / UNEP-WCMC, IUCN. Cambridge : UNEP-WCMC , IUCN, 2024. URL: https://www.protectedplanet.net/ (дата звернення: 11.06.2026).

31. Protected Planet: Ukraine Country Profile / UNEP-WCMC, IUCN. URL: https://www.protectedplanet.net/country/UKR (дата звернення: 11.06.2026).

32. Фактори загроз біорізноманіттю заповідних територій Українських Карпат, Розточчя та Західного Полісся : монографія / Й. В. Царик, І. М. Горбань, О. С. Решетило та ін. , за ред. Й. В. Царика. Львів : СПОЛОМ, 2016. 120 с. ISBN 978-966-919-141-0. URL: http://zoomus.lviv.ua/files/Factors.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

33. Рекомендації з питань збереження біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника в умовах кліматичних змін. 2022. URL: https://kbz.in.ua/wp-content/uploads/2022/11/RekomendaciiF.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

34. Шацьке поозер'я в контексті змін клімату : збірник матеріалів VI Міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої 70-річчю від дня народження професора Петліна В. М., Світязь, 1–3 жовтня 2021 р. / за заг. ред. В. О. Фесюка. Луцьк : ВНУ ім. Лесі Українки, 2021. 208 с. ISBN 978-617-7977-61-1. URL: https://surl.li/ihzbij (дата звернення: 20.04.2026).

35. Природоохоронні рекомендації щодо збереження жуків-турунів у природному заповіднику «Горгани». Rufford Foundation. 2023. URL: https://surl.li/sdwyiy (дата звернення: 20.04.2026).

36. Кияк В., Данилик І., Шпаківська І. та ін. Збереження біорізноманіття у гірських і рівнинних регіонах України в умовах кліматичних змін : монографія / за ред. В. Кияка, І. Данилика, І. Шпаківської, О. Кагала, О. Лобачевської. Львів : Левада, 2022. 189 с. URL: https://surl.li/cbecch (дата звернення: 20.04.2026).

37. Бедернічек Т. Ю., Глеб Р. Ю., Кабаль М. В. та ін. Стаціонарні довготривалі досліди у горах: моніторингові ділянки Мілоша Дейла. Проблеми збереження гірських екосистем та сталого використання біологічних ресурсів Карпат : матеріали міжнар. наук.-практ. конф. 2018. С.

50–55. URL: http://cbr.nature.org.ua/conf2018/Zbirnyk_2018.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

38. Крамарець В. О., Криницький Г. Т., Ковальова В. А. Комахи-фітофаги соснових молодняків Розточчя та Малого Полісся. Науковий вісник НЛТУ України. 2024. Т. 34, № 8. С. 80–87. DOI: https://doi.org/10.36930/40340809. URL: https://nv.nltu.edu.ua/index.php/journal/article/view/2693 (дата звернення: 20.04.2026).

39. Савицький О. Деякі особливості безхребетних у природному заповіднику «Медобори» у 2023 році. Національні парки в збереженні природної та історико-культурної спадщини : зб. матеріалів наук.-практ. конф. Ужгород, 2024. С. 162–165. URL: https://surl.li/bvdzyu (дата звернення: 20.04.2026).

40. Chen I.-C., Hill J. K., Ohlemüller R., Roy D. B., Thomas C. D. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. Science. 2011. Vol. 333, Iss. 6045. P. 1024–1026. DOI: https://doi.org/10.1126/science.1206432.

41. McCain C. M., Garfinkel C. F. Climate change and elevational range shifts in insects. Current Opinion in Insect Science. 2021. Vol. 47. P. 111–118. URL: https://surl.li/nobxxo (дата звернення: 20.04.2026).

42. Biodiversity Redistribution under Climate Change: Impacts on Ecosystems and Human Well-Being / G. T. Pecl та ін. Science. 2017. Vol. 355, Iss. 6332. Article eaai9214. DOI: https://doi.org/10.1126/science.aai9214.

43. Hickling R., Roy D. B., Hill J. K., Fox R., Thomas C. D. The Distributions of a Wide Range of Taxonomic Groups Are Expanding Polewards. Global Change Biology. 2006. Vol. 12, Iss. 3. P. 450–455. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01116.x.

44. Poleward Shifts in Geographical Ranges of Butterfly Species Associated with Regional Warming / C. Parmesan та ін. Nature. 1999. Vol. 399. P. 579–583. DOI: https://doi.org/10.1038/21181.

