VEGETATION SCIENCE, ECOLOGY AND CONSERVATION
ГЕОБОТАНІКА, ЕКОЛОГІЯ, ОХОРОНА РОСЛИННОГО СВІТУ

RESEARCH ARTICLE

https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.237

Формування структури самосійних лісів в Україні

Яків П. ДІДУХ
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
Адреса для листування: *ya.didukh@gmail.com*

Реферат. Самозаліснення або сильватизація — складний багатовекторний процес, який в останні десятиліття інтенсифікується у всьому світі, що має як позитивне, так і негативне значення. В Україні це відбувається у різний спосіб, як через безпосереднє відновлення лісових порід, так і через формування розріджених угруповань, що характеризувався мозаїчністю, невисокою (0,2–0,5) зімкнутістю куртин кущів та низькорослих світлолюбних швидкоростучих дерев, під якими зберігається густий травостій. У представленій роботі акцентується увага на цей специфічний стійкий до випасу та пожеж тип угруповань, який ми називаємо перелісками (groves, taillis, copses, or coppices). Дослідження, проведені на 66 полігонах, засвідчили, що формування ценозів залежить від екологічних (едафічних) умов, регіонально-зонального місцезнаходження, а також наявності близько зростаючих потенційних агентів. Зафіксовано зростання 56 видів чагарників та дерев із 22 родин, із яких найчисельнішими є ентомофільні ендозоохорні представники *Rosaceae* (*Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Malus sylvestris* s. l., *Pyrus communis* s. l.). Їхнє формування зумовлено скороченням площ та інтенсивності випасу, кліматогенними змінами, збільшенням популяцій птахів-карпофагів. Подальший розвиток угруповань проходить стадії від окремих дерев чи кущів до утворення густих конусоподібних заростей, у центрі яких знаходяться деревні види. У класифікації рослинності на домінантній основі ці угруповання фактично відсутні або розглядалися як сукцесійні стадії у складі інших типів рослинності. В продромусі рослинності Європи виділено 10 класів рослинності чагарників, зокрема такі, що характеризують самозаліснення *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, *Franguletea*. Хоча у Середній Азії існують стійкі горіхово-плодові лісові угруповання, а у Середземномор'ї рідколісся, однак у наших широтах переліски являють собою проміжні, тимчасові стадії сукцесії між трав'яними та лісовими ценозами.

Ключові слова: випас, ендозоохорія, птахи-карпофаги, клімат, переліски, сильватизація, сукцесії, *Rosaceae*

Вступ

У XX ст. відбулися кардинальні зміни у землекористуванні (масштабне розорювання територій, інтенсивна вирубка лісів, зміна гідрорежиму внаслідок осушення боліт та меліорації річкових заплав тощо), що призвело до збільшення кластеризації, фрагментації природних екосистем, зміни їхньої структури (Daryanto et al., 2013; Ding et al., 2024). Через тотальне використання технічних засобів скоротилося поголів'я коней, корів, а через виробництво штучних тканин

ARTICLE HISTORY. Submitted 13 February 2026. Revised 19 August 2026. Published 31 August 2026

CITATION. Didukh Ya.P. 2026. Formation of the structure of spontaneous afforestation in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 83(4): 237–262. [In Ukrainian]. https://doi.org/10.15407/ukrbotj83.04.237

© M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2026
© Publisher PH "Akademperiodyka" of the NAS of Ukraine, 2026

This is an open access article under the CC BY license (https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

знизилися потреби у шерсті — скоротилося поголів'я овець та кіз. Для забезпечення сільськогосподарських тварин кормами набуло розмаху масштабне культивування силосних видів рослин, а все це разом призвело до скорочення та зниження інтенсивності (екстензифікації) використання пасовищ і сінокосів, що спричинює процеси заростання чагарниками та самозаліснення, площа яких збільшується (Chandregowda et al., 2018; Idbella et al., 2022; Ding, Eldridge, 2023), а при цьому змінюються показники ґрунту (Jolly et al., 2015). Самозаліснення — складний, багатовекторний процес, але для України характерними є два шляхи. Перший типовий, коли на місцях масштабних рубок та лісових пожеж прилеглих до лісу територій відновлюються відповідні лісові породи. Це притаманно північній лісовій зоні України (Yashcenko, Nadorozhniak, 2003; Korus, 2020; Korus, Yashcenko, 2021; Aliokhina et al., 2022), Карпатам (Shpakivska, Storozhuk, 2013), але відбувається і південніше, навіть у Степовій зоні (Yukhnovskyi et al., 2013). Другий — формування нетипових для лісу заростей чагарників та дерев, які готують умови для появи відповідних деревних видів. Одним із ключових аспектів розвитку самосійних лісів такого типу є формування проміжної ланки чагарниково-деревних угруповань. При цьому для відновлення лісів, протидії ерозії використовували інтродуковані види кущів та дерев, а тому інтенсивна адвентизація новітніх лісових або перелісковых угруповань набуває широких масштабів, що заслуговує на особливу увагу.

Процеси скорочення площ сіножатей та пасовищ, заростання природних і напівприродних трав'яних біотопів, спостерігається у всьому світі від полярної зони до тропіків, а особливо у посушливих і напівпосушливих регіонах, чому сприяють і глобальні зміни клімату (Khazieva et al., 2022; Tu et al., 2024). Це характерно і для України, що викликало необхідність унормування самосійних лісів у структурі землекористування (https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2321-20#Text).

Хоча інтенсивна експансія чагарників проявилася ще на початку XX ст., але предметні дослідження цього явища розпочалися з 1990-х років (Gibbens et al., 2005; Maestre et al., 2009; Eldridge et al., 2011). Сьогодні відомі загальні тенденції цих процесів, але недостатньо досліджені механізми, хоча в цьому напрямку кількість та інтенсивність досліджень зросла. Встановлено, що фактори, які запускають цей процес, досить різноманітні і пов'язані між собою.

Чагарникові угруповання відіграють важливу роль у організації та функціонуванні екосистем і розглядаються як зв'язуюча ланка в територіальному розподілі та часовому розвитку, що забезпечує зміну акумуляції енергії від педосферного блоку в біотичний (лігнозний), а відтак кардинальну зміну регуляторних процесів, кругообігу речовин, тобто мають ключове значення в стабілізації екосистем, що змінюються від динамічного до стабільного типу. Виходячи з такого проміжного просторово-часового положення, угруповань цього типу геоботаніками трактувалися як похідні, вторинні, короткочасні сукцесійні ланки або як декумбативні яруси після знищення деревостану, тому практично залишалися поза увагою досліджень, а їхній класифікації приділялася неналежна увага.

Ми знаходимося лише на початковому етапі вивчення цих слабко структурованих, динамічних екосистем, тому потрібні різнопланові і моніторингові дослідження із залученням різних спеціалістів. Проблема самозаліснення в Україні є актуальною і дискутується як у наукових, так і практичних колах, зокрема чимало проблем стосується еколого-геоботанічних аспектів.

Огляд літератури

Площі рідколісних чагарниково-деревних угруповань величезні, але через специфіку їхньої структури та мозаїчного розподілу навіть з використанням супутникових знімків підрахувати площу неможливо (Eldridge, Soliveres, 2014). Їхня щорічна площа розширюється і займає від однієї десятої до однієї п'ятої частини світових пасовищ (Idbella et al., 2022) або понад 500 млн. га луків (Ding et al., 2024). Дослідження цих угруповань проводяться у різних регіонах, зокрема у Північній Америці (Pacala et al., 2001; Knapp et al., 2008), Австралії (Noble, 1997), Південній Африці (Trollope et al., 1989), Середземномор'ї (Ramírez, Diaz, 2008; Idbella et al., 2022; Gómez-García et al., 2023; Henkin, 2023;), а також у помірній зоні Євразії, зокрема у високогір'ї (Zhang et al., 2020; Cannone et al., 2022; Wang et al., 2025). Хоча вплив розширення чагарників на екологічні процеси та функціонування

є предметом зростаючого інтересу (Liu et al., 2023), більшість досліджень зосереджувалися на окремих функціях (Idbella et al., 2022), а до комплексного узагальнення ще не дійшли.

Експансія деревних та чагарникових видів відбуваються у різних формах: збільшення чисельності, густоти (щільності), товщини та висоти стовбурів, партикулярного розширення клонів, зокрема і вселення адвентивних видів (Kerley et al., 1995; Booth et al., 1996; Archer et al., 2001, Ayres et al., 2001; Meik et al., 2002; Eldridge et al., 2003, 2011).

Вчені відмічають як позитивні, так і негативні аспекти цього явища. Позитивним є природне відтворення лісів. Негативним — скорочення площ трав'яного покриву як кормової бази тваринництва, збіднення біорізноманіття, зменшення продуктивного потенціалу ґрунту внаслідок зниження гуміфікації та інтенсифікації опідзолення, збіднення ґрунту карбоновими та азотними сполуками, обмінним кальцієм та доступним фосфором, зростанням мобільності поживних речовин та їх витратою (Schlesinger, Pilmanis, 1998; Reynolds et al., 2007; Eldridge et al., 2011; Archer, Predick, 2014; Pierce et al., 2019; Ding, Eldridge, 2023). Деякі дослідники трактують ці процеси навіть як "опустелювання" (Archer, Predick, 2014).

Розширення чагарників спричиняє значні зміни в екосистемі (Cannone et al., 2022) з позитивним та негативним впливом на надземну рослинність (Drees et al., 2023) та підземну ґрунтову складову (Yannarell et al., 2014; Ding et al., 2024). Однак залишається дискусійним питання, чи покращує розширення чагарників стан земель, чи ґрунти деградують. Деякі дослідження показали, що розширення чагарників слід розглядати як процес деградації (Khazieva et al., 2022; Root-Bernstein, Hoag, 2022) через його загалом негативний вплив на біорізноманіття (Song, Wang, 2022; Gómez-García et al., 2023), виробництво тваринництва (Eldridge, Ding, 2020; Root-Bernstein, Hoag, 2022), економіку (Drees et al., 2023) та функції екосистем. Інші дослідження свідчать, що чагарники не мають негативного впливу на якість ґрунту (Ambrosino et al., 2022), а навпаки — накопичують первинну продукцію, бактеріальне різноманіття, покращують кругообіг поживних речовин та води (Chandregowda et al., 2018). Очевидно, така оцінка є відносною і залежить від об'єктів порівняння.

Дослідження експансії чагарників ведуться в різних напрямках, основними з яких є вплив зовнішніх чинників (клімат, ґрунти, роль пожеж та тваринного світу), механізмів формування структури ценозів, їх організації (відновлення після пожеж та порушення структури як лісових, так і трав'яних ценозів, структури популяцій), оцінки флористичного складу, конкурентних переваг та мутуалістичних відношень, коеволюції, консортивних зв'язків з тваринним світом, а також питання їх класифікації (Mucina et al., 2016), зміна властивостей ґрунту (Schlesinger et al., 1990, 1996; Ludwig et al., 2001), зокрема ґрунтової мікробіоти (Chandregowda, 2018; Idbella et al., 2022; Ding, Eldrige, 2023; Liu et al., 2023). Значна увага приділяється оцінці впливу тваринного світу, зокрема ролі птахів-карпофагів, які живляться плодами і насінням дерев та чагарників (Herrera, 1984).

Поряд із змінами землекористування, скороченням площ сіножатей та пасовищ, впливу пожеж в останні десятиліття велика увага приділяється впливу клімату. Клімат як безпосередньо, так і опосередковано впливає на формування деревних фітоценозів (Peters et al., 2004; Archer, 2010; Parmesan et al., 2022). Підвищення рівня CO_2 та азотних сполук у атмосфері (Smith, Johnson, 2004; Knapp, 2008; McKinley, Blair, 2008) не тільки сприяє експансії чагарників, а й впливає на їх конкурентний потенціал, бо деревна рослинність, яка характеризується фотосинтетичним метаболізмом типу C_3 в процесі донасичення CO_2 має перевагу над трав'яною з типом фотосинтетичного метаболізму C_4 (Polley et al., 1994; Reich et al., 2001; Poorter, Navas, 2003; Wu et al., 2021; Li et al., 2023). Зокрема Бонд і Міджлі (Bond, Midgley, 2000) припускають, що відмінності в стратегіях розподілу вуглецю між деревними і трав'яними рослинами на додаток до різниці фотосинтетичного метаболізму сприяють проникненню деревних рослин у трав'яні ценози. Очікується, що вплив CO_2 стане все більш важливою рушійною силою змін протягом наступних десятиліть (Ciais et al., 2013; Settele et al., 2014).

