

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна

Біологічний факультет

Кафедра фізіології та біохімії рослин і мікроорганізмів

Кваліфікаційна робота
здобувача другого (магістерського) рівня вищої освіти

за темою:

Аналіз динаміки утворення плодових тіл грибів роду *Sarcoscypha* в Україні
залежно від варіювання погодних умов

Спеціальність (спеціалізація) 091 біологія та біохімія
Освітня програма Біологія

Виконавець:



Дар'я Ковча

Науковий керівник:



Андрій Усіченко

Харків, 2025

АНОТАЦІЯ

Робота викладена в 48 сторінках, містить 16 рисунків, бібліографія містить 19 джерел.

У роботі зібрано та проаналізовано спостереження плодоношення грибів роду *Sarcoscypha* в межах України за 2019-2023 рр.; після фільтрації й очищення, зібраного первинного датасета отримано 353 унікальні знахідки, для яких проаналізовано кліматичні індикатори. Для часової компоненти використано модель GAM, що забезпечує добру відповідність передбачених і спостережених DOY. Просторове моделювання виконано як SDM на базі GAM з подальшими просторовими прогнозами для сценаріїв кліматичних змін SSP245 і SSP585; отримано просторові карти сучасної придатності та ансамблеві прогнози майбутніх змін. Загально отримані результати демонструють співвідношення фенологічних зрушень із змінами температури й опадів і дозволяють робити попередні прогнози зміни просторового розподілу роду *Sarcoscypha* на території України за вказаними кліматичними сценаріями.

Ключові слова: *Sarcoscypha*, фенологія, GAM, SDM, біокліматичні змінн, Україна, кліматичні сценарії SSP245, SSP585.

ЗМІСТ

Вступ	4
Розділ 1. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ	6
1.1. Біологічні та морфологічні особливості роду <i>Sarcoscypha</i>	6
1.2. Сезонність плодоношення та фенологічні патерни	8
1.3. Кліматичні детермінанти фенології грибів (температура, опади, сніг)	9
1.4. Історія дослідження грибів з р. <i>Sarcoscypha</i> та <i>Urnulla craterium</i> в Україні	10
1.5. Моделі просторово-часової динаміки плодоношення (статистичні підходи)	12
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ	14
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ РОБОТИ	23
3.1 Джерело даних, часові та просторові межі дослідження	23
3.2. Критерії відбору, попередня обробка та валідація даних	27
3.3. Оцінка фенології: розрахунок показників і модель	31
3.4. Просторове моделювання та прогнози	37
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	47

ВСТУП

Представники роду *Sarcoscypha* – це сапротрофні аскомікотові гриби, які розвиваються на мертвій деревині, переважно на вологих, мохових гілках листяних, дуже зрідка хвойних дерев, що впали на землю [19]. Завдяки тому, що ці гриби мають добре помітні та впізнавані плодові тіла, під час плодоношення їх часто реєструють аматори-натуралісти, що уможливлює накопичення досить великих масивів даних про дати та місця знахідок. Особливістю роду є те, що плодові тіла утворюються переважно взимку та ранньою весною, часто одразу після сходження снігу [19]. Такий період дозрівання є доволі нетиповим, тому є підстави вважати, що саркосцифи можуть бути цікавими модельними об'єктами для вивчення зв'язку погодних умов та плодоношення грибів.

Просторово-часові моделі плодоношення грибів, як було показано в низці досліджень [2;5;7], відображають сезонні коливання: гриби утворюють плодові тіла пізніше, якщо весна настає пізніше, плодоносять довше в рік, де початок осені пізніший або більш тривалий. Однак ступінь впливу біокліматичних та географічних відмінностей на фенологічні моделі в такому великому просторовому масштабі та між групами грибів, які плодоносять у різні сезони, а також належать до різних трофічних груп, лишається не до кінця зрозумілим [2].

Виходячи з цього, мета нашого дослідження – дослідити, як зміна погодних умов, та клімату в цілому, впливають на плодоношення грибів роду *Sarcoscypha* в Україні.

У задачі дослідження входили:

1. Провести збір та обробку даних з бази даних: iNaturalist – про знахідки грибів роду *Sarcoscypha* в Україні за 2019-2023 роки;
2. Визначити, як змінювалися просторовий та часовий розподіл плодоношення грибів роду *Sarcoscypha* в цей період в залежності від погодних умов;

3. Спрогнозувати поширення грибів роду *Sarcoscypha* в Україні відповідно до прогностичних моделей змін клімату.

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Біологічні та морфологічні особливості роду *Sarcoscypha*

Масштабні екологічні зміни, зокрема за рахунок діяльності людини [14], мають великий вплив на поширення та взаємодію видів, а також на функції екосистеми, що несе за собою фенологічні зміни [2;5]. На цей час уже проведено багато досліджень про вплив клімату на рослини та тварин, але зміни у фенології грибів почали досліджувати не так давно та досі лишаються майже невідомими [25;14;17]. Зокрема, зміни в термінах початку вегетації рослин модулюють фенологічні стадії – такі як дозрівання плодів, опадання та старіння листя і перерозподіл поживних речовин – що опосередковано, з трофічної сторони, впливає на умови і терміни плодоношення грибів, асоційованих з ними [2].

Гриби – це еукаріотичні організми, які відіграють значущу роль у регулюванні ключових процесів екосистеми [16], тому складають важливу її частину та утворюють велику частку видового різноманіття [18]. Будучи основними деструкторами органічної речовини, а також симбіонтами чи патогенами рослин, ґрунтові гриби істотно впливають на первинну продуктивність рослин, розклад і перетворення органічних решток, мінералізацію та акумуляцію вуглецю, а також виконують ключову регуляторну функцію у підтриманні вуглецевого балансу ґрунту [14;16]. Не дивлячись на їх незамінну роль в цих процесах, ми маємо брак знань про ендемізм та вразливість грибів до глобальних змін, а також певні складнощі у вивченні просторового та часового розподілу грибів, що викликає неабияке занепокоєння [9;14;18].

Гриби поділяються на велику кількість трофічних груп, на відміну від інших форм життя. В основному це сапротрофні та мікоризні гриби [2, 9, 18]. Саме через ці численні симбіотичні відносини між грибами та рослинами, ми

можемо краще зрозуміти їх реакцію на зміни клімату [5]. Екологічні моделі часто відокремлюють відповідно до цих груп [2, 6].

Різні трофічні, екологічні та біотичні фактори впливають на утворення плодових тіл грибів [5]. За рахунок наявності великого різноманіття субстратів відбувається здорова конкуренція у плодоношенні між різними видами [18]. Проте між видами можуть бути великі відмінності у тривалості плодоношення [11]. Такі відмінності можуть призводити до появи хибно негативних результатів, в контексті моніторингу динаміки екосистем, що, у свою чергу, також зумовлює помилкові висновки про екологічну роль окремих видів і неточні оцінки стану їхніх популяцій, зокрема перебільшення ризику скорочення популяцій або загалом зникнення з природних біотопів [11].

Утворення плодових тіл грибів відображає періоди підвищеної фізіологічної активності міцелію та дозволяє фіксувати наявність виду швидко, звісно відсутність плодових тіл не свідчить про відсутність самого гриба або припинення його життєдіяльності у субстраті, мова йде лише про швидке встановлення виду, що виступає на противагу спектру молекулярно біологічних методик, які очевидно потребують більше часу та ресурсів [9].

Незважаючи на те, що тисячі видів тварин та рослин занесені до Червоного списку Міжнародного союзу охорони природи (МСОП), лише 262 з приблизно 2-4 мільйонів видів грибів були занесені до таких списків [14]. До цього може призводити швидке розширення сільського господарства в поєднанні зі зміною клімату, прямою експлуатацією видів та іншими рушійними факторами [15]. Більшість грибів, занесених до Червоного списку, належать до груп, що утворюють помітні макроскопічні плодові тіла [14]. Дослідження плодових тіл є найпоширенішим методом виявлення видів в екології та природоохоронних дослідженнях [11]. Плодові тіла можуть надати важливу кількісну інформацію про просторове та часове розміщення видів [7]. Проте більшість грибів не виробляє макроскопічних плодових тіл, тому це ускладнює їх дослідження традиційними методами ідентифікації та як наслідок, оцінку їхнього поширення [14].

На сьогоднішній день зміни у землекористуванні є основною загрозою для видів по всьому світу, а кліматичні зміни створюють додаткові ризики, такі як посилення фізіологічного стресу та втрата потрібного середовища існування або взаємних партнерів, піддаючи сотні тисяч видів ризику вимирання [15].

1.2. Сезонність плодоношення та фенологічні патерни

З огляду на вплив на інші організми, можна зазначити, що фенологічні процеси грибів обумовлені біогеографічною залежністю від клімату та сезонності [2]. Вважається, що біогеографічні закономірності грибів відображають сезонні коливання [5]: гриби плодоносять пізніше в тих місцях, де весна настає пізніше, і тривають довше у тих регіонах, де осінь починається пізніше або триває довше [2]. Проте, ще не зовсім зрозуміло, як біокліматичні та географічні відмінності можуть впливати на фенологічні моделі в такому великому просторовому масштабі, а також на групи грибів, які плодоносять у різні пори року та мають різні типи живлення [2]. Було висунуто припущення, що зміни клімату можуть підсилити вплив на осіннє плодоношення сапротрофних грибів, але очікується, що вплив буде більш помітним для ектомікоризних грибів за рахунок їх залежності від рослини-господаря [2]. У великому масштабі сапротрофи плодоносять раніше навесні та довше восени, на відміну від ектомікоризних грибів [2, 9]. Скоріше за все, це пов'язано з закінченням сезону та відповідно з меншою доступністю до ресурсів у ектомікоризних грибів. Сапротрофні гриби демонструють яскраву пряму фенологічну реакцію на кліматичні сигнали, тоді як ектомікоризні – пов'язані з впливом клімату, власне опосередковано, саме впливом на рослину-господаря [2, 5;9]. Також, існує гіпотеза: якщо плодоношення пов'язане з накопиченням достатніх ресурсів протягом вегетаційного періоду, тоді імовірно, що гриби будуть утворювати плодові тіла раніше у більш вологі та теплі роки [5;7]. Якщо плодоношення слугує відповіддю на закінчення

ресурсів, то, скоріше за все, теплі та вологі умови призводять до раннього плодоношення сапротрофів саме через швидше виснаження ресурсів. І навпаки, мікоризні види будуть довше отримувати ресурси від рослини, що має довший період вегетації, і затримувати плодоношення, що відображає розширений вегетаційний період грибів [5, 7]. Крім того, якщо плодоношення викликане кліматичними факторами, що свідчать про завершення оптимальних умов для росту міцелію, можна очікувати, що плодоношення відбудеться пізніше в більш теплі роки [5]. Після виснаження ресурсів сапротрофні гриби можуть переміщуватися до найближчих ресурсних точок шляхом росту міцелію та/або розповсюдженням спор через плодові тіла [7]. Загалом, ріст міцелію посилюється за більш теплих та вологих умов, але зв'язок між ростом міцелію та плодоношенням невизначений достеменно [5].

1.3. Кліматичні детермінанти фенології грибів (температура, опади, сніг)

Клімат традиційно вважається головним фактором фенологічних змін у природі, однак його вплив на фенологію грибів пом'якшується локальними біологічними та просторовими умовами [2;18]. Так, просторовий розподіл грибних видів значною мірою визначається місцевими чинниками: наявністю відповідних субстратів і здатністю видів колонізувати їх [18]. Різні групи грибів мають власні стратегії отримання поживних речовин, енергії та розмноження, що також відображається у їхній просторовій поширеності. Наприклад, попередні дослідження показали, що механізми співіснування видів залежать від типу субстрату: ґрунтові та деревні гриби використовують різні екологічні ніші і взаємодіють зі спільнотами-партнерами по-різному [18].

Неодноразові спостереження підтверджують, що кліматичні коливання впливають на час появи плодових тіл грибів на різних масштабах. Наприклад, у Європі було показано, що за останні кілька десятиліть терміни плодоношення часто зміщуються: осінні гриби в Норвегії, Великій Британії,

Австрії та Швейцарії почали з'являтися поступово пізніше, у середньому, приблизно, на 1,2–3,4 дня за десятиріччя, тоді як деякі весняні види навпаки плодоносять раніше – до 3,8 дня за десятиріччя [5]. У результаті середній період плодоношення значно подовжується – багато грибів продовжують утворювати плодові тіла пізніше восени, фактично розширюючи сезон плодоношення [5]. Це вказує на взаємодію змін клімату і просторових факторів: сонячно-теплий весняний прихід призводить до ранішого початку плодоношення у регіонах з пізньою зимою, а м'яка осінь – до його продовження восени [2;5].

Крім змінення середніх дат плодоношення, важливим феноменом є тимчасове розділення активності різних видів грибів. Багато таксонів плодоносять у строго специфічні частини сезону: одні – ранньої весни, інші – пізнього літа тощо. Таке тимчасове розділення може зменшувати пряму конкуренцію між видами і сприяти стабільному співіснуванню, адже домінування видів у складі угруповань змінюється протягом сезону [18]. Зсув часових “вікон” активності окремих видів не означає повного усунення їхньої взаємодії, але змінює ті аспекти конкурентної боротьби, які залежать від одночасної присутності видів [18].

У часовому масштабі головними кліматичними детермінантами фенофази грибів зазвичай є температура і кількість опадів, що визначає вологість субстрату як основний лімітуючий чинник плодоношення [18]. Тобто на початок і тривалість періоду плодоношення сильніше впливають теплість сезону та вологість. У помірних листяних лісах помітні різкі сезонні коливання суми опадів і температури [18], і, як показують дослідження, саме вони зумовлюють пік плодоношення. В помірній зоні вегетаційний сезон грибів припадає приблизно на травень–жовтень [18], коли досить тепло та волого для утворення плодових тіл більшості видів.

Найновіші європейські дослідження підкреслюють: глобальне потепління вже призводить до помітних фенологічних зміщень спорудляції різних грибних угруповань. Крім того, спостерігається велика варіативність

реакцій серед видів певних регіонів [5]. Наприклад, в окремих дослідженнях доведено, що температура та опади по-різному детермінують фенологію сапротрофних та мікоризних грибів [18]. У тепліші роки плодоношення у більшості грибів зміщується на пізніший період [5], але рівень цього зсуву залежить від особливостей живлення, пов'язаності з господарями тощо. Потепління ймовірно й надалі буде подовжувати сезон плодоношення грибів на великих просторах і змінюватиме взаємозв'язки між видами [18].

