

ВСИХАННЯ *PICEA ABIES* (L.) Н. KARST. ЯК ІНДИКАТОР ЕКОСИСТЕМНОЇ НЕСТІЙКОСТІ: ПРИЧИНИ, ПРОЯВИ ТА НАСЛІДКИ

О.В. Мудрак¹, Т.В. Морозова^{2,3}

¹КЗВО «Вінницька академія безперервної освіти» (м. Вінниця, Україна)
e-mail: ov_mudrak@ukr.net; ORCID: 0000-0002-1776-6120

²Національний університет водного господарства і природокористування
(м. Рівне, Україна)

³Національний транспортний університет (м. Київ, Україна)
e-mail: tetiana.morozova@ukr.net; ORCID: 0000-0003-4836-1035

У статті розглянуто актуальну проблему всихання лісів як прояву порушення екосистемної рівноваги та показника зниження адаптивного потенціалу лісових біогеоценозів. Проведено систематизацію основних кліматичних, біотичних і антропогенних чинників, що зумовлюють зниження резистентності деревних порід. Проаналізовано ключові екологічні наслідки деградації лісів, серед яких — зменшення продуктивності, зростання ризиків фітопатогенних пошкоджень, порушення кругообігу вуглецю та водного балансу. Висвітлено необхідність інтегрованого моніторингу з використанням індикаторного підходу та адаптивних сценаріїв управління. У статті представлено результати комплексного аналізу чинників, що зумовлюють всихання ялинових насаджень у Карпатському регіоні України. Дослідження виконано з урахуванням кліматичних, біотичних, антропогенних і гідрологічних чинників, що формують сукупний стресовий вплив на екосистеми. Наведено результати морфофізіологічного, фітопатологічного та анатомічного аналізу стану дерев *Picea abies* (L.) Н. Karst., виявлено характерні зміни у фізіологічних показниках, фотосинтетичних пігментах та структурі хвої. Встановлено кореляційні та регресійні зв'язки між морфометричними параметрами, біомасою та вмістом води. Показано, що зниження біомаси та зміна анатомічної будови хвої можуть бути результатом порушення фотосинтезу, водного режиму та накопичення стрес-індукованих метаболітів. Дослідження підтверджує значне поширення фітопатологічних уражень похідних ялиників у Карпатському регіоні, зокрема, домінування кореневих гнилей, спричинених *Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Kuntt. та *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. Морфологічні показники хвої (довжина, щільність, біомаса) та її водний вміст є чутливими індикаторами стресового стану дерев. Виявлено кореляції між цими параметрами, що створює підґрунтя для їхнього використання в системі біоіндикації. Порушення фотосинтетичної активності, змінений баланс пігментів та зниження щільності смоляних каналів в ушкоджених деревах свідчать про комплексну фізіологічну дестабілізацію деревостану. Встановлено потенціал застосування морфометричних і біохімічних характеристик хвої для ранньої діагностики екосистемної нестійкості та моніторингу лісових угруповань у змінених кліматичних умовах.

Ключові слова: лісові екосистеми, деградація ялинових насаджень, морфометрія хвої, кліматичні загрози, кореневі гнилі.

ВСТУП

У контексті глобальних кліматичних змін та посилення антропогенного впливу істотно ускладнюється підтримання функціональної стійкості лісових екосистем. Упродовж останніх десятиліть у багатьох регіонах світу, включно з Україною, спостерігається зростання масштабів всихання

лісів [1]. Це явище не лише впливає на стан біорізноманіття та ресурсний потенціал лісових екосистем, але й є вагомим індикатором порушення екологічного балансу та зниження адаптивної здатності фітоценозів до дії абіотичних і біотичних стресорів. На сьогодні достатньо вивчено походження, історію створення, склад, продуктивність і особливості господарського використан-

ня похідних ялиників. Водночас актуальними залишаються проблеми, пов'язані з низькою стійкістю цих насаджень, недостатньою ефективністю їх реконструкції та переходу до корінних типів лісу. Мало дослідженими залишаються також біофункціональні, лісівничо-типологічні особливості похідних фітоценозів, питання впровадження нових інтродуцентів і ефективності лісозахисних заходів [2–4]. Масове враження похідних ялиників патогенними грибами в поєднанні з кліматичним стресом значно знижує екологічну та господарську цінність таких насаджень. Це обумовлює необхідність розроблення та запровадження адаптивних стратегій реконструкції лісів із врахуванням типологічної відповідності порід, фітопатологічного моніторингу та відновлення екологічної цілісності екосистем.

Мета роботи — здійснити комплексний аналіз чинників всихання лісів в Україні на прикладі ялинових насаджень Карпатського регіону, зокрема Чернівецької обл., з акцентом на екологічну вразливість похідних ялиників у контексті змін клімату, впливу біотичних агентів та порушення гідрологічного режиму, а також визначити напрями підвищення їх стійкості та ефективного лісоуправління.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ І ПУБЛІКАЦІЙ

Проблема всихання лісів набула особливої актуальності в умовах кліматичних змін, антропогенного навантаження та зростання біотичних загроз. Різні аспекти цього явища вивчалися як українськими, так і зарубіжними дослідниками.