Відомо, що від клімату залежить тривалість фенологічних фаз, а відтак і період дозрівання плодів. Зокрема, час достигання плодів збільшується від арктичної зони (0,6–1,3 місяців) до тропіків (3,8–4,5), а в наших широтах триває 2,2–3,5 місяців (Herrera, 1984), що впливає

Таблиця 1. **Полігони досліджень та їх ландшафтно-регіональне місцезнаходження**
Table 1. **Study plots and their landscape and regional locations**

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
		Лісова зона			
1	Київська обл., Вишгородський р-н, с. Жерева	Плеската ділянка, угруповання *Galietalia veri* з домінуванням *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth	50.87102	29.72299	15.07.2025
2	Київська обл., Вишгородський р-н, На північ від м. Іванків	Флювіогляціальні піщані відклади, угруповання з домінуванням *Calamagrostis epigejos*	50.98236	29.93841	18.07.2025
3	Київська обл., Вишгородський р-н, на північ від м. Іванків	Флювіогляціальні піщані відклади, угруповання з домінуванням *Carex hirta* L., *Poa angustifolia* L.	50.97076	29.92111	18.07.2025
4	Київська обл., Бучанський р-н, с. Хутір Гай	Знижена ділянка лучного типу	50.7306	29.38512	21.08.2013
5	Київська обл., Бучанський р-н, с. Хутір Гай	Підвищена ділянка надзаплавної тераси	50.7298	29.8553	21.08.2013
6	Житомирська обл., Звягельський р-н	На надзаплавній терасі р. Случ	50.31721	27.72541	16.06.2014
7	Житомирська обл., Коростенський р-н, с. Путиловичі за Великими Коровичами	Рівнинна ділянка типового рельєфу	51.0934	28.1716	16.08.2013
8	Волинська обл., Луцький р-н, с. Пальче	Плеската ділянка, рельєф злегка хвилястий	50.7795	25.5894	10.07.2022
9	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Суськ	Плеската ділянка, рельєф злегка хвилястий	50.79113	26.12175	15.08.2025
10	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Зозів, заказник "Вишнева гора"	Невисока надзаплавна тераса р. Устя	50.68291	26.20290	02.08.2024
11	Рівненська обл. Рівненський р-н, с. Городок	Північний схил лівого корінного берега р. Устя	50.68080	26.19088	29.05.2022
12	Львівська обл., Львівський р-н, с. Вихопні	Заболочена лука р. Зах. Буг	50.05483	24.4215	09.06.2024
13	Львівська обл., Дрогобицький р-н, с. Доброгостів	Луки басейну верхньої течії р. Дністер	49.25693	23.58891	07.07.2021
14	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Городок, ур. "Острів"	Лесове підвищення (182 м н.р.м) у рукаві заплави р. Устя	50.67723-599	26.19824-713	16.07.2020
15	Рівненська обл., Рівненський р-н, с. Городок, ур. "Острів"	Лесове підвищення (182 м н.р.м) у рукаві заплави р. Устя	50.67647	26.19764	12.08.2024
16	Львівська обл., Золочівський р-н, с. Стінка	Південний схил пасма Подільської височини.	49.79591	24.71367	07.06.2024
17	Тернопільська обл., околиці м. Кременець	Південно-західний схил (10°) Кременецького пасма	50.08241	25.70854	07.06.2022
18	Тернопільська обл., Чортківський р-н, с. Зелений Гай, заказник "Обіжова"	Плакорна ділянка берега р. Дністер (261 м н.р.м)	48.41294	25.38372	11.07.2015
19	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, між селами Кутище та Грабичанка	Берег р. Дністер	48.89229	25.12351	04.08.2016

Таблиця 1 (продовження)
Table 1 (continuation)

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
20	Тернопільська обл., Тернопільський р-н, с. Комарівка	Схил степової балки (304 м н.р.м.)	49.4346	25.04777	04.08.2016
21	Івано-Франківська обл., м. Тлумач, с. Попелів	Некруті південні схили балки	48.88248	25.04327	11.07.2015
22	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Герасимів-Жабокруки, г. Лиса	Плеската вершина гори (254 м н.р.м.)	48.73688	25.1721	12.07.2015
23	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Герасимів-Жабокруки, г. Лиса	Плеската вершина гори та її схили	48.74601	25.18339	08.08.2023
24	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Поділля	Західний схил (5°) балки (298 м н.р.м.)	49.25991	24.74312	02.07.2019
25	Івано-Франківська обл., Івано-Франківський р-н, с. Хотимир, ур. Городище — Зелене	Північний схил балки	48.76403	25.14657	11.07.2010
26	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с-ще Гвіздець	Середня частина пологого схилу балки	48.60215	25.22088	25.05.2016
27	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с-ще Гвіздець	Верхня частина пологого схилу балки	48.60216	25.22086	25.05.2016
28	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с. Вільхівці	Південно-східний схил (30°) балки	48.80218	25.37331	08.08.2023
29	Івано-Франківська обл., Коломийський р-н, с. Чортовець	Схили різної експозиції балки (280 м н.р.м.)	48.42158	25.14027	27.05.2016
30	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Сокіл	Схили р. Дністер	48.6133	26.77602	16.06.2015
31	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Субіч	Схили р. Дністер	48.6053	26.8392	16.06.2015
32	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Устя	Схили р. Дністер	48.57551	26.6414	05.06.2021
33	Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Панівці	Степовий схил (до 20°) балки	48.62503	26.62273	05.06.2021
34	Чернівецька обл., ок. Чернівців, с. Молодія	Схили лучно-степової рослинності	48.2210	26.004	04.06.2022
35	Тернопільська обл., Чортківський р-н, с. Кудринці	Схил балки	48.62569	26.22491	16.06.2015
		Лісостепова зона			
36	Закарпатська обл., Берегівський р-н, с. Дунковиці	Пологі схили (152 м н.р.м.)	48.32503	22.92964	24.06.2016

Таблиця 1 (продовження)
Table 1 (continuation)

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
37	Закарпатська обл., Берегівський р-н, с. Онок	Оноківська гора, вершина (166 м н.р.м.)	48.23830	23.02934	19.06.2023
38	Житомирська обл. Бердичівський р-н, с. Трубіївка	Надзаплавна тераса	49.80404	29.40113.	09.06.2025
39	Житомирська обл. Бердичівський р-н, с. Белилівка,	Південно-західний схил лесових відкладів (20°)	49.69472	28.99485	10.06.2025
40	Київська обл. Білоцерківський р-н, с. Юрківка	Південно-західний схил берега р. Гнилий Тікич (20°)	49.332946	30.10281	06.07.2025
41	Київська обл., Білоцерківський р-н, с. Сніжки	Південний схил балки (20°)	49.35537	30.11003	06.07.2025
42	Хмельницька обл., Хмільницький р-н, між с. Левківка та Калинівка	Заплавна лука р. Случ	49.77775	27.53711	14.06.2025
43	Хмельницька обл., Хмельницький р-н, с. Кудринці	Некруті західні схили балки	49. 37343	26.77825	14.06. 2025
44	Вінницька обл., Хмільницький р-н, с. Мончинці	Північно-східні схили балки (10–15°)	49.70801	26.79373	11.06.2025
45	Вінницька обл., Вінницький р-н, с. Лісне	Невисокі північні схили балки (15°)	49.46741	27.99185	12.06.2025
46	Вінницька обл., Хмільницький р-н, с. Пиків	Плеската ділянка узлісся	49.5603	28.3169	24.06.2015
47	Вінницька обл., Гайсинський р-н, с-ще Чечельник	Північно-східний схил балки (15°)	48.24461	29.30141	29.05.2013
48	Вінницька обл., Гайсинський р-н, с. Райгород	На виходах гранітів р. Південний Буг	48.86687	29.08575	27.06.2010
49	Черкаська обл., Черкаський р-н, с. Сунки	Некруті схили балки	49.23302	31.98679	30.06.2010
50	Сумська обл., Сумський р-н, с. Великий Бобрик, ур. "Образ"	Некруті схили системи балок	50.75990	35.12188	05.07.2016
		Степова зона			
51	Кіровоградська обл. с. Синюха, заказник "Чорний Ташлик"	Плакорна ділянка та прилеглі схили берега ріки	48.1953	30.8525	11.05.2021
52	Одеська обл., Подільський р-н, с. Тригради	Північно-західний схил (25°), 124 м н.р.м.	47.67982	29.79656	07.06.2020
53	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Актово	Схили берега р. Мертвовод	47.71432	31.42451	11.05.2021
54	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Актово	Схили берега р. Мертвовод	47.70405	31.3795	11.05.2021
55	Миколаївська обл., Первомайський р-н, с. Синюхін Брід	Схил берега р. Малий Ташлик	48.14801	30.77047	11.05.2021

Таблиця 1 (продовження)
Table 1 (continuation)

№	Місцезнаходження	Місце в рельєфі	Північна широта	Східна довгота	Дата дослідження
56	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Олександрівка	Берег р. Пд. Буг, південний схил (15°)	47.70809	31.21730	02.07. 2025
57	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Бузьке — с. Олександрівка	Берег р. Пд. Буг, західний схил (10°)	47.71321	31. 01449	02.07.2025
58	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, Південні околиці м. Південноукраїнськ	Берег р. Пд. Буг, плакорна ділянка, західний схил (3°)	47.80849	31.18229	03.07.2025
59	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Щуцьке	Правий берег р. Бакшала, виходи вапняків, північний схил (15°)	47.72643	31.16945	04.07. 2025
60	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Виноградний сад	Правий берег р. Пд. Буг, південно-східний схил (15°)	47.74706	31.18255	05.07. 2025
61	Миколаївська обл., Вознесенський р-н, с. Богданівка	Правий берег р. Пд. Буг, приплакорна ділянка південно-західного схилу (10°)	47.81281	31.17240	05.07.2025
62	Одеська обл., Білгород-Дністровський р-н, с. Петрівка	Самозаліснення, південно-східний схил (10°)	46.29602	29.96873	16.05.2025
63	Луганська обл., Луганський р-н, с. Іллірія	Плакорні степові ділянки (133 м н.р. м.)	8.38521	39.00219	04.06.2013
64	Луганська обл., Довжанський р-н, с. Великий Суходіл	Північний схил балки (91 м н.р.м.)	48.38377	39.87196	07.06.2013
		Кримський півострів			
65	АР Крим, Севастопольська міськрада, с. Резервне	Некруті степові схили (267 м н.р.м.)	44.47506	33.67410	12.05.2013
66	АР Крим, Феодосійський р-н, с-ще Щебетовка, Карадазький природний заповідник	Пологе днище балки	44.93005	35.21776	03.05 2013

на ресурси харчування тварин. Основними агентами розповсюдження насіння та плодів є птахи, які мають більше значення, ніж ссавці. У Середній Європі нараховується біля 60 видів птахів-карпофагів, які харчуються плодами різних видів, сприяють не лише їхньому поширенню, а й швидкості проростання та подальшого виживання. Такий зв'язок має глибокі історичні корені і трактується як прояв коеволюції (Herrera, 1984; Howe, 1986; Levey, 1987; Gosper et al., 2005).

Клімат впливає на різні ґрунтові процеси та властивості ґрунтів, зокрема співвідношення та доступність для засвоєння рослинами води, поживних речовин, у тому числі азотних сполук. Глобальне потепління посилило тенденції зниження рівня ґрунтових вод і збільшення поверхневого випаровування та транспірації рослин, тим самим знижуючи конкурентоспроможність трав'яних рослин з дрібним корінням, в той час як чагарники з добре розвиненою кореневою системою отримують конкурентну перевагу (Maestre et al., 2009; Malfasi, Cannone, 2020; Tu et al., 2024). Кущі перешкоджають потраплянню опадів до поверхні ґрунту, підвищують ефективність використання води та сприяють мінералізації азотних сполук, що призводить до їхньої переваги в конкуренції

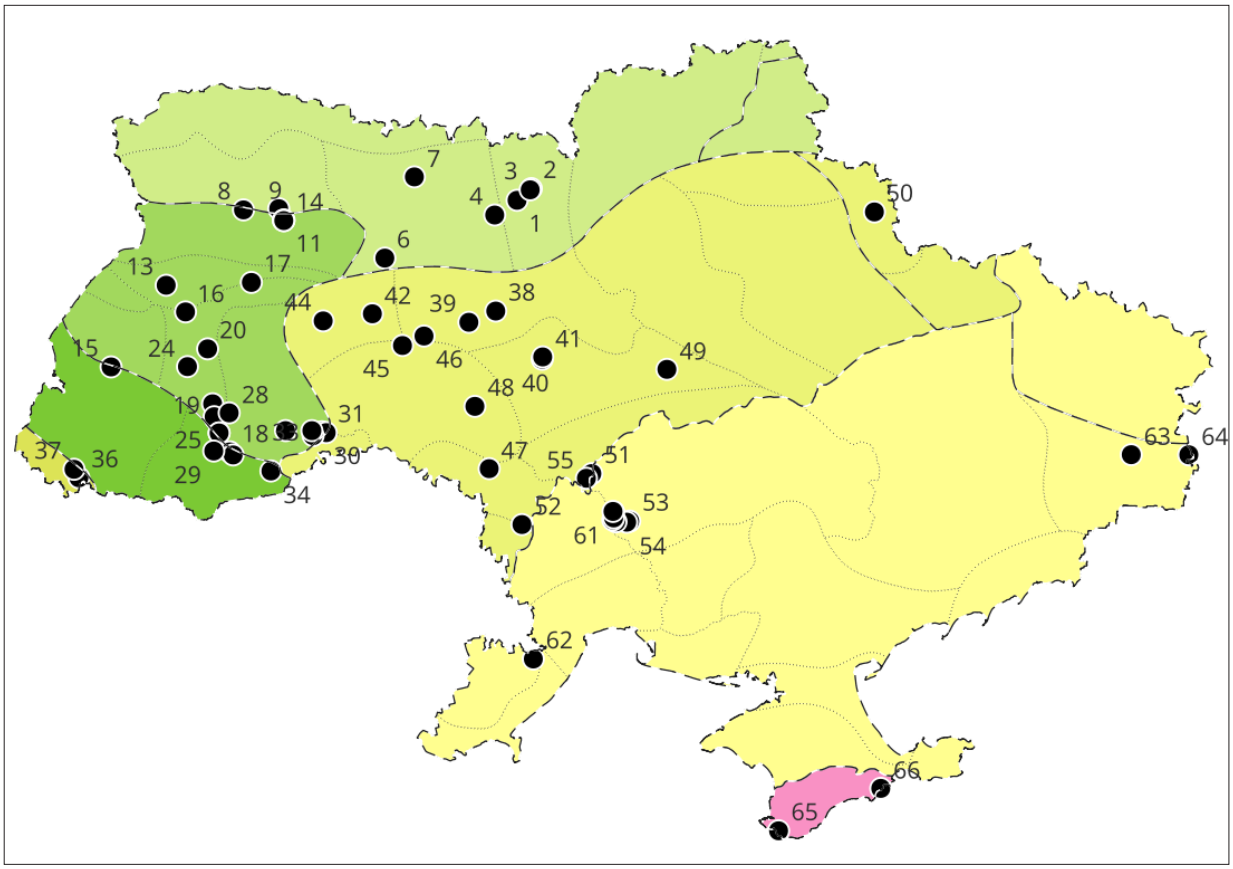


Рис. 1. Географічний розподіл полігонів дослідження (нумерацію див. у табл. 1)
Fig. 1. Geographic distribution of research sites (numbers as in Table 1)

з травами (Ludwig et al., 2001). Слід відмітити і зміну функцій інших ґрунтових процесів, зокрема вплив через алелопатію. Роль нітрогенів у цих процесах, як і глобальних процесах втрати біорізноманіття, є досить важливою і після зміни землекористування та зміни клімату вважається третім по значимості фактором (Sala et al., 2000; Li et al., 2008), який впливає на ріст і розподіл рослин через доступність поживних речовин (N) та pH ґрунту (Dale et al., 2001; Theurillat, Guisan, 2001; Pärtel, 2002; Wamelink et al., 2005, 2020), зокрема експансію деревних порід і скорочення площ трав'яних екосистем. У той час як збільшення насичення ґрунтів азотними сполуками спочатку було задокументовано для Європи та Північної Америки, зараз це також розглядається як серйозна проблема для певних регіонів Азії та меншою мірою для Латинської Америки, і очікується, що вона залишиться такою і в майбутньому (Gilliam, 2006).