Поряд із кліматичними змінами на фенологію грибів можуть впливати й інші поступово наростаючі антропогенні чинники, саме питання зсуву плодоношення комплексне, і залежить від дюжини факторів які тією чи іншою мірою є очевидними або навпроти. Зокрема, вік насаджень, додаткове надходження азоту, зміна землекористування та підвищена концентрація вуглекислого газу також відчутно змінюються з часом і можуть модулювати час появи плодових тіл [5]. Ці фактори сумарно утворюють контекст, в якому кліматичні детермінанти реалізуються у фенологічних моделях грибів, але їхня роль ще не повністю з'ясована [5].

1.4. Методи збору даних: гербарні записи, citizen science та їх обмеження

Історичні гербарні та фунгарні записи широко використовують для вивчення змін фенології та клімату в довготривалій перспективі. Так, в одному дослідженні проаналізували гербарні дані 274 видів грибів у штаті Мічиган (США) і показали, що теплі та сухі роки призводять до зміщення плодоношення у пізніші строки [5]. В іншому дослідженні виявили на основі майже 750 тисяч записів грибів у кількох європейських країнах подовження сезону плодоношення: середній час утворення плодових тіл змістився на більш пізній період сезону [5]. При цьому плодові тіла грибів утворюються у відповідь на опади, тому дати їхнього збору слугують природними маркерами

погоди. За оцінками новішого дослідження, ця властивість робить фунгарні гербарії цінним джерелом для документування впливу кліматичних змін на грибні спільноти [17].

Одночасно такі історичні дані мають серйозні обмеження. По-перше, записи нерівномірно розподілені в просторі й часі: колекції можуть бути зосереджені в окремих регіонах або періодах і не охоплюють всю екологічну різноманітність. По-друге, методики збирання змінювалися з часом, а ідентифікація видів могла бути не однотипною – це призводить до таксономічних невідповідностей у великих масивах даних. Зокрема в одному з вищезгаданих досліджень відзначають, що макрогриби в історичних записах здебільшого представлені лише за період XX ст., переважно після 1950-х рр., а старіші дані майже відсутні [17]. До того ж у даних citizen science – громадянської науки, теж містяться упередження: помилкові ідентифікації та відсутність збережених гербарних зразків спотворюють результати спостережень [10]. Унаслідок цього гербарні та колекційні дані зазвичай поєднують із іншими джерелами інформації й статистичними методами аналізу для отримання надійніших висновків.

Натомість громадянська наука стала новим важливим джерелом даних про гриби. Завдяки мобільним додаткам та онлайн-платформам, наприклад, iNaturalist, волонтери передають гео- та часо-мічені зображення плодових тіл. В одному дослідженні було показано як українські користувачі iNaturalist за кілька років зібрали понад 69 000 записів спостережень грибів, що часто перевищує обсяг традиційних наукових колекцій [10]. Основні переваги такого підходу – великий обсяг оперативних даних і широке географічне охоплення, яке забезпечує активна участь громадськості. Проте в громадських базах існують обмеження: як і в колекційних даних, тут можуть зустрічатися помилки ідентифікації, нерівномірна активність спостерігачів та відсутність фізичних зразків для верифікації [10]. Тому якісна участь фахівців і перевірка записів залишаються важливими для використання таких даних у дослідженнях.

Формування плодових тіл грибів тісно пов'язане з погодними умовами, тому грибні плодові тіла розглядають як індикатори клімату. Макроскопічні гриби мають короткоживучі плодоношення, яке реагує на опади та температуру, і тому дата збору спорокарпів відображає актуальні кліматичні умови [5]. Саме ця риса обумовлює широке використання історичних записів та сучасних спостережень плодових тіл для відстеження фенологічних зрушень під впливом зміни клімату. Наприклад, багато досліджень показали, що підвищення середніх температур і зміни опадів призводять до пізнішого початку та продовження сезону плодоношення багатьох видів грибів [5;17]

Середземноморські екосистеми мають специфічні умови, що формують реакції грибів на зміну клімату. Цей регіон характеризується сухим і спекотним літом, що розділяє довгі зимово-весняні опади та осінню вологу; цікавий цей клімат саме через вищеописане, оскільки в Україні літа стають спекотніші та сухішими [17]. Така кліматична нерегулярність призвела до високого рівня ендемізму рослин і грибів, у тому числі до локальних адаптацій підспороношених форм. В Південній Франції при порівнянні ХІХ та початку ХХІ ст. ранні осінні та надземні гриби зсунули терміни плодоношення приблизно на 16–17 днів у пізнішу пору, тоді як пізні види та підземні, на кшталт, трюфелеподібні, практично не змінили своїх фенологічних дат [17]. Зокрема, підземні плодові тіла виявилися стійкими до пізніх фаз зміни клімату, тоді як гастероїдні та інші наземні форми мають адаптивні риси, що дозволяють їм витримувати посушливі умови. Загалом, комплексний підхід з урахуванням морфологічних та екологічних особливостей плодового тіла поки що рідко застосовується до грибних популяцій у Середземномор'ї, проте наявні дані свідчать про контрастні фенологічні реакції різних груп грибів на потепління [17].

1.5. Моделі просторово-часової динаміки плодоношення (статистичні підходи)

Порівняння результатів моделей фенології плодоношення, розрахованих для різних часових відрізків або побудованих із застосуванням різних методик, є методологічно складним і вимагає уніфікованих процедур відбору даних та крос-валідації, оскільки розбіжності між часовими підмножинами або підходами до моделювання можуть відображати як реальні зрушення фенології, так і зміни в детектованості явищ або в методах їхнього збору [17]. До чинників, що знижують зіставність і підвищують варіацію виявленості, належать нерегулярне плодоношення окремих видів, широкий спектр розмірів плодових тіл, різне просторове розташування спорофорів, велика варіабельність тривалості життя плодоношень та складності польової ідентифікації; усі ці фактори спричиняють суттєву неоднорідність у виявленості між видами й вибірками [17]. Якщо екологічні умови, пов'язані з наявністю субстратів, мають просторову структуру, ця структура відображається на розподілі видів через кореляцію їхнього поширення з різними середовищами й часовими інтервалами; відповідно, різні типи середовищ існування або різні часові періоди можуть формувати відмінні за складом видоспопуки, а за умови критичної тимчасової нестабільності доступності субстратів просторовий розподіл спорофорів стає суттєво залежним від часу [18]. Отже, часові та просторові зміни в екологічних умовах формують динаміку грибних популяцій і мають бути прямо враховані при розробці, валідації та інтерпретації статистичних моделей плодоношення.

РОЗДІЛ 2.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

Розробка та виконання аналітичного робочого процесу було здійснено в середовищі R з використанням набору відкритих пакетів для обробки просторових даних, статистичного моделювання й роботи з растерами. первинні дані було взято з відкритої платформи iNaturalist. Аналіз виконано на Windows із встановленою бібліотекою пакетів для R версії 4.5. Для відтворюваності експерименту фіксовано структуру вхідних і вихідних директорій та ключові артефакти – це дозволяє відновити середовище й повторити обчислення при наявності тих самих вхідних даних.

Перелік основних пакетів, які використовувалися у скриптах: `dplyr`, `stringr`, `lubridate`, `readr`, `sf`, `terra`, `mgcv`, `ggplot2`, `pROC`, `viridisLite`, `tidyr`, `tools`, а також `geodata` і `cmip6`. Для встановлення та побудови деяких пакетів застосовувався пакет-інсталятор `pak`; у логах встановлення пакета `cmip6` було виконано через `pak::pkg_install("mt-climate-office/cmip6@*release")`, пакет зібрано як `cmip6` 1.2.0, `httr2` 1.2.1 завантажено. У тексті коду використано функції з вказаних пакетів: `readr::read_csv()`, `readr::write_csv()`, `sf::st_as_sf()`, `geodata::worldclim_country()/worldclim_global()/gadm()`, `terra::rast()`, `terra::extract()`, `terra::writeRaster()`, `terra::resample()`, `terra::app()`, `mgcv::gam()`, `ggplot2::ggsave()` тощо.

Структура проєкту і шляхи для файлів зафіксовані явним створенням каталогів у скрипті: `out_dir <- "output"`, `clim_dir <- file.path(out_dir, "climate")`, `models_dir <- file.path(out_dir, "models")`, `fig_dir <- file.path(out_dir, "figures")`. Логування здійснюється у файл `output/sdm_pipeline_full_with_future.log` через власну функцію `log()`, яка паралельно виводить повідомлення в консоль та записує їх у лог-файл. Значна частина проміжних і кінцевих результатів збережена в каталогах: RDS-моделі (`output/models/phenology_gam_sanitized_v3.rds`,

output/models/sdm_gam_sanitized_v3.rds), растери прогнозів (output/models/*.tif) та PNG-візуалізації, а також CSV-таблиці проміжних даних по типу: output/observations_sanitized_for_pipeline.csv, output/phenology_predictions_sanitized_v3.csv. Логи виконання, структури та імена файлів виведені в консоль і збережені у лог-файлі, що полегшує перевірку послідовності кроків.

Послідовність виконання кроків у єдиному скрипті/пайплайні складається з наступних фаз: (0) налаштування пакетів і директорій; (1) читання й очищення спостережень; (2) завантаження біокліматичних шарів WorldClim, або читання локальних TIFF; (3) екстракція кліматичних змінних до точок спостережень; (4) побудова фенологічної моделі GAM, і збереження передбачень; (5) формування набору presence/background для SDM; (6) побудова SDM; (7–8) отримання майбутніх кліматичних шарів локальні TIFF або CMIP6, і генерація прогнозів; (9) агрегація ансамблю, обчислення consensus і зміни (mean_future – current); (10) створення PNG-карт сфокусованих на Україні. Всі ці етапи мають явні точки збереження результатів: RDS, TIFF, PNG, CSV – це спрощує відтворення конкретних проміжних станів пайплайна.

Деякі операції в пайплайні мають стохастичний характер, до прикладу генерація background-точок методом sf::st_sample() при відборі n_bg випадкових точок в межах полігону країни. У коді глобальний генератор випадкових чисел set.seed(...) явно не встановлювався; отже результати, залежні від випадкової вибірки позиції background, можуть відрізнятися при повторних запусках. Для точної реплікації необхідно встановити фіксоване початкове насіння перед критичними випадковими операціями. Аналогічно, доступність і версія віддалених ресурсів ESGF/CMIP6, geodata-репозиторій WorldClim, GADM впливає на можливість автоматичного завантаження даних і може ускладнити повну відтворюваність при відсутності інтернет-з'єднання або при зміні структури віддалених ресурсів. У логах зафіксовано сценарії

падіння автоматичної завантажувальної логіки та використання локальних TIFF – це слід врахувати при відтворенні середовища.

Системні та просторово-геодезичні налаштування здійснено у CRS WGS84 (EPSG:4326). Для растрів із довготами в діапазоні 0–360° застосовувалася функція `ensure_longitude_range()` із `raster::rotate()` для узгодження координат. Великі растрові масиви агрегувалися перед візуалізацією (якщо `ncell > 5e5`), щоб уникнути перевантаження пам'яті; це могло впливати лише на вигляд PNG-графіків, але не на числові результати.

У дослідженні використано два типи вхідних даних: (1) біологічні спостереження плодоношення грибів роду *Sarcoscypha* та (2) просторово-кліматичні шари для екстракції предикторів і прогнозування (поточні та майбутні проекції). Усі етапи імпорту, обробки та збереження реалізовано в єдиному R-скрипті з фіксацією результатів у структурі каталогів проєкту (`output/`, `climate/`, `models/`, `figures/`) і журналом виконання.

Основний набір даних – CSV-файл спостережень (`observations_with_climate_extracted_by_pipeline.csv`) за 2019–2023 рр., що містить координати, дати спостережень та метадані (спостерігач, ідентифікатор запису тощо). Попередні та очищені версії таблиць збережено в каталозі `output/`, що забезпечує прозорість і відтворюваність обробки.

Поточні кліматичні шари. Джерелом сучасних біокліматичних змінних використовувався WorldClim в логах файли з префіксом `wc2.1_*` – наприклад `wc2.1_5m_bioc_*`, завантаження здійснювалося через пакет `geodata::worldclim_country()` або `geodata::worldclim_global()`, роздільності в 2.5' і 5' згідно з наявними локальними файлами. Шари зберігались у `output/climate/`.

Майбутні кліматичні проекції. Для майбутніх сценаріїв намагалися використовувати CMIP6, лог встановлення пакета `cmip6` з GitHub: `mt-climate-office/cmip6`, версія в логах `cmip6 1.2.0`, але автоматичне завантаження у деяких випадках не відбулося; одночасно виявлено і використано локальні багатовимірні файли CMIP/WorldClim як `wc2.1_5m_bioc_CanESM5_ssp245_2021-2040.tif et cetera`. Результати прогнозів

зберігаються як TIFF у `output/models/` з іменуванням `sdm_future_*` або `sdm_future_local_*`.

Для формування області фонового відбору та маскування карт використано GADM через `geodata::gadm(country = "UKR", level = 0)`, результуючий полігон трансформовано у CRS EPSG:4326.

Імпорт CSV здійснено через `readr::read_csv()`. Після імпорту застосовано функцію очищення `sanitize_df_v3()` – ця функція гарантовано приводить колонки до атомарних типів придатних для подальшого аналізу: фактори в символи, матриці/масиви в набір колонок або колонки зі стрічковим поданням, списки зі сталими довжинами розпаковано у кілька колонок і т.п. Дія `sanitize_df_v3()` також стандартизує імена стовпців (`make.names(..., unique = TRUE)`), що усуває потенційні проблеми з некоректними іменами при подальших `join/merge` операціях. Проміжні результати збережено у `output/observations_sanitized_for_pipeline.csv`.

Координати приведено до числового типу; записи без координат або з NA відкинуто, виконано перевірку діапазонів (довгота $-180..180$, широта $-90..90$) і приведення довгот із $0..360$ до $-180..180$. Поле `observed_on` перетворено в Date; з нього обчислено DOY і рік; записи, ідентифіковані на рівні роду, збережено, а явні таксономічні невідповідності перевірено вручну. Біокліматичні показники екстраговано `terra::extract()`; якщо відсутній `bio12`, місячні шари опадів сумовано (`terra::app`) і додано як `bio12` (логіка реалізована у `ensure_bio12_and_extract()`), з резервним завантаженням через `geodata::worldclim_global()` при потребі. Усі просторові шари і точки стандартизовано в CRS EPSG:4326; растри вирівнювалися та, за потреби, ресемплювалися до єдиної геометрії перед аналізом; результати експортувалися через `terra::writeRaster()` й `sf::st_write()`. У логах зафіксовано дати завантажень, помилки читання та випадки використання локальних файлів. Зауважено, що WorldClim та подібні набори містять багаторічні кліматичні середні – `bio1` і `bio12` інтерпретовано як кліматичний базис локації, а не як показники погодних аномалій конкретного року. Через різну роздільну

здатність джерел (2.5' vs 5') виконано ресемплінг, що може вносити незначні систематичні відмінності; у випадках недоступності CMIP6 застосовувалися локальні CMIP/WorldClim-похідні файли; для маскування використовували GADM.