Зокрема, серед українських науковців істотний внесок у вивчення екологічного стану лісових екосистем зробили О.В. Шпарик [5], який досліджував динаміку деградації смерекових лісів у Карпатах, М.М. Пиріг та І.Ю. Білас [6], що аналізували вплив кліматичних змін на продуктивність деревостанів, Ю.М. Шевчук та О.В. Крамар [7], а також вивчали фітопатологічні загрози, зокрема поширення коренових гнилей. Значну увагу процесам всихання сосно-

вих і вільхових лісів на Поліссі приділили І.П. Гордієнко та Н.О. Бородавка [8].

На міжнародному рівні тему всихання лісів активно розробляють такі дослідники, як W. Seidling (Німеччина), який вивчає довготривалі зміни в лісових екосистемах Європи у відповідь на глобальні зміни клімату, А. Hlásny (Словаччина) [9], що досліджує стресові чинники і вразливість смерекових лісів до *Ips typographus* у Центральній Європі, R. Marušák (Чехія) [10] і M. Netherer (Австрія) [11], які аналізували вплив комбінації кліматичного стресу та біотичних факторів на деградацію лісів. Також варто відзначити роботи J. Jactel (Франція) [12] щодо зв'язку між біорізноманіттям деревостанів і їх стійкістю до шкідників.

Станом на 1 січня 2024 р. загальна площа всихаючих лісових насаджень в Україні становила 269 тис. га. Впродовж першого півріччя 2024 р. виявлено нові осередки всихання на площі 101 тис. га, з яких 65 тис. га охоплено заходами санітарно-оздоровчого характеру. Відтак, станом на 1 липня 2024 р. площа вражених насаджень зросла до 305 тис. га. За структурою порід домінують: сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.) — 154 тис. га, дуб звичайний (*Quercus robur* L.) — 86 тис. га, ялина європейська (*Picea abies* (L.) H. Karst.) — 15 тис. га, інші деревні породи — 50 тис. га [13]. Аналіз літературних джерел і офіційної статистики свідчить про мультифакторний характер всихання лісів, який обумовлюється такими групами чинників:

- **кліматичні зміни:** підвищення середньорічних температур, зменшення кількості опадів, подовження тривалості посух і зростання частоти екстремальних погодних явищ спричиняють водний дефіцит, знижують ефективність фотосинтезу, порушують транспірацію та уповільнюють приріст деревини. В умовах Полісся спостерігається активне всихання *P. sylvestris*, яке корелює з температурно-водним дисбалансом [14–17];
- **біотичні загрози:** ослаблені кліматичними чинниками деревостани стають уразливими до фітофагів, фітопатогенів

та інвазійних видів. Прикладом є масове поширення короїда-типографа (*Ips typographus* (Linnaeus, 1758) у смерекових лісах Карпат, що спричинило значну деградацію насаджень [18; 19];

- **антропогенне навантаження:** індустріальне забруднення, аграрна трансформація ландшафтів, техногенні порушення ґрунтів, рекреаційне навантаження та нерациональне лісокористування істотно знижують адаптивний потенціал деревостанів. Забруднення формальдегідом, оксидами сірки, важкими металами викликає хронічний стрес у деревних рослин. Особливо вразливими є штучні монокультурні насадження, сформовані без урахування едафокліматичних особливостей [20; 21];
- **порушення гідрологічного режиму:** осушення заболочених ділянок, зменшення рівня ґрунтових вод і руйнування природної дренажної мережі знижують водозабезпечення дерев, спричиняючи масове всихання вільхових лісів на Поліссі [22; 23].

Деградація лісових екосистем супроводжується трансформацією їх структурно-функціональної організації: зменшується чиста первинна продукція (NPP), скорочується листовка поверхня, змінюється видовий склад. Зростає ймовірність масового розмноження шкідників і лісових пожеж. У середньостроковій перспективі це призводить до зниження екосистемних послуг, порушення біогеохімічних циклів, деградації ґрунтів і мікрокліматичних змін. Втрата структурної і функціональної різноманітності фітоценозів вимагає впровадження інтегрованих моніторингових і лісоуправлінських стратегій. Особливої уваги заслуговує проблема зниження адаптивного потенціалу похідних ялиників, які були створені на місцях первинних букових, дубових та ялицевих лісів. У Карпатському регіоні ці насадження демонструють знижену життєздатність, схильність до масового враження кореневими гнилями, спричиненими *Armillaria mellea* (Vahl. ex Fr.) Kumm., *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. [19; 20].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Дослідження проведено на ялиниках (*Picea abies* (L.) H. Karst.) віком 15–20 років у межах Чернівецької обл. Матеріалом для аналізу слугували одно- та дворічна хвоя дерев із різним ступенем пошкодження. Виділено три категорії дерев за візуальними ознаками всихання (слабо, помірно та сильно ушкоджені). Контрольні дерева добиралися за відсутності видимих симптомів стресу, з аналогічними віковими та типологічними характеристиками. Загалом було обстежено 360 дерев (по 90 у кожній з чотирьох груп — три ушкоджених і контрольна).