Нами (Didukh, 2008) було висвітлено роль азоту як механізму енергетичної інактивації, засвоєння енергії та конкуренції за її отримання. Цей механізм у способі переведення недоступних для засвоєння рослинами форм у доступні, що збільшує енергетичний потенціал екосистеми. Надлишок вільної енергії сприяє переводу її із ґрунту і накопиченні у живій біомасі, де перевага деревних порід незаперечна. У цьому відношення важливим є екстензифікація C до N) (Archer et al., 1995), Види, пристосовані до умов з нижчим вмістом N, будуть витіснені видами, сприятливішими до більшої доступності N (Wilson, Tilman, 1991; Berendse, 1998; Payne et al., 2013), що спричинює експансію чагарників.

Чагарникові ценози знижують температуру, транспірацію, підтримують баланс гідрорежиму шляхом перерозподілу вологи у одних випадках висушуючи, а в інших — зволожуючи ґрунт, що сприяє підвищенню вмісту сполук розчинного

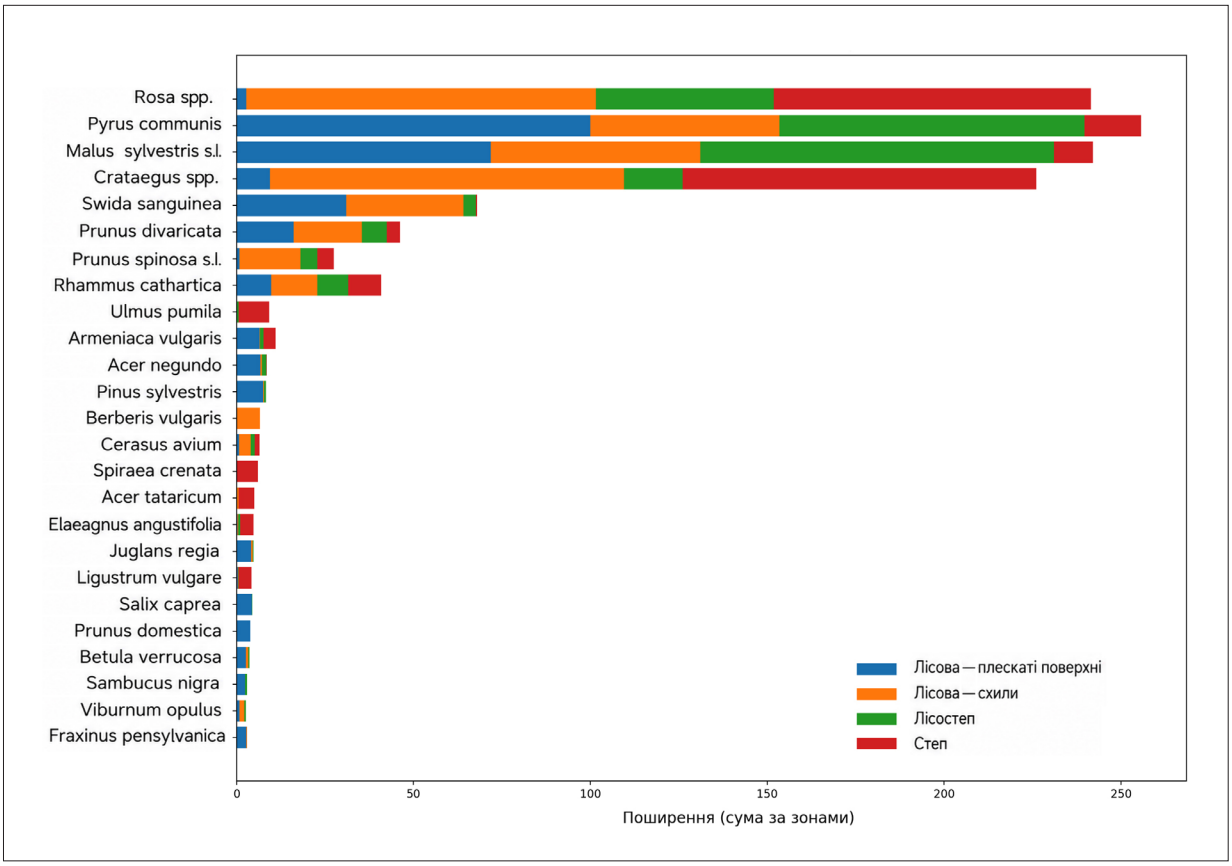


Рис. 2. Кількісний розподіл основних видів дерев та чагарників у перелісках різних зон України
Fig. 2. Quantitative distribution of tree and shrub species in renewal groves in different physiographic zones of Ukraine

азоту, тобто нітрифікацію а також алюміфікацію ґрунтів, а відтак спричинюють виснаження запасів гумусу до 15%. Підвищення рівня поживних речовин у ґрунті під кронами чагарників порівняно з міжчагарниковими ділянками, коли хімічні сполуки гуміфікуються, розглядають як ефект "родючого острова" (Reynolds et al., 1999; Okin et al., 2004; Zhou et al., 2018), який, поступово наростаючи, формує лісовий ценоз.

Останнім часом значимість чагарників оцінюють через екосистемні послуги, що відображають їх позитивний ефект завдяки зв'язуванню карбону та нітрогену, збереженню специфічного біорізноманіття, стабілізацію гідрорежиму, збагаченню ґрунту поживними речовинами та його родючості (Eldridge, Soliveres, 2014; Bardgett et al., 2021). Але при цьому скорочуються пасовища ресурси пасовищ, що займають 54% площі суші (Barber-Cross et al., 2022) та 69% площі сільськогосподарських угідь (Song, Wang, 2022). Вони забезпечують понад 1000 млрд. (трильйон) доларів екосистемних послуг для 36% світового населення (Liao et al., 2018). Прогнозується, що глобальна площа поширення чагарників збільшиться в найближчі роки (Chandregowda et al., 2018; Idbella et al., 2022; Ding, Eldridge, 2023). Очікується, що вони стануть все більш важливими в аспекті змін рослинного покриву протягом наступних десятиліть (Ciais et al., 2013; Settele et al., 2014).

Біологічні основи широкої адаптації до умов зміни зовнішнього середовища пояснюється тим, що представники *Rosaceae* представлені неовидами, гібридними расами, що еволюціонують не лише у систематичному відношенні, а й розширюють адаптаційний потенціал, мають недонасичені ареали (Weber, 1981).

Інвазивні види можуть суттєво змінити низку наземних та підземних екосистемних процесів, включаючи ті, що впливають на секвестрацію

Таблиця 2. **Кількісний розподіл трапляння видів за зонами та їхні характеристики**
Table 2. **Quantitative distribution of species occurrences across zones and their characteristics**

Таксон	Спосіб розповсюдження	По Україні — 66 полігонів						Лісова зона (плескаті поверхні) — 12					
		t	t, %	m	R	R,%	Кл	t	t, %	m	R	R,%	Кл
Rosa L. sp.	E	54	81,82	24,17	1977,37	100	I	2	15,38	6,08	93,58	2,71	IV
Pyrus pyraster (L.) Burgsd. s. l. (*P. communis* L. subsp. *communis*)	E	63	95,45	20,21	1929,49	97,60	I	13	100	34,52	3451,54	100	I
Malus sylvestris (L.) Mill. s. l.	E	62	93,94	19,81	1860,87	94,13	I	13	100	24,79	2478,95	71,82	I
Crataegus L. sp.	E	52	78,79	22,52	1773,94	89,73	I	6	46,15	7,09	327,21	9,48	IV
Swida sanguinea (L.) Opiz (*Cornus sanguinea* L.)	E	30	45,45	11,21	509,33	25,76	III	6	46,15	23,17	1069,27	30,98	II
Prunus divaricata Ledeb. (*P. cerasifera* Ehrh.)	E	38	57,58	6,07	349,77	17,69	III	9	69,23	8,03	555,61	16,10	III
Prunus spinosa L. s. l.	E	34	51,52	6,14	316,25	16,00	III	1	7,69	3,60	27,72	0,80	V
Rhamnus cathartica L.	E	28	42,42	7,38	313,01	15,83	III	6	46,15	7,30	336,78	9,76	IV
Armeniaca vulgaris (*Prunus armeniaca* L.)	E	17	25,76	3,06	78,95	3,99	IV	5	38,46	5,81	223,28	6,47	IV
Ulmus pumila L.	A	8	12,12	7,23	87,59	4,43	IV						
Acer negundo L.	A	10	15,15	3,98	60,24	3,05	IV	6	46,15	4,99	230,25	6,67	IV
Pinus sylvestris L.	A	12	18,18	3,14	57,01	2,88	IV	7	53,85	4,83	260,08	7,54	IV
Berberis vulgaris L.	E	4	6,06	8,80	53,33	2,70	IV						
Cerasus avium (L.) Moench (*Prunus avium* (L.) L.)	E	17	25,76	1,97	50,63	2,56	IV	1	7,69	3,23	24,81	0,72	V
Spiraea crenata L.	E	5	7,58	6,12	46,38	2,35	IV						
Acer tataricum L.	A	8	12,12	3,21	38,90	1,97	IV						
Elaeagnus angustifolia L.	E	12	18,18	2,03	36,97	1,87	IV	1	7,69	1,17	9,00	0,26	V
Juglans regia L.	Б	6	9,09	3,68	33,46	1,69	IV	1	7,69	18,28	140,61	4,07	IV
Ligustrum vulgare L.	E	7	10,61	3,04	32,23	1,63	IV	1	7,69	1,55	11,90	0,34	V
Salix caprea L.	A	9	13,64	2,22	30,24	1,53	IV	8	61,54	2,41	148,61	4,31	IV
Prunus domestica L.	E	3	4,55	5,84	26,53	1,34	IV	2	15,38	8,76	134,71	3,90	IV
Betula verrucosa (*B. pendula* Roth)	A	7	10,61	2,49	26,39	1,34	IV	4	30,77	2,91	89,54	2,59	IV
Sambucus nigra L.	E	2	3,03	6,76	20,48	1,04	IV	1	7,69	10,75	82,71	2,40	IV
Viburnum opulus L.	E	9	13,64	1,48	20,22	1,02	IV	2	15,38	1,84	28,34	0,82	V
Fraxinus pensylvanica Marshall	A	4	6,06	3,33	20,16	1,02	IV	3	23,08	4,19	96,63	2,80	IV
Prunus mahaleb L.	E	3	4,55	3,15	14,31	0,72	V						

Лісова зона (схили) — 23						Лісостепова зона — 15						Степова зона — 14					
t	t, %	m	R	R,%	Кл	t	t, %	m	R	R,%	Кл	t	t, %	m	R	R,%	Кл
22	100	23,97	2397,42	98,81	I	14	93,33	18,75	1750,26	50,33	I	14	100	32,52	3251,66	89,59	I
22	100	12,95	1295,08	53,38	I	15	100	30,02	3001,60	86,32	I	12	85,71	6,77	580,53	16,00	III
22	100	14,36	1436,36	59,20	I	14	93,33	37,26	3477,34	100,00	I	12	85,71	4,65	398,64	10,98	III
21	95,45	25,42	2426,18	100	I	11	73,33	7,85	575,96	16,56	III	14	100	36,29	3629,35	100	I
16	72,73	11,06	804,34	33,15	II	5	33,33	3,66	122,00	3,51	IV	3	21,43	0,63	13,58	0,37	V
14	63,64	7,35	467,77	19,28	III	8	53,33	4,65	247,82	7,13	IV	7	50,00	2,65	132,39	3,65	IV
13	59,09	7,11	419,97	17,31	III	8	53,33	3,11	165,60	4,76	IV	10	71,43	2,31	165,27	4,55	IV
8	36,36	8,69	316,18	13,03	III	5	33,33	9,16	305,45	8,78	III	9	64,29	5,27	338,77	9,33	IV
2	9,09	0,44	3,97	0,16	V	3	20,00	1,74	34,78	1,00	IV	7	50,00	2,43	121,34	3,34	IV
						1	6,67	2,88	19,21	0,56	V	7	50,00	6,25	312,49	8,61	IV
1	4,55	2,61	11,88	0,49	V	2	13,33	3,35	44,66	1,28	IV	1	7,14	0,52	3,68	0,10	V
3	13,64	0,36	4,91	0,20	V	2	13,33	1,37	18,23	0,52	V						
4	18,18	8,80	159,98	6,59	IV												
9	40,91	1,91	78,10	3,22	IV	3	20,00	2,07	41,50	1,19	IV	4	28,57	1,70	48,45	1,33	IV
												5	35,71	6,12	218,64	6,02	IV
3	13,64	1,04	14,21	0,59	V							5	35,71	4,51	161,04	4,44	IV
2	9,09	0,54	4,88	0,20	V	3	20,00	0,97	19,41	0,56	V	6	42,86	3,21	137,48	3,79	IV
3	13,64	0,87	11,85	0,49	V	2	13,33	0,60	7,96	0,23	V						
1	4,55	0,76	3,47	0,14	V	1	6,67	0,55	3,68	0,11	V	4	28,57	4,60	131,50	3,62	IV
						1	6,67	0,64	4,27	0,12	V						
						1	6,67	0,55	3,68	0,11	V						
1	4,55	3,70	16,84	0,69	V	2	13,33	1,04	13,84	0,40	V						
						1	6,67	2,76	18,42	0,53	V						
4	18,18	1,85	33,63	1,39	IV	3	20,00	0,75	15,07	0,43	V						
1	4,55	0,74	3,37	0,14	V												
												3	21,43	3,15	67,44	1,86	IV

