УДК 502/504 (477.53)
DOI https://doi.org/10.32782/naturalspu/2026.1.8

ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ ТА ЕКОЛОГІЧНА СТРУКТУРА ЧАГАРНИКОВОГО ЯРУСУ ЛІСОВИХ УГРУПОВАНЬ У МЕЖАХ БАСЕЙНУ РІЧКИ ВОРСКЛА ПОЛТАВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Хмелевський Дмитро Олександрович,
аспірант
Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г Короленка
ORCID ID: 0009-0003-9860-9737

У статті досліджено закономірності формування, просторову та екологічну структуру чагарникового ярусу лісових угруповань у межах басейну річки Ворскла Полтавської області. Актуальність дослідження зумовлена тим, що чагарниковий ярус є невід'ємним структурним компонентом зрілих лісів, який виконує низку важливих екосистемних послуг, створює специфічний мікроклімат під наметом та безпосередньо впливає на природне поновлення деревних видів. Метою роботи є встановлення екоценотичних закономірностей формування чагарникового ярусу, математичне доведення впливу домінантних видів