Фітоаудит і польове обстеження здійснено впродовж 2022–2023 рр. на територіях ДП «Сторожинецьке ЛГ», ДП «Берегометське ЛГ» та ДП «Чорнівське ЛГ», які належать до Чернівецького обласного управління лісового та мисливського господарства. Загальна площа рекогносцирувального обстеження становила 1143 га. Закладено пробні площі розміром 0,1 га у кварталах, де домінують похідні ялиники. Відбір ділянок виконано за критеріями типологічної однорідності, вираженості симптомів деградації та наявності даних щодо господарських заходів. Загальна площа ялиників у регіоні становить близько 72,4 тис. га, з яких приблизно 25% (18,2 тис. га) — це похідні насадження, переважно в межах Сторожинецького (8409 га) та Берегометського (8002 га) лісгоспів [21]. На пробних площах здійснено облік за такими показниками (відповідно до [22; 23]):

- **стан дерев:** оцінка прозорості крони, зміни забарвлення хвої, ступеня відмирання (за 5-бальною шкалою згідно з Санітарними правилами в лісах України);
- **ознаки кореневої гнилі та інфекційного враження:** візуальний огляд кореневої шийки, пеньків та нижньої частини стовбура з фіксацією плодових тіл грибів (*Armillaria mellea*, *Heterobasidion annosum*);
- **параметри структури насаджень:** повнота, зімкнутість крон, освітленість,

інтенсивність рубок — за методикою ДСТУ 2894–94.

Відбір хвої проводився з верхньої третини крони на південній експозиції за допомогою сучкорізів або альпіністського спорядження (залежно від висоти дерева). Від кожного дерева відбирали по 10–15 пагонів, які об'єднували в інтегральну пробу. Зразки транспортували до лабораторії в охолодженому стані. Загальний обсяг дослідженої хвої сягав понад 10 кг (у сирій масі).

У лабораторії виконували такі дослідження:

- **морфометричний аналіз:** довжина пагонів, довжина хвоїнок, щільність хвої (на 10 см пагона) вимірювались цифровим штангенциркулем і стереомікроскопом Leica EZ4;
- **біомаса та водоутримувальна здатність:** свіжу та суху масу визначали після сушіння за 105°C до сталої ваги. Вміст води розраховували за формулою:

$$RWC = \frac{\text{маса свіжої хвої} - \text{маса сухої хвої}}{\text{маса свіжої хвої}} \cdot 100;$$

- **вміст пігментів:** хлорофіли *a*, *b* і каротиноїди екстрагували 80% ацетоном і визначали спектрофотометрично (Shimadzu UV-1800) за методом Ліхтенгелера і Велберна;
- **анатомічні ознаки:** проводився мікроскопічний аналіз товщини паренхіми, діаметра судинних пучків, кількості і діаметра смоляних каналів, щільності та розмірів продихів. Зрізи виготовляли мікротомом, фарбували сафраніном і фастгріном. Аналіз виконували під мікроскопом Olympus CX23 за збільшення $\times 100$ – $\times 400$.

Методики відповідають загальноприйнятим стандартам анатомо-фізіологічних досліджень рослин.

Обробку даних здійснено в R (версія 4.2.1). Використано описову статистику (середнє $\pm$ стандартна похибка), коефіцієнти кореляції Пірсона (*r*) та лінійну регресію (коефіцієнти β , R^2). Для типізації дерев за фізіолого-анатомічними по-

казниками застосовано кластерний аналіз за методом Ворда. Оцінку втрат деревини через всихання проведено за даними службових записів про санітарні рубки, наданих підприємствами за 2022–2023 рр.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Фітопатологічний стан похідних ялиників у контексті лісгосподарської деградації. Польові обстеження, виконані в гірській частині Українських Карпат, засвідчили наявність численних осередків фітопатологічного ураження похідних ялиників. Зокрема, активне поширення *A. mellea* зафіксовано на території Жадівського та Славецького лісництв. За результатами діагностичних процедур, кореневими гнилями вражено 971,55 га, що становить близько 85% загальної площі обстежених ділянок. З цієї площі 145,65 га (15%) мали слабкий ступінь ураження, 252,6 га (26%) — середній, а 573,2 га (59%) — високий ступінь розвитку патологічного процесу. Особливо критичною є ситуація у середньовікових насадженнях (віком 39–45 років), де масове інфікування *H. annosum* та *A. mellea* сягає в середньому 32%, а на окремих ділянках — до 49%.