Таксон	Спосіб розповсюдження	По Україні — 66 полігонів						Лісова зона (плескаті поверхні) — 12					
		t	t, %	m	R	R,%	Кл	t	t, %	m	R	R,%	Кл
Cotoneaster melanocarpa (Bunge) Fisch. ex Loudon (*C. laxiflorus* J. Jacq. ex Lindl.)	Е	3	4,55	2,93	13,30	0,67	V						
Morus nigra L.	Е	4	6,06	1,69	10,22	0,52	V	2	15,38	2,72	41,87	1,21	IV
Populus tremula L.	А	4	6,06	1,63	9,86	0,50	V	4	30,77	1,63	50,07	1,45	IV
Physocarpus opulifolius (L.) Maxim.	Е	2	3,03	3,17	9,60	0,49	V	1	7,69	2,89	22,23	0,64	V
Ulmus scabra Mill. (*U. glabra* Huds.)	А	4	6,06	1,54	9,33	0,47	V						
Salix viminalis L.	А	3	4,55	2,00	9,11	0,46	V	3	23,08	2,00	46,27	1,34	IV
Quercus robur L.	Б,Е	1	1,52	5,88	8,91	0,45	V						
Robinia pseudoacacia L.	Б	2	3,03	2,91	8,81	0,45	V						
Gleditsia triacanthos L.	Б	4	6,06	1,37	8,30	0,42	V	1	7,69	1,71	13,15	0,38	V
Celtis occidentalis L.	Б	2	3,03	2,17	6,56	0,33	V						
Acer campestre L.	А	2	3,03	2,02	6,13	0,31	V						
Caragana frutex (L.) K. Koch	Б	1	1,52	4,04	6,12	0,31	V						
Cotinus coggygria Scop.	Б	6	9,09	0,67	6,06	0,31	V						
Euonymus europea	Е	2	3,03	1,70	5,15	0,26	V						
Lonicera tatarica	Е	2	3,03	1,28	3,87	0,20	V						
Padus serotina (Ehrh.) Borkh. (*Prunus serotina* Ehrh.)	Е	1	1,52	2,29	3,47	0,18	V						
Sorbus aucuparia L.	Е	2	3,03	1,09	3,31	0,17	V	1	7,69	0,87	6,69	0,19	V
Acer platanoides L.	А	2	3,03	0,89	2,70	0,14	V	1	7,69	0,85	6,57	0,19	V
Cerasus vulgaris Mill. (*Prunus cerasus* L.)	Е	2	3,03	0,77	2,34	0,12	V						
Amelanchier ovalis Medik.	Е	1	1,52	1,35	2,04	0,10	V						
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	А	1	1,52	0,90	1,37	0,07	V	1	7,69	0,90	6,93	0,20	V
Ulmus carpinifolia Gled. (*U. minor* Mill. subsp. *minor* s. l.)	А	1	1,52	0,87	1,32	0,07	V	1	7,69	0,87	6,69	0,20	V
Amygdalus nana L. (*Prunus tenella* Batsch)	Б	1	1,52	0,75	1,13	0,06	V						
Viburnum lantana L.	Е	1	1,52	0,65	0,99	0,05	V						

Умовні позначення: t — кількісні показники трапляння; t% — трапляння у відсотках; m — середні значення трапляння виду; R — показник "питомої ваги" участі виду у формуванні чагарнико-деревних рідколісь; R,% — показник "питомої ваги" у відсотках; А — анемохори; Б — барохори; Е — ендозоохори. Кл — класи: I клас — > 50%, II — > 25–50, III — > 10–25, IV — > 1–10, V — < 1.

Таблиця 1. (продовження)
Table 1. (continuation)

Лісова зона (схили) — 23						Лісостепова зона — 15						Степова зона — 14					
t	t, %	m	R	R,%	Кл	t	t, %	m	R	R,%	Кл	t	t, %	m	R	R,%	Кл
1	4,55	2,36	10,71	0,44	V							2	14,29	3,21	45,85	1,26	IV
1	4,55	0,56	2,53	0,10	V							1	7,14	0,75	5,33	0,15	V
						1	6,67	3,45	22,99	0,66	V						
2	9,09	1,28	11,62	0,48	V	2	13,33	1,80	23,99	0,69	V						
						1	6,67	5,88	39,22	1,13	IV						
						1	6,67	1,24	8,28	0,24	V	1	7,14	4,58	32,68	0,90	V
												3	21,43	1,26	26,94	0,74	V
												2	14,29	2,17	30,94	0,85	V
1	4,55	1,96	8,91	0,37	V												
												1	7,14	4,04	28,86	0,80	V
3	13,64	0,69	9,43	0,39	V							3	21,43	0,64	13,73	0,38	V
2	9,09	1,70	15,45	0,64	V												
												2	14,29	1,28	18,27	0,50	V
1	4,55	2,29	10,41	0,43	V												
						1	6,67	1,32	8,77	0,25	V						
1	4,55	0,93	4,21	0,17	V												
1	4,55	0,93	4,21	0,17	V	1	6,67	0,62	4,14	0,12	V						
1	4,55	1,35	6,12	0,25	V												
												1	7,14	0,75	5,33	0,15	V
1	4,55	0,65	2,97	0,12	V												

Legend: t — quantitative indicators of occurrence; t% — occurrence in percent; m — average occurrence values for the species; R — indicator of the "specific weight" of the species' participation in the formation of shrub-tree sparse forests; R,% — indicator of "specific weight" in percent; A — wind dispersal; B — gravity dispersal; E — endozoochorous dispersal. Kl — classes: Class I — > 50%, II — > 25–50, III — > 10–25, IV — > 1–10, V — < 1.

карбону. Прямий вплив інвазійних видів на накопичення вуглецю часто менший і більш короткостроковий, ніж їхній непрямий вплив, спричинений зміною доступності поживних речовин, первинної продуктивності або видового складу, які регулюють довгострокові пули та потоки вуглецю (Peltzer et al., 2010).

Проведений огляд літературних джерел свідчить про багатогранність досліджень вивчення структури та організації угруповань деревно-чагарникової рослинності, серед яких важливими є ботанічні аспекти, що знайшли відображення у представленій роботі.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень були чагарникові та розріджені деревні угруповання, що формувалися на місці трав'яних лучних, степових угруповань та перелогів і є стадією їх заростання. Дослідження проводилися з 2010 до 2025 рр. і охоплювали практично всю територію України від півночі (Лісова зона, Чорнобильський ЕРБЗ) до півдня (субсередземномор'я Криму, Карадазький ПЗ), з заходу на схід від Закарпаття та Волині до Луганської області, а візуальні спостереження проводилися на території РФ (Стрілецький степ) (табл. 1). При цьому, на фіксованій ділянці, що має чіткі межі (ур. "Острів", Рівненська обл.), були проведені повторні підрахунки у 2010 та 2024 рр. (табл. 1, №14, №15).

Дослідження розпочиналися із загальної оцінки, розмірів, фіксації координат полігонів, їхнього розміщення по відношенню до елементів рельєфу, характеру травостою і передбачали рух по трансекті шириною біля 20 м (щоб візуально зліва та справа визначати вид дерева чи куща) та підрахунок їх у кількості не менше 100 шт. (за окремим виключенням). Для трансекти вибиралися більш-менш однотипні ділянки рельєфу, у яких зімкнутість крон дерев чи кущів не досягала 0,4, уникали днища балок, де спостерігалися загущені зарості. Підрахунки велися тих екземплярів, які мають насіннєве походження (генети) (Zlobin, 2009). У випадку формування кущів або підросту поблизу стовбурів дерев, що мають порослеве походження (рамети, наприклад *Prunus spinosa* L., *Spiraea* L. sp.), такі кущі чи підріст об'єднувалися у один.

Для систематично складних таксонів, які могли бути представлені різними мікровидами навіть на одному полігоні, оцінювали їх на родовому рівні, оскільки специфіка їхньої поведінки, структури, розподілу досить подібна. Навіть такі роди як *Pyrus* та *Malus* Mill. були представлені різними видами, підвидами та формами (*P. communis* subsp. *communis*, *P. communis* subsp. *pyraster* (L.) Ehrh., *Malus sylvestris*, *M. praecox* Borkh. (*M. domestica* (Suckow) Borkh.)), не говорячи про систематично складні видові агрегати *Rosa* та *Crataegus*, що досить різноманітні. У подальшому створювали таблицю EXCEL, у якій крім систематичної належності наводили характеристики щодо способу переносу діаспор, форми та кольору плодів. З метою порівняльного аналізу отримані кількісні показники трапляння (t) переводили у відсотки (t%) і розраховували середні значення трапляння виду (m = t/n). Крім цього, розраховували показник "питомої ваги" (R), участі виду у формуванні чагарнико-деревних рідколісь за формулою R = m × t у межах всієї кількості полігонів (n) та для відповідних зон і ці показники переводили у відсотки по відношенню до максимального значення відповідної вибірки. Отримані показники розділяли на п'ять класів: I клас — > 50%, II — > 25–50, III — > 10–25, IV — > 1–10, V — < 1.

Результати

Дослідженнями було охоплено 66 полігонів з різних географічних зон (рис. 1).

На полігонах було зафіксовано зростання 56 видів дерев та кущів із 22 родин, із числа яких найбільше (18 видів або 27,3%) належать до родини *Rosaceae*, а по 4 види до родин *Fabaceae* та *Ulmaceae*. Для оцінки значущості, "питомої ваги" видів ми підрахували ступінь їх трапляння (t) по відношенню до вибірки всіх полігонів (%) та середній показник по відношенню до конкретних полігонів (m), а отриманий добуток розділили на число полігонів (66), що відображає роль видів (R) у структурі перелісків (табл. 2).

За цим показником провідні місця належать представникам родини *Rosaceae* (*Rosa* sp. — 51, 82; *Crataegus* sp. — 48,07; *Pyrus communis* (incl. *P. domestica*) — 42,49; *Malus sylvestris* (inc. *M. praecox*) — 41,45), а далі спостерігається різке зниження (*Rhamnus cathartica* — 9,43 *Prunus divaricata* — 8.82) (рис.2). У сумі "питома вага" *Rosaceae* становить 207,39 або

82,36%, тому на основі всього викладеного такі угруповання можна умовно називати "розаріями".

Іншим важливим аспектом є спосіб розповсюдження діаспор. Більшість видів фанерофітів мають соковиті плоди (кістянки, ягоди, яблукоподібні із сильно розвиненим мезокарпієм), а відтак розповсюджуються ендозоохорним способом (31 вид = 47,0%). Основними агентами такого розповсюдження є птахи, які мають більше значення, ніж ссавці. Ті, шо мають сухі плоди, хоча і відносяться до барохорів, але відомі численні факти їх поширення зооагентами (12,12%). Лише четверта частина досліджених видів (25,76%) є анемохорами. Велике значення у способі розповсюдження плодів відіграє їхня структура, розміри, і навіть колір. У більшості випадків м'ясисті дрібні плоди споживаються повністю (як правило, вони при достиганні мають червоний та чорний колір), а у великих плодів споживається м'якоть (переважно жовто-оранжевого кольору). За структурою та кольором, що визначає спосіб поширення та споживання плодів, найбільша кількість видів має сухі плоди (29, або 50,88%), що характеризуються різним способом поширення (анемо-, баро-, ендозоохорія), і дещо менше соковитих плодів червоного та чорного кольорів (38,59%), які поїдаються повністю як і попередні, споживаються протягом зими, і незначну кількість (10,53%) становлять плоди, що зникають до початку осені-зими жовтого чи оранжевого забарвлення, із яких, на відміну від попередніх, карпофаги споживають м'якоть (крім *Elaeagnus angustifolia*). Зовсім інша картина спостерігається, якщо ми оцінюємо такий розподіл видів за питомою вагою (табл. 2). Тут більше половини видів мають плоди, що вживаються повністю (56,49%, із яких червоного кольору 42,27, а чорного — 14,12%), жовтого, у яких виїдається м'якоть — 39,89, а сухих — лише 4,61%.

Важливим аспектом є зміна видового складу угруповань залежно від регіонально-зонального місцезнаходження. Основу всіх угруповань формують як природні, так і здичавілі види *Pyrus communis* (incl. *P. pyraster*) та *Malus sylvestris* (incl. *M. praecox*), форма та розміри плодів яких досить різноманітні. Плоди яблуні бувають як дрібні, так і досить великого розміру, а груші як округлі, так і конусоподібні. Найвищі відносні показники для Лісової зони мають *Swida sanguinea*, *Rhamnus cathartica*, *Prunus divaricata*, *Sambucus nigra*, *Viburnum opulus*, а також характерні для природних лісів *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, *Salix caprea*, для Лісостепової *Malus sylvestris* s. l., *Pyrus communis* s. l., для Степової *Rosa* sp., *Crataegus* sp., *Prunus spinosa*, *Acer tatarica*, *Elaeagnus angustifolia*, *Ulmus pumila*, а субсередземномор'я — *Paliurus spina-christi* Mill., *Pistacia mutica* Fisch. & C.A. Mey. (*P. atlantica* Desf.). За походженням чагарниково-деревні насадження переважають апофіти (69%) при значній участі кенофітів (31%), що свідчить про високий рівень адвентизації. При цьому майже третину видового списку (32,7%), становлять культивовані в садах (*Prunus divaricata*, *Armeniaca vulgaris*, *Juglans regia*, *Morus nigra*, частково *Pyrus* (*P. pyraster*), *Malus sylvestris* (*M. domestica*) та адвентивні інтродуковані види (*Acer negundo*, *Amelanchier ovalis*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fraxinus pensylvanica*, *Celtis occidenralis*, *Gleditsia triacanthos*, *Lonicera tatarica*, *Padus serotina*, *Physocarpus opusifolius*, *Robinia pseudoacacia*). Проблема адвентизації новоутворюваних чагарниково-деревних угруповань є досить актуальною, оскільки це є один із потужних шляхів їх експансії у природні ценози.