Для подальшого аналізу підготовлено чистий набір спостережень з екстрагованими біокліматичними показниками.

Підготовка змінних розпочиналась із систематичного перетворення і стандартизації колонок в імпортованому CSV: поле `observed_on` було приведено до типу `Date` і з нього обчислено день року та рік, координати `longitude/latitude` – до числового типу, а змінна `observer_n` – до числового лічильника спостерігачів. Усі неатомарні структури у таблиці були оброблені функцією `sanitize_df_v3()`: фактори приведені до рядкових значень, списки зі сталими довжинами – розгорнуті у декілька колонок, багатовимірні об'єкти – колапсовані або розбиті на окремі поля. Імена колонок нормалізовано `make.names(..., unique = TRUE)`, що унеможливорює помилки при подальших операціях з `dplyr/terra`. Після цих кроків проміжний набір збережено у вигляді контрольованих файлів, що забезпечує відтворюваність підготовки даних.

Екстракція кліматичних предикторів до спостережень виконувалася за допомогою растрових стеків. Для кожної точки здійснювали виклик `terra::extract()` і злиття результатів з табличними метаданими. Особливу увагу приділено забезпеченню наявності двох ключових змінних: `bio1` та `bio12`. Якщо `bio12` відсутній у локальному стеку, застосовувалась послідовність відновлення: пошук 12 місячних шарів опадів у локальній директорії, обчислення їх суми через `terra::app(..., fun = sum)`, і, за відсутності локальних даних, спроба завантаження `WorldClim` глобально (`geodata::worldclim_global()`). У випадку неоднозначної відповідності імен колонок у результаті екстракції застосовано логіку "fallback-rename": якщо серед числових колонок виявлялись принаймні два, вони позначалися як `bio1` і `bio12`. Після завершення екстракції та перейменувань загальна таблиця для

моделювання набула 2117 записів, 353 присутності та 1764 фон-крапки, що зафіксовано у лог-файлі і використано у побудові SDM.

У ході EDA виконано стандартні графічні і табличні перевірки розподілів та потенційних аномалій. Просторовий розподіл записів візуалізовано мапою, тимчасові патерни – гістограмою місяців та накопичувальними діаграмами по роках, тренд медіанного DOY по роках – Основний висновок EDA – концентрація плодоношень у пізньозимово–ранньовесняний інтервал, що узгоджується з літературними відомостями про біологію роду *Sarcoscypha*; ці графіки також дозволяють виявити крайні значення DOY, які були додатково перевірені і, за потреби, відкинуті як потенційно помилкові датування. Для фенологічних моделей побудовано також діагностичні графіки підгонки GAM, які служать засобом перевірки адекватності структури згладжувальних термінів та загальної форми прогнозів.

Для фенологічної моделі – візуальне зіставлення спостережених та передбачених DOY та діагностика форм згладжувань; для SDM – побудова кривої ROC та підбір порогу, що дозволяє оцінити баланс між чутливістю і специфічністю. У логіці порогового відтворення закладено параметр `target_sensitivity` (0.80) і дефолтний поріг `default_threshold` = 0.5; під час фінального представлення карт демонструються як безпорогові карти придатності (0–1), так і бінаризовані карти при ряді порогів для наочності впливу порогу на площі передбачуваної придатності.

У роботі застосовано дві основні групи статистичних моделей: (1) GAM-модель для фенології (ціль – передбачення порядкового дня року плодоношення – DOY) і (2) GAM-псевдоминальна модель для просторового розподілу, реалізована як бінарна логістична модель присутності/фон. Обидві моделі побудовано в пакеті `mgcv` з використанням REML для оцінювання гладких компонентів, що забезпечує стабільну регуляризацію параметрів згладжування. Модель має вигляд $\text{doy} \sim \text{s}(\text{year}, k=5) + \text{te}(\text{longitude}, \text{latitude}, k=c(6,6)) + \text{s}(\text{observer_n}, k=5) + (\text{кожен кліматичний предиктор як } \text{s}(\dots, k=4))$. (у

робочій ітерації у склад моделі були включені bio1 і, за наявності, додаткові кліматичні предиктори у вигляді згладжувачів $s(..., k=4)$). Використано `na.action = na.exclude` для збереження індексації спостережень при прогнозуванні. Обмеження мінімальної вибірки було явно встановлено – мінімум 10 записів з DOY для запуску побудови фенологічної моделі. Оцінювання підгонки виконано графічно (рис. 3.2 – порівняння спостережених і передбачених DOY; `phenology_obs_vs_pred.png`) та через візуалізацію форм згладжувачів (`gam_fit.png`), що дозволяє інтерпретувати нелінійні залежності між DOY і предикторами (рік, просторові координати, клімат). Для моделювання придатності простору використано бінарну GAM-модель: $\text{pres} \sim s(\text{bio1}, k=6) + s(\text{bio12}, k=6) + \text{te}(\text{longitude}, \text{latitude}, k = c(6,6))$ з сімейством `binomial(link = "logit")` і методом REML. Фонові (background) точки сформовано випадковою вибіркою всередині контуру України з коефіцієнтом `sdm_background_ratio = 5` (`n_bg = max(500, ceiling(n_pres * 5))`), у поточному прогоні – 1764 фон-точки при 353 унікальних присутностях). Це дозволяє збалансувати потребу в репрезентативному фоні та обчислювальні обмеження. Прогнозування й агрегація. Імовірнісний прогноз (suitability 0–1) отримували через `predict(..., type = "response")`. Для просторових прогнозів створювався предикторний стек (`make_prediction_stack()`), що динамічно формує шари bio1, bio12, longitude, latitude на основі шаблонного растру; при відсутності шарів використовувалось ініціалізоване `terra::init(..., "x"/"y")` для географічних координат.

Оцінювання моделі і порогова дискретизація. Для SDM оцінювання включало побудову ROC-кривої і розрахунок класичних метрик: AUC, чутливість, специфічність для підбору порогу. У реалізації присутній параметр `target_sensitivity = 0.80`, який використовувався як критерій при доборі порогу у разі потреби (альтернатива – дефолтний поріг `default_threshold = 0.5`). Для майбутніх прогнозів застосовано наступну послідовність: зчитування й вирівнювання геометрії; формування стеку прогнозів; обчислення середнього і стандартного відхилення по стеку через `terra::app(...,`

fun = mean/sd); збереження ансамблевих результатів (sdm_future_ensemble_<ssp>_mean_sanitized_v3.tif, _sd_, _consensus_), а також карти зміни mean_future – current; рендер PNG для кожного виходу у output/figures. Перед виконанням прогнозів проводилась перевірка CRS і діапазонів довготи; у випадку координат у 0..360 автоматично застосовувалася корекція (ensure_longitude_range() + raster::rotate() при доступності пакета). Для уникнення помилок при об'єднанні стеків передбачено надійний fallback: запис проміжних TIFF у тимчасову директорію і повторне зчитування як стек. Тимчасові файли очищаються після успішного запису фінальних результатів. Використані статистичні підходи дають гнучкий і інтерпретований інструментарій для зв'язку фенології *Sarcoscypha* із кліматичними предикторами та для просторового прогнозування змін придатності у межах України. Збереження моделей, логів і проміжних файлів гарантує можливість перевірки результатів, їх повторного виконання та подальшого уточнення.

РОЗДІЛ 3.

РЕЗУЛЬТАТИ РОБОТИ

3.1 Джерело даних, часові та просторові межі дослідження

Дані про спостереження *Sarcoscypha* були зібрані з iNaturalist й об'єднані в єдину таблицю. Була здійснена очистка файла, в результаті всі дати належать до періоду 2019–2023 що власне прописано в цілях нашого дослідження. Виконано видалення дублікатів за парою longitude, latitude, при побудові унікального набору presences; у фінальному наборі отримано 353 унікальні точки на території України. Видалялися спостереження із відсутніми або нечіткими координатами, без дати або з датою поза рамками 2019–2023. Перевірялися хронологічні аномалії – такі записи додатково аналізувалися на предмет помилкового датування або невірної таксономічної атрибуції і, за потреби, відкидалися. Просторовий розподіл даних зображено на Рисунку 3.1 – точки сконцентровані переважно навколо великих міст та гірських регіонів. Цей патерн узгоджується із загальноукраїнськими спостереженнями до 2021 року найбільше записів накопичувалося у Київській та Харківській областях, а також у Криму [10]. З 2022 року, у зв'язку з військовими діями, активність спостерігачів у східних і південних регіонах суттєво знизилася [10]. Слід зауважити, що спостережні дані переважно зафіксовані у періоді лютий – квітні, наявна незначною кількістю спостережень у грудні–січні, що відповідає біологічним особливостям виду. Хоча для порівняння доречно було би залучати сусідні країни Центральної чи Південно-Східної Європи, у цьому дослідженні розглядаються виключно українські дані, оскільки вплив локальних кліматичних і екологічних особливостей, а також відмінності в доступності даних ускладнюють безпосередню екстраполяцію за межі країни.

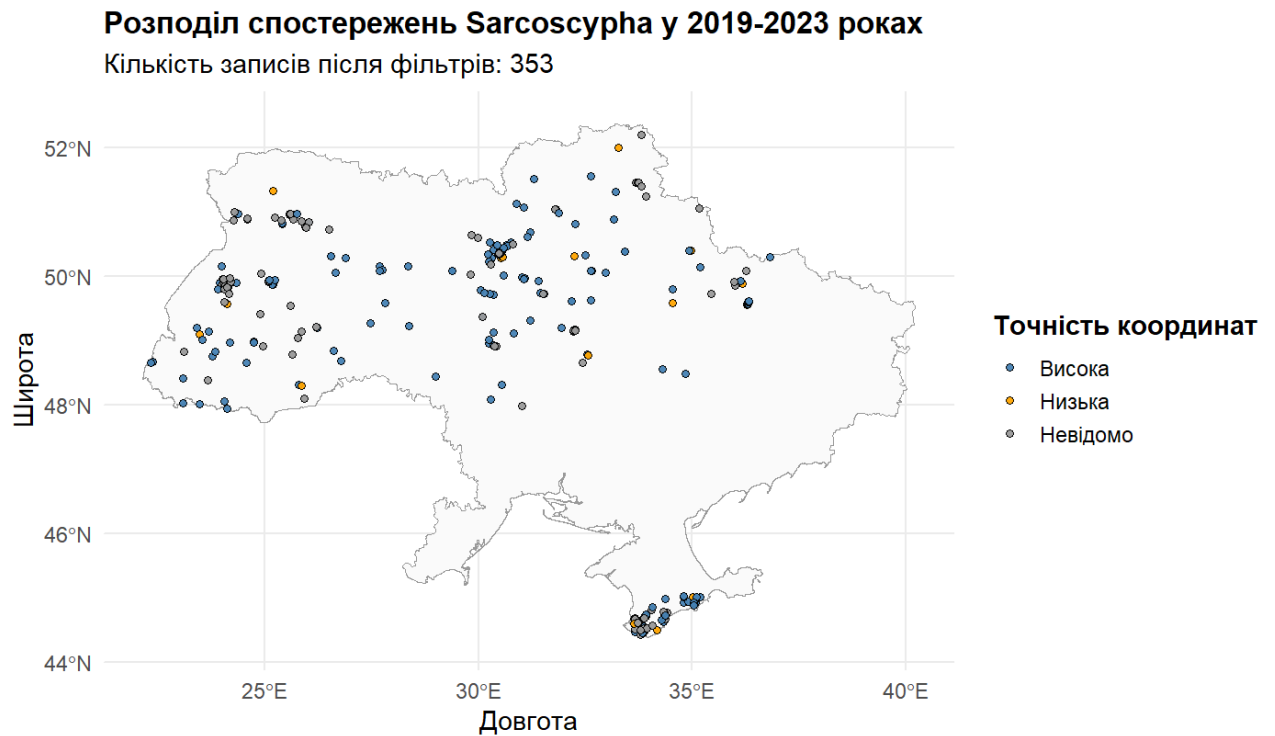


Рис. 3.1. Розподіл записів *Sarcoscypha* по території України.

Кожен запис у наданому файлі містить: ідентифікатор, дату спостереження, географічні координати, точність позиціонування, а також наукову назву виду. Згідно з полями таблиці, що визначають географічну позицію та її точність, частина записів мала невизначену або низьку точність геолокації, тому під час обробки вже очищених даних було відзначено такі випадки для подальшого відбору надійних точок. Крім того, у файлі є інформація номер спостерігача та географічна назва місцевості, що дозволяє простежити походження даних. Для кожної спостережної точки у процесі обробки автоматично аналізувались кліматичні змінні — наприклад, середньорічна температура — з глобальних кліматичних шарів на кшталт WorldClim або ERA5 відповідно до координат і року спостереження. Отримані кліматичні змінні було додано до таблиці як окремі поля. Як показано в мета-аналізах, клімат виступає одним з основних факторів, що визначають розподіл грибів у Європі [16], тому інтеграція кліматичних даних є одним з

найважливіших факторів. Додатково до цього було реалізовано чистку даних: видалені дублікати, невірні або сумнівні записи, кліматичні показники викачані для всіх 353 спостережень. В результаті ми отримали набір даних, котрий зручний для наступного аналізу фенології та моделювання, де передбачувана дата початку плодоношення порівнюється із реальною.

Географічне охоплення дослідження чітко обмежено територією України. Хоча біогеографічні умови Карпат і Передкарпаття можна порівнювати з аналогічними регіонами Словаччини чи Румунії, а степові та лісостепові зони – з півднем Польщі чи Балкан, ми сфокусовані на українському матеріалі. Просторовий інтервал, широта $\sim 44\text{--}52^\circ\text{N}$, довгота $\sim 22\text{--}37^\circ\text{E}$, охоплює всі українські регіони: Карпатські гори, Крим, Полісся, Лісостеп і Степ. Часовий інтервал в 2019–2023 роки, включає п'ять сезонів плодоношення та дозволяє виявити міжрічні коливання у реакції грибів на погоду. При цьому важливо визнати обмеження: зокрема, у 2022–2023 роках спостережна активність може бути неповною через зменшення кількості доступних спостерігачів у зонах конфлікту [10]. Крім того, дані громадянської науки мають характер “зручної вибірки”: вони переважно накопичені поблизу густонаселених пунктів, популярних природних парків і туристичних маршрутів, тоді як віддалені райони залишаються обділеними спостереженнями [10]. Така нерівномірність просторового покриття треба враховувати при інтерпретації результатів. Відсутність даних у деяких регіонах та короткостроковість терміну плодоношення обмежують масштаб узагальнення: висновки цього дослідження стосуються умов України і не можуть безпосередньо переноситися на сусідні країни з іншим кліматом чи таксономічним складом.

