

КЛІМАТИЧНІ ЗМІНИ ЯК ВАГОМИЙ ЧИННИК ВПЛИВУ НА БІОРІЗНОМАНІТТЯ

Васенко О. Г., Верниченко-Цветков Д. Ю., Черба О. В.
DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-596-9-8>

ВСТУП

У останні десятиліття світова наукова спільнота дуже занепокоєна питанням впливу клімату на біорізноманіття. Кліматичні зміни ініціюють адаптивні реакції, порушують структури спільнот, збільшують ризики втрати та вимирання місцевих видів, мають багатогранний вплив на життєвий цикл видів, їх розподіл, екологічну взаємодію, динаміку хвороб та виживання. Це, у свою чергу, впливає на функціонування екосистем і спричиняє додатковий тиск на екосистемні послуги.

Негативний вплив на біорізноманіття пов'язаний з наступними кліматичними факторами:

- мінливість регіонального та місцевого клімату;
- наявність місцевих ресурсів, що впливають на потенціал первинної продукції та загального метаболізму системи в цілому;
- характер, час і тривалість небезпечних погодних явищ;
- первісний місцевий та регіональний «запас» видів та можливості їх розповсюдження або бар'єри для їхнього розселення;
- фізіологічна здатність особин і популяцій справлятися з новими умовами навколишнього середовища тощо.

Окремі фактори глобальних змін (наприклад, збільшення концентрації CO₂ в атмосферному повітрі) сприяють розповсюдженню видів, які мають певні фізіологічні риси, та пригнічують популяції, не здатні пристосовуватися до змін умов існування. Останнє часто характерне для ендемічних видів, пристосованих до існування у дуже вузьких екологічних нішах. Одночасно, у разі порівняно швидких (у часових масштабах біологічної еволюції) змін, преференції отримують еволюційно більш примітивні види.

В умовах зміни умов існування видів, спричинених зміною клімату, суттєвою загрозою біорізноманіттю стає інтродукція видів, яка може призвести до збільшення кількості інвазійних чужорідних видів. Це пов'язано з синергією чинників перенесення чужорідних видів через екологічні бар'єри внаслідок людської діяльності та внаслідок

кліматичних змін, які хоч і мають різні механізми дії, проте посилюють один одного.

Фактори глобальних змін у навколишньому середовищі, як правило, вивчаються незалежно, хоча зростає визнання того, що кілька рушійних сил часто взаємодіють складним та неадитивним чином і здійснення комплексної оцінки є складним і багатограним дійством.

Простежується як мінімум два виміри впливу кліматичних змін на структуру й процеси формування біотичних угруповань а відповідно, і напрями дослідження цього впливу:

- за дією комплексу кліматичних чинників на певні екологічні групи організмів, від окремих видів до біотичних угруповань, на формування харчових ланцюгів, біогеоценотичну структуру, шляхи міграції, процеси метаболізму екосистем тощо (об'єктом дослідження стає біосистема відповідного рівня організації у змінених умовах);

- за загальною дією певних окремих кліматичних чинників на біоту й формування умов її існування від глобального масштабу до окремих біотопів (об'єктом дослідження стає кліматичний чинник і наслідки його впливу).

Останнім часом значна увага приділяється також зворотнім зв'язкам, що збільшують ризик виникнення чинників подальшого посилення кліматичних змін, зокрема, впливу зміненого метаболізму екосистем на фіксацію/вивільнення вуглецю, формуванню окислювально-відновлювального середовища, генерації парникових газів тощо.

Всі ці аспекти мають якщо не безпосередній, то принаймні опосередкований зв'язок із питаннями збереження біорізноманіття.

1. Кліматичні зміни та екогеографічні закономірності

За просторовим розподілом однотипних організмів у різних кліматичних зонах помітні певні спільні закономірності змін певних характеристик: розміри тіла, співвідношення відносних розмірів кінцівок і органів, забарвлення, ареали поширення, особливості репродуктивної стратегії. На основі цього сформульовано низку екогеографічних правил, що допомагають передбачати, як організми реагуватимуть на поточні глобальні зміни, особливо швидко зміню клімату (рис. 1).

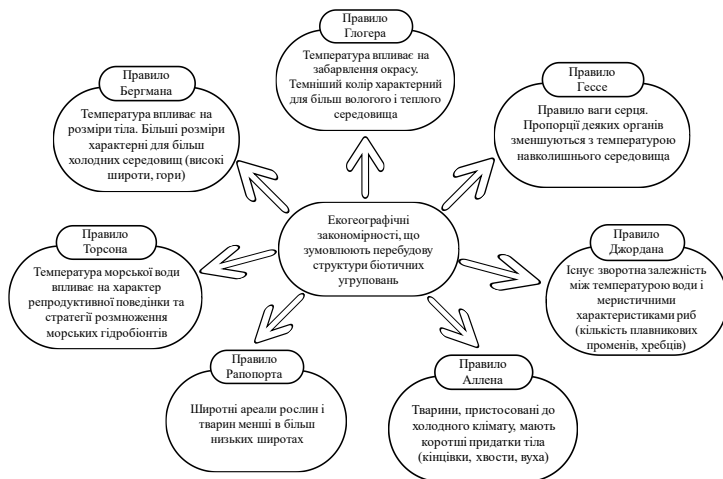


Рис. 1. Основні екогеографічні закономірності, що зумовлюють перебудову структур біотичних угруповань під час кліматичних змін

Підтвердження *правила Бергмана* широко задокументовані для ендотерм (птахи, ссавці)^{1,2}. У ектотерм (членистоногі, рептилії, морські молюски) ця закономірність набагато складніша та залежить від філогенетичного положення груп і географічного регіону. Тим не менше, відзначено багато прикладів зменшення розмірів тіла у різноманітних рослин, риб, птахів, деяких наземних ектотерм, з невеликою кількістю протилежностей і деякими неоднозначними реакціями, спровокованих потеплінням.

Правило Аллена добре вивчено на прикладі значних позитивних кореляцій розміру вух і хвостів піддослідних мишей в залежності від температури середовища утримання. Прогнозується, що глобальне потепління призведе до збільшення розмірів вух і хвостів дрібних ссавців, а також дзьобів птахів.

Для ендотерм обидва ці правила значною мірою зумовлюються вимогами термодинамічної ефективності, на яку впливає відношення маси тіла (що зі збільшенням лінійних розмірів зростає у кубічний

¹ Li Tian, Michael J. Benton. Predicting biotic responses to future climate warming with classic ecogeographic rules. *Current Biology*. 2020. Volume 30, Issue 13, pp. R744-R749. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982220308198>

² A. McQueen, M. Klaassen, G.J. Tattersall, et al. Thermal adaptation best explains Bergmann's and Allen's Rules across ecologically. *Nature Communications*. 2022. 13:4727. pp. 1-12. URL: <https://www.nature.com/articles/s41467-022-32108-3>

залежності) до площі його поверхні, а отже до поверхні тепловіддачі (що зі збільшенням лінійних розмірів зростає у квадратичній залежності).