Важливими є моніторинг часових змін угруповань. Хоча ми не ставили таких завдань, але цікавою є зміна чисельності видового складу угруповань ур. "Острів", розташованого на території Городоцької ОТГ. Острів являє собою лесові відклади, підняті на висоту до 8 м, оточені болотом. Він має форму еліпсу, схили крутизною 8-12°, площу 2,5 га, яка чітко фіксується і є незмінною. Раніше до 80-90 років ця ділянка розорювалася, тому вік перелогів становить біля 40 років і за цей період сформувалися типові трав'яні угруповання *Trifolio-Geranietea* (*Antherico ramosae-Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003, *Geranion sanguinei* Tx. in T. Müller 1962), у яких на фоні домінування *Origanum vulgare* L., *Medicago falcata* L., *Agrimonia eupatoria* L., наявні плями з *Pentanema ensifolium* (L.) D. Gut. Larr., Santos-Vicente, Anderb., E. Rico & M.M. Mart. Ort. (*Inula ensifolia* L.), *Anthericum ramosum* L. У 2020 р. тут зафіксовано 226 екземплярів чагарників та дерев, а у 2024 р. — 343, тобто збільшилося на 50%, хоча, можливо, у першому варіанті вони уже були, але не перевищували висоту

травостою (до 40 см), тому не фіксувалися. У відсотковому відношенні ці показники досить стабільні і близькі, однак спостерігалося зростання чисельності *Rosa* sp., *Pyrus communis*, *Crataegus* sp., *Swida sanguinea*, *Berberis vulgaris*, *Prunus davaricata*, а найбільше *Rhamnus cathartica*, хоча відмічається масове усихання його верхівок, що, очевидно пов'язано із кліматогенною зміною гідрорежиму. Вперше зафіксовано появу *Juglans regia*, а число куртин *Prunus spinosa* зменшилося від 8 до 6, за рахунок їх розростання та змикання.

Проведені розрахунки свідчать, що у середньому рослини розташовані на площі 72,9–110,6 м^2, тобто віддаль між ними становила 9,6–11,8 м. Це початковий етап заселення фанерофітів, який характеризується такими показниками: *Rhamnus cathartica* (у 2020 р. — 52, у 2024 р. — 100 екз.), *Crataegus* sp. (40–63), *Berberis vulgaris* (39–55), *Pyrus communis* s. l. (23–30), *Swida sanguinea* (19–28), хоча у відсотковому відношенні лише *Rhamnus cathartica* та *Crataegus* sp. мають у 2024 р. вищі показники (табл. 2).

Одним із важливих аспектів є вплив оточуючих територій та екологічних умов на формування видового складу рідколісь. Оскільки полігони, як правило, знаходяться недалеко від населених пунктів, то питання, чому саме в угрупованнях велика роль належить *Pyrus communis* s. l. та *Malus sylvestris* s. l. не потребує пояснень, хоча при здичавінні у більшості випадків сортові особливості втрачаються. Підтвердженням цьому є наявність культивованої *Prunus divaricata*, а в степовій зоні *Prunus armeniaca* (*Armeniaca vulgaris*). Важливе значення має близькість розташування природних популяцій — агентів. Так, лише на одному полігоні (ур. Острів) відмічені у великій кількості *Berberis vulgaris* (16,13–17,26), та *Rhamnus cathartica* (23,0-29,33), що зростають поблизу у заказнику "Вишнева гора" (*Berberidion vulgaris*) при незначній кількості *Pyrus communis* s. l. та *Malus sylvestris* s. l. Трав'яний покрив як і на "Вишневій горі" формують лучно-степові угруповання *Cirsio-Brachypodion*, в комплексі з ценозами *Galietalia veri*, *Trifolio-Geranietea*, а на виходах крейди наявні популяції *Pentanema ensifolium* та *Anthericum ramosum* (Didukh, 2023). Водночас у розташованому біля підніжжя гори лучному полігоні (*Arrhenatherion elatioris*, *Poetum pratensis*) перший вид відсутній, а наявні *Pyrus communis* s. l. (33,00), *Malus sylvestris* s. l. (19,54), *Swida sanguinea* (23,71), *Sambucus nigra* (10,75), що пояснюється іншими екологічними умовами. Велика участь *Rhamnus cathartica* на південній межі Полісся (с. Суськ) пояснюється тим, що угруповання цього виду, який не характерний для Полісся, обрамляють чагарникові зарості лісів з високою його участю. Цим пояснюється значна участь в угрупованнях *Pinus sylvestris*, яка домінує у цих лісах.

Обговорення

Сьогодні головна увага звертається на оцінку значимості, впливу зовнішніх факторів та механізму формування чагарникових угруповань в системі функціонування екосистем. Але важливим є власне поняття, типологія, місце цих угруповань в системі класифікації рослинності та біотопів. Якщо для Африки існує поняття савани, для Центральної Азії — шибляк (у розумінні Р.В. Камеліна: Kamelin, 1973), то для нас важливо окреслити об'єкт досліджень, який відрізняється від лісів, зімкнутих чагарників. Ми пропонуємо називати ці угруповання **переліськами**, що певною мірою відповідає поняттям renewal groves, інколи taillis / copses (анг.), matorrales (ісп.), fourrés (фр.), Feldgehölze (нім.), preboschi (іт.), zagainik (пол.), редколесье (рос.).

Переліски — це такий тип екосистем, що характеризувався мозаїчністю, невисокою (< 0,3) зімкнутістю поодиноких низькорослих (до 8 м) світлолюбних швидкоростучих дерев або кущів, під якими формується густий травостій (проективне покриття до 80%). Це специфічний тип екосистем, де крони не доторкаються, а ніби намагаються відштовхуватися одна від одної. Хоча за морфологічними ознаками дерева від кущів відрізняються за способом галуження стовбура, але дані угруповання представлені як одними, так і іншими, а дерева невисокі (5–8 м), швидкорослі, мають скривлені стовбури, галузяться від основи, гілки часто з колючками, тобто не подібні до типових, що утворюють ліс. Така структура деревостану стійка до випасу та пожеж, які були дуже часті в степах і вважаються одним з найважливіших факторів їхнього формування. Разом з тим, угруповання такого типу є найменш стійкими до прямого впливу антропогенного фактора, бо після рубок деревні форми часто не відновлюються, тоді як

трав'яний покрив, особливо злаків, добре розвивається.

Переважаючим елементом цих перелісків є ентомофільні фанерофіти *Rosaceae* (*Prunus* L., *Cerasus* Mill., *Crataegus*, *Rosa*, *Malus*, *Pyrus*) з участю *Fabaceae* (*Robinia* L., *Gleditsia* L.), причому представники *Rosaceae* мають м'ясисті плоди червоного чи чорного (рідше жовто-оранжевого) кольору, ендозоохорне поширення.

Чагарники та швидкорослі дерева-піонери характеризуються добрим відновленням за рахунок підземних пагонів та кореневищ, кореневих паростків, адаптовані до механічного пошкодження, пожеж, випасання. За розрахунками Т. Фіцайло (Fitsailo, 2016, 2018) на відміну від типових степових чагарників, що мають вузькі показники екологічної валентності, такі види як *Rhamnus cathartica*, *Swida sanguinea*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa* s. l. середні, що свідчить про ширший ступінь пристосувань до зміни екологічних факторів.

Формування

Важливим є дослідження процесів самозаліснення трав'яних екосистем. Як ми відмічали, основним способом поширення діаспор є ендозоохорія, хоча значна частина представлена анемохорами. Взаємодія між птахами та рослинами у розсіюванні насіння є результатом коеволюційних, кліматичних та географічних факторів (Snow, 1971; Herrera, 1984). Птахи споживають мякоть, пошкоджуючи насіння та плоди, ковтають, можуть зберігати певний час у травній системі (наприклад, у волі), а насіння відригувати. У шлунку відбувається скарифікація — руйнування оболонки механічним шляхом або під дією кишкових кислот, також пташиний послід стимулює як проростання, так і є поживним субстратом для подальшого виживання (Snow, 1971; Levey, 1987). Час затримки їжі у шлунку незначний, від 0,5 до 3 годин, а відстань перенесення до 3 км (Pratt, Stiles, 1983; Denslow, 1987), тому насіння не втрачає схожість, а навпаки, його схожість стимулюється. При цьому насіння чи плід повинні потрапити на відкритий ґрунт, чому перешкоджає густий трав'яний покрив та підстилка. У Стрілецькому заповідному ковиловому степу нами було помічено, що проростки *Prunus fruticosa* (*Cerasus fruticosa*) формуються не серед густої трави, а на відкритих місцях (кротовинах, закинутих норах, інших формах порушення трав'яного покриву та підстилки), тобто тут спостерігається велика роль тварин.

Очевидно, саме такі мікролокалітети, а не густий травостій є місцем посадки птахів, які залишають там послід, у складі якого фіксується насіння. Такий "вибір" субстрату трактується як "спрямоване розповсюдження" (Howe, 1986).

На розвиток перелісків впливають зміни клімату, що проявляється у кількох аспектах, зокрема терміну достигання плодів, середні показники якого збільшуються від арктичної зони (0,6–1,3 міс.) до тропіків (3,8–4,5), а в наших широтах триває 2,2–3,5 місяців. Встановлено кореляційну залежність між періодом достиганням плодів (МЛ) і середньомісячною температурою січня (Тс) МЛ = 1,27 + 0,18Тс. (R2 = 0,945) (Herrera, 1984). Із збільшенням тривалості вегетаційного сезону рослини мають більше часу на виконання своїх функцій і довші сезони дозрівання сприяють вторгненню видів у стійкі ценози. Якщо різниця середньосічневої температури найхолоднішого регіону м. Сум (–6,3 °С), а Південного берега Криму (+2 °С) становить 8,3 °С, то середній період дозрівання плодів відповідно збільшується майже на три місяці. При сучасних тенденціях зміни клімату, у першу чергу за рахунок підвищення зимових температур на 2 °С, період дозрівання збільшується майже на півтора місяця, а це означає зростання популяцій птахів-карпофагів і як наслідок збільшення потенційної інтенсивності формування перелісків.

Як ми відмітили раніше, між кліматом та орнітофауною карпофагів існує багатогранний зв'язок. У напрямку від Арктики до тропіків збільшується кількість та різноманіття видів, бо на півночі за короткий період вони не встигають виростити пташенят. Птахи-карпофаги з північних широт відлітають взимку, а в південних, зимуючи, живляться плодами, які дозрівають восени і навіть тримаються на деревах взимку. Збільшення чисельності їх популяцій зумовлено і скороченням популяцій хижих птахів. У Середній Європі кількість видів птахів-карпофагів біля 60, які харчуються плодами різних видів, надаючи перевагу плодам червоного та чорного кольорів (Howe, 1986). Наприклад, плоди *Prunus mahaleb* (*Cerasus mahaleb*) в Іспанії споживають 28 видів птахів (Jordano, 2000). Як приклад можна навести те, що у межах

с. Хотинівка, розташованого в типових умовах на межі Лісової та Лісостепової зони (Ніжинського р-ну, Чернігівська обл.) зафіксовано понад 100 видів птахів, із числа яких майже половина є еври- та фітофагами (Kuzmenko, Vakulik, 2025). Зокрема, лише сойка (*Garrulus glandarius*) розповсюджує біля півсотні видів як із сухими, так і соковитими плодами (Levina, 1957). Час проходження плодів через тракт живлення у птахів досить короткий (від 0,5 до 3 годин), протягом якого відбувається скарифікація, а пташиний послід як правило відкладається на відкритих місцях, що стимулює як проростання, так і є поживним субстратом для подальшого виживання.

У процесі розвитку від початкової появи чагарників до формування лісу в природних умовах наступає стадія перелісків (*Rhamno-Prunetea*), що характеризується наявністю угруповань невисоких дерев та кущів, розташованих таким чином, що їх крони не змикаються. Трав'яний покрив типовий для відкритих угруповань і домінують відповідні види залежно від едафічних умов класів *Geranio-Trifolietea*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Festuco-Brometea*. Цей процес самозаліснення пов'язаний із відсутністю випасу, пожеж, сінокосіння, а також, як відмічається у літературі, кліматичними змінами останніх десятиліть. Такі угруповання не характерні для зворотних дигресивних процесів трансформації лісів, тобто є новими.

Подальший розвиток відповідних ценозів відбувається двома шляхами. Формування дерев чи високих чагарників (*Malus sylvestris*, *Pyrus communis*, *Acer negundo*, *Swida sanguinea*), під наметом яких зникають типові трав'яні геліофіти і з'являються сциогеліофіти. При заростанні кущами (*Prunus spinosa*, *Caragana frutex*, *Spiraea* sp.) спостерігається розширення їх куртин завдяки розвитку кореневої системи і у процесі їх змикання, ущільнення з'являються нітрофільні сціофіти (*Galium aparine* L., *Chelidonium majus* L., *Geum urbanum* L., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoff., *Viola hirta* L.). У процесі подальшого формування куртин спостерігається їх диференціація: центральне місце займають вищі, тіневитриваліші, *Swida sanguinea*, *Rhamnus cathartica*, *Crataegus* sp., які часто оточені густими заростями *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare*, периферії — низькорослі *Cerasus fruticosa* (Pall.) Borkh., *Caragana frutex*, *Amygdalus nana*. У центральній частині цього намету відмічені вищі дерева *Pyrus communis*, *Malus sylvestris*, *Acer negundo*, *Ulmus glabra*. Така форма, структура угруповання нагадує собою конус, що, як відомо, характеризує процеси наростання енергетичного потенціалу. В міру збільшення площі основи зростає висота деревостану, але це відбувається до певної межі, за якою ефект конуса втрачається і утворюється горизонтальна поверхня деревостану, з'являються аборигенні, характерні лісові види, тобто формується власне ліс.