Незважаючи на ці обмеження, зібраний та оброблений набір даних створює надійну основу для наступних етапів аналізу. По-перше, він дозволяє проводити фенологічний аналіз – наприклад, досліджувати залежність дати появи *Sarcoscypha* від температури і осадів. Температура вже визнана однією з рушійних сил в часових змін плодоношення у грибів [2]. По-друге, на цьому

матеріалі побудовані предиктивні моделі фенології, які зіставляють передбачені та спостережені дати плодоношення, Рис. 3.2. По-третє, поєднання просторових координат, фенологічних дат та кліматичних змінних дає змогу виконати просторове моделювання й оцінити вплив майбутніх змін клімату на видовий розподіл *Sarcoscypha*. Отже, підготовлений набір даних слугує фундаментом для побудови екологічних моделей і прогнозу фенологічних зрушень грибів в Україні, що відповідає загальному уявленню про те, що подальші кліматичні зміни, особливо потепління, можуть суттєво впливати на патерни плодоношення грибів і пов'язані з ними екосистемні процеси [2, 16].

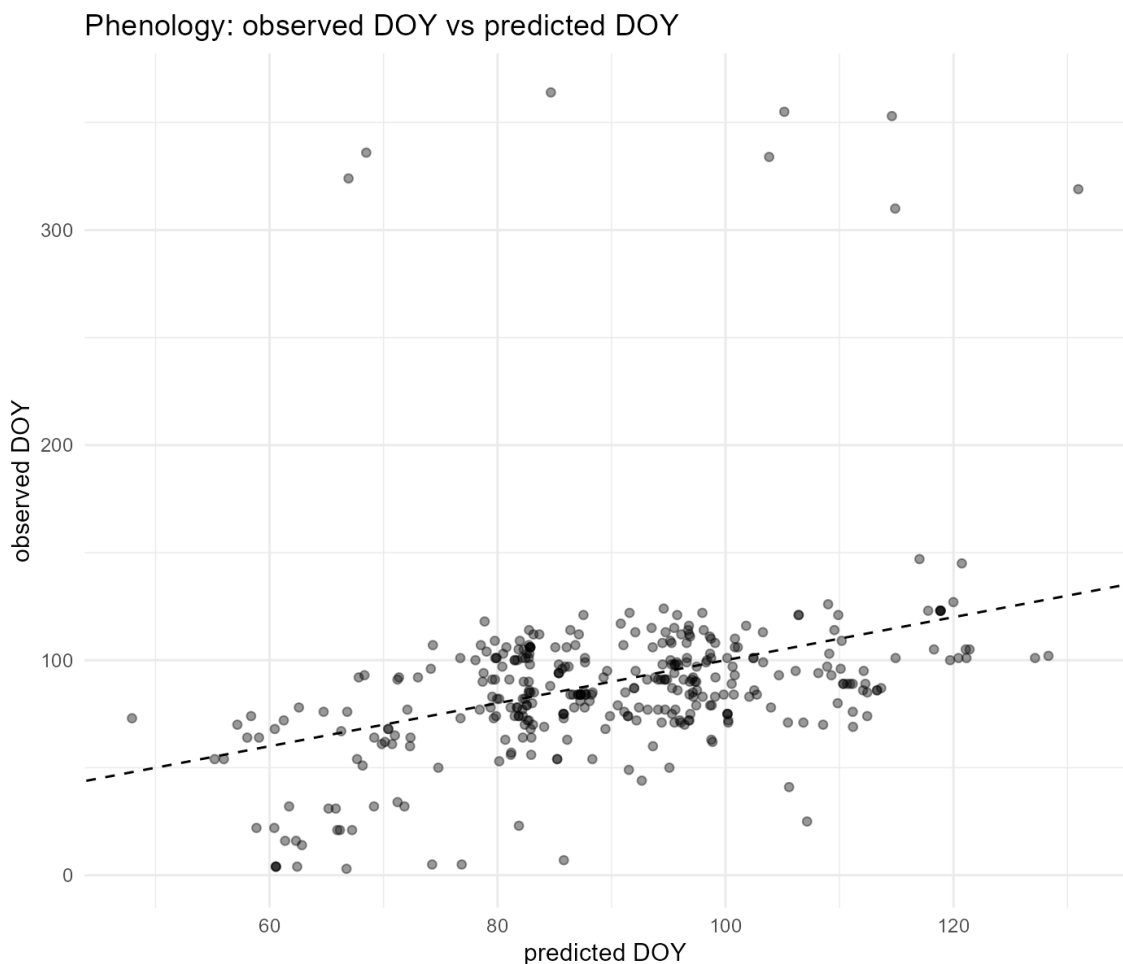


Рис. 3.2. Порівняння спостережених DOY і передбачених моделлю GAM (predicted vs observed). Лінія – ідеальна відповідність; густина точок показує якість підгонки.

Скупчення точок вздовж штрихпунктирної прямої вказує на адекватну середню якість прогнозів моделі для більшості спостережень; розсіювання далеко від лінії сигналізує про окремі аномалії або нерозпізнані впливи. Графік не замінює формальної кількісної валідації, він виконує роль оперативного діагностичного інструмента і дозволяє виявити систематичні зрушення у прогнозі, асиметрію помилок або неоднорідність похибок по діапазону DOY.

Підсумовуючи, було описано часово-просторове обмеження до 2019–2023 і меж України; примусове приведення полів до уніфікованих типів і форматів; екстракція та перевірка біокліматичних змінних (bio1, bio12) із використанням растрових шарів WorldClim або локальних аналогів з урахуванням можливих артефактів; відкидання або маркування записів з недостатньою якістю; первинна валідація моделі через графічне порівняння, яке вказало на загальну адекватність підгонки при наявності окремих відхилень.

3.2 Критерії відбору, попередня обробка та валідація даних

Для фенологічного аналізу були зібрані всі доступні записи спостережень плодоношення грибів роду *Sarcoscypha* на території України за 2019–2023 рр. Відбір даних здійснювався за суворими критеріями: координати місця повинні були знаходитися в межах України, а дата – у межах 2019–2023 рр. Як видно на рис. 3.1, всі записи розташовані усередині цих територіальних обмежень. Після початкової фільтрації та видалення дублікатів утворено набір з 353 унікальних записів *Sarcoscypha*, який використано для подальшого аналізу фенології.

Підготовка даних включала декілька етапів очищення. По-перше, видалено записи з відсутніми або невизначеними геокоординатами та датами, а також із низькою точністю позиціювання. Зокрема, записи з позначкою

якості координат “unknown” або “low precision” було виключено, адже вони не дозволяють надійно зв’язати спостереження з певними кліматичними даними. Жодного дубліката за датою і координатами не виявлено у фінальному наборі, оскільки початкова вибірка вже проходила перевірку на унікальність. Дати спостережень було перевірено на відповідність формату і перетворено в порядковий день року для зручності аналізу фенологічних зсувів. Роки і місяці в записах узгоджувалися з фактичною датою спостереження – жодних помилок у календарній послідовності дат не виявлено.

Валідація даних передбачала пошук хронологічних та екологічно невинуватених аномалій. Усі дати спостережень лежали у заявленому діапазоні і статистично узгоджувалися з відомими фенологічними інтервалами грибів *Sarcoscypha*, які зазвичай плодоносять наприкінці зими – на початку весни. Записи з надто ранніми або пізніми DOY (наприклад, глибока зима чи пізня осінь) були ідентифіковані як потенційно аномальні і додатково проаналізовані. Так, деякі спостереження кінця листопада – грудня детально перевірялися на предмет помилкового датування чи вказання неправильного виду, оскільки літературні дані свідчать, що *Sarcoscypha* рідко утворюють плодоношення в цих місяцях. Жодних систематичних розбіжностей у хронології не виявлено, тобто внутрішня узгодженість дат підтверджена. Крім того, перевірено коректність обчислених DOY: у підготовленому наборі значення DOY точно відповідають зазначеним датам спостережень і не містять арифметичних чи логічних помилок.

Для аналізу зв’язків фенології з кліматом до кожного спостереження додано біокліматичні змінні із загальносвітових наборів. Зокрема, використано щорічну середню температуру та річну суму опадів як узагальнені показники теплового режиму та зволоження. Обґрунтування вибору цих змінних базується на літературних даних: було показано, що фенологія грибів здебільшого обумовлена змінами температури та опадів[2, 5]. Так, у широкомасштабному дослідженні встановлено, що температура є одним з найвагоміших параметрів плодоношення грибів, а кількість опадів

відіграє помітну роль для весняних мутуалістичних груп [2]. Іншим прикладом є спостереження з одного дослідження, які виявили, що загалом гриби плодоносять пізніше в тепліші і сухіші роки [5]. Відомо також, що незначне підвищення середньорічної температури може змістити середній час плодоношення на ~ 1 день [3], а дефіцит опадів загалом скорочує тривалість сезону плодоношення [3]. Саме тому обрано bio1 і bio12 як репрезентативні кліматичні індикатори для подальшого фенологічного моделювання.

При підготовці даних враховано можливі джерела похибок і намагання їх мінімізувати. У нашій роботі це досягнуто за допомогою суворої фільтрації: зокрема, виключені спостереження з нечітким географічним розташуванням, щоб уникнути помилок при екстракції кліматичних даних. Також цілеспрямовано ігноровано записи без точного зазначення дати або без валідного визначення локалі. Таксономічні помилки вважалися малоймовірними, оскільки майже всі знахідки віднесені до роду *Sarcoscypha*, а види цього роду мають подібні екології. Нерівномірність збирання даних може викликати зміщення фенологічних трендів, тому аналіз зосереджено на зміні медіанних та процентильних показників розвитку плодоношення, що знижує вплив вибіркості спостережень, див. рис 3.3. Звертаємо увагу, що кліматичні змінні WorldClim представлені довгостроковими середніми, а не погодою конкретного року спостереження, тому вони упрощують реальність. Однак проведене відкидання ненадійних записів та перевірка внутрішньої узгодженості даних дозволяють мінімізувати основні потенційні помилки у підготовленому масиві для фенологічного аналізу.

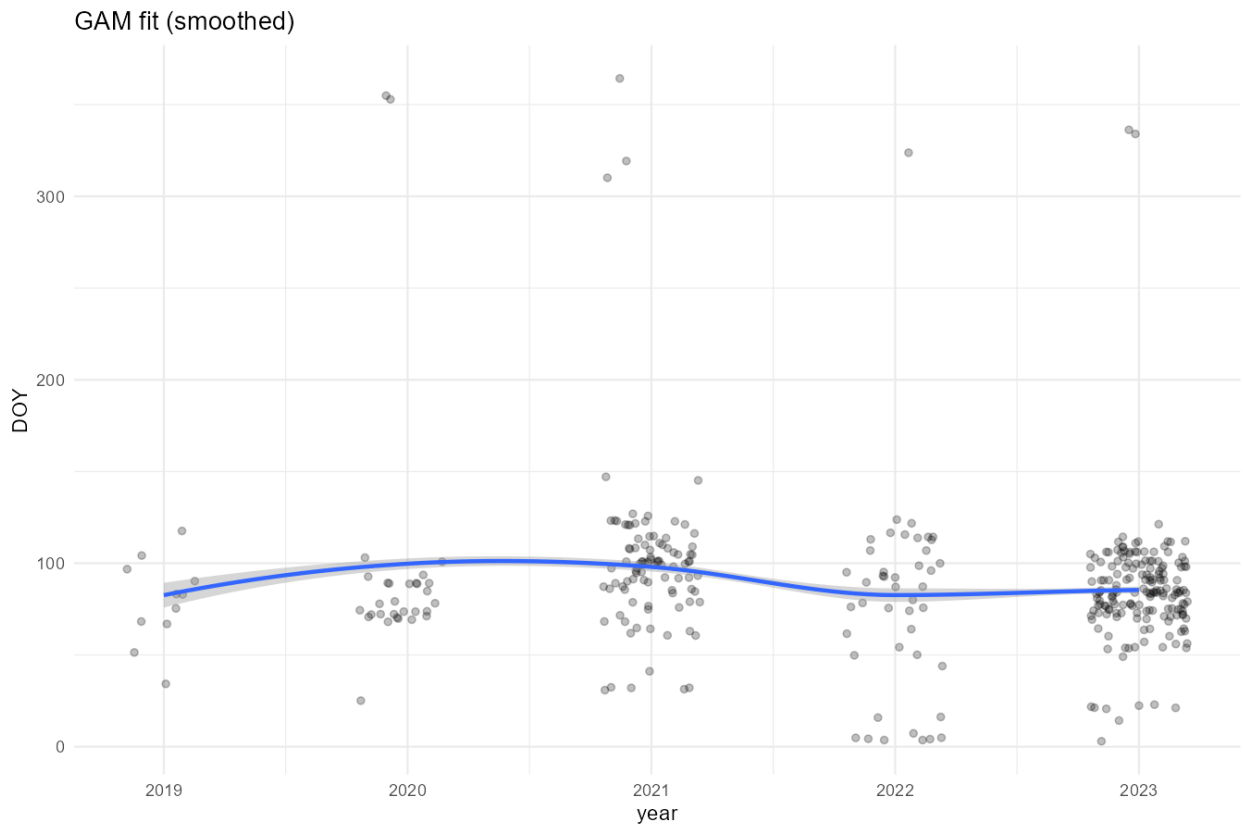


Рис. 3.3. Побудова GAM (функція згладжування): форми згладжень предикторів, довірчі інтервали та внесок предикторів у модель.

Модель виявляє нелінійні відношення між DOY і кліматичними предикторами, що підкреслює обґрунтованість застосування GAM: прості лінійні моделі могли б ігнорувати локальні перегини й плато у відповіді організмів на зміну температури та вологості. Найбільш інформативні ділянки гладких функцій лежать у тих проміжках предикторів, де знаходиться більшість спостережень – отже, інтерпретація ефектів має зосереджуватися саме на середніх діапазонах значень *bio1* та *bio12*. Наявність широких довірчих інтервалів на краях діапазонів і в області низької щільності спостережень вказує на підвищену невпевненість прогнозів для екстремальних умов – це треба враховувати при екстраполяції результатів на рідкісні кліматичні комбінації.

Проведена підготовка даних і початкова діагностика моделі підтверджують принципову придатність вибраних предикторів і структури моделі для виявлення кліматичного сигналу у фенології *Sarcoscypha*. Однак результати також вказують на обмеження: нерівномірність просторово-тимчасового покриття та висока невпевненість у краях просторово-кліматичного простору обмежують інтерпретацію екстремальних прогнозів.