Правила Бергмана і Аллена пояснюються адаптацією для поліпшення терморегуляції, включаючи пластичні реакції на температуру в ранньому віці. Проте пояснення, не пов'язані з терморегуляцією, також є правдоподібними, оскільки клімат впливає на інші фактори, які визначають розмір і форму, включаючи ризик голоду, ризик хижацтва та екологію добування їжі.

Правило Гессе пояснюється тим, що при більш низьких температурах ендотермам, таким як ссавці і птахи, доводиться більше працювати, щоб підтримувати температуру свого тіла, і, отже, серце збільшується в розмірі, щоб перекачувати більше крові, а легені збільшуються в розмірі, щоб переробляти більше кисню.

Правило Джордана підтверджується наступними роботами^{3,4}, проте цей взаємозв'язок є складним і залежить від факторів навколишнього середовища, що також впливають на процес розвитку представників того чи іншого виду риб.

Правило Глогера зумовлено підвищенням рівня меланінів у багатьох птахів і ссавців у вологих, теплих місцях проживання. Через поширеність пігментів, під час використання правила Глогера необхідно враховувати складний баланс між температурою, вологістю і широтою. Проста версія правила Глогера полягає в тому, що всі види меланіну в шкірі збільшуються з підвищенням температури та вологості.

Правило Торсона підтверджено для великої кількості різних за еволюційним положенням організмів: комах, двостулкових і червононогих молюсків, багатьох видів ракоподібних, кількох видів риб^{5,6}. Дослідження показали, що яйця метеликів при нижчих температурах зменшуються в чисельності й стають більшими; донні морські безхребетні в теплих районах відкладають велику кількість яєць,

³ M.R.J. Morris, E. Petrovitch, E. Bowles, et al. Exploring Jordan's rule in Pacific three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology*. 2017. 91(2), pp. 645-663. URL: https://www.researchgate.net/publication/318905762_Exploring_Jordan's_rule_in_Pacific_three-spined_stickleback_Gasterosteus_aculeatus_jordan's_rule_in_Gasterosteus_aculeatus

⁴ R.M. McDowall. Jordan's and other ecogeographical rules, and the vertebral number in fishes. *Journal of Biogeography*. 2008. 35, pp. 501-508. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1365-2699.2007.01823.x>

⁵ G. Fassio, M.V. Modica, M. Ch. Alvaro, et al. An Antarctic flock under the Thorson's rule: Diversity and larval development of Antarctic Velutinidae (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2019. Volume 132, pp. 1-13. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1055790318304378>

⁶ Christian M. Ibáñez, Enrico L. Rezende, Roger D. Sepúlveda, Jorge Avaria-Llautureo, et al. Thorson's rule, life-history evolution, and diversification of benthic octopuses (Cephalopoda: Octopodoidea). *Evolution*. 2018. Volume 72. Issue 9. pp. 1829-1839. URL: <https://academic.oup.com/evolut/article-abstract/72/9/1829/6882133>

тоді як у високих широтах такі організми, як правило, мають меншу кількість потомства, частіше випадки живонароджуваності. Прогнозується, що глобальне потепління змусить багато видів морських безхребетних (особливо донних із пелагічним розвитком), а можливо, також деяких риб і комах, виробляти більшу кількість менших яєць.

Правило Рапопорта пояснюється «гіпотезою кліматичної мінливості», згідно з якою таксони, що походять з екологічно мінливих середовищ існування, займають більші ареали ніж таксони, пристосовані до більш стабільних (вузьких) умов існування. Воно визнано однією з найважливіших гіпотез в макроекології й доведено на моделях розподілу по градієнтах висот і глибин океану^{7,8,9}.

2. Зміни умов та екологічні наслідки

Вплив зміни клімату на біорізноманіття є результатом серії взаємодій між організмами та їхнім середовищем, а також один з одним. Важливо розуміти механізм цих змін на системному рівні для побудови достовірних прогнозів.

Аспекти зміни клімату, які можуть вплинути на популяції видів, включають зміну теплових режимів, зменшення льодового покриву в озерах, зміну режимів стоку, підвищення солоності та активізацію діяльності з розробки водних ресурсів у формі будівництва каналів і водосховищ.

Підвищення температури

За різними прогнозами, до кінця століття середні температури можуть підвищитися на 3,4 – 5,5°C. При цьому відзначається, що зусилля з запобігання кліматичним змінам можуть зменшити це прогнозоване потепління, однак через інерцію в системі, навіть якщо викиди будуть негайно припинені, клімат продовжить теплішати (рис. 2). Температури обчислено відносно до середнього значення за період з 1980 по 1999 рік.

Найбільше це торкнеться водних організмів, більшість з яких є ектотермними і температура має важливе значення в їх фізіології, біоенергетиці, поведінці та біогеографії. Підвищення температури

⁷ Zehao Shen, Qiyao Lu. The Rapoport's rule for the geographic patterns of species range size. *Biodiversity Science*. 2009. 17 (6). pp. 560-567. URL: <https://www.biodiversity-science.net/EN/abstract/abstract7548.shtml>

⁸ Anton Fischer, Markus Blaschke, Claus Bässler. Altitudinal gradients in biodiversity research: the state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz. Heft*. 2011. 11. pp. 35-47. URL: <https://dnb.info/1017246076/34>

⁹ Arnost L. Sizling, David Storch, Peter Keil. Rapoport's rule, species tolerances, and the latitudinal diversity gradient: geometric considerations. *Ecology*. 2009. 90(12). pp. 3575-3586. URL: https://petrkeil.github.io/pdfs/papers/Sizling_2009_Ecology.pdf

відобразиться на популяціях усатих китів, низки риб і птахів через руйнування харчових ланцюгів, в першу чергу, скорочення чисельності зоопланктон. Підвищення температури вплине на довжину харчового ланцюга таким чином, що система «хижак-жертва» дестабілізується при більш високих температурах незалежно від складності харчової мережі.

Підвищення температури змінить фізіологічні (ріст, дихання) і життєві показники особин, а також пов'язану з цим динаміку популяцій. Так, підвищення температури повітря і поверхні моря вже призвело до зміни розмірів ареалу і розподілу ряду прибережних тварин. Більш тепловодні види поступово переміщуються на північ, де конкурують з аборигенними видами. Виникають неузгодженості життєвих циклів пов'язаних у харчовій піраміді видів.