Класифікація

Чагарники, переліски являють собою проміжну, тимчасову стадію сукцесії між трав'яними та лісовими ценозами, тому у класифікації рослинності на домінантній основі вони фактично відсутні або розглядалися у складі інших типів рослинності. Наприклад, у класифікації "Рослинності України" виділялися лише чагарникові степи (Bilyk, 1973). В класичних роботах еколого-флористичної класифікації їм приділялася більша увага і виділялися окремі класи (*Salicetea herbaceae*, *Rhamno-Prunetea*), проте вони частіше розглядалися на рівні нижчих синтаксономічних рангів (порядків, союзів) у складі інших класів: *Querco-Fagetea* (*Prunetalia spinosae*), *Mulgedio-Aconitetea* (*Pado-Sorbetum*, *Salicetum lapponum*, *Pulmonario-Alnetum viridis*), *Alnetea glutinosae* (*Salicetum pentandro-cinereae*), *Vaccinio-Piceetea* (*Rhododendro-Vaccinion*) тощо (Oberdorfer, 1957). В останні десятиліття акцент поділу на класи зміщується у напрямку оцінки морфофізіономічної будови домінантів і як наслідок синтаксономічний ранг чагарникових угруповань значно підвищено. В новому продромусі рослинності Європи (Weber, 1981; Mucina et al., 2016; Guarino et al., 2018), виділено 10 класів рослинності чагарників, зокрема такі, що характеризують самозаліснення: *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, *Franguletea*. Однак, деякі чагарникові угруповання розглядаються у складі деревної (хоча і не типової лісової) рослинності *Robinietea* (*Sambucetalia ramosae*, *Aegopodio podagrariae-Sambucion nigrae*), *Junipero-Pinetea* (*Juniperitalia hemisphaericae*). Деякі асоціації та союзи з домінуванням чагарників, були перенесені із класів трав'яної рослинності до чагарникової (наприклад, *Elytrigio nodosae-Rhuion coriariae*) (Didukh, Mucina, 2014). Виникають пропозиції щодо розробки

надкласових синтаксономічних категорій рослинності і відповідні лісові та чагарникові угруповання об'єднуються на вищому рівні формації (Willner, Faber-Langendoen, 2021).

Незважаючи на різну синтаксономічну підпорядкованість, за структурою ці угруповання не можуть бути зведені ні до лісового, ні до трав'яного типу і заслуговують на самостійність, що знайшло відображення у класифікації біотопів. У класифікації NATURA 2000 чагарники розглядаються як окремий тип (4010–4090), однак цілий ряд біотопів розподілено серед інших типів, наприклад, 2160 — Дюни із *Hippophae ramnoides*; 2170 — Дюни із *Salix repens* subsp. *argentea* (*Salicion arinariae*); 2250 — Узбережні дюни із *Juniperus* spp.; 2260 — Дюни склерофільних чагарників *Cisto-Lavanduletalia*; 3230, 3240 — Угруповання вздовж гірських річок із *Myricaria germanica* та *Salix elaeagnos*; 5110 — Стабільні ксеротермні формації *Buxus sempervirens* на скелястих схилах (*Berberidion* p. p.); 5130 — Угруповання із *Juniperus communis* на пустищах або вапнякових субстратах; 5210 — Матораль із *Juniperus* тощо. У класифікації біотопів EUNIS (Davies et al., 2004) блок чагарникового типу (F) значно потужніший (11 категорій другого і 41 — третього рангу), але при цьому ми спостерігаємо схожу картину. Аналогічний підхід було застосовано при розробці класифікації біотопів Лісової та Лісостепової зон України (Didukh et al., 2011), де окремі біотопи чагарникової рослинності розглядалися у складі лісового типу, хоча багато з них мають відповідники у класі F G:1.31 {F3.1} *Berberidion*; G:1.32 {F3.24, G1.7A1224} Мезотермофільні кленові зарості *Lamio purpureae-Acerion tatarici*; G:1.33 {F3.11} Мезоксерофільні тернові зарості *Prunion spinosae*; G:1.34 {F3.112} Мезоксерофільні зарості розових *Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Prunus* sp., *Pyrus communis*, *Malus praecox*; G:1.35 {F3.1} Мезонітрофільні зарості чагарників *Sambuco racemosae-Salicion capreae*. Така розбіжність трактувань пояснюється тим, що класифікація біотопів, на відміну від класифікації рослинності, не ґрунтується на чітких критеріях поділу, а їх основа залишається не визначена і різнопланова.

Класифікація угруповань такого типу ускладнюється ще і тим, що крім типових, сформованих заростей, наявні такі угруповання як переліски, коли дерева чи кущі ростуть окремо на значній віддалі. При класифікації рослинності, коли площі описів обмежуються незначними розмірами від 10×10 до 5×5 і навіть 10 м^2, переліски випадають з об'єктів аналізу геоботаніків, або дерева чи чагарники фіксуються як випадкові (Willner, Faber-Langendoen, 2021). Але з позицій ширшого огляду на рівні елементів ландшафту це потребує відображення.

Крім оцінки мозаїчності тобто просторової структури, важливою є часовий. Хоча чагарники та переліски є проміжним етапом розвитку ценозів від трав'яного до лісового типу, але останній відрізняється цілком іншою структурою та видовим складом. При цьому виникає питання, чи існують у природі стійкі, клімаксові угруповання типу перелісків? Наше знайомство з літературою свідчить, що такими можна вважати горіхово-плодові ліси Ірано-Туранського регіону (від Ірану до Таджикистану, Афганістану, Узбекистану та Пакистану), що заходять у Східне Середземномор'я. Можливе ширше трактування цих угруповань, що включають і рідколісся типу фісташників Середзем'я, які А. Новак (2025) пропонує виділити в окремий клас (*Pistacietea veri*) (open scrubs) (Frey, Probst, 1986; Zohary 1973; Nowak et al., 2022) або *Pistacieta* arid open woodlands (див. Lachashvili et al., 2020). Але зупинимося на горіхово-плодових лісах, поширених на західних схилах Ферганського хребта та південних схилах Чаткальського хребта на півдні Киргизстану, що являють собою унікальну екосистему, Ліси складаються переважно з дерев *Juglans regia* L. і *Malus sieversii* (Ledeb.) M. Roem., *Malus niedzwetzkyana* Dieck, які вважаються предковими одомашнених яблунь (Cornille et al., 2014). Характерними видами цих лісів є *Pyrus korshinskyi* Litv., *P. turcomanica* Maleev, *Acer turkestanicum* Pax, *Prunus Sogdiana* Vassilcz., *Crataegus* sp., *Betula* sp., *Juniperus* sp., *Populus* sp., *Fraxinus* sp., *Lonicera* sp., *Berberis* sp., *Cotoneaster* sp., *Rosa* sp., та інші види (Beer et al., 2008; Lazkov, Sultanova, 2014).

Хоча ці угруповання включають до класу *Querco-Fagetea*, але як вказано Epple (2001), зв'язок горіхово-плодових лісів з цим класом є відносно низьким. А. Новаком із співавторами (Novak et al., 2024) ці угруповання віднесені до двох порядків *Aceretalia turkestanici* A. Nowak, S. Świerszcz, S. Nowak, A. Nobis et M. Nobis 2024, що включають власне ліси з домінуванням *Malus sieversii*, *Acer regelii*, *A. turkestanica*, *Platanus orientalis*, *Juglans regia*, та *Crataegetalia ponticae*

A. Nowak, M. Nobis, S. Nowak, M. Kotowski, E. Klichowska, A. Nobis et S. Świerszcz 2024, що включає геміксерофільну чагарникову рослинність (так звані *Rosaria*), яка, по суті, аналогічна нашим перелискам. Однак лісові угруповання згаданого типу не зможуть сформуватися на території України в наших едафічних та кліматичних умовах, бо на рівнині вони заміщуються зімкнутими лісовими ценозами.

Висновки

Розріджені угруповання, що характеризуються мозаїчністю, невисокою (0,2–0,5) зімкнутістю кущів або поодиноких низькорослих (до 8 м) світлолюбних швидкоростучих дерев, у яких скривлені стовбури, галузяться від основи, гілки часто з колючками, під якими формується густий травостій (проективне покриття до 80%) називаємо перелісками. Це специфічний тип екосистем, стійкий до випасу та пожеж. Переважаючим елементом цих перелісків є ентомофільні фанерофіти родини *Rosaceae* (*Prunus*, *Cerasus*, *Crataegus*, *Rosa*, *Malus*, *Pyrus*), які мають м'ясисті плоди червоного чи чорного (рідше жовто-оранжового) кольору, ендозоохорне поширення, а також представників інших родин, зокрема *Fabaceae* (*Robinia*, *Gleditsia*) тощо. Їх формування зумовлено скороченням площ та інтенсивності випасу, кліматогенними змінами.

Аналіз флористичного спектру 66 полігонів перелісків, які репрезентують ботаніко-географічні регіони, засвідчив, що формування відповідних угруповань у першу чергу залежить від екологічних (едафічних) умов, регіонально-зонального місцезнаходження, тобто клімату, а також наявності близько зростаючих потенційних агентів. Ці зовнішні чинники, а також тригерні механізми структуризації, організації, відсутність випасу та сінокосіння, послаблення конкуренції внаслідок порушення трав'яного покриву, наявність агентів розповсюдження ендозоохорним та анемохорним способом — все це в комплексі визначають природні процеси сильватизації.

Основним способом поширення діаспор цих видів є ендозоохорія за допомогою птахів-карпофагів, чисельність яких збільшилася. У процесі проходження насіння та плодів через тракт живлення протягом короткого часу (від 0,5 до 3 годин), відбувається скарифікація, а пташиний послід як правило відкладається на відкритих місцях, що стимулює як проростання, так і є поживним субстратом для подальшого виживання.

Вплив клімату проявляється як у термінах достигання плодів, середні показники якого збільшуються від арктичної зони до тропіків, а в наших широтах триває 2,2–3,5 місяців, так збільшенням видового багатства орнітофауни, зростання популяцій птахів-карпофагів, які живляться плодами у зимовий період і, як наслідок, збільшення потенційної інтенсивності формування перелісків. Кліматичні зміни сприяють поширенню інвазійних видів, адаптованих до відповідної форми функціонування екосистем.

Чагарники, переліски являють собою проміжну, тимчасову стадію сукцесії між трав'яними та лісовими ценозами, тому у класифікації рослинності на домінантній основі фактично відсутні або розглядалися у складі інших типів рослинності. Наприклад, у класифікації "Рослинності України" виділялися лише чагарникові степи (Bilyk, 1973). В класичних роботах еколого-флористичної класифікації їм приділялася більша увага і виділялися окремі класи. У продромусі рослинності Європи (Mucina et al., 2016; Guarino et al., 2018; Willner, Faber-Langendoen, 2021) виділено 10 класів рослинності чагарників, зокрема такі, що характеризують самозалісснення: *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, *Franguletea*. Класифікація угруповань такого типу ускладнюється ще і тим, що крім типових, сформованих заростей, наявні такі угруповання як переліски, коли дерева чи кущі ростуть окремо на значній віддалі. Ці угруповання не можуть бути зведені ні до лісового, ні до трав'яного типу і заслуговують на самостійність, що знайшло відображення у класифікації біотопів.

У Центральній Азії існують стійкі горіхово-плодові лісові екосистеми, а у Середземномор'ї — рідколісся, однак у наших широтах переліски є проміжною стадією формування лісів.

Подяки

Дослідження ведуться в рамках виконання тем "Синтез фітосоціологічних даних як основи класифікації, картування, збереження рослинного покриву України в умовах впливу зовнішніх чинників" та "Розроблення і використання

методології та алгоритмів оцінки впливу воєнних дій на фіторізноманіття природних екосистем України для визначення їхніх втрат, відновлювального та адаптивного потенціалу", що фінансуються НАН України.

Висловлюю подяку Ю.В. Розенбліт за допомогу у підготовці даної публікації.

ДОТРИМАННЯ ЕТИЧНИХ НОРМ

Автор повідомляє про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Я.П. Дідух https://orcid.org/0000-0002-5661-3944

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Aliokhina O.V., Korus M.M., Turych V.V., Shpakivska I,M., Yashcenko P.T. 2022. *Sylvatyzaciya postahrarnykh ecosystem Shatskoho Poozerya*. Lviv, 200 pp. [Альохіна О.В., Корусь М.М., Турич В.В., Шпаківська І.М., Ященко П.Т. 2022. *Сильватизація постаграрних екосистем Шацького поозер'я*. Львів, 200 с.]

Ambrosino M., Torres Y., Lucero C., Lorda G., Ithurrart L., Martínez J.M., Armando L., Garayalde A., Busso C. 2022. Impacts of shrub encroachment on soil quality in the native Monte rangelands of Southwestern Buenos Aires, Argentina. *Research Square*. Preprint: 1–23. https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1577176/v1

Archer S. 2010. Rangeland conservation and shrub encroachment: new perspectives on an old problem. In: du Toit J., Kock R., Deutsch J. (eds.). *Rangelands or Wildlands? Livestock and Wildlife in Semi-Arid Ecosystems*. Chichester, UK: Blackwell Publishing Ltd, pp. 53–97.

Archer S., Predick K.I. 2014. An ecosystem services perspective on brush management: research priorities for competing land-use objectives. *Journal of Ecology*, 102: 1394–1407. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12314

Archer S.R., Boutton T.W., Hibbard K.A. 2001. Trees in grasslands: biogeochemical consequences of woody plant expansion. In: Schulze E.-D., Heimann M., Harrison S., Holland E.A., Lloyd J., Prentice I.C., Schimel D.S. (eds.). *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*. San Diego, CA: Academic Press, pp. 115–137.

Archer S., Schimel D.S., Holland E.A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO_2? *Climatic Change*, 29: 91–99. https://doi.org/10.1007/BF01091640

Ayers D., Melville G., Bean J., Beckers D., Ellis M., Mazzer T., Freudenberger D. 2001. *Woody Weeds, Biodiversity and Landscape Function in Western New South Wales*. WEST 2000, Dubbo, Australia, 221 pp.

Barber-Cross T., Filazzola A., Brown C., Dettlaff M.A., Batbaatar A., Grenke J.S.J., Peetoom Heida I., Cahill J.F. Jr. 2022. A global inventory of animal diversity measured in different grazing treatments. *Scientific Data*, 9: 209. https://doi.org/10.1038/s41597-022-01326-1

Bardgett R.D., Bullock J.M., Lavorel S., Manning P., Schaffner U., Ostle N., Chomel M., Durigan G., Fry E.L., Johnson D., Lavallee J.M., Le Provost G., Luo S., Png K., Sankaran M., Hou X., Zhou H., Ma L., Ren W., Li X., Ding Y., Li Y., Shi H. 2021. Combatting global grassland degradation. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2: 720–735. https://doi.org/10.1038/s43017-021-00207-2

Beer R., Kaiser F., Schmidt K., Ammann B., Carraro G., Grisa E., Tinner W. 2008. Vegetation history of the walnut forests in Kyrgyzstan (Central Asia): natural or anthropogenic origin? *Quaternary Science Reviews*, 27(5–6): 621–632. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2007.11.012

Berendse F. 1998. Effects of dominant plant species on soils during succession in nutrient-poor ecosystems. *Biogeochemistry*, 42: 73–88. https://doi.org/10.1023/A:1005935823525

Bilyk H.I. 1973. *Roslynnist URSR. Stepy, kam'ianysti vidslonennia, pisky*. Kyiv: Naukova Dumka, 427 pp. [Білик Г.І. 1973. *Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски*. Київ: Наукова думка, 427 с.]

Bond W.J., Midgley G.F. 2000. A proposed CO_2-controlled mechanism of woody plant invasion in grasslands and savannas. *Global Change Biology*, 6(8): 865–869. https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00365.x

Booth C., Sánchez-Bayo F., King G. 1996. Establishment of woody weeds in Western New South Wales. 2. Growth and competitive potential. *The Rangeland Journal*, 18(1): 80–98. https://doi.org/10.1071/RJ9960080

Cannone N., Guglielmin M., Casiraghi C., Malfasi F. 2022. *Salix* shrub encroachment along a 1000 m elevation gradient triggers a major ecosystem change in the European Alps. *Ecography*, 2022: 6007. https://doi.org/10.1111/ecog.06007

Chandregowda M.H., Murthy K., Bagchi S. 2018. Woody shrubs increase soil microbial functions and multifunctionality in a tropical semi-arid grazing ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 155: 65–72. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.02.006

Ciais P., Sabine C., Govindasamy B., Bopp L., Brovkin V., Canadell J., Chhabra A., Defries R., Galloway J., Heimann M., C. Jones, C. Le Quéré, R.B. Myneni, S. Piao, P. Thornton. 2013. Carbon and other biogeochemical cycles. In: *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge, United Kingdom; New York, NY, USA: Cambridge University Press, pp. 465–570.

Cornille A., Giraud T., Smulders M.J.M., Roldán-Ruiz I., Gladieux P. 2014. The domestication and evolutionary ecology of apples. *Trends in Genetics*, 30(2): 57–65. https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.10.002

Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S., Neilson R.P., Ayres M.P., Flannigan M.D., Hanson P.J., Irland L.C., Lugo A.E., Peterson C.J., Simberloff D., Swanson F.J., Stocks B.J., Wotton B.M. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience*, 51(9): 723–734. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2

Davies C.E., Moss D., Hill M.O. 2004. *EUNIS Habitat Classification Revised 2004*. Report to the European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, European Environment Agency, 307 pp. Available at: https://www.researchgate.net/publication/238708061_EUNIS_habitat_classification_revised_2004

Daryanto S., Eldridge D.J., Throop H.L. 2013. Managing semi-arid woodlands for carbon storage: Grazing and shrub effects on above- and belowground carbon. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 169: 1–11. https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.02.001

Denslow J.S. 1987. Fruit removal rates from aggregated and isolated bushes of the red elderberry, *Sambucus pubens*. *Canadian Journal of Botany*, 65: 1229–1235. https://doi.org/10.1139/b87-170

Didukh Ya., Mucina L. 2014. Validation of names of some syntaxa of the Crimean vegetation. *Lazaroa*, 35: 181–190.

Didukh Ya.P. 2008. Azot yak indykator funktsionuvannia ekosystem. In: *Etiudy fitoekolohii*. Kyiv: Aristei, pp. 231–245. [Дідух Я.П. 2008. Азот як індикатор функціонування екосистем. У кн.: *Етюди фітоекології*. Київ: Арістей, с. 231–245.]

Didukh Ya.P. 2023. *Roslynnist Vyshnevoi hory ta yiyi okolyts*. Kyiv; Chernivtsi: DrukArt, 142 pp. [Дідух Я.П. 2023. *Рослинність Вишневої гори та її околиць*. Київ; Чернівці: Друк Арт, 142 с.]

Didukh Ya.P., Fitsailo T.V., Korotchenko I.A., Yakushenko D.M., Pashkevych N.A. 2011. *Biotopy lisovoi ta lisostepovoi zon Ukrainy*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: TOV "Makros", 288 pp. [Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А., Якушенко Д.М., Пашкевич Н.А. 2011. Біотопи лісової та лісостепової зон України. Ред. Я.П. Дідух. Київ: ТОВ "Макрос", 288 с.]

Ding J., Eldridge D.J. 2023. The success of woody plant removal depends on encroachment stage and plant traits. *Nature Plants*, 9: 58–67. https://doi.org/10.1038/s41477-022-01307-7

Ding L., Chen H., Wang M., Wang P. 2024. Shrub expansion raises both aboveground and underground multifunctionality on a subtropical plateau grassland: coupling multitrophic community assembly to multifunctionality and functional trade-off. *Frontiers in Microbiology*, 14: 1339125. https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1339125

Drees T.H., Ochocki B.M., Collins S.L., Miller T.E.X. 2023. Demography and dispersal at a grass-shrub ecotone: a spatial integral projection model for woody plant encroachment. *Ecological Monographs*, 93: e1574. https://doi.org/10.1002/ecm.1574

Eldridge D.J., Ding J. 2020. Remove or retain: ecosystem effects of woody encroachment and removal are linked to plant structural and functional traits. *New Phytologist*, 229: 2637–2646. https://doi.org/10.1111/nph.17045

Eldridge D.J., Soliveres S. 2014. Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany*, 62: 594–608. https://doi.org/10.1071/BT14137

Eldridge D.J., Wilson B.R., Oliver I. 2003. Regrowth and Soil Erosion in the Semi-arid Woodlands of New South Wales. Sydney: NSW Department of Land and Water Conservation, 42 pp.

Eldridge D.J., Bowker M.A., Maestre F.T., Roger E., Reynolds J.F., Whitford W.G. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 14: 709–722. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01630.x

Epple C. 2001. A vegetation study in the walnut and fruit-tree forests of southern Kyrgyzstan. *Phytocoenologia*, 31: 571–604.

Fitsailo T.V. 2016. Chaharnykova roslynnist Podilsko-Bessarabskoho Prydnistrov'ia. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 71: 72–84. [Фіцайло Т.В. 2016. Чагарникова рослинність Подільсько-Бессарабського Придністров'я. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 71: 72–84.]

Fitsailo T.V. 2018. *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962. In: *Prodromus roslynnosti Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 402–413. [Фіцайло Т.В. 2018. *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962. У кн.: *Продромус рослинності України*. Київ: Наукова думка, с. 402–413.

Frey W., Probst W. 1986. A synopsis of the vegetation of Iran. In: Kürschner H. (ed.) *Contributions to the vegetation of Southwest Asia*. [Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A (Naturwissenschaften), Nr. 24]. Wiesbaden: Dr. Ludwig Reichert, 9–43.

Gibbens R.P., McNeely R., Havstad K.M., Beck R.F., Nolen B. 2005. Vegetation changes in the Jornada Basin from 1858 to 1998. *Journal of Arid Environments*, 61: 561–668. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.10.001

Gilliam F.S. 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology*, 94(6): 1176–1191. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01155.x

Gómez-García D., Aguirre de Juana Á.J., Jiménez Sánchez R., Manrique Magallón C. 2023. Shrub encroachment in Mediterranean mountain grasslands: Rate and consequences on plant diversity and forage availability. *Journal of Vegetation Science*, 34(1): e13174. https://doi.org/10.1111/jvs.13174

Gosper C.R., Stansbury C.D., Vivian-Smith G. 2005. Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. *Diversity and Distributions*, 11: 549–558. https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00195.x

Guarino R., Willner W., Pignatti S., Attorre F., Loidi J. 2018. Spatio-temporal variations in the application of the Braun-Blanquet approach in Europe. *Phytocoenologia*, 48: 239–250. https://doi.org/10.1127/phyto/2017/0181

Henkin Z. 2023. The role of brush encroachment in Mediterranean ecosystems: a review. *Israel Journal of Plant Sciences*, 69: 1–12. https://doi.org/10.1163/22238980-bja10039

Herrera C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54(1): 1–23.

Howe H.F. 1986. Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals. In: *Seed Dispersal*. Ed. D.R. Murray. Sydney: Academic Press, pp. 123–183.

Idbella M., De Filippis F., Zotti M., Sequino G., Abd-ElGawad A.M., Fechtali T., Mazzoleni S., Bonanomi G. 2022. Specific microbiome signatures under the canopy of Mediterranean shrubs. *Applied Soil Ecology*, 173: 104407. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104407

Jolly W.M., Cochrane M.A., Freeborn P.H., Holden Z.A., Brown T.J., Williamson G.J., Bowman D.M.J.S. 2015. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6: 7537. https://doi.org/10.1038/ncomms8537

Jordano P., Schupp E.W. 2000. Seed disperser effectiveness: the quantity component and patterns of seed rain for *Prunus mahaleb*. *Ecological Monographs*, 70: 591–615.

Kamelin R.V. 1973. *Florogeneticheskiy analiz estestvennoy flory gornoy Sredney Azii*. Leningrad: Nauka, 356 pp. [Камелин Р.В. 1973. *Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии*. Ленинград: Наука, 356 с.]

Kerley G.I.H., Knight M.H., De Kock M. 1995. Desertification of subtropical thicket in the eastern Cape, South Africa: are there alternatives? *Journal of Arid Environments*, 30: 115–127.

Khazieva E., Verburg P.H., Pazúr R. 2022. Grassland degradation by shrub encroachment: Mapping patterns and drivers of encroachment in Kyrgyzstan. *Journal of Arid Environments*, 207: 104849. https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2022.104849

Knapp A.K., Briggs J.M., Collins S.L., Archer S.R., Bret-Harte M.S., Ewers B.E., Peters D.P.C., Young D.R., Shaver G.R., Pendall E., Cleary M.B. 2008. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology*, 14(3): 615–623. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01512.x

Korus M.M. 2020. *Sylvatization of postagrarian ecosystems of the Shatsk Lakeland (conditionality, ecological-phytocenotic features of successions)*. Cand. Sci. Diss. Abstract. Lviv, Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, 22 pp. [Корусь М.М. 2020. *Сильватизація постаграрних екосистем Шацького поозер'я (зумовленість, еколого-фітоценотичні особливості сукцесій)*. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 06.00.16. Львів, Інститут екології Карпат НАН України, 22 с.]

Korus M.M., Yashcenko P.T. 2021. Zumovlenist I proyavy sylvatyzaciyi postahrarnykh ecosystem ukrainskoyi chastyny transkordonnoho biosfernoho rezervatu "Zakhidne Polissia". *Scientific Bulletin of UNFU*, 35(3): 68–73. [Корусь М.М., Ященко П.Т. 2021. Зумовленість і прояви сильватизації постаграрних екосистем української частини транскордонного біосферного резервату "Західне Полісся". *Науковий вісник НЛТУ України*, 35(3): 68–73.]

Kuzmenko L.P., Vakulik N.S. 2025. Ornitonaselennia sela Khotynivka Nizhynskoho raionu Chernihivskoi oblasti, Ukraina. *Research Notes. Biological Sciences (Nizhyn Mykola Gogol State University)*, 1: 1–21. [Кузьменко Л.П., Вакулік Н.С. 2025. Орнітонаселення села Хотинівка Ніжинського району Чернігівської області, Україна. *Наукові записки НДУ ім. Гоголя. Біологічні науки*, 1: 1–21.] https://doi.org/10.31654/2786-8478-2025-bn-1-7-21

Lazkov G.A., Sultanova B.A. 2014. *Kadastr flory Kyrgyzstana. Sosudistye rasteniia*. Bishkek: National Academy of Sciences of the Kyrgyz Republic, Bishkek, 126 p. [Лазьков Г.А., Султанова Б.А. 2014. *Кадастр флоры Кыргызстана. Сосудистые растения*. Бишкек: Национальная академия наук Кыргызской Республики, 126 с.]

Levey D.J. 1987. Seed size and fruit-handling techniques of avian frugivores. *The American Naturalist*, 129(4): 471–485. https://doi.org/10.1086/284652

Levina R.E. 1957. *Sposoby rasprostraneniia plodov i semian*. Moscow: Izdatelstvo Moskovskogo universiteta, 360 pp. [Левина Р.Е. 1957. *Способы распространения плодов и семян*. Москва: Издательство Московского университета, 360 с.]

Li D., Liu Y., Yang X., Zhang X., Shi Z. 2023. Shrub encroachment alters plant trait response to nitrogen addition in a semi-arid grassland. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1103371. https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1103371

Li J., Okin G.S., Alvarez L., Epstein H. 2008. Effects of wind erosion on the spatial heterogeneity of soil nutrients in two desert grassland communities. *Biogeochemistry*, 88: 73–88. https://doi.org/10.1007/s10533-008-9195-6

Liao C., Clark P.E., DeGloria S.D. 2018. Bush encroachment dynamics and rangeland management implications in southern Ethiopia. *Ecology and Evolution*, 8(23): 11694–11703. https://doi.org/10.1002/ece3.4621

Liu J., Wang J., Morreale S.J., Schneider R.L., Li Z., Wu G.-L. 2023. Contributions of plant litter to soil microbial activity improvement and soil nutrient enhancement along with herb and shrub colonization expansions in an arid sandy land. *CATENA*, 227: 107098. https://doi.org/10.1016/j.catena.2023.107098

Ludwig F., Kroon H., Prins H.H.T., Berendse F. 2001. Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African savanna. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 579–588. https://doi.org/10.2307/3237009

Lv G., He M., Li Q., Wang Z., Wang C. 2023. Experimental climate change in desert steppe reveals the importance of C_4 plants for ecosystem carbon exchange. *Ecological Indicators*, 154: 110705. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110705

Maestre F.T., Bowker M.A., Puche M.D., Hinojosa M.B., Martínez I., García-Palacios P., Castillo-Monroy A.P., Soliveres S., Luzuriaga A.L., Sánchez A.M., Carreira J.A., Gallardo A., Escudero A. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters*, 12(9): 930–941. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01352.x

Malfasi F., Cannone N. 2020. Climate warming persistence triggered tree ingression after shrub encroachment in a high alpine tundra. *Ecosystems*, 23(8): 1657–1675. https://doi.org/10.1007/s10021-020-00495-7

McKinley D.C., Blair J.M. 2008. Woody plant encroachment by *Juniperus virginiana* in a mesic native grassland promotes rapid carbon and nitrogen accrual. *Ecosystems*, 11: 454–468. https://doi.org/10.1007/s10021-008-9133-4

Meik J.M., Jeo R.M., Mendelson J.R., Jenks K.E. 2002. Effects of bush encroachment on an assemblage of diurnal lizard species in central Namibia. *Biological Conservation*, 106: 29–36. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00226-9

Mucina L., Bültmann H., Dierssen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(Issue S1): 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257

Noble J.C. 1997. *The delicate and noxious scrub: CSIRO studies on native tree and shrub proliferation in the semi-arid woodlands of Eastern Australia*. Lyneham, ACT: CSIRO Wildlife and Ecology, 137 pp.

Nowak A., Nobis M., Nowak S., Kotowski M., Klichowska E., Nobis A., Świerszcz S. 2022. Syntaxonomy and ecology of thermophilous deciduous open woodlands and scrub vegetation in Tajikistan (Middle Asia). *Dendrobiology*, 87: 47–68. https://doi.org/10.12657/denbio.087.004

Nowak A., Świerszcz S., Nowak S., Nobis A., Klichowska E., Nobis M. 2024. Conspectus of the vegetation types of Tajikistan and adjacent areas with special focus on phytosociological classes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 93: 1–16. https://doi.org/10.5586/asbp/191675

Oberdorfer E. 1957. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie*, 10: 1–564.

Okin G.S., Mahowald N., Chadwick O.A., Artaxo P. 2004. Impact of desert dust on the biogeochemistry of phosphorus in terrestrial ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, 18: GB2005. https://doi.org/10.1029/2003GB002145

Pacala S.W., Hurtt G.C., Baker D., Peylin P., Houghton R.A., Birdsey R.A., Heath L., Sundquist E.T., Stallard R.F., Ciais P., Moorcroft P., Caspersen J.P., Shevliakova E., Moore B., Kohlmaier G., Holland E., Gloor M., Harmon M.E., Fan S.-M., Sarmiento J.L., Goodale C.L., Schimel D., Field C.B. 2001. Consistent land- and atmosphere-based US carbon sink estimates. *Science*, 292: 2316–2320. https://doi.org/10.1126/science.1057320

Parmesan C., Morecroft M.D., Trisurat Y., Adrian R., Anshari G.Z., Arneth A., Gao Q., Gonzalez P., Harris R., Price J. 2022. Terrestrial and freshwater ecosystems and their services. In: *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, pp. 197–377. https://doi.org/10.1017/9781009325844.004

Pärtel M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83(9): 2361–2366. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2361:LPDPAE]2.0.CO;2

Payne R.J., Caporn S.J.M., Stevens C., Carroll J., Gowing D.J.G., Dise N.B. 2013. Inferring nitrogen deposition from plant community composition. *Ecological Indicators*, 26: 1–4. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.10.013

Peltzer D.A., Allen R.B., Lovett G.M., Whitehead D., Wardle D.A. 2010. Effects of biological invasions on forest carbon sequestration. *Global Change Biology*, 16(2): 732–746. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02038.x

Peters D.P.C., Pielke R.A., Bestelmeyer B.T., Allen C.D., Munson-McGee S., Havstad K.M. 2004. Cross-scale interactions, nonlinearities, and forecasting catastrophic events. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 15130–15135. https://doi.org/10.1073/pnas.0403822101

Pierce N.A., Archer S.R., Bestelmeyer B.T., James D.K. 2019. Grass-shrub competition in arid lands: an overlooked driver in grassland–shrubland state transition? *Ecosystems*, 22(3): 619–628. https://doi.org/10.1007/s10021-018-0290-9

Polley H.W., Johnson H.B., Mayeux H.S. 1994. Increasing CO_2: comparative responses of the C_4 grass *Schizachyrium* and grassland invader *Prosopis*. *Ecology*, 75: 976–988.

Poorter H., Navas M.-L. 2003. Plant growth and competition at elevated CO_2: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist*, 157: 175–198. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00680.x

Pratt T.K., Stiles E.W. 1983. How long fruit-eating birds stay in the plants where they feed: implications for seed dispersal. *The American Naturalist*, 122: 797–805.

Ramírez J.A., Díaz M. 2008. The role of temporal shrub encroachment for the maintenance of Spanish holm oak *Quercus ilex* dehesas. *Forest Ecology and Management*, 255: 1976–1983.

Reich P.B., Tilman D., Craine J., Ellsworth D., Tjoelker M.G., Knops J., Wedin D., Naeem S., Bahauddin D., Goth J., Bengtson W., Lee T.D. 2001. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO_2 and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150(2): 435–448. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00114.x

Reynolds J.F., Virginia R.A., Kemp P.R., de Soyza A.G., Tremmel D.C. 1999. Impact of drought on desert shrubs: Effects of seasonality and degree of resource island development. *Ecological Monographs*, 69: 69–106. https://doi.org/10.1890/0012-9615(1999)069[0069:Iodods]2.0.Co;2

Reynolds J.F., Stafford Smith D.M., Lambin E.F., Turner B.L., Mortimore M., Batterbury S.P.J., et al. 2007. Global desertification: building a science for dryland development. *Science*, 316: 847–851. https://doi.org/10.1126/science.1131634

Root-Bernstein M., Hoag C. 2022. Does shrub encroachment reduce foraging grass abundance through plant–plant competition in Lesotho mountain rangelands? *PeerJ*, 10: e13597. https://doi.org/10.7717/peerj.13597
Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M., Wall D.H. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770–1774. https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770
Schlesinger W.H., Pilmanis A.M. 1998. Plant-soil interactions in deserts. *Biogeochemistry*, 42: 169–187.
Schlesinger W.H., Raikes J.A., Hartley A.E., Cross A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, 77(2): 364–374. https://doi.org/10.2307/2265615
Schlesinger W.H., Reynolds J.F., Cunningham G.L., Huenneke L.F., Jarrell W.M., Virginia R.A., Whitford W.G. 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science*, 247(4946): 1043–1048. https://doi.org/10.1126/science.247.4946.1043
Settele J., Scholes R., Betts R., Bunn S., Leadley P., Nepstad D., Overpeck J.T., Taboada M.A. 2014. Terrestrial and inland water systems. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Ed. C.B. Field, V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea. Cambridge, UK; New York, USA: Cambridge University Press, pp. 271–359.
Shpakivska I.M., Storozhuk I.M. 2013. The postagrarian transformation of the physical properties of the soil Verkhniodnistrovsky Beskydy Mts. *Scientific Bulletin of UNFU*, 23(10): 45–50. [Шпаківська І.М., Сторожук І.М. 2013. Постагрогенна трансформація фізичних властивостей ґрунтів сильватизаційної серії на території Верхньодністровських Бескидів. *Науковий вісник НЛТУ України*, 23(10): 45–51.]
Smith D.L., Johnson L. 2004. Vegetation-mediated changes in microclimate reduce soil respiration as woodlands expand into grasslands. *Ecology*, 85: 3348–3361. https://doi.org/10.1890/03-0576
Snow D.W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. *Ibis*, 113: 194–202. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1971.tb05144.x
Song Q., Wang T. 2022. Effects of shrub encroachment in the Inner Mongolia ecotones between forest and grassland on the species diversity and interspecific associations. *Agronomy*, 12: 2575. https://doi.org/10.3390/agronomy12102575
Theurillat J.-P., Guisan A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Climatic Change*, 50(1): 77–109. https://doi.org/10.1023/A:1010632015572
Trollope W.S.W., Hobson F.O., Danckwerts J.E., Van Niekerk J.P. 1989. Encroachment and control of undesirable plants. In: *Veld Management in the Eastern Cape*. Eds J.E. Danckwerts, J.P. Van Niekerk. Pretoria: Government Printer, pp. 73–89.
Tu Y., Yao Z., Guo J., Yang L., Zhu Y., Yang X., Shi Z. 2024. Predicting the potential risk of Caragana shrub encroachment in the Eurasian steppe under anthropogenic climate change. *Science of the Total Environment*, 944: 173925. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.173925
Wamelink G.W.W., Goedhart P.W., van Dobben H.F., Berendse F. 2005. Plant species as predictors of soil pH: replacing expert judgement with measurements. *Journal of Vegetation Science*, 16(4): 461–470. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02386.x
Wamelink G.W.W., Mol-Dijkstra J.P., Reinds G.J., Voogd J.C., Bonten L.T.C., Posch M., Hennekens S.M., de Vries W. 2020. Prediction of plant species occurrence as affected by nitrogen deposition and climate change on a European scale. *Environmental Pollution*, 266: 115257. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115257
Wang W., Kang Y., Liu M., Yang T., Bao D., Ji W., Su J. 2025. Shrub encroachment in alpine meadows facilitates soil carbon and nitrogen storage by redistributing soil water. *CATENA*, 256: 109061. https://doi.org/10.1016/j.catena.2025.109061
Weber von H.E. 1981. *Revision der Sektion Corylifolii (Gattung Rubus, Rosaceae) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa*. Hamburg; Berlin: Paul Parey, 229 pp.
Willner W., Faber-Langendoen D. 2021. Braun-Blanquet meets EcoVeg: a formation and division level classification of European phytosociological units. *Vegetation Classification and Survey*, 2: 276–291. https://doi.org/10.3897/VCS/2021/71299
Wilson S.D., Tilman D. 1991. Components of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, 72(3): 1050–1065. https://doi.org/10.2307/1940605
Wu Q., Ren H., Bisseling T., Han G. 2021. Long-term warming and nitrogen addition have contrasting effects on ecosystem carbon exchange in a desert steppe. *Environmental Science & Technology*, 55(11): 7256–7265. https://doi.org/10.1021/acs.est.0c06526
Yannarell A.C., Menning S.E., Beck A.M. 2014. Influence of shrub encroachment on the soil microbial community composition of remnant hill prairies. *Microbial Ecology*, 67: 897–906. https://doi.org/10.1007/s00248-014-0369-6
Yashcenko P.T., Nadorozhniak O.Ya. 2003. Silvatization as a process and factor of renaturalization of natural ecosystems of Western Polissya. *Scientific Bulletin of UNFU. Forestry research in Ukraine*, 13.3: 171–176. [Ященко П.Т., Надорожняк О.Я. 2003. Сильватизація як процес і фактор ренатуралізації природних екосистем Західного Полісся. *Науковий вісник. Лісівницькі дослідження в Україні*, 13.3: 171–176.]
Yukhnovskyi V.Yu., Dudarets S.M., Maluha V.M., Khryk V.M. 2013. *Protyeroziyini lisovi nasadzhehya yaruzhno-balkovykh system: monohrafiya*. Kyiv: Kondor, 512 pp. [Юхновський В.Ю., Дударець С.М., Малюга В.М., Хрик В.М. 2013. *Протиерозійні лісові насадження яружно-балкових систем*. Київ: Кондор, 512 с.]
Zhang G., Kou X., Zhang X., Bai W., Liang W. 2020. Effect of row spacings on soil nematode communities and ecosystem multifunctionality at an aggregate scale. *Scientific Reports*, 10: 4779. https://doi.org/10.1038/s41598-020-61498-x

Zhou Y., Boutton T.W., Wu X.B. 2018. Woody plant encroachment amplifies spatial heterogeneity of soil phosphorus to considerable depth. *Ecology*, 99: 136–147. https://doi.org/10.1002/ecy.2051

Zlobin Yu.A. 2009. *Populatsionnaya ekologia rasteniy: sovremennoye sostoyanie, tochki rosta*. Sumy: Universytetska kniga, 263 pp. [Злобин Ю.А. 2009. *Популяционная экология растений современное состояние, точки роста*. Сумы: Университетская книга, 263 с.]

Zohary M. 1973. *Geobotanical Foundations of the Middle East*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. Vol. 1: 340 pp.; Vol. 2: pp. 341–738.

Formation of the structure of spontaneous afforestation in Ukraine

Ya. DIDUKH
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Abstract. Spontaneous afforestation (sylvatization) is a complex, multi-vector process that has intensified worldwide in recent decades and that brings both positive and negative implications. In Ukraine, this process manifests in several forms, including the development of open, mosaic-like communities with low canopy closure (0.2–0.5) formed by shrubs and low-stature, light-demanding, fast-growing trees, beneath which a dense herb layer persists. We refer to this specific type of communities as *pereliski* (open, patchy shrub–tree renewal groves, copices, etc.), which are resistant to grazing and fire. Studies conducted at 66 sites demonstrate that the formation of these communities depends on ecological (edaphic) conditions, regional-zonal position, and the presence of nearby potential propagule sources. A total of 56 shrub and tree species from 22 families were recorded, with the most numerous being entomophilous, endozoochorous representatives of *Rosaceae* (e.g., *Crataegus* sp., *Rosa* sp., *Malus sylvestris* s. l., *Pyrus communis* s. l.). Their development is driven by a reduction in grazing area and intensity, climate-related changes, and increasing populations of frugivorous birds. Subsequent community development proceeds through the stages ranging from isolated trees or shrubs to the formation of dense, cone-shaped thickets with woody species occupying the centre. In dominance-based vegetation classifications, these communities are largely absent or treated as successional stages within other vegetation types. In the *EuroVegChecklist*, ten shrub vegetation classes are recognized, including those associated with spontaneous afforestation, such as *Crataego-Prunetea*, *Lonicero-Rubietea plicati*, and *Franguletea*. Although stable walnut-fruit forests occur in Central Asia, and open woodlands are characteristic of the Mediterranean region, in our latitudes, *pereliski* (renewal groves) represent intermediate and temporary successional stages between forests and grasslands.

Keywords: climate, endozoochory, frugivorous birds, grazing, *Rosaceae*, successions, sylvatization, taillis copses