3.3 Оцінка фенології: розрахунок показників і модель

Для оцінки фенології *Sarcoscypha* було розраховано базові статистичні показники дат плодоношення: середні та медіанні значення, а також ключові процентилі розподілу DOY, що відповідають початковій і фінальній фазам плодоношення. З метою врахування сезонної компоненти дані було згруповано за місяцями, це можна спостерігати на рисунку.3.4, а також побудовано гістограму накопичувальної кількості спостережень по роках. Такий акцент на медіанних і процентильних показниках дозволяє зменшити вплив нерівномірності збору даних. Виявилося, що плодові тіла *Sarcoscypha* переважно реєструються наприкінці зими – на початку весни, тоді як влітку та восени спостережень практично немає. Середня дата плодоношення виявилася близькою до 90-го дня року, медіана – ≈ 87 . Початок сезону припадає на близько кінця лютого, а завершається він у травні на 95-му процентилі. Ці показники ілюструють зміщення плодоношення впродовж року і демонструють стабільну весняну фенологію роду *Sarcoscypha*.

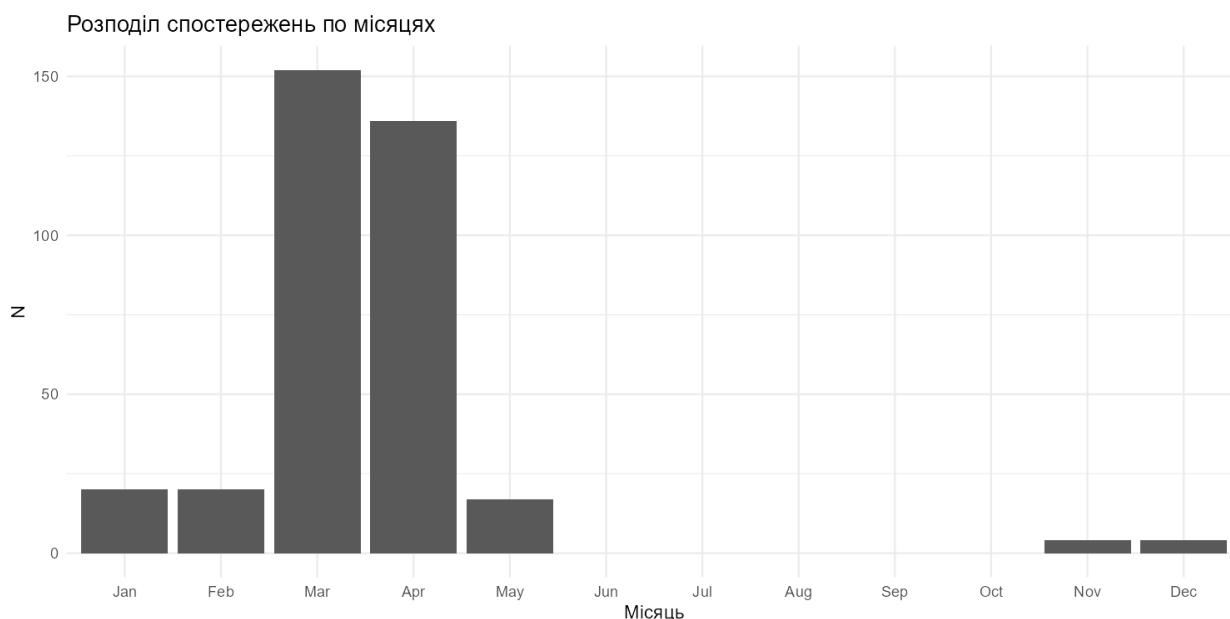


Рис. 3.4. Розподіл місяців спостережень (частота плодоношень по місяцях) – оцінка сезонності.

Для кількісного моделювання фенології застосовано узагальнену адитивну модель з відповідною рівнянням виду: $DOY \sim s(\text{рік}) + te(\text{довгота, широта}) + s(\text{спостерігач}) + s(\text{bio1}) + s(\text{bio12})$. Залежною змінною був порядковий день року, предикторами – нелінійна функція року спостереження ($s(\text{рік})$), двовимірний гладкий тензор координат місць спостережень ($te(\text{довгота, широта})$), та кліматичні змінні: річна середня температура (bio1) і річна кількість опадів (bio12). Вибір останніх підтверджується літературою: вважається, що фенологія грибів здебільшого обумовлена змінами температури та вологості. Плавні функції в моделі дозволяють гнучко описувати нелінійні реакції DOY на коливання предикторів. При побудові моделі використовувався метод максимальної правдоподібності з гаусівською родиною для дисперсії, а довірчі інтервали (приблизно 95%) отримано стандартним способом з варіації згладжених функцій.

Початкова діагностика показала адекватність побудови моделі, згідно з графіком залежності передбачених і спостережних DOY , точки здебільшого розташовані вздовж лінії ідеальної відповідності, що вказує на загальну якість підгонки. Окремі точки за межами цього тренду сигналізують про окремі

аномалії або нерозпізнані фактори, але в цілому модель відтворює середні тенденції без систематичних зсувів. Виявлено, що залежності між DOY і кліматичними предикторами – а особливо температурою – виявляються явно нелінійними. Область найбільшої чутливості до зміни температури і вологості припадає на середні значення цих змінних, де і сконцентрована більшість спостережень. Наприклад, при підвищенні середньорічної температури спостерігається помітне зсування плодоношення до більш ранніх термінів, але лише до певного рівня – далі реакція вирівнюється, утворюються “плато” на кривих згладжень. Натомість довірчі інтервали на краях діапазонів змінних виявилися дуже широкими, що свідчить про високу невпевненість прогнозів у екстремальних погодних умовах. Це узгоджується з обмеженнями вибірки – мало спостережень за екстремальних температур чи опадів – і підкреслює обережність при екстраполяції результатів на рідкісні кліматичні комбінації.

В подальшому слід звернутися до рисунку.3.5, що ілюструє тренд медіанного DOY за роками 2019–2023: він не демонструє однозначного лінійного зсуву.

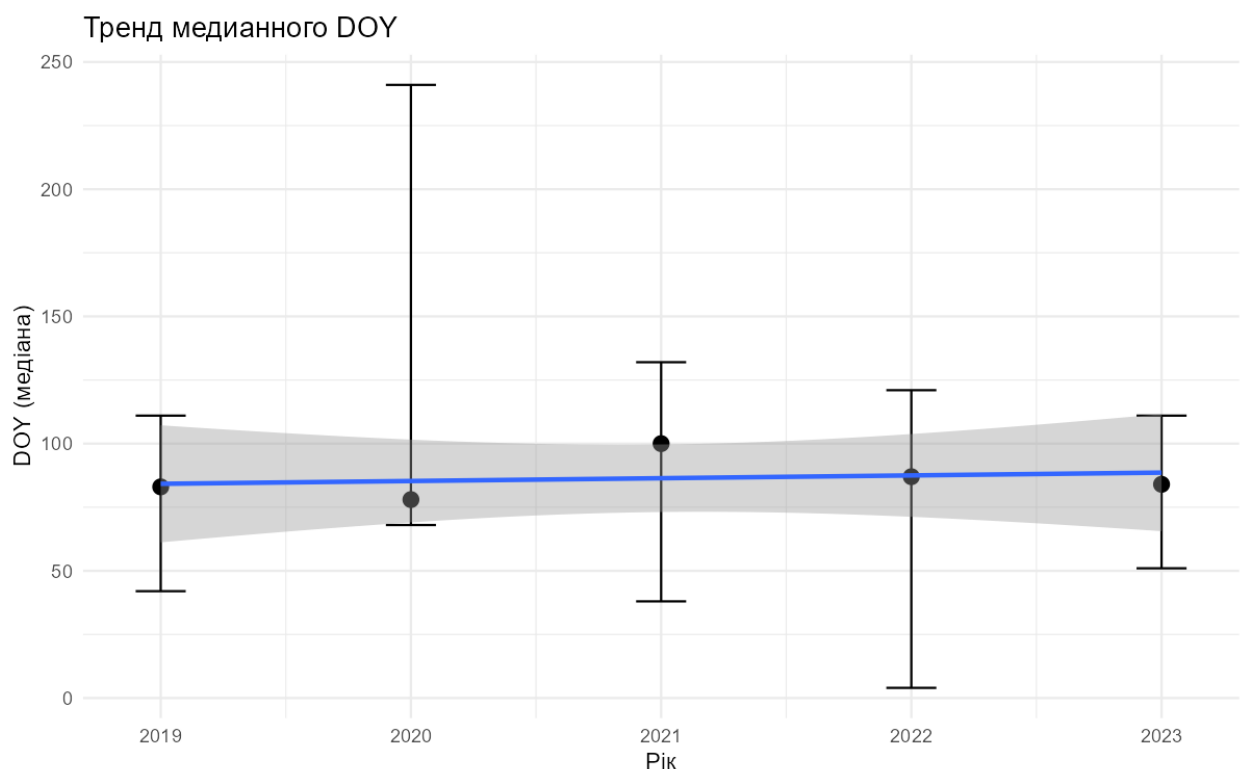


Рис. 3.5. Тренд медіани DOY по роках (2019–2023) – часові зміни фенології.

Аналіз медіанних значень дня року по роках показує, що найвищу медіану спостерігали у 2021 році, тоді як у інші роки медіани приблизно лежать у діапазоні ~78–88 DOY. Одночасно 2020 рік демонструє великий розмах значень, що візуально підсилює його вплив у графіку, але не змінює положення медіани. Формальний тест на тренд потрібен для перевірки наявності систематичного зміщення фенології; при відсутності значущого коефіцієнта кореляції Кендалла можна робити висновок, що загального систематичного раннього або пізнього зсуву не виявлено. Це свідчить, що хоча міжрічні варіації присутні, загального систематичного запізнення чи поспішання фенології не спостерігається. Далі ми можемо спостерігати рисунок 3.6, який демонструє кумулятивну кількість записів по роках: зростання числа спостережень, особливо різке збільшення у 2023 році, відображає покращення наповнення бази даних і нарощування зусиль збору даних, що забезпечує більшу статистичну вагу аналізу.

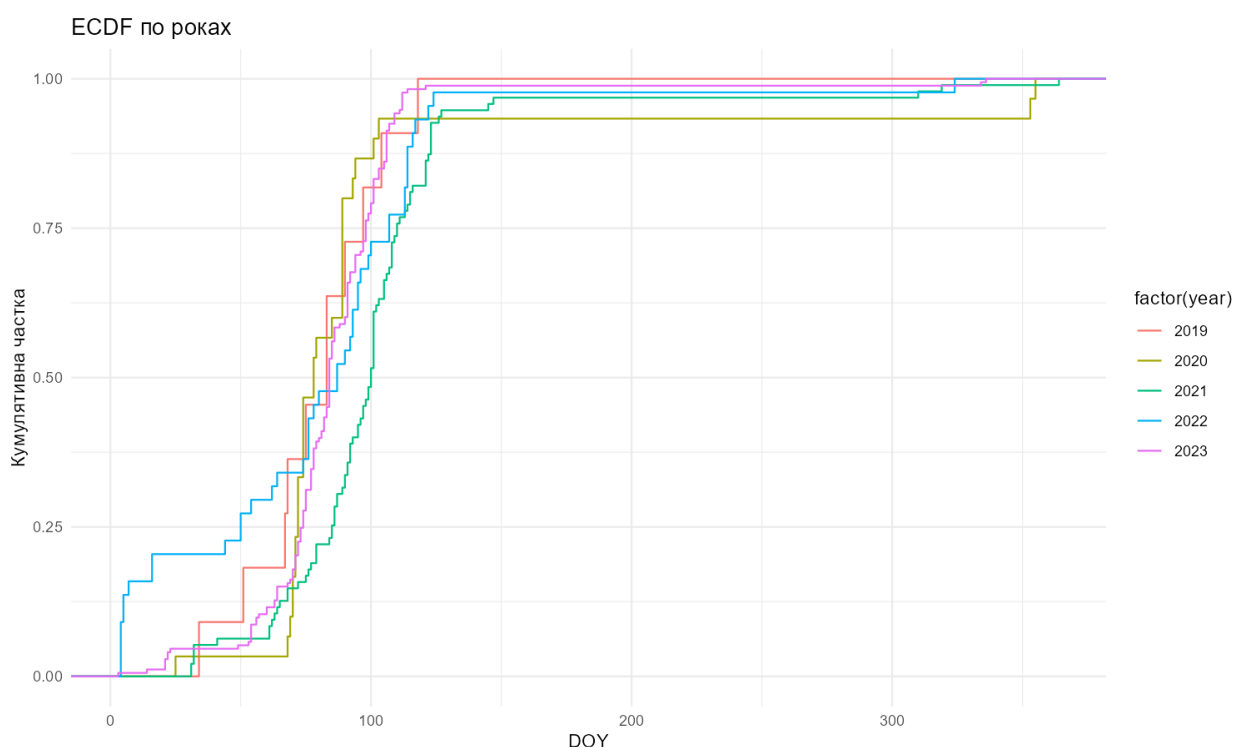


Рис. 3.6. Кумулятивна кількість записів по роках.

Отже можна узагальнити все отримане за допомогою рисунку. 3.7 на якому подано кумулятивні розподіли процентилів DOY для кожного року. Місця перетину кривих відсотків показують, як зміщувались відповідні проценти плодоношень протягом сезону в різні роки. Близькість цих ліній між роками вказує на відносно стабільний розподіл: наприклад, медіани, 50-й процентиль, не демонструють значних зрушень у бік раннішого чи пізнішого терміну в цілому. Лише у 2021 році характерна рівновага змістилась трохи вправо, що відповідає пізнішому плодоношенню в цьому році.