На мілководних водоймах в періоди спекотної погоди усе частіше спостерігається різке підвищення температури, що призводить до кисневого голодування і посилення «цвітіння».

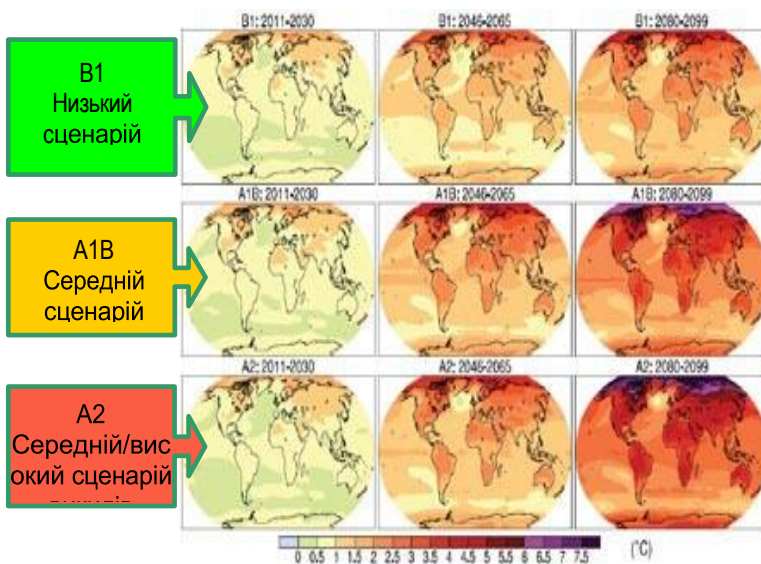


Рис. 2. Середньорічне потепління поверхні (°C) для трьох сценаріїв викидів та трьох часових періодів¹⁰

У міру потепління клімату розширюються географічні зони тепловодної аквакультури, вирощування тропічних риб і водних рослин на відкритому повітрі, які в подальшому часто стають інвазійними.

¹⁰ John Atkinson, Jonathan Baillie, Ben Collen, et al. Climate Change Impacts on Migratory Species. URL: <https://www.cbd.int/cop/cop-10/doc/uneep-cms-cop10-cc-en.pdf>

Гідрологічний режим прісних вод

Зміна клімату призведе до зміни параметрів гідрологічного режиму, таких як величина, частота, тривалість і час повеней і посух, коливання стоку.

Підвищення температури повітря спричинить супутнє підвищення температури вод та темпу випаровування. У поєднанні з більш сухим кліматом, це призведе до тривалих періодів низького стоку й пересихання водотоків у багатьох регіонах. У гірських вододілах більш високі температури збільшать співвідношення дощів і снігу і прискорять темпи весняного танення снігу. Крім того, перехід від снігу до дощу у високогірних або північних широтах призведе до скорочення стоку в кінці літа. Хоча посилення посушливих умов є ймовірним для багатьох регіонів, кліматичні моделі також передбачають збільшення мінливості та інтенсивності опадів; закономірність, яка вже спостерігалася протягом останнього століття. Це призведе до зміни режимів небезпечних погодних явищ та зміни масштабів і частоти повеней. Змінені режими стоку, спричинені зміною клімату, можуть вплинути на шляхи, якими немісцеві види потрапляють у нові середовища. Частота втеч з аквакультури та тропічних рибних ферм може збільшитися, коли ставки для вирощування переповнюються під час повеней. Зумовлені кліматом зміни часу та кількості стоку річок можуть впливати на темпи вторинного поширення немісцевих видів через річкові мережі. Збільшення кількості повеней може збільшити розселення немісцевих видів, таких як дрейсена, на стадії планктонних личинок^{11,12}. Річкові екосистеми схильні до вторгнення немісцевих прибережних рослин, оскільки річки виступають як канали для ефективного розселення. Змінені режими течії можуть видалити фільтр, який обмежує появу немісцевих видів. Наприклад, греблі сильно зменшили повені, які раніше вимивали немісцевих риб з водотоків, тоді як місцеві види були здатні або чинити опір течії, або швидко заселятися після таких подій. Посилення посушливих умов і тривалі низькі рівні стоку, пов'язані зі зміною клімату, можуть сприяти успішному вкоріненню немісцевих видів. Прогнозується, що зміна клімату спричинить зміщення пікових величин стоку річок з весни до кінця зими в регіонах, де домінує сніготанення, що може вплинути на репродуктивні цикли річкових риб.

Гідрохімічний режим прісних вод

¹¹ Васенко О.Г., Старко М.В., Луи́гу М.Л., Глушенко Л.Ф. Вплив високих літніх температур води 2001 р. на екосистему водойми-охолоджувача Зміївської ТЕС. Проблеми сучасної екології: тези міжн. конф. Запоріжжя. 2002. С. 61

¹² Васенко О.Г., Старко М.В. Вплив популяції дрейсени (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1971) на експлуатаційні характеристики водоймища-охолоджувача Зміївської ТЕС. Екологія промислового регіону: збірка доповідей національного екологічного форуму. 2012. Донецьк. т. 2. С. 36-38

Прогнозується, що тепліший клімат і пов'язаний з цим вплив на опади та кількість снігу збільшать темпи висихання та змінять солоність прісноводних та лиманних екосистем. Природно солоні водні системи в посушливих регіонах зазнають посиленого висихання та засолення, а в деяких прибережних районах відбудеться інтрузія солоної води. Зростаюче засолення матиме сильний вплив на шляхи інтродукції видів. Висока солоність може надати можливості для адаптації морських організмів, що призведе до збільшення видової конкуренції.

Таким чином, спричинене кліматом підвищення солоності сприятиме розповсюдженню інвазійних видів, якщо вони більш толерантні до солоності, ніж місцеві. У прибережних районах солоні умови також сприяють галофітним інвазійним видам рослин і знижують проростання, продуктивність і виживання місцевих прибережних видів.

Зміна кількості й розподілу опадів

Підвищення температури підвищує загальну кількість опадів з одночасним збільшенням її просторової та часової мінливості, що вплине на формування умов існування видів, міграцію і виживання.

Чергування періодів високого і низького стоку в гідрологічних системах призводить до збільшення концентрації поживних речовин, біологічних і хімічних складових забруднення¹³.

Більш варіативна кількість опадів вплине на успіх розмноження птахів, особливо тих, що гніздяться в безпосередній близькості від води. Високий рівень води та швидші річкові течії можуть знищити місця гніздування та спричинити вищу смертність, особливо серед пташенят.

Екстремальні погодні умови

З кожним роком погодні режими стають все більш нестабільними, збільшується кількість ураганів, посух та повеней. Це, в свою чергу, збільшує рівень смертності у багатьох біологічних видів. При цьому прісноводні види виявляються набагато вразливішими до екстремальних погодних явищ у порівнянні з морськими видами, оскільки вони більш обмежені у своєму пересуванні, менші водойми також швидше нагріваються.