Категоріальний аналіз стану дерев *P. abies* на пробних площах підтвердив значний рівень пригнічення: ослабленість дерев фіксувалася в межах 18–22%, сильне ослаблення — 25–67, тоді як частка життєздатних дерев без ознак деградації становила лише 8–66%. У всіх обстежених ділянках виявлено свіжий сухостій (2–33%), старий сухостій (2–55) та дерева в процесі всихання (3–37%), що свідчить про активну динаміку розвитку фітопатологічного процесу. Для більшості насаджень старших вікових груп характерні порушення зімкненості крон, наявність прогалів і нерівномірна повнота. Ймовірним тригером активізації збудників корневих гнилей є прорідження густих деревостанів, що супроводжується утворенням великої кількості свіжих пнів і механічних пошкоджень стовбурів — сприятливого субстрату для колонізації грибів. Деструктивні зміни на

пнях, спричинені *H. annosum* (центральні гнилі) та *A. mellea* (периферичні враження), постають важливими діагностичними критеріями для виявлення активних осередків інфекції, особливо на ділянках, де здійснювались доглядові або санітарні рубки.

Серед додаткових чинників деградації насаджень варто виокремити вітровали, вітроломи та спалахи чисельності стовбурових шкідників. У поєднанні з фітопатогенами ці чинники формують синергічний стресовий комплекс, який пришвидшує втрату біопродуктивності та екологічної стійкості деревостанів. З метою стримування поширення інфекції, у межах ДП «Сторожинецьке ЛГ» було проведено суцільні санітарні рубки на площі 191,6 га з вилученням 48 498 м³ деревини, зокрема 20 538 м³ (42%) ділової та 27 960 м³ (58%) дров'яної. У ДП «Берегометське ЛМГ» у 2005 р. аналогічні заходи охопили 265,2 га з вибіркою 14 237 м³ деревини, з яких 6279 м³ (44%) — ділова та 7958 м³ (56%) — дров'яна. Втрати ділової деревини через ураження кореневими гнилями сягали 1657 м³ у ДП «Сторожинецьке ЛГ» і 976 м³ — у ДП «Берегометське ЛМГ».

Отримані результати вказують на системну деградацію похідних ялиників, зумовлену поєднаною дією біотичних і антропогенних чинників. Це підкреслює необхідність перегляду лісгосподарських практик, посилення фітосанітарного моніторингу та впровадження адаптивних стратегій реконструкції насаджень з урахуванням типологічної структури, екологічної пластичності деревних порід і прогнозованих змін клімату.

Морфофізіологічні характеристики хвої *P. abies* L. Морфометричні параметри хвої, зокрема довжина пагонів, довжина та кількість хвої на одиницю довжини пагона, можуть бути чутливими індикаторами фізіологічного стану дерев та відповідати на стресові впливи середовища. З метою аналізу просторових відмінностей і потенційного впливу деградаційних чинників було виконано графічну інтерпретацію змін морфометричних показників у різних ділянках спостереження.

Рис. 1 ілюструє графічну інтерпретацію морфометричних параметрів хвої *Picea abies* за різними варіантами впливу. Зокрема аналізувались довжина пагонів, довжина хвої та кількість хвої на одини-

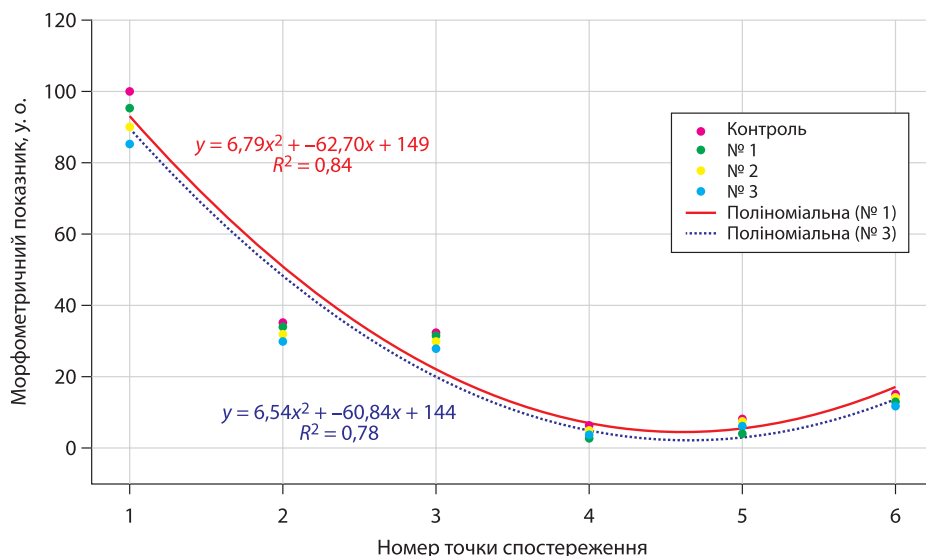


Рис. 1. Графічна інтерпретація показників хвої *P. abies* L.