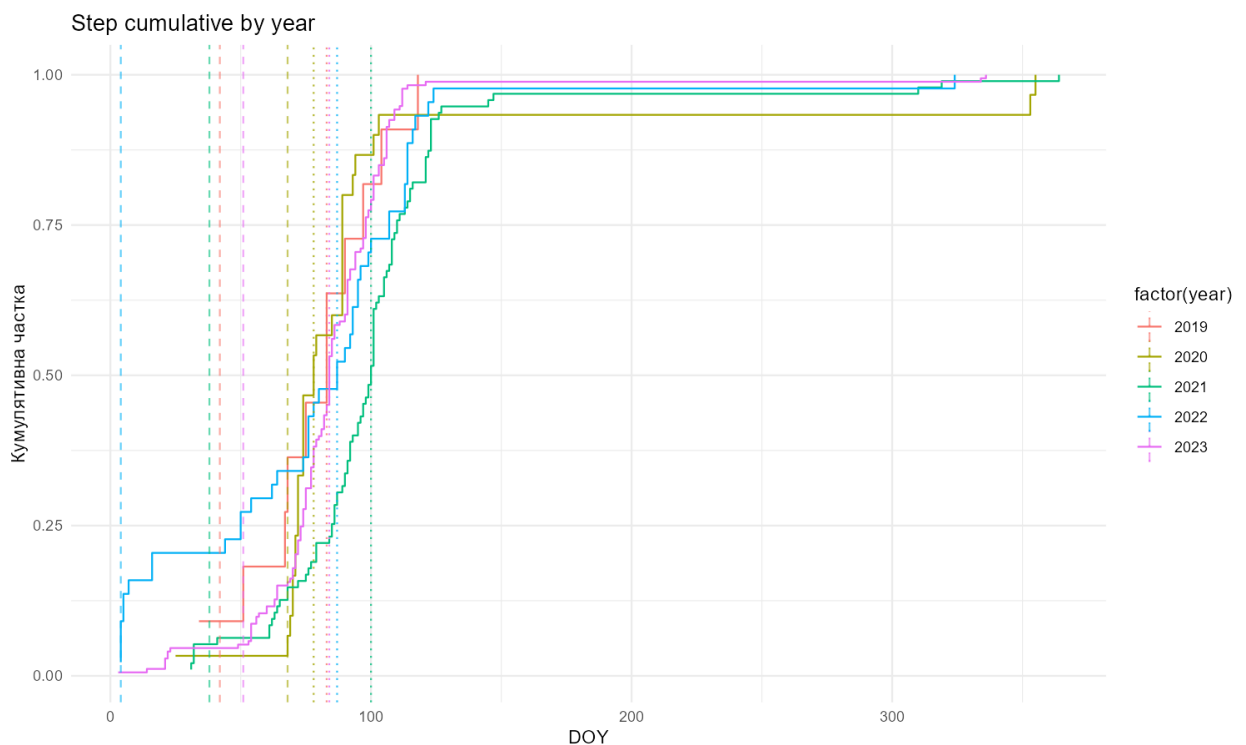


Рис. 3.7. Кумулятивні відсоткові перцентилі по роках – візуалізація зсувів у різних перцентилях фенологічного розподілу.

Таким чином, проведений фенологічний аналіз підтвердив очікувану весняну сезонність плодоношення *Sarcoscypha* та виділив основні статистичні показники розподілу DOY, медіану, середнє та крайні проценти, для кожного року. Нелінійна адитивна модель успішно пов'язала дату плодоношення з часовими, просторовими та кліматичними предикторами: вона виявила, що температура є ключовим драйвером зміщення фенології, причому реакція організмів найсильніша у типовому діапазоні температур.

Первинна оцінка моделі засвідчила її адекватність (дані добре узгоджуються з прогнозами) за умови належної фільтрації вхідних записів. Разом з тим виявлено обмеження: нерівномірне просторова-часове покриття даних і велика невизначеність на межах кліматичних інтервалів зменшують упевненість результатів для екстремальних умов. Надалі логічним кроком стало б розширення часової серії та включення додаткових змінних, а також збільшення охоплення території спостережень, що дозволить підвищити точність прогностичних висновків та ширше дослідити фенологічні зрушення грибів *Sarcoscypha* під дією змін клімату.

3.4 Просторове моделювання та прогнози

Для оцінки просторового розподілу *Sarcoscypha* було побудовано модель SDM із використанням генералізованої адитивної моделі із біноміальним зв'язком. У якості предикторів у модель включено біокліматичні змінні – середньорічну температуру і річну суму опадів – а також просторові координати з метою врахування географічного розподілу виду. GAM дозволяє за допомогою гладких функцій гнучко описувати нелінійні і навіть непомонотонні залежності між змінними [8], тому її було обрано для моделювання складного екологічного відгуку гриба. Формально модель можна записати як $\text{presence/absence} \sim s(\text{bio1}) + s(\text{bio12}) + s(\text{longitude}) + s(\text{latitude})$, де функції $s()$ – це сплайнові згладжувачі, які апроксимують залежність від кожного фактора. Таким чином, модель враховує кліматичні умови і просторові тренди для прогнозування ймовірності наявності *Sarcoscypha*. Якість моделі оцінювали за допомогою ROC-кривої та площі під нею – загального показника здатності моделі розрізняти місця присутності та відсутності виду [12]. Значення AUC близьке до 1 вказує на хорошу дискримінацію. Зокрема, у SDM вважають, що $\text{AUC} > 0.7\text{--}0.8$ є достатнім для прийнятної точності [12]. Для побудови бінарної карти придатних/непридатних ділянок використано поріг 0.5 –

стандартний поріг в екологічних моделях, що відповідає ймовірності 50 % [12]. На рисунку 3.8 показано ROC-криву моделі, яка демонструє високі значення AUC, підтверджуючи адекватність її передбачень.

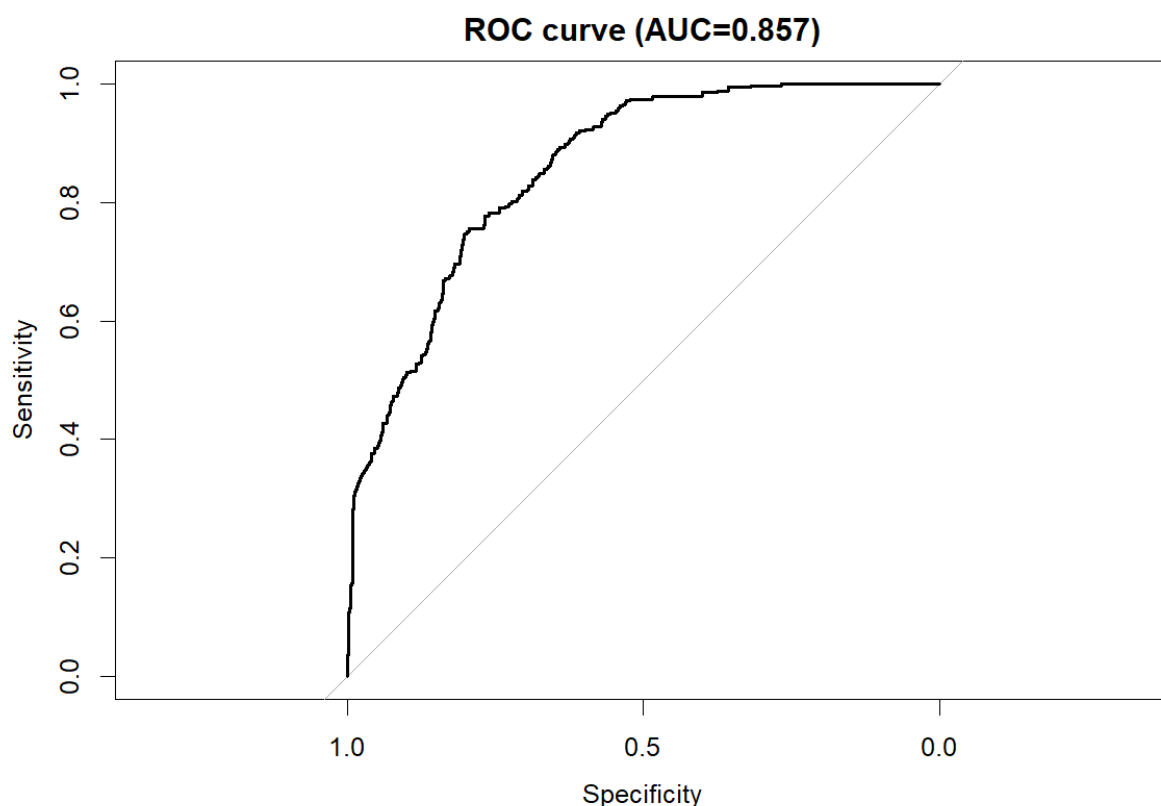


Рис. 3.8. ROC-крива SDM; AUC на графіку дає оцінку дискримінації моделі.

ROC-крива моделі SDM ($AUC = 0.857$) свідчить про те, що модель має добру здатність розрізняти місця з наявністю спостережень *Sarcoscypha* від фонових точок значення площі під кривою 0.857 перевищує випадкове (0.5) і наближається до рівня, який зазвичай вважається хорошим для екологічних моделей. Це означає, що предиктори, використані в моделі, несуть інформацію про екологічні умови, в яких ці гриби реалістично зустрічаються, і модель в більшості випадків присвоює вищі ймовірності саме тим площинам, де спостерігали плодоношення.

Модель є придатною для пріоритизації локалій для подальших польових перевірок. При плануванні охоронних або моніторингових дій слід враховувати компроміс між чутливістю і специфічністю: якщо важливіше не пропустити реальні знахідки, обирають поріг з високою чутливістю навіть

ціною більшої кількості помилкових позитивів; навпаки, якщо важлива економія ресурсів на польові виїзди, корисніший буде поріг з високою специфічністю.

Після цього непридатні для гриба ділянки відфільтровано згідно з обраним порогом 0.50 (рис. 3.9). На карті показано двокласову передбачену придатність середовища для *Sarcoscypha*, де зелений колір позначає ділянки з імовірністю присутності понад 0,5, сірий – непридатні території, а чорні точки відображають реальні спостереження. Поріг 0,5 обрано як нейтральний, що розділяє області з більшою чи меншою імовірністю присутності виду; він використовується для зручної візуалізації, хоча не завжди є статистично оптимальним. Біологічно карта демонструє найбільшу придатність кліматичних умов у Криму та на заході України, та у Києві – регіонах з помірною температурою та достатнім зволоженням, що відповідає екологічним вимогам виду. Наявність частини спостережень поза зеленою зоною пояснюється впливом мікроклімату, обмеженням моделі лише довгостроковими середніми кліматичними даними та просторовою вибірковістю збору даних. Бінарна карта перетворює безперервну ймовірність на два класи: “придатно” або “непридатно”. Такий підхід спрощує інтерпретацію й дає змогу оцінити площу потенційного ареалу, але водночас приховує градації придатності, тому результати слід розглядати разом із безперервною картою й альтернативними порогами.

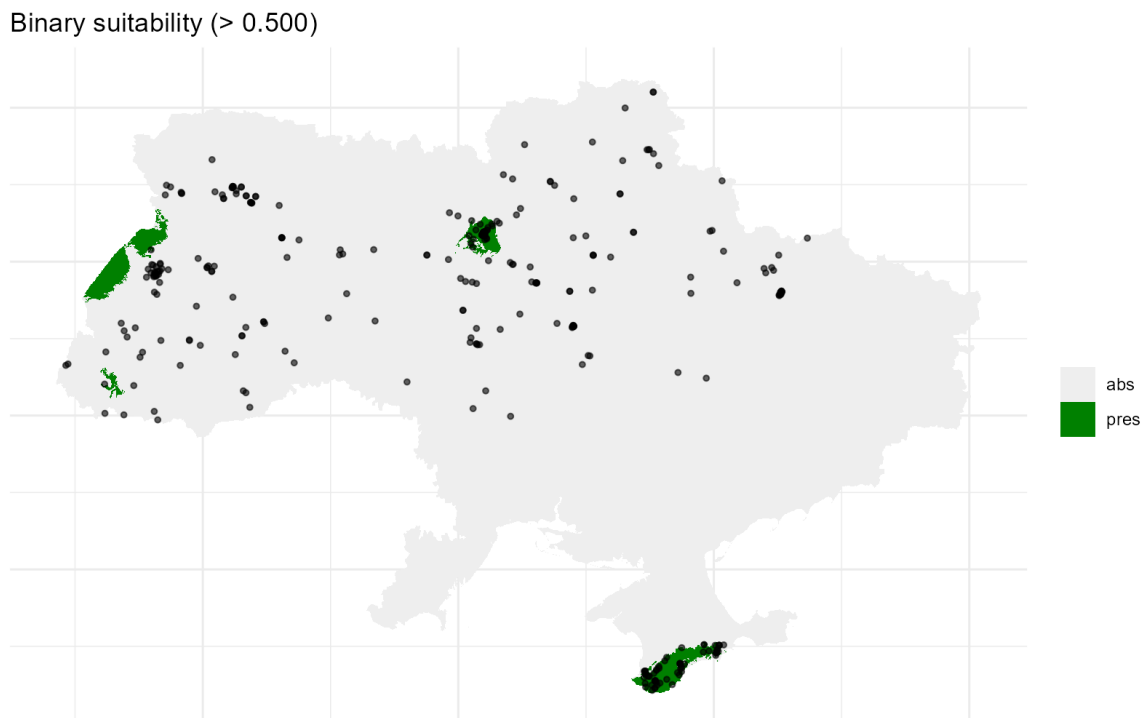


Рис. 3.9. Поточна бінарна карта придатності (поріг = 0.50).

Карта з порогом 0.14085 відображає бінарну передбачену придатність середовища, її можна бачити на рисунку 3.10, на ній зеленим позначено всі території, для яких модель визначила ймовірність придатності вищу за 0.14085, а сірим – решту територій з нижчими значеннями. Чорними точками нанесено реальні місця знаходження грибів. Через низький поріг межа між “придатним” і “непридатним” середовищем зміщується, тому карта охоплює значно більшу площу України – помітно розширюється придатний пояс у західній, центральній та північній частинах, а також на південному узбережжі Криму.