Збільшення частоти та інтенсивності штормів впливає на концентрацію зоопланктону, порушуючи харчову піраміду багатьох морських видів, в першу чергу, морських ссавців.

Закислення океану

Прогнозується, що до 2100 року рівень рН океану знизиться на 0,4 одиниці, що вплине на всю океанічну систему. При цьому більше постраждають океани з холодною водою у високих широтах.

¹³ Mike Morecroft, Lydia Speakman, Mike Acreman, et al. Biodiversity Climate Change Impacts: Report Card. 2015. P. 32. URL: <https://www.ukri.org/wp-content/uploads/2021/12/101221-NERC-LWEC-BiodiversityClimateChangeImpacts-ReportCard2015-English.pdf>

По мірі закислення океанів, буде зменшуватись кількість солей кальцію у морській воді, що стане на заваді мінералізації екзоскелетів коралів, молюсків і ракоподібних. Закислення морської води також призведе до зміни складу і чисельності зоопланктону, що відобразиться на чисельності морських видів, які прямо чи опосередковано залежать від нього.

Зміни у циркуляції океану

Підвищення температури води та надходження великих мас прісних вод через танення льодовикових покривів змінить систему циркуляції океану і вплине на постачання поживних речовин. Однак наразі існує висока просторова і часова невизначеність щодо ступеня і величини цих впливів.

Циркуляція океану впливає на підйом поживних речовин і забезпечення ресурсами океанічних середовищ існування. Численні види постраждають від зміни циркуляції океану, оскільки вона вплине на розподіл здобичі та міграційні процеси.

Скорочення льодового покриву

Полярні морські ссавці постраждають через скорочення середовищ існування і зміни чисельності водоростей, що ростуть під морським льодом і є життєво важливою ланкою харчових ланцюгів у арктичній екосистемі.

Зменшення льодового покриву на озерах північної півкулі вплине на процес інвазії за рахунок підвищення рівня освітленості для водних рослин, зменшення тривалості, частоти й інтенсивності умов зимової гіпоксії та збільшення впливу на водні організми з боку наземних хижаків.

Підвищення рівня моря

За різними прогнозами, до 2100 року рівень морів підніметься на 0,18–1,4 м (порівняно з XX століттям), що призведе до втрати прибережних середовищ існування, переміщення і засолення прибережних водно-болотних угідь.

Втрата низинних прибережних середовищ існування значно зменшить зимову кормову базу низки видів птахів, зменшуючи їх міграційний ресурс. Підвищення рівня моря знищить близько третини місць розмноження морських видів.

Майбутні втрати солончаків і мулистих рівнин можуть вплинути на птахів і безхребетних за рахунок прискорення природної ерозії прибережних і припливно-відливних середовищ існування та зміни темпів і характеру природних геоморфологічних процесів. Прибережні види та середовища існування будуть зазнавати подальшого тиску на узбережжя там, де підтримуються або посилюються заходи з берегоукріплення, або де існує інфраструктура, що запобігає відкату

природних середовищ існування вглиб материка. Збільшення зимової кількості опадів призведе до розм'якшення поверхні берегів, а в поєднанні з потенційно вищим рівнем ґрунтових вод, може призвести до більш високих темпів ерозії. Літні посухи призведуть до висихання водно-болотних угідь, що матиме серйозний вплив на популяції перелітних і гніздових птахів.

Зміни сезонного розподілу та кількості опадів також вплинуть на кількість і види пасовищ, що відобразиться на складі угруповань.

Підвищення температури призведе до зміни складу гірських біотопів внаслідок зменшення кількості видів гірських рослин.

Негативні соціально-економічні наслідки зміни клімату призведуть до посилення антропогенного тиску на природні екосистеми. Так, водно-болотні місця проживання будуть відчувати нестачу води, оскільки вона все більше відводиться для використання людиною. Підвищення рівня моря сприятиме будівництву берегових дамб і захисних споруд, що, ймовірно, негативно вплине на види, що залежать від прибережних середовищ існування. Опосередковано це вплине на здатність видів адаптуватися до змін клімату і лише підвищення стійкості популяцій видів покращить їх здатність до адаптації.

3. Реакція на кліматичні зміни різних груп організмів

Підвищення температури, збільшення частоти посух і повеней, збільшення вмісту вуглекислого газу призведуть до значних змін у багатьох рослинних угрупованнях, у складі ґрунтових мікробних спільнот та ґрунтових харчових мереж. Зміна ареалу та колонізація видів призведуть до нових комбінацій видів та складних змін у взаємодії харчової мережі між, наприклад, видами рослин та трав'янідними, паразитами та господарями. Подальші зміни клімату збільшать ризик порушення синхронності між подіями життєвого циклу різних видів. Невідповідності харчових ланцюгів найбільш вірогідні у високосезонних видів, які залежать від синхронного піку харчування. Зміни кліматичних умов змінять спосіб, у який різні види конкурують за одні й ті ж ресурси (наприклад, їжу або життєвий простір) в екосистемі, що призведе до змін у видовому складі. Найбільші впливи та зміни спостерігатимуться на південних околицях ареалу північних видів. Існує також можливість виникнення невідповідностей між часом цвітіння квітів і піковою активністю запилювачів, хоча є гіпотеза, що гнучкість у тому, які види запилюють більшість рослин, може зменшити цю загрозу.

Стосовно взаємодії видів, ряд експериментів показав, що на теперішній час зміни кліматичних факторів впливають на швидкість росту рослин, змінюючи взаємодію між видами, а також склад угруповань. Зміна клімату змінить вплив комах, що харчуються

рослинами, на рослинність шляхом збільшення популяції комах або зміни відносних термінів появи комах. Збільшення темпів росту рослин або підвищена ексудація рідин з коренів рослин в результаті потепління і підвищення вмісту вуглекислого газу вплине на активність і склад підземних організмів.

Види по-різному реагують на зміну клімату. Деякі види вже адаптують час своїх щорічних циклів через зміну клімату, тоді як інші змінюють місця своєї міграції або кормових середовищ існування. Такі індивідуальні та динамічні реакції неминуче перешкоджатимуть взаємодії видів. Це може призвести до невідповідності у взаємодії хижаків зі здобиччю. Невідповідності також виникають, коли потреби в їжі та її пікова кількість перестають збігатися. Енергоємні міграції, приурочені до критичних життєвих етапів, включаючи цикли розмноження та зростання особин, пов'язані із періодами пікової доступності ресурсів.