цю довжини пагона. Найвищі значення спостерігалися у варіанті № 1, де довжина пагонів та хвої перевищувала контрольні показники, що свідчить про виражену реакцію на відповідний вплив. У варіантах № 2 і № 3 зафіксовано істотне зниження цих показників, особливо у № 3, де тренд зміни параметрів описується поліноміальним рівнянням другого порядку з коефіцієнтом детермінації $R^2=0,7774$, що вказує на високу узгодженість моделі з емпіричними даними. У варіантах із більшим значенням R^2 (наприклад, № 1 з $R^2=0,8363$) простежується чітка тенденція зменшення параметрів із мінімумом на середніх значеннях і незначним зростанням у подальших точках, що може бути пов'язано з адаптаційною реакцією хвої. Дані пояснюють про вплив експериментальних чинників на морфогенез пагонів і структуру хвої, що має важливе значення для біоіндикаційної оцінки стану ялинових насаджень.

Дослідження вмісту води у хвої показало достовірне зростання цього показника в усіх дослідних варіантах. Це може бути пов'язано з порушенням транспірації, водного обміну або деградацією продохів і клітинних структур. Виявлені негативні кореляції між вмістом води та біомасою хвої ($r \approx -0,60 \dots -0,65$) підтверджують гіпотезу щодо водного стресу як одного з провідних чинників зниження фізіологічної активності дерев (табл. 1).

Кореляційний аналіз засвідчив тісні позитивні зв'язки між довжиною хвої та біомасою ($r=0,99$ для сирої та $r=0,93$ для

сухої), що підкреслює її значення як надійного предиктора продуктивності.

Регресійна модель зафіксувала лінійну залежність між довжиною хвої та сухою біомасою ($R^2=0,87$), що свідчить про високу пояснювальну здатність цієї змінної. Кількість хвої на 10 см пагона мала помірно негативну кореляцію з вмістом води ($r=-0,42$), ймовірно, відображаючи компенсаторне накопичення вологи за умов зменшення густоти фотосинтетичних органів. Водночас, довжина пагонів виявила виражену негативну залежність від кількості хвої ($r=-0,83$), що, можливо, пояснює зниження фотосинтетичної ефективності через зменшення щільності хвої на подовжених пагонах.

Кластерний аналіз морфометричних показників, біомаси та вмісту води дав можливість виокремити дві групи дерев: першу — із пониженою біомасою (варіанти № 1 і № 2) та другу — контроль і варіант № 3, які демонстрували показники, наближені до нормативних. Це свідчить про гетерогенність фізіологічного стану дерев у межах одного лісового масиву та підтверджує доцільність використання морфометричних параметрів хвої для оцінювання ступеня ураження.

Проведений кластерний аналіз дав змогу виділити дві групи дерев: перша характеризується зниженими показниками біомаси (варіанти № 1 і № 2), друга — контроль і варіант № 3 — має значення, наближені до нормативних. Це свідчить про гетерогенність фізіологічного стану дерев

Таблиця 1. Кореляційна матриця між морфометричними показниками та фізіологічними показниками хвої *P. abies* L.

Параметри	ДХ	КХ	Б _{сиро}	Б _{суха}	ВВ
ДХ		0,45	0,99	0,93	-0,60
КХ	0,45		0,73	0,72	-0,42
Б _{сиро}	0,99	0,73		0,98	-0,65
Б _{суха}	0,93	0,72	0,98		-0,65
ВВ	-0,60	-0,42	-0,65	-0,65	

Примітки: ДХ — довжина хвої, см; КХ — кількість хвої на 10 см пагона, шт.; Б_{сиро} — сира біомаса, г/хвою; Б_{суха} — суха біомаса, мг/хвою; ВВ — вміст води, г/хвою.

у межах одного лісового кварталу та пояснює ефективність морфометричних показників для диференціації ступеня враження насаджень. Тому, зниження біомаси хвої *P. abies* у поєднанні з підвищенням вологості вказує на порушення фотосинтетичної активності, транспірації та енергетичного обміну в ушкоджених деревах. Ці зміни можуть розглядатися як маркери стресового стану, що є особливо актуальним для систем раннього екологічного моніторингу.

Отже, поєднання зниження біомаси хвої *P. abies* із підвищенням вологості пояснює порушення фотосинтетичної активності, транспіраційного режиму та енергетичного обміну в ушкоджених деревах. Отримані результати дають змогу розглядати ці зміни як ранні маркери стресового стану, що є важливими для цілей екологічного моніторингу.