Binary suitability (> 0.14085)

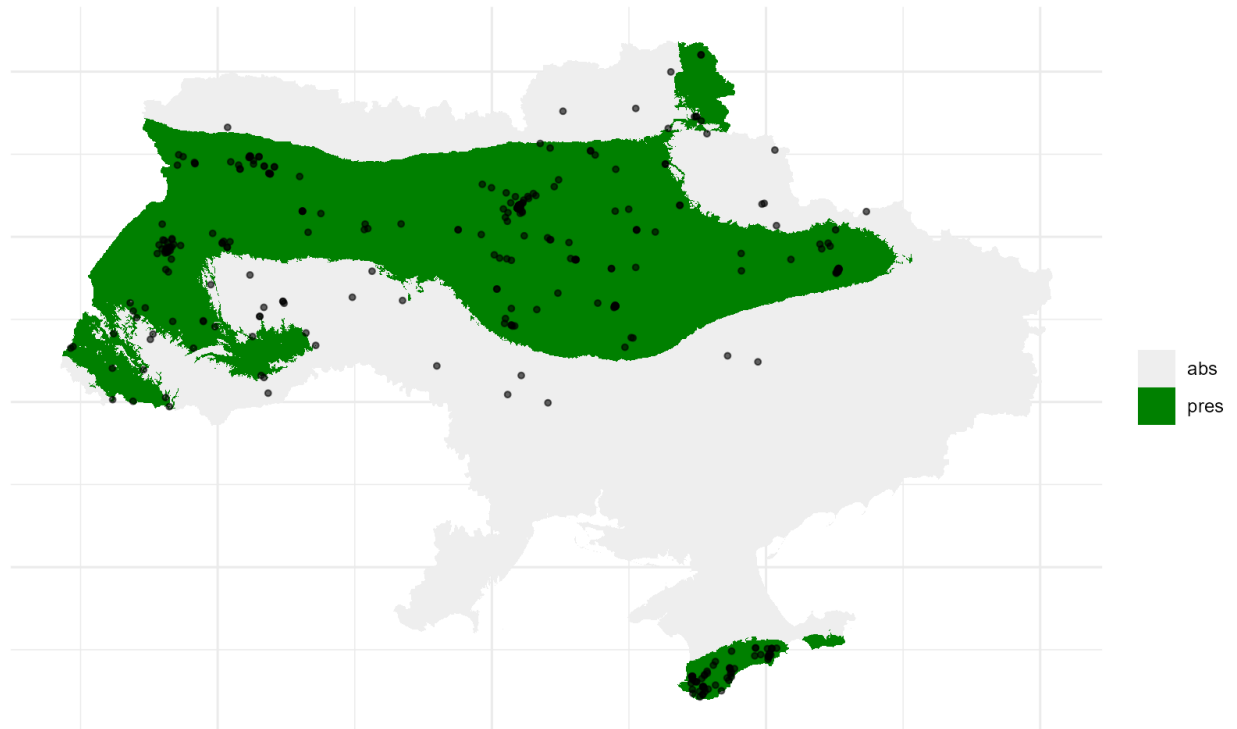


Рис. 3.10. Поточна бінарна карта придатності(порог = 0.14085).

Таке розширення пояснюється тим, що зменшення порога підвищує чутливість моделі, тобто більше реальних спостережень потрапляє до зони передбаченої придатності. Водночас це знижує специфічність, адже до “придатних” потрапляє частина територій, де вид фактично відсутній. Біологічно це можна трактувати як карту потенційно можливих, а не гарантовано стабільних місць зростання *Sarcoscypha*, де кліматичні умови близькі до сприятливих.

Такі результати свідчать, що при нижчих порогах модель відображає ширший спектр потенційних екологічних ніш виду, включно з прикордонними або епізодично придатними територіями. Це корисно на етапі пошуку нових популяцій або оцінки можливого поширення виду в тепліші роки.

Просторовий розподіл поточних умов придатності в Україні відображено на рисунках. 3.9 – 3.11. На рис 3.11. карті поточної придатності видно, що найвища ймовірність зустрічі *Sarcoscypha* спостерігається на густо вкритих лісом територіях із помірним кліматом, зокрема в Карпатах, Криму та на Поліссі, тоді як у посушливих південних районах придатність значно нижча, власне це призводить до думки, що залежність плодоношення від лісових екотопів є вищою, оскільки там мають бути власні специфічні мікрокліматичні умови. Бінарна карта (рис. 3.9) з порогом 0.50 виділяє великі масиви лісових просторів як “придатні” ймовірні місця зростання гриба. Слід відзначити, що ці зони узгоджуються з історією спостережень *Sarcoscypha* (рис. 3.1) і передбачуваними екологічними вимогами виду. Загалом модель показала хорошу відповідність реальному розподілу [12].

Current suitability (SDM)

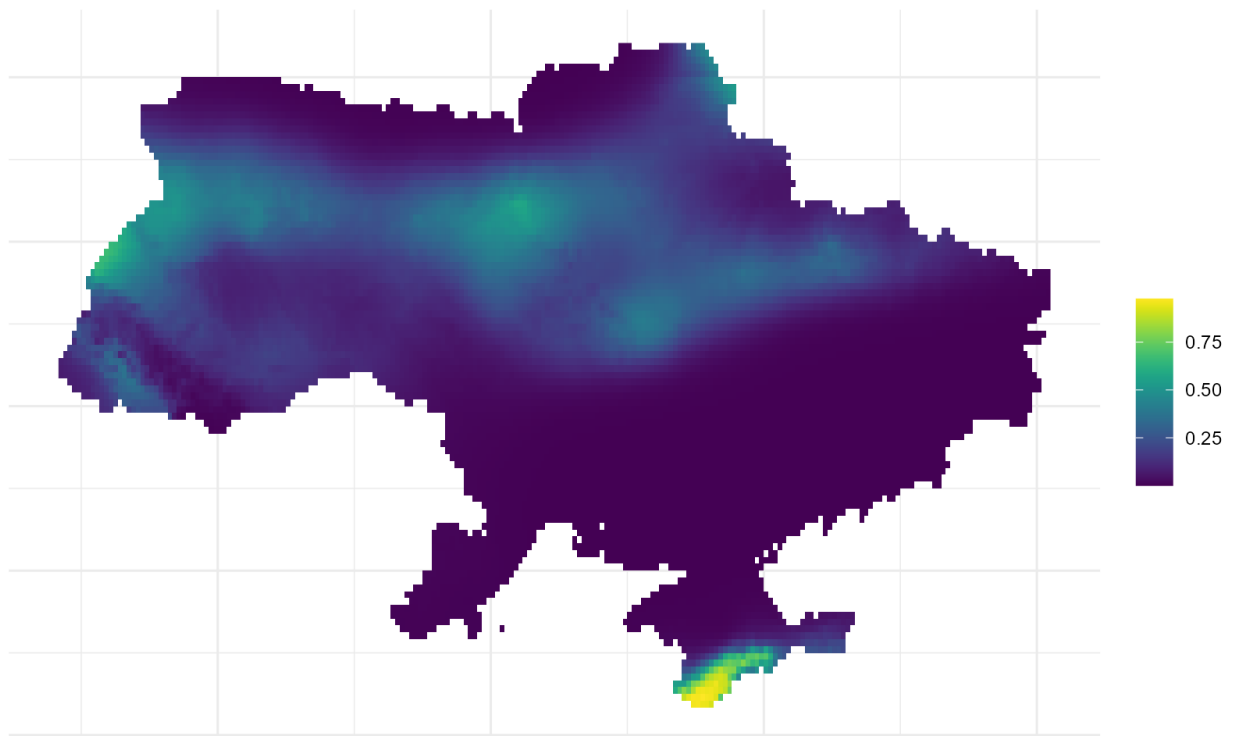


Рис. 3.11. Поточна модельована придатність (ймовірність від 0 до 1) *Sarcoscypha* по Україні.

Для аналізу майбутніх змін середовища застосовано два кліматичні сценарії SSP2-4.5 та SSP5-8.5 (CMIP6). Сценарій SSP2-4.5 описує помірний «модель середнього шляху» із деякими заходами пом'якшення кліматичних змін; згідно з ним глобальна температура у 2100 р. зросте приблизно на $2.7^{\circ}\text{C} \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ порівняно з довоєнним рівнем [4]. Натомість SSP5-8.5 передбачає стрімке зростання викидів, через що до 2100 р. температура може піднятися на $\sim 4.4^{\circ}\text{C} (\pm 1.2^{\circ}\text{C})$ [4]. Під цими сценаріями ми отримали прогнози кліматичних змін для найближчого майбутнього (2021–2040) і згенерували ансамблеві прогнози SDM: розрахували середню передбачену придатність та її стандартне відхилення (SD) між різними кліматичними моделями. Аналіз ансамблю мінімізує помилку від конкретних GCM і відображає загальний тренд [6].

Для сценарію SSP2-4.5 (рис. 3.12–3.14) ансамблева середня придатність (рис. 3.12) у цілому подібна до теперішньої: високі значення зберігаються у Карпатському регіоні та Поліссі, де умови для *Sarcoscypha* залишаються сприятливими. Стандартне відхилення між моделями (рис. 3.13) є відносно низьким у ядрах придатності і дещо вищим на периферії ареалу, відмінності спостерігаються в межах Карпат та Північного Полісся, що свідчить про добру узгодженість прогнозів у центральних зонах. Карта змін (рис. 3.14) показує, що в багатьох північних і західних районах прогнозоване середовище стає трохи більш придатним, у той час як у південних та дещо східних регіонах – трохи менш придатним (негативні зміни). Таким чином, під помірним потеплінням SSP2-4.5 очікується незначне “північне розширення” придатності: зона оптимальних умов зсувається ближче до Полісся та гір, а в тепліших південних місцях – скорочується. Цей результат співпадає із загальним уявленням, що зміни клімату можуть поступово зсувати ареал видів у бік холодніших регіонів.

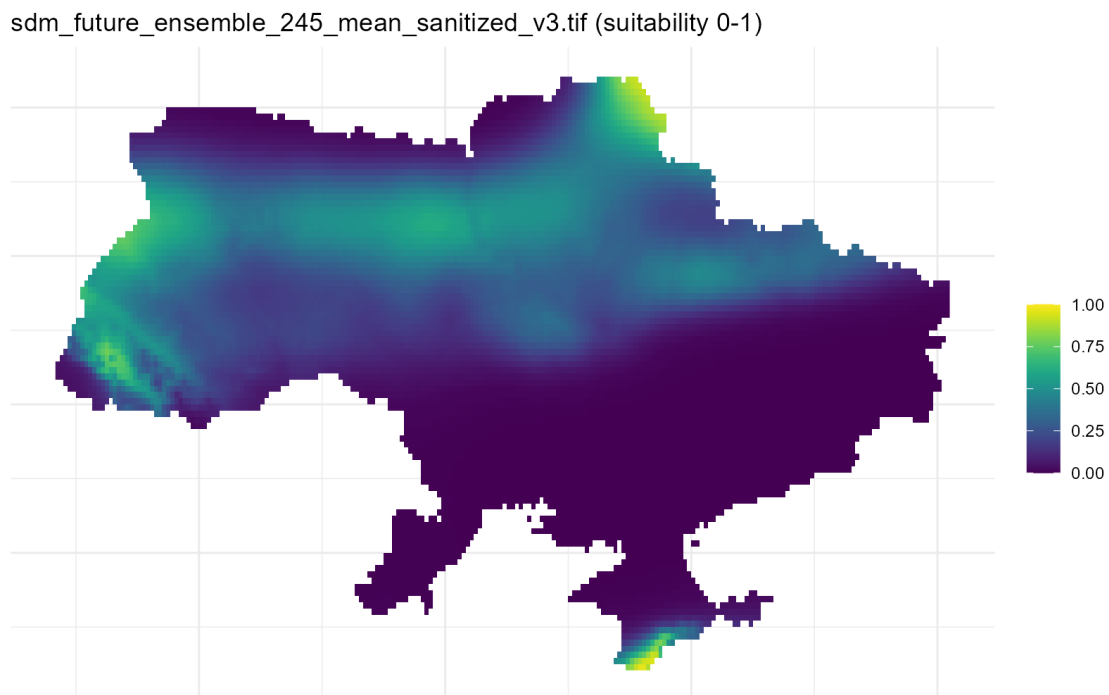


Рис. 3.12. Ансамблева середня придатність (SSP245, 2021–2040).

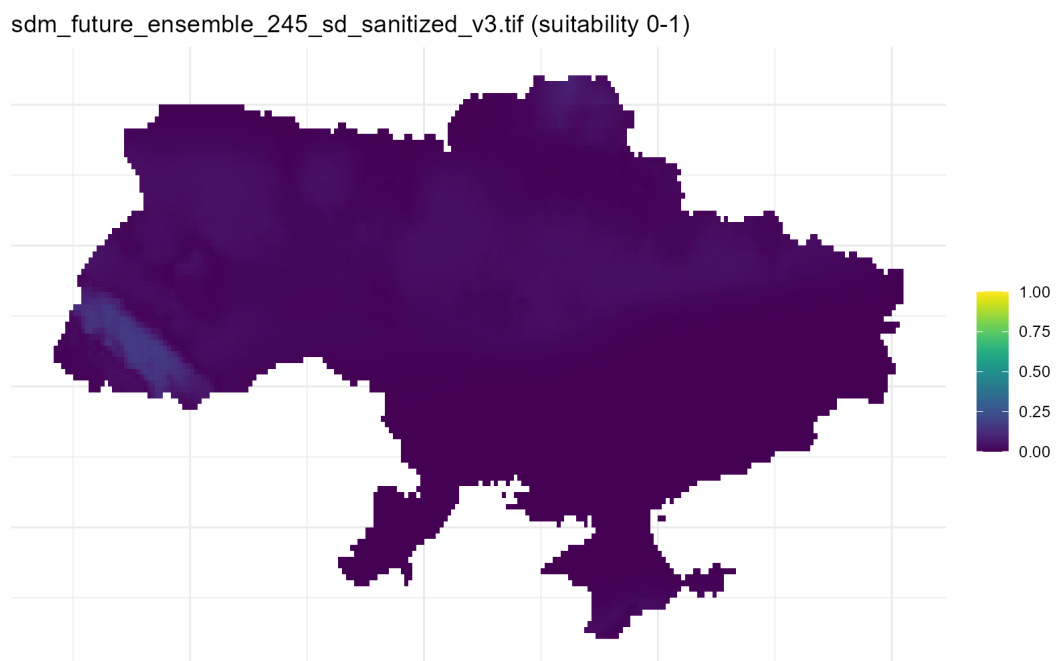


Рис. 3.13. Просторова невизначеність (SD) серед моделей (SSP245).

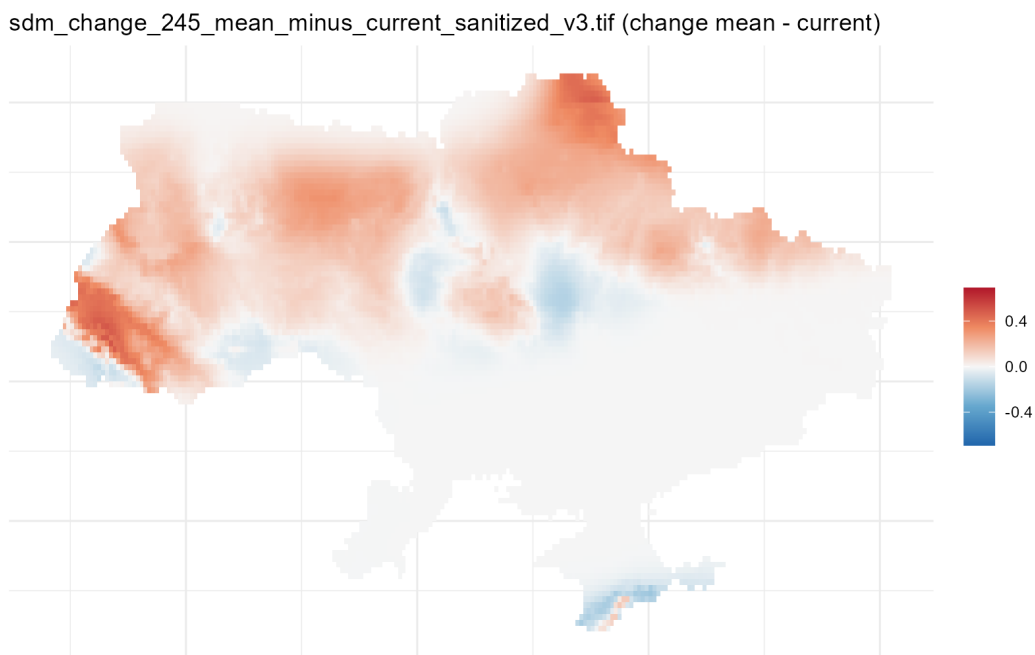


Рис. 3.14. Зміни (ensemble mean – current) для SSP245: позитивні значення – очікуване підвищення придатності, негативні – зниження.