Зміни умов існування можуть мати серйозні наслідки для багатьох видів, а саме:

- порушення або зміна середовища існування зробить вразливими мігруючі види, які протягом свого щорічного циклу покладаються на стабільні умови середовищ існування; збільшення відстані між місцями розмноження, зміна режиму годівлі підвищує вразливість видів;

- збільшення інтенсивності або частоти посух призведе до зміни структури та складу лісів;

- підвищення температури поверхні моря призведе до скорочення і доступності кормової бази, що вплине на успішність розмноження та чисельність популяцій морських птахів;

- скорочення площі морського льоду зменшить площу придатного середовища існування для полярних видів, і вони можуть бути замінені більш помірними видами;

- підвищення рівня моря і збільшення частоти та сили штормів загрожують середовищу розмноження колоній птахів низинних прибережних територій;

- висихання водно-болотних середовищ існування, особливо в нижчих широтах, зменшать площу придатного середовища існування і доступність здобичі вплинуть на популяції водно-болотних птахів;

- зміна кількості опадів і температури вплине на кормову базу, змінить харчові ланцюги і, відповідно, змінить умови існування популяцій наземних ссавців;

- зміни в характері опадів вплинуть на доступність їжі та структуру середовища проживання лугових птахів;

- підвищення температури, втрата морського льоду, закислення океану, зміна океанічних течій і режимів циркуляції води призведуть до

зменшення кормової бази і вплинуть на популяції морських ссавців; посилене цвітіння водоростей призведе до збільшення їх смертності;

– підвищення рівня моря та збільшення частоти та інтенсивності штормів загрожують втраті середовища для розмноження морських рептилій;

– підвищення температури морської води і зміна вмісту кисню призведуть до зменшення популяцій холодноводних риб, в тому числі хижаків, підвищення рівню біомаси водоростей.

4. Кліматичні зміни та метаболізм екосистем

Зміна клімату призведе до посилення вертикальної стратифікації та стабільності товщі води в океанах та озерах, зменшуючи доступність поживних речовин у евфотичній зоні і, таким чином, зменшуючи первинну та вторинну продукцію. Зв'язок клімату і планктону в океані найбільш сильно виявляється в тропіках і середніх широтах, де вертикальне перемішування обмежене, оскільки товща води стабілізується термічною стратифікацією. У цих районах зазвичай низький рівень вмісту поживних речовин у поверхневих шарах води обмежує ріст фітопланктону. Потепління клімату ще більше гальмує перемішування, зменшуючи доступність запасів поживних речовин і знижуючи продуктивність водойм.

Грунтуючись на уявленнях про метаболізм, як фундаментальний процес, який регулює потік речовини та енергії на всіх рівнях біологічної організації, від окремих особин до екосистем, можна передбачити загальну швидкість метаболізму екосистеми, підсумовуючи індивідуальні швидкості метаболізму всіх організмів.

Згідно з метаболічною теорією екології^{14, 15, 16}, швидкість метаболізму, I , залежить від маси тіла та температури наступним чином:

$$I = I_0 M^b e^{E_A/T_A}, \quad (1)$$

де I_0 – вихідна величина,

M – суха маса тіла,

b – алометричний показник,

¹⁴ Gabriel Yvon-Durocher, J. Iwan Jones, Mark Trimmer, Guy Woodward, Jose M. Montoya. Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2010. 365, pp. 2117-2126. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2010.0038>

¹⁵ Rebecca L. Kordas, Samraat Pawar, Dimitrios-Georgios Kontopoulos, et al. Metabolic plasticity can amplify ecosystem responses to global warming. *Nature Communications*. 2022. 13:2161. pp. 1-8. URL: <https://www.nature.com/articles/s41467-022-29808-1>

¹⁶ Brown J. H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West, G.B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 2004. Vol. 85. № 7. pp. 1771-1789

E_A – енергія активації (ЕВ),

T_A – стандартизована температура.

Стандартизована температура вимірюється за формулою:

$$T_A = \frac{T_{\text{експ}} - T_0}{k T_{\text{експ}} T_0}, \quad (2)$$

де $T_{\text{експ}}$ – температура експозиції (К),

T_0 – вихідне співвідношення при 283,15К (10°C),

k – константа Больцмана ($8,618 \times 10^{-5}$ еВ/К).

Постійне перебування в більш теплову середовищі змінює температурну залежність швидкості метаболізму двома основними способами:

- більш високі температури зменшують показник алометричного масштабування швидкості метаболізму, оскільки у менших організмів після тривалого потепління відзначається більш інтенсивне підвищення метаболізму, ніж у великих;

- тривале потепління підвищує енергію активації (теплову чутливість) швидкості метаболізму, завдяки чому організми з більш теплих вод під час різкого потепління інтенсивніше підвищують рівень метаболізму.

Загальну метаболічну модель можна розширити для опису екосистемних процесів, які лежать в основі вуглецевого циклу: повної первинної продукції (GPP), а також дихання (ER). Величину GPP для цілої екосистеми пропонується оцінювати за сумою окремих інтенсивностей фотосинтезу P_i всіх її автотрофних організмів:

$$GPP = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^{na} P_i = \frac{1}{V} n_0 e^{-E_p/kT} \sum_{i=1}^{na} M_i^a, \quad (3)$$

де na – кількість автотрофних організмів в об'ємі V ,

n_0 – нормалізаційна константа, яка не залежить від розміру тіла M_i та температури T ,

E_p – ефективна енергія активації фотосинтезу, що визначає температурну залежність фотосинтетичних реакцій.

Аналогічно, загальне дихання екосистеми (ER) оцінюється за індивідуальними показниками дихання всіх її автотрофних (AR) і гетеротрофних (HR) організмів:

$$\begin{aligned}
 ER &= \frac{1}{V} [AR + HR] \\
 &= \frac{1}{V} \left[(1 - \varepsilon) n_0 e^{-E_p/kT} \sum_{i=1}^{na} M_i^{\alpha, a} \right. \\
 &\quad \left. + r_0 e^{-E_r/kT} \sum_{i=1}^{nh} M_i^{\alpha, h} \right],
 \end{aligned}
 \tag{4}$$

де: $(1 - \varepsilon)$ – частка фотосинтезованого кисню, яка вдихається автотрофами,

na – загальна кількість автотрофних організмів у об'ємі V ,

nh – загальна кількість гетеротрофних організмів в об'ємі V .

r_0 – нормалізаційна константа, яка не залежить від M_i та T ,

α, a та α, h – коефіцієнти масштабування для автотрофів і гетеротрофів відповідно,

E_r та E_p – енергія активації для гетеротрофного метаболізму та для фотосинтетичних реакцій відповідно.

Середня величина енергії активації дихальних реакцій E_r становить приблизно 0,65 еВ, а фотосинтетичних реакцій E_p – близько 0,32 еВ. Таким чином, через різні температурні залежності двох процесів, дихання екосистеми при збільшенні температури збільшується швидше, ніж первинна продукція.

Негативний зв'язок між потеплінням і надходженням поживних речовин у загальну біомасу фітопланктону свідчить про зрушення в бік посилення ефектів «зверху вниз» трофічної піраміди і послаблення ефектів «знизу вгору» з потеплінням незалежно від наявності поживних речовин. Водночас, потепління збільшує потік енергії від ресурсів до споживачів. Це значною мірою зумовлено збільшенням потоку енергії від первинних продуцентів до травоїдних тварин, без суттєвих відмінностей між моделями для детритоїдних або хижаків.

Посилення тиску «зверху вниз» харчової піраміди рослинної форм на фітопланктон використовується як технологія боротьби з «цвітінням» вод, проте, у контексті потепління, цей же процес може призвести до небажаних ефектів.

Вченими прогнозується посилення евтрофікації з потеплінням, що посилить симптоми евтрофікації через додаткове надходження з поверхневим стоком надлишку поживних речовин, спричинене зміною умов землекористування і підвищеною нерівномірністю опадів.

Таким чином, збільшення температури підвищує інтенсивність метаболізму й дає конкурентну перевагу більш дрібним особинам, а також видам на нижчих щаблях харчової піраміди за рахунок менших витрат на пошук харчування. Також, перевага швидкості зростання з підвищенням температури рівня споживання кисню над рівнем його продукції, а отже збільшення ймовірності умов дефіциту кисню,

утворюють конкурентні перешкоди для видів із високими вимогами до вмісту розчиненого кисню.

5. Методологія оцінки біорізноманіття в умовах кліматичних змін

Для оцінки видового різноманіття широко використовуються три основні показники: видове багатство, індекс Шеннона та індекс Сімпсона. Втім, ці показники мають багато недоліків, основними з яких є наступні:

- кількість видів у вибірці є недосконалим показником різноманітності, оскільки пов'язаний з кількістю особин у вибірці (особливо на ранніх етапах відбору проб);

- відносне багатство, виміряне при меншому розмірі вибірки, може не відповідати відносному багатству, визначеному при більшому розмірі вибірки;

- індекси різноманітності вимірюють різні величини (видове багатство – кількість видів, індекс Шеннона – інформацію (ентропію), індекс Джині-Сімпсона – ймовірність того, що дві особини, вибрані випадковим чином з вибірки, будуть різних видів);

- низька чутливість шкали.

Розроблення надійного показника різноманітності є складним завданням, оскільки різноманітність не може бути оцінена на основі випадкової вибірки.

Вважаємо, що більш достовірні результати можна отримати за допомогою показників *охоплення та різноманітність Хілла*¹⁷.

Охоплення – це метод вирівнювання вибірок. Оцінка охоплення обчислюється за формулою:

$$C = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right], \quad (5)$$

де f_1 – кількість видів, представлених 1 особою у вибірці;

f_2 – кількість видів, представлених 2 особинами у вибірці;

n – загальна кількість особин у вибірці.

Індекс різноманіття Хілла базується на трьох ключових висновках:

- видове багатство і варіанти індексів Шеннона і Сімпсона – це окремі випадки одного рівняння;

- видове багатство, індекси Шеннона і Сімпсона можна виразити в одній шкалі і одиницях видів;

¹⁷ Daisuke Nakano, Tomoya Iwata, Jumpei Suzuki, et al. The effects of temperature and light on ecosystem metabolism in a Japanese stream. *Freshwater Science*. 2022. Volume 41. Number 1. pp. 113-124. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/full/10.1086/718648>

– немає способу виключити ефект відносності з оцінок будь-якого з цих показників.

Індекс різноманіття Хілла обчислюється за формулою:

$$I_x = \left(\sum_{i=1}^S p_i (r_i)^1 \right)^{1/1}, \quad (6)$$

де S – кількість видів,

p_i – частка всіх особин, що належать до виду i ,

r_i – рідкість видів i , що визначається як $1/p_i$,

1 – показник, що визначає шкалу рідкості, за якою береться середнє значення.

Індекс різноманіття Хілла-Шеннона обчислюється за допомогою основи натурального логарифма у ступені традиційного індексу ентропії Шеннона:

$$I_{\text{хш}} = e^{-\sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i)}, \quad (7)$$

Індекс різноманіття Хілла-Сімпсона еквівалентний оберненому традиційному індексу Сімпсона:

$$I_{\text{xc}} = \frac{1}{\sum_{i=1}^S (p_i)^2}, \quad (8)$$

Окрім цього, можна скористатися комплексними методологічними підходами, що допомагають систематизувати питання та проблеми, пов'язані з станом біорізноманіття, та зусиллями щодо їх збереження:

– *Pressure – State – Response (PSR)* – одна з найбільш ранніх і спрощених систем індикаторів, яка пропонує оцінювати тиск (P) людської діяльності на стан екосистем (S) і надавати політичні відповіді (R) з метою повернення до бажаного стану;

– *Driver – Pressure – State – Impact – Response (DPSIR)* – використовується для опису взаємодії між суспільством і навколишнім середовищем. Згідно з її термінологією рушійні сили (D), такі як соціальний та економічний розвиток, чинять тиск (P) на навколишнє середовище і, як наслідок, змінюється стан (S). Це призводить до впливу (I) на екосистеми, здоров'я людини та суспільство, що може викликати реакцію суспільства (R).

– *Pressure – State – Benefits – Response (PSBR)* – система Вплив – Стан – Переваги – Відповідь найчастіше використовується для класифікації індикаторів біорізноманіття у Великій Британії.

З точки зору оцінювання впливу кліматичних змін на біорізноманіття, важливим питанням є оцінка змін відношення нативної та чужорідної складових угруповань внаслідок міграційних процесів. Вирішальну роль у розумінні впливу інтродукції на біотопи відіграють спостереження за змінами у місцевому біорізноманітті, для чого використовуються різні методи дослідження. Біомоніторинг сприяє обліку і контролю чисельності видів, ареалу розташування. Вивчення генетичної різноманітності популяцій за допомогою молекулярно-біологічних методів дає глибше уявлення про механізми, за допомогою яких інтродукція впливає на місцеве біорізноманіття, допомагає виявити втрату генетичного різноманіття, інбридинг або ізоляцію популяцій. Використання функціональних реакцій допомагає оцінювати вплив чужорідних видів на місцеві екосистеми. Побудова прогнозних моделей допомагає прогнозувати потенційні напрямки міграційних процесів, зміни у складі біотопів, ймовірність появи потенційних інвазійних видів, ризики для певних екосистем або видів. Використання супутникових знімків дає змогу оперативно виявляти загрози. Створення картографічних матеріалів дозволяє візуалізувати інформацію щодо міграції видів, випадків інтродукції, ареалів поширення. Проте, кожен з цих методів має свої обмеження (рис. 3). Зокрема, екологічні дослідження, які зазвичай використовуються для оцінки інтродукції видів та їх впливу на місцеві біотопи, можуть зіткнутися з проблемою швидких змін, що призводять до перебудови організації угруповання. Крім того, переселення видів не обов'язково передбачає їх вплив, що ускладнює оцінку. Генетичні аналізи також можуть бути складними, оскільки, незважаючи на численні інтродукції, види можуть демонструвати низьку генетичну різноманітність, що впливає на їхню здатність адаптуватися та зберігатися в нових середовищах. Або навпаки, нові види швидко змінюють генетичну структуру за рахунок зв'язків з місцевими видами, що створює проблеми для генетичного аналізу. Відсутність узгодженості у співвідношенні чисельності та впливу на навколишнє середовище перешкоджає розробці узагальнених моделей для оцінки впливу видів на місцеве біорізноманіття.