Вміст фотосинтетичних пігментів та анатомічні особливості хвої *P. abies* L. Фотосинтетичні пігменти, насамперед хлорофіли *a* і *b* та каротиноїди, є чутливими індикаторами функціонального стану хвої, оскільки безпосередньо залучені до процесів фотосинтезу й захисту від окисативного стресу. У результаті дослідження встановлено, що у всіх варіантах спостерігалось переважання хлорофілу *a* над хлорофілом *b*, що є типовим для здорових фотосинтезувальних тканин. Водночас, у варіанті № 2 відзначено зниження концентрації хлорофілу *a*, що може свідчити про зменшення фотосинтетичної ефективності. Натомість у варіанті № 1 досліджували підвищення вмісту хлорофілу *b*, що, ймовірно, є адаптивною відповіддю на зміну освітленості або дію стресових чинників. Зміна співвідношення хлорофілів інтерпретується як ознака перебудови світлозбиральних комплексів у межах фотосистем.

Вміст каротиноїдів залишався стабільним у межах контрольних значень, що свідчить про ефективну дію антиоксидантної системи або відсутність критичного рівня окисативного стресу. Подібні тенденції спостерігалися і у дворічній хвої: хлорофіл *a* був відносно стабільним, тоді як підвищення хлорофілу *b* у варіанті № 1 вказує

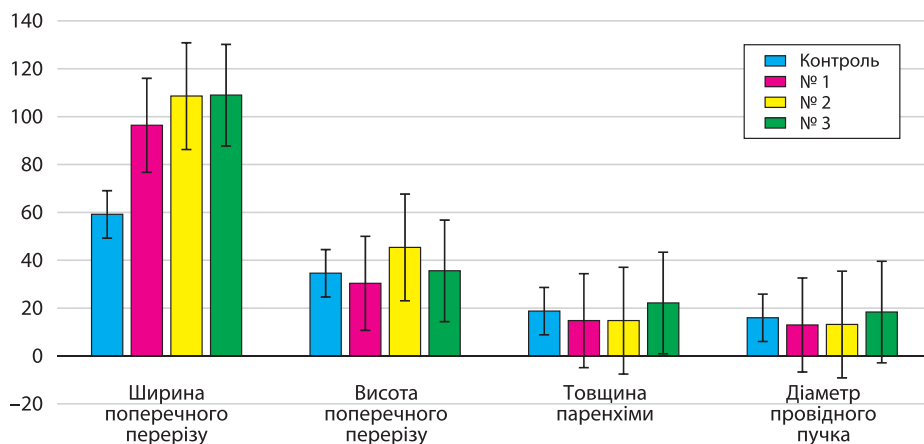
на активацію адаптивних механізмів. Незмінний рівень каротиноїдів додатково підтверджує стабільність пігментного профілю в умовах хронічного стресу.

Тому, зміни у пігментному складі хвої *P. abies* фіксують збереження функціональності фотосинтетичного апарату, що досягається за рахунок адаптивної перебудови структури фотосинтетичних комплексів. Це дає можливість деревам частково компенсувати вплив стресових чинників навіть за умов зниження загальної біомаси.

Анатомічні особливості хвої дерев *P. abies* L. із симптомами всихання. Анатомічна будова хвої є інформативним показником функціонального стану хвойних дерев, здатним відображати фізіолого-біохімічні зрушення, зумовлені дією абіотичних і біотичних стресорів. У межах дослідження порівнювалися анатомічні параметри хвої дерев *P. abies* з ознаками всихання з контрольними зразками (рис. 2). Встановлено, що ширина поперечного перерізу хвої ушкоджених дерев достовірно перевищує аналогічні значення в контролі, що свідчить про її сплюснення — ймовірно, як адаптивну реакцію на зміну екологічних умов. Інші анатомічні характеристики, зокрема товщина паренхіми та діаметр провідного пучка, істотно не змінювалися.

Продиховий апарат. Продихи є ключовими елементами регуляції газообміну й водного балансу рослин. Морфометричний аналіз показників продихового апарату (кількість, довжина, ширина) не виявив достовірних відмінностей між контрольними та ушкодженими деревами (табл. 2), що свідчить про збереження функціональності цієї структури навіть у стресових умовах. Отримані результати узгоджуються з сучасними даними про високу адаптивність продихових механізмів на ранніх етапах деградації.

Смоляні канали відіграють важливу захисну функцію в хвойних рослин, зокрема в індукції реакції на дію патогенів та комах-ксилофагів. Виявлено статистично достовірне зниження їх кількості у хвої дерев із симптомами всихання (у 1,5–2 рази), водночас діаметр каналів залишався на

Рис. 2. Анатомічні параметри хвої дерев *Picea abies* L., мкм

рівні контрольного значення (табл. 3). Зменшення кількості каналів може вказувати на ослаблення резинотворювальної здатності дерева або порушення регуляторних механізмів секреції живиці, що підвищує вразливість до біотичних агентів. З огляду на те, що кількість смоляних каналів є стійкою анатомічною та селекційною ознакою, її можна застосовувати як діагностичний критерій у біоіндикаційних дослідженнях.