Сценарій SSP5-8.5 призводить до більш різких змін (рис. 3.15–3.17). Ансамблева середня придатність (рис. 3.15) демонструє, що під сильнішим потеплінням підвищення сприятливості триває на північному заході та високогір'ї України, тоді як на крайньому півдні та степовій зоні модель передбачає помітне зниження придатності. Розподіл невизначеності (рис. 3.16) загалом вищий, ніж у SSP2-4.5, особливо по смузі переходу між теплим і прохолодним кліматом, що вказує на більшу розбіжність між GCM-прогнозами там.

sdm_future_ensemble_585_mean_sanitized_v3.tif (suitability 0-1)

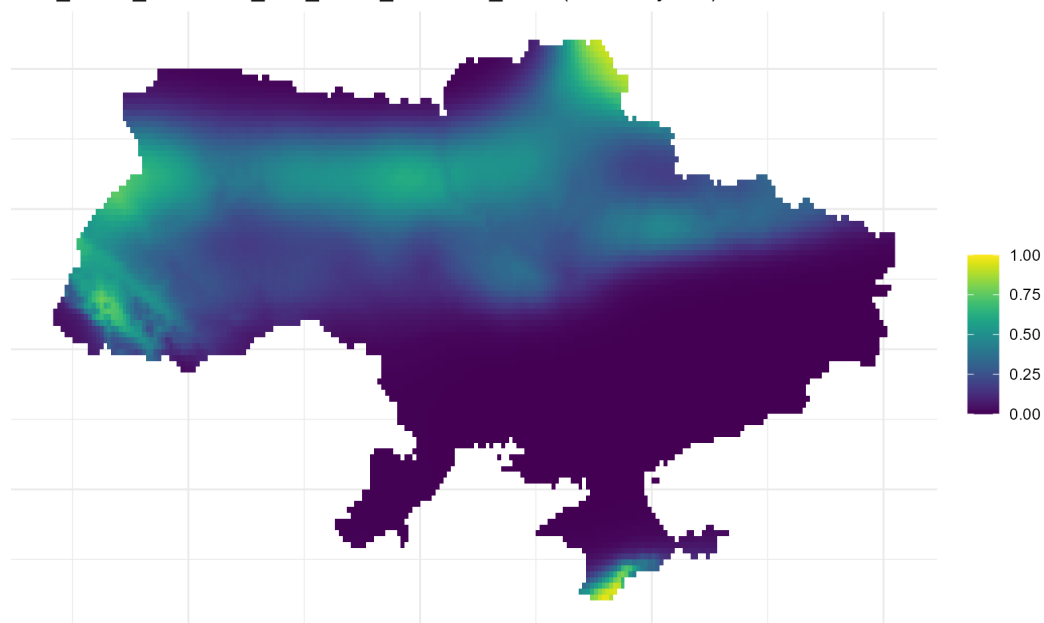


Рис. 3.15. Ансамблева середня придатність (SSP585).

sdm_future_ensemble_585_sd_sanitized_v3.tif (suitability 0-1)

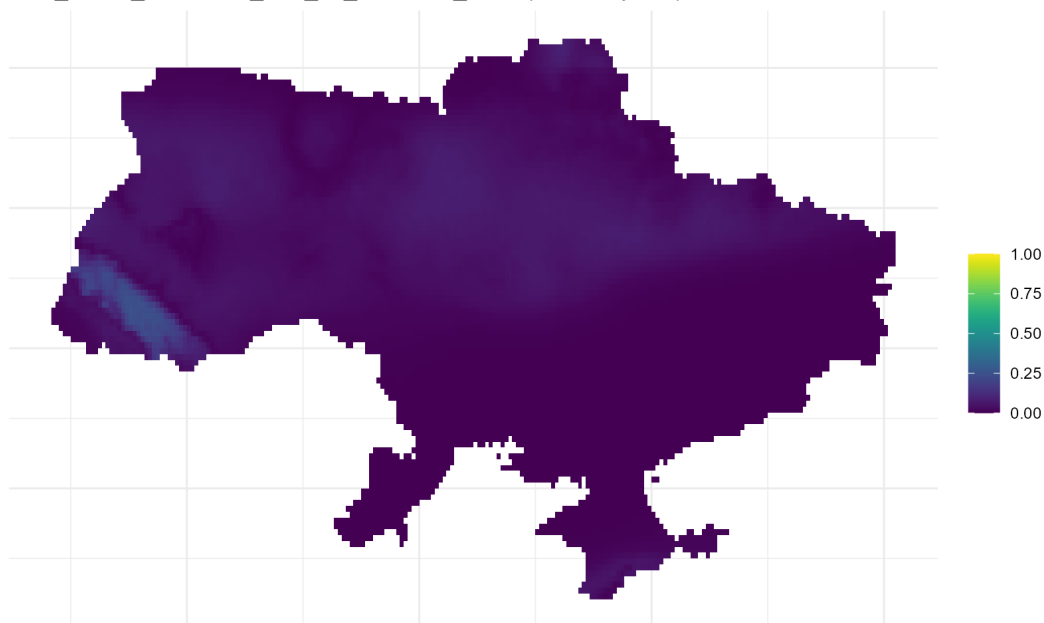


Рис. 3.16. SD між моделями (SSP585).

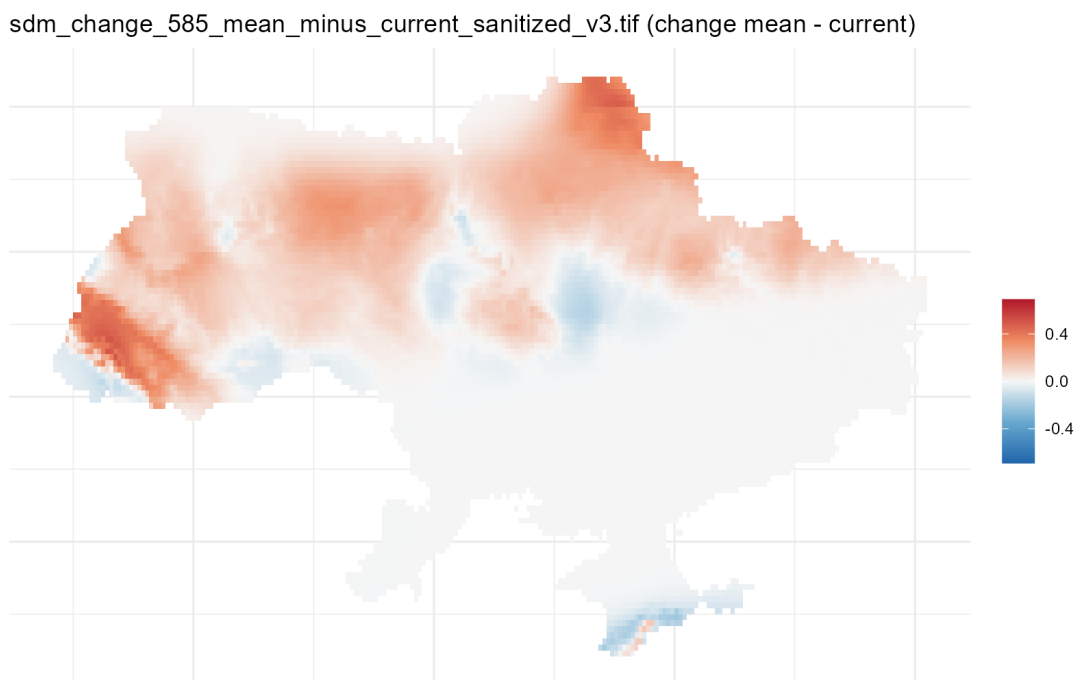


Рис. 3.17. Зміни (ensemble mean – current) для SSP585.

Карта змін (рис. 3.17) демонструє збільшення зони позитивних змін (поширення придатності) у північно-західних регіонах та значніше падіння у південних регіонах порівняно зі сценарієм SSP2-4.5. Іншими словами, SSP5-8.5 “висуває” придатний ареал ще далі на північ та вгору по висоті, але одночасно знищує сприятливі умови в тепліших зонах. Це узгоджується із результатами численних досліджень: підвищення температури часто спричиняє зсув придатності грибів до зон з оптимальнішим вологовим та тепловим режимом, зокрема – на північ, як було показано для *Fusarium oxysporum* в одному дослідженні [1], а зони з наразі теплим кліматом стають менш придатними. Таким чином, у парадигмі SSP5-8.5 клімат має значно більший вплив на *Sarcoscypha*, що виявляється у ширшому “розвантаженні” моделі в райони з холоднішим кліматом і більшому зниженні на півдні.

Незважаючи на детальні прогнози, наша модель має низку обмежень і припущень. По-перше, модель враховує лише кліматичні і просторові фактори, ігноруючи біотичні взаємодії та конкретні місцеві умови, тип лісу,

грунтовий покрив, конкуренція з іншими видами тощо, які також можуть обмежувати реальне поширення *Sarcoscypha*. По-друге, модель передбачає негайну відповідь виду на зміни клімату, статична екологічна ніша, і необмежену здатність виду поширюватися – фактично ігноруються бар'єри розселення. AUC є узагальненим показником, але навіть вона не враховує конкретний вибір порогу, який встановлено довільно (0.5) [12]. Крім того, результати SDM є корелятивними й не встановлюють причинно-наслідкових механізмів. В решті решт, як показано в одному огляді, типовий підхід SDM, моделювання тільки на основі абіотичних факторів, має важливі виклики – зокрема, моделі не враховують біотичних взаємодій та мають труднощі з урахуванням невизначеності прогнозів [6]. З огляду на ці фактори, прогнози слід розглядати як сценарії можливого розвитку, а не як абсолютно точні карти майбутнього поширення гриба.

ВИСНОВКИ

1. У ході дослідження було зібрано, відфільтровано та підготовлено репрезентативний набір спостережень *Sarcoscypha* в межах України за 2019–2023 роки: після контролю якості координат і дат отримано 353 унікальні локалітети та до кожного запису екстраговано кліматичні показники.
2. Фенологічний аналіз показав, що варіація порядкового дня плодоношення значною мірою обумовлюється кліматичними предикторами, насамперед показниками температури та опадів, а також просторовими компонентами; модель GAM дала задовільну відповідність спостережень і прогнозів.
3. Просторове моделювання придатності й прогнозування за набірними кліматичними сценаріями надали карти поточної придатності та ансамблеві прогнози для сценаріїв SSP245 і SSP585; результати вказують на просторову неоднорідність змін придатності всередині України, при цьому окремі регіони демонструють потенційне збільшення придатності, а інші – зниження, а розбіжності між моделями підкреслюються SD-та консенсусними картами.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Alkhalifah D. H. M. et al. Fungus under a changing climate: Modeling the current and future global distribution of *Fusarium oxysporum* using geographical information system data // *Microorganisms*. – 2023. – Т. 11. – №. 2. – С. 468.
2. Andrew C. [и др.]. Explaining European fungal fruiting phenology with climate variability // *Ecology*. 2018. № 6 (99). С. 1306–1315.
3. Bidartondo M. I. et al. Climate change: Fungal responses and effects. State of the World's Fungi: 62–69 [Електронний ресурс].
4. *Changes over Time | US EPA*. (n.d.). Retrieved October 2, 2025, from <https://www.epa.gov/enviroatlas/changes-over-time>
5. Diez J. M. [и др.]. Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records // *Global Change Biology*. 2013. № 10 (19). С. 3145–3154.
6. Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time // *Annual review of ecology, evolution, and systematics*. – 2009. – Т. 40. – №. 1. – С. 677-697
7. Heegaard E. [и др.]. Fine-scale spatiotemporal dynamics of fungal fruiting: prevalence, amplitude, range and continuity // *Ecography*. 2017. № 8 (40). С. 947–959.
8. Luan J. et al. Matching data types to the objectives of species distribution modeling: An evaluation with marine fish species // *Frontiers in Marine Science*. – 2021. – Т. 8. – С. 771071
9. Kauserud H. [и др.]. Warming-induced shift in European mushroom fruiting phenology // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2012. № 36 (109). С. 14488–14493.
10. Prylutskyi O., Kapets N. State-of-the-Art of iNaturalist as a Source of Data on Ukrainian Fungi // *Citizen Science: Theory and Practice*. – 2024. – Т. 9. – №. 1
11. Purhonen J. [и др.]. Detailed information on fruiting phenology provides new insights on wood-inhabiting fungal detection // *Fungal Ecology*. 2017. (27). С. 175–177.
12. Shabani F., Kumar L., Ahmadi M. Assessing accuracy methods of species distribution models: AUC, specificity, sensitivity and the true skill statistic // *Global*

Journal of Human-Social Science: B Geography, Geo-Sciences, Environmental Science & Disaster Management. – 2018. – Т. 18. – №. 1.

13. Soudzilovskaia N. A. [и др.]. Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling // New Phytologist. 2015. № 1 (208). С. 280–293.

14. Tedersoo L. [и др.]. Global patterns in endemism and vulnerability of soil fungi // Global Change Biology. 2022. № 22 (28). С. 6696–6710.

15. Tedersoo L. [и др.]. Towards a co-crediting system for carbon and biodiversity // PLANTS, PEOPLE, PLANET. 2024. № 1 (6). С. 18–28.

16. Větrovský T. [и др.]. A meta-analysis of global fungal distribution reveals climate-driven patterns // Nature Communications. 2019. № 1 (10). С. 5142.

17. Vogt-Schilb H. [и др.]. Climate-induced long-term changes in the phenology of Mediterranean fungi // Fungal Ecology. 2022. (60). С. 101166.

18. Zhou Z. [и др.]. Temporal Partitioning of Fungal Sporophores in a Temperate Deciduous Broad-Leaved Forest // Diversity. 2022. № 6 (14). С. 483.

19. The European and N-American species of Sarcoscypha [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gbif-mycology.de/HostedSites/Baral/Sarcoscypha.htm> (дата обращения: 12.05.2023).