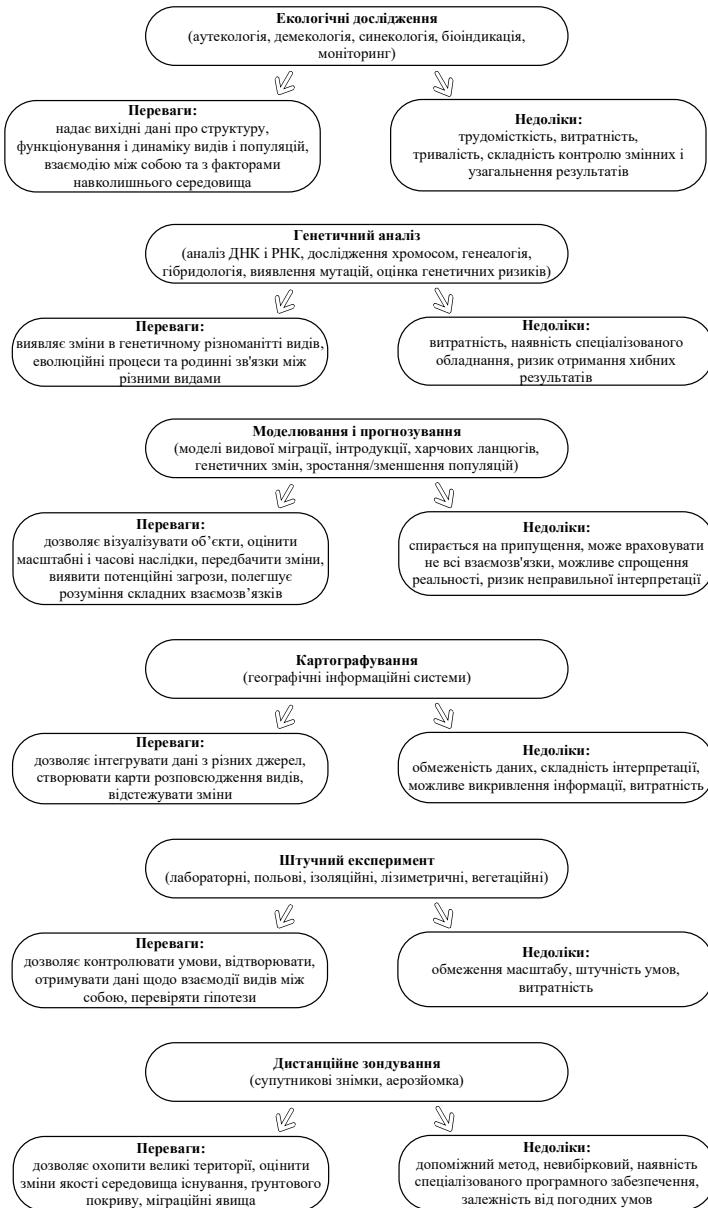


Рис. 3. Переваги і недоліки методів дослідження стану біорізноманіття

Таким чином можна зазначити, що існуючі оцінки біорізноманіття, попри велике методологічне значення, не пристосовані для оцінювання впливу міграційних процесів на стан біотопів, пов'язаних із кліматичними змінами. Тож є потреба у розробленні нових індексів або доопрацюванні існуючих. Наприклад, на основі індексу Шеннона можна створити порівняльний індекс чисельності, площ покриття чи біомас нативних та чужорідних видів у одиницях ентропії/інформації. Також, оцінка впливу кліматичних змін і вразливості до них окремих видів та/чи біотичних угруповань може потребувати нових напрямів досліджень. Наприклад, щодо аналізу ентропійних процесів на надорганізмовому рівні, або щодо просторового й часового балансу метаболізму екосистем.

ВИСНОВКИ

Однією з найбільших небезпек для біорізноманіття в наш час є кліматичні зміни, що призводять до зміни умов існування видів. Вплив змін клімату зумовлюється глобальним потеплінням, просторовим і часовим перерозподілом опадів, збільшенням частоти й інтенсивності екстремальних погодних явищ, гідрохімічними змінами, пересиханням водно-болотних угідь, затопленням прибережних місць існування.

Прогнозуються значні фенологічні зрушення, зміни у функціонуванні угруповань, структурі харчових пірамід, напрямках міграційних шляхів мігруючих видів, часових циклах розвитку організмів. Відтак, прогнозуються неузгодженості у життєвих циклах видів при взаємодіях хижаків і жертв, рослин і запилювачів тощо.

Кліматичні зміни призведуть до великих зрушень у структурах біологічних угруповань, однак характер значної частини цих змін можна передбачити, виходячи з відомих біогеографічних закономірностей та припущення, що згідно з ними, ті чи інші види отримуватимуть конкурентні переваги у змінених умовах чи навпаки, опиняться перед загрозою зникнення. На основі цього можна розставити пріоритети заходів щодо збереження біорізноманіття.

Існуючі оцінки біорізноманіття, попри велике методологічне значення, не пристосовані для оцінювання впливу міграційних процесів на стан біотопів, пов'язаних із кліматичними змінами і потребують доопрацювання.

АНОТАЦІЯ

У ХХІ столітті проблема впливу кліматичних змін на біорізноманіття набула критичного значення та потребує системного наукового підходу. У статті узагальнено результати багаторічних досліджень авторів, виконаних на замовлення Міністерства захисту довкілля та природних

ресурсів України, щодо змін у біорізноманітті під впливом кліматичних чинників. Проаналізовано ключові кліматичні параметри, які впливають на екосистеми: зростання температури, зміни гідрологічного та гідрохімічного режимів, перерозподіл опадів, закислення океанів, порушення циркуляції вод та підвищення рівня моря. Особливу увагу приділено реакції різних екологічних груп організмів на ці фактори, зокрема зміні метаболічної активності видів. Виявлено, що найбільш уразливими до кліматичних змін є водні та прибережні екосистеми, а також популяції видів з вузькою екологічною амплітудою. Окремо розглянуто сучасні підходи до оцінки біорізноманіття в умовах кліматичних змін і запропоновано пріоритетні методи дослідження.

Література

1. Li Tian, Michael J. Benton. Predicting biotic responses to future climate warming with classic ecogeographic rules. *Current Biology*. 2020. Volume 30, Issue 13, pp. R744-R749. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982220308198>
2. Alexandra McQueen, Marcel Klaassen, Glenn J. Tattersall, et al. Thermal adaptation best explains Bergmann's and Allen's Rules across ecologically. *Nature Communications*. 2022. 13:4727. Pp. 1-12 URL: <https://www.nature.com/articles/s41467-022-32108-3>. DOI: 10.1038/s41467-022-32108-3
3. M. R. J. Morris, E. Petrovitch, E. Bowles, H. A. Jamniczky, S. M. Rogers. Exploring Jordan's rule in Pacific three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology*. 2017. 91(2), pp. 645-663. URL: https://www.researchgate.net/publication/318905762_Exploring_Jordan's_rule_in_Pacific_three-spined_stickleback_Gasterosteus_aculeatus_jordan's_rule_in_gasterosteus_aculeatus. DOI: 10.1111/jfb.13379
4. R.M. McDowall. Jordan's and other ecogeographical rules, and the vertebral number in fishes. *Journal of Biogeography*. 2008. 35, pp. 501-508. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1365-2699.2007.01823.x>. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2007.01823.x
5. G. Fassio, M.V. Modica, M. Ch. Alvaro at al. An Antarctic flock under the Thorson's rule: Diversity and larval development of Antarctic Velutinidae (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2019. Volume 132, pp. 1-13. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1055790318304378>. DOI: 10.1016/j.ympev.2018.11.017
6. Christian M. Ibáñez, Enrico L. Rezende, Roger D. Sepúlveda, Jorge Avaria-Llautureo, et al. Thorson's rule, life-history evolution, and diversification of benthic octopuses (Cephalopoda: Octopodoidea). *Evolution*. 2018. Volume 72. Issue 9. pp. 1829-1839. URL:

<https://academic.oup.com/evolut/article-abstract/72/9/1829/6882133>. DOI: 10.1111/evo.13559

7. Zehao Shen, Qiyao Lu. The Rapoport's rule for the geographic patterns of species range size. *Biodiversity Science*. 2009. 17 (6). pp. 560-567. URL: <https://www.biodiversity-science.net/EN/abstract/abstract7548.shtml>. DOI: 10.3724/SP.J.1003.2009.08337

8. A. Fischer, M. Blaschke, C. Bässler. Altitudinal gradients in biodiversity research: the state of the art and future perspectives under climate change aspects. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz*. 2011. 11. pp. 35-47. URL: <https://d-nb.info/1017246076/34>

9. Arnost L. Sizling, David Storch, Peter Keil. Rapoport's rule, species tolerances, and the latitudinal diversity gradient: geometric considerations. *Ecology*. 2009. 90(12). pp. 3575-3586. URL: https://petrkeil.github.io/pdfs/papers/Sizling_2009_Ecology.pdf

10. John Atkinson, Jonathan Baillie, Ben Collen, et al. Climate Change Impacts on Migratory Species. URL: <https://www.cbd.int/cop/cop-10/doc/unep-cms-cop10-cc-en.pdf>

11. Васенко О.Г., Старко М.В., Лунгу М.Л., Глушенко Л.Ф. Вплив високих літніх температур води 2001 р. на екосистему водойми-охолоджувача Зміївської ТЕС. *Проблеми сучасної екології: тези міжн. конф. Запоріжжя*. 2002. С. 61

12. Васенко О.Г., Старко М.В. Вплив популяції дрейсени (*Dreissena polymorpha Pallas, 1971*) на експлуатаційні характеристики водоймища-охолоджувача Зміївської ТЕС. Екологія промислового регіону: збірка доповідей національного екологічно форуму. 2012. Донецьк. т. 2. С. 36-38

13. Mike Morecroft, Lydia Speakman, Mike Acreman, et al. Biodiversity Climate Change Impacts: Report Card. 2015. P. 32. URL: <https://www.ukri.org/wp-content/uploads/2021/12/101221-NERC-LWEC-BiodiversityClimateChangeImpacts-ReportCard2015-English.pdf>

14. Gabriel Yvon-Durocher, J. Iwan Jones, Mark Trimmer, Guy Woodward, Jose M. Montoya. Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2010. 365, pp. 2117-2126. URL: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2010.0038>. DOI: 10.1098/rstb.2010.0038

15. Rebecca L. Kordas, Samraat Pawar, Dimitrios-Georgios Kontopoulos, et al. Metabolic plasticity can amplify ecosystem responses to global warming. *Nature Communications*. 2022. 13:2161. pp. 1-8. URL: <https://www.nature.com/articles/s41467-022-29808-1>

16. Brown J. H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., West, G.B. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 2004. Vol. 85. № 7. pp. 1771-1789

17. Daisuke Nakano, Tomoya Iwata, Jumpei Suzuki, et al. The effects of temperature and light on ecosystem metabolism in a Japanese stream. *Freshwater Science* (2022). Volume 41. Number 1. pp. 113-124. URL: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/full/10.1086/718648>. DOI: 10.1086/718648

Information about the authors:

Vasenko Oleksandr Georgiiiovych,

Candidate of Biological Sciences, Associate Professor,
Head of the Laboratory for Research of Ecological Sustainability
of Environmental Objects and Natural Areas of Special Protection,
Deputy Director
Scientific Research Institution “Ukrainian Scientific Research Institute of
Environmental Problems”
6, Yenina Yevheniya (Bakulina) str., Kharkiv, 61165, Ukraine

Vernichenko-Tsvetkov Dmytro Yuriyovych,

Candidate of Biological Sciences,
Leading Researcher at the Laboratory for Research of Ecological
Sustainability of Environmental Objects and Natural Areas
of Special Protection
Scientific Research Institution “Ukrainian Scientific Research Institute
of Environmental Problems”
6, Yenina Yevheniya (Bakulina) str., Kharkiv, 61165, Ukraine

Cherba Olga Volodymyrivna,

Researcher at the Laboratory for Research of Ecological Sustainability
of Environmental Objects and Natural Areas of Special Protection
Scientific Research Institution “Ukrainian Scientific Research Institute
of Environmental Problems”
6, Yenina Yevheniya (Bakulina) str., Kharkiv, 61165, Ukraine