Комплексна оцінка морфометричних, фізіологічних та анатомічних характеристик хвої *P. abies* L. дає можливість встановити закономірності деградаційних змін під впливом стресових чинників. Поєднання зменшення сирої й сухої біомаси з підвищенням вмісту води в хвої інтерпретується як прояв порушень транспірації, фотосинтезу й енергетичного обміну [30–32]. Наявність статистично значущих кореляцій між довжиною хвої, її біомасою та вмістом води підтверджує доцільність використання цих показників для діагностики фізіологічного стану дерев.

Особливо інформативним показником виявилася довжина хвої, яка демонструє тісний зв'язок із сухою біомасою ($R^2=0,87$), що дає підстави розглядати її як предиктор асиміляційної активності деревостанів. Дослідження фотосинтетичних пігментів не виявили істотних змін у вмісті хлорофілу *a*

Таблиця 2. Морфометрія продихів хвої *Picea abies* L.

Пункти	Кількість, шт./поле зору	Довжина, мкм	Ширина, мкм
Контроль	2,60±0,21	2,34±0,21	2,14±0,16
№ 1	2,25±0,20	1,90±0,20	1,47±0,13
№ 2	3,00±0,30	2,88±0,25	1,84±0,17
№ 3	2,50±0,20	2,30±0,20	1,18±0,10

Таблиця 3. Характеристика смоляних каналів хвої ушкоджених дерев *Picea abies* L.

Пункти	Кількість, шт./хвою	Діаметр, мкм
Контроль	7,40±0,48	2,34±0,20
№ 1	3,80±0,34 *	2,60±0,24
№ 2	3,20±0,30 *	2,70±0,28
№ 3	4,00±0,30 *	2,14±0,19

Примітка: * — вірогідна відмінність від контролю ($P<0,05$).

і каротиноїдів, натомість спостерігалася збільшення частки хлорофілу *b* у варіантах із ознаками пошкодження. Це може свідчити про адаптивну перебудову світлозбиральних комплексів у відповідь на зміну освітленості або вплив стресу. Анатомічні

зміни, зокрема сплюснення хвої та зменшення кількості смоляних каналів, підтверджують активацію адаптаційних механізмів і поступове виснаження захисних ресурсів. Збереження стабільного стану продигового апарату вказує на функціональну активність базових фізіологічних процесів на ранніх стадіях всихання.

Отже, морфометричні, фізіолого-біохімічні та анатомічні параметри хвої *Picea abies* є високочутливими індикаторами екологічного стресу та можуть бути інтегровані в систему раннього попереджувального моніторингу стану ялиників у Карпатському регіоні.

ВИСНОВКИ

Дослідження підтверджує значне поширення фітопатологічних уражень по-

хідних ялиників у Карпатському регіоні, зокрема, домінування коренових гнилей, спричинених *A. mellea* та *H. annosum*. Морфологічні показники хвої (довжина, щільність, біомаса) та її водний вміст є чутливими індикаторами стресового стану дерев. Встановлено кореляції між цими параметрами, що дає змогу використовувати їх у системі біоіндикації. Порушення фотосинтетичної активності, змінений баланс пігментів та зниження щільності смоляних каналів в ушкоджених деревах свідчать про комплексну фізіологічну дестабілізацію деревостану. Виявлено потенціал застосування морфометричних і біохімічних характеристик хвої для ранньої діагностики екосистемної нестійкості та моніторингу лісових угруповань у змінених кліматичних умовах.

ЛІТЕРАТУРА

- Hlásny, T., Barka, I., & Kulla, L. (2021). Bark beetle outbreaks in Europe: A consistent response to climate change? *Forests*, 12(5), 704. DOI: <https://doi.org/10.3390/f12050704>.
- Nedilská, U., Krachan, T., Myalkovsky, R., Horodyska, O., & Potapskyi, Yu. (2024). Ecological aspects of climate change impact on tree species in forest ecosystems. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 15(4), 90–107. DOI: <https://doi.org/10.31548/forest/4.2024.90>.
- Ali, A. (2023). Linking forest ecosystem processes, functions and services under integrative social-ecological research agenda: Current knowledge and perspectives. *Science of the Total Environment*, 892, Article 164768. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164768>.
- Chivulescu, S., Cadar, N., Napa, M., Capalb, F., Radu, R. G., & Badea, O. (2023). The necessity of maintaining the resilience of peri-urban forests to secure environmental and ecological balance: A case study of forest stands located on the Romanian sector of the Pannonian plain. *Diversity*, 15(3), Article 380. DOI: <https://doi.org/10.3390/d15030380>.
- Шпарик, О. В. (2019). Еколого-лісівничі аспекти трансформації ялиників Карпат. *Науковий вісник НЛТУ України*, 29(4), 89–94.
- Білас, І. Ю., & Пиріг, М. М. (2021). Вплив кліматичних змін на ріст і продуктивність деревостанів Полісся. *Лісівництво і агролісомеліорація*, (139), 22–28.
- Крамар, О. В., & Шевчук, Ю. М. (2022). Фітопатологічна оцінка деградації смерекових лісів Карпатського регіону. *Карпатський екологічний журнал*, 13(1), 35–42.
- Бородавка, Н. О., & Гордієнко, І. П. (2020). Прос-
торові особливості всихання вільхових лісів у межах українського Полісся. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 18(2), 145–152.
- Hlásny, T., Barka, I., & Seidl, R. (2021). Integrated strategies to manage forest disturbances in the face of climate change: The example of spruce forests in Central Europe. *Forest Ecology and Management*, 482, 118850. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118850>.
- Marušák, R., & Cudlín, P. (2020). Impact of bark beetle outbreaks on ecosystem services in mountain spruce forests: A case study from the Czech Republic. *Sustainability*, 12(9), 3891. DOI: <https://doi.org/10.3390/su12093891>.
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., ... Pennerstorfer, J. (2019). Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist*, 220(2), 532–546. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15377>.
- Jactel, H., Koricheva, J., & Castagneyrol, B. (2019). Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science*, 35, 103–108. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cois.2019.07.010>.
- Державне агентство лісових ресурсів України. (2024). *Звіт про санітарний стан лісів України* (станом на 01.07.2024 р.). URL: <https://forest.gov.ua>.
- De Frenne, P., Zellweger, F., & Rodríguez-Sánchez, F. (2021). Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 27(11), 2279–2297. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>.
- Soloviy, I., & Cebulska, M. (2020). Forest decline in Ukraine: Current trends and spatial patterns. *Eco-*