45. Mechanisms, detection and impacts of species redistributions under climate change / J. A. Lawlor, L. Comte, G. Grenouillet та ін. Nature Reviews Earth & Environment. 2024. Vol. 5, Iss. 5. P. 351–368. DOI: https://doi.org/10.1038/s43017-024-00527-z.

46. Climate change reshuffles northern species within their niches / L. H. Antão та ін. Nature Climate Change. 2022. URL: https://www.nature.com/articles/s41558-022-01381-x.pdf (дата звернення: 20.04.2026).

47. Distribution Trends of European Dragonflies under Climate Change / T. Termaat та ін. Diversity and Distributions. 2019. Vol. 25, Iss. 6. P. 936–950. DOI: https://doi.org/10.1111/ddi.12913.

48. Grewe Y., Hof C., Dehling D. M., Brandl R., Brändle M. Recent Range Shifts of European Dragonflies Provide Support for an Inverse Relationship between Habitat Predictability and Dispersal. Global Ecology and Biogeography. 2013. Vol. 22, Iss. 4. P. 403–409. URL: http://macroecointern.dk/pdf-reprints/Grewe_GEB_2013.pdf

49. Pushed Northward by Climate Change: Range Shifts With a Chance of Co-occurrence Reshuffling in the Forecast for Northern European Odonates / M. Pélissié та ін. Environmental Entomology. 2022. Vol. 51, Iss. 5. P. 910–922. DOI: https://doi.org/10.1093/ee/nvac066.

50. Meza-Joya F. L., Morgan-Richards M., Trewick S. A. Forecasting Range Shifts in Terrestrial Alpine Insects Under Global Warming. Ecology and Evolution. 2025. Vol. 15, Iss. 1. Article e70810. DOI: https://doi.org/10.1002/ece3.70810. URL: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1002/ece3.70810 (дата звернення: 20.04.2026).

51. Soroye P., Newbold T., Kerr J. Climate Change Contributes to Widespread Declines among Bumble Bees across Continents. Science. 2020. Vol. 367, Iss. 6478. P. 685–688. DOI: https://doi.org/10.1126/science.aax8591.

52. Climate Change Impacts on Bumblebees Converge across Continents / J. T. Kerr та ін. Science. 2015. Vol. 349, Iss. 6244. P. 177–180. DOI: https://doi.org/10.1126/science.aaa7031.

53. Estimating Possible Bumblebee Range Shifts in Response to Climate and Land Cover Changes / Y. Suzuki-Ohno та ін. Scientific Reports. 2020. Vol. 10. Article 19622. DOI: https://doi.org/10.1038/s41598-020-76164-5.

54. The Interplay of Climate and Land Use Change Affects the Distribution of EU Bumblebees / L. Marshall та ін. Global Change Biology. 2018. Vol. 24, Iss. 1. P. 101–116. DOI: https://doi.org/10.1111/gcb.13867.

55. More than 75 Percent Decline over 27 Years in Total Flying Insect Biomass in Protected Areas / C. A. Hallmann та ін. PLOS ONE. 2017. Vol. 12, Iss. 10. Article e0185809. DOI: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809.

56. Improvements in reports of species redistribution under climate change are required / S. Taheri та ін. Science Advances. 2021. Vol. 7, Iss. 15. DOI: https://doi.org/10.1126/sciadv.abe1110.

57. Future Representation of Species' Climatic Niches in Protected Areas / P. Semenchuk та ін. Frontiers in Ecology and Evolution. 2021. URL: https://surl.li/hbsryb (дата звернення: 20.04.2026).

58. Species range shifts often speed ahead of their modeled climatic niches / B. F. Oliveira, R. Bertrand, M. L. Pinsky та ін. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2026. Vol. 123, No. 14. Article e2515903123. DOI: https://doi.org/10.1073/pnas.2515903123. URL: https://www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.2515903123 (дата звернення: 20.04.2026).

59. Ukraine Conflict Environmental Briefing: Nature / Conflict and Environment Observatory. 2024. URL: https://ceobs.org/ukraine-conflict-environmental-briefing-nature/ (дата звернення: 11.06.2026).

60. Biodiversity Effects of the Russia–Ukraine War and the Prospects for Post-War Recovery / Y. Kvach та ін. Ecological Processes. 2025. DOI: https://doi.org/10.1186/s13717-025-00577-1.