- logical Engineering and Environment Protection, 2, 35–44.
16. Soloviy, I. P., Deyneka, A., & Lakyda, P. (2022). Forest ecosystem vulnerability in Ukraine under climate change: Regional trends and challenges. *Ukrainian Journal of Ecology*, 12(3), 75–83. DOI: https://doi.org/10.15421/2022_134.
 17. Мудрак, О. В., & Морозова, Т. В. (2024). Вплив екологічних криз на функціональний стан *Picea abies* (L.) Karst. у мікрокосмах. *Агроекологічний журнал*, 4, 33–43. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2024.317144>.
 18. Hlásny, T., Turčáni, M., & Konôpka, B. (2017). Bark beetle outbreaks in Norway spruce forests of Central Europe: A review of causes, impacts and management strategies. *Forest Ecology and Management*, 396, 47–67. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.03.056>.
 19. Hlásny, T., Turčáni, M., Holuša, J., Sitková, Z., & Bucha, T. (2017). Bark beetle outbreaks in European spruce forests: Drivers, impacts and management responses. In F. Lieutier (Ed.), *Forest pest and disease management in a changing climate* (pp. 209–232).
 20. Коваленко, А. О. (2022). Лісові монокультури в умовах змін клімату: адаптивне лісовідновлення. *Лісівництво і агролісомеліорація*, 141, 78–84.
 21. Ministry of Energy of Ukraine. (2023). *Annual report on forest management activities*. Kyiv.
 22. ДСПУ. (2016). *Санітарні правила в лісах України*. Київ: Міністерство аграрної політики та продовольства України.
 23. Kovalyshyn, V., Fedorko, M., Korytnyi, A., & Dovhaliuk, O. (2021). *Assessment of tree condition in forest stands*. Lviv: UkrNDILGA.
 24. Коваленко, В. А. (2022). Монокультурні насадження: вразливість і напрями реабілітації. *Лісове господарство і агролісомеліорація*, 140(1), 34–42.
 25. Ковальчук, О. С. (2020). Просторові закономірності деградації вільхових лісів Полісся. *Український ботанічний журнал*, 77(6), 568–577. DOI: <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.568>.
 26. Ковальчук, О. І. (2020). Динаміка вільхових насаджень Полісся в умовах зміни водного режиму. *Науковий вісник НЛТУ України*, 30(5), 45–51.
 27. Millar, C. I., & Stephenson, N. L. (2015). Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, 349(6250), 823–826. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aaa9933>.
 28. Trumbore, S., Brando, P., & Hartmann, H. (2015). Forest health and global change. *Science*, 349(6250), 814–818. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.aac6759>.
 29. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). (2019). *Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*. IPBES Secretariat. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.3831673>.
 30. Державне агентство лісових ресурсів України. (2024). *Стан лісового господарства України*. URL: <https://forest.gov.ua>.
 31. Lawson, T., & Violet-Chabrand, S. (2019). Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist*, 221(1), 93–98. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15330>.
 32. Kulbanska, I. M., Plikhtyak, P. P., Shvets, M. V., Soroka, M. I., & Goychuk, A. F. (2022). *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 as the causative agent of bacterial wetwood disease of common silver fir (*Abies alba* Mill.). *Folia Forestalia Polonica*, 64(3), 173–183. DOI: <https://doi.org/10.2478/ffp-2022-0017>.

Стаття надійшла до редакції журналу 13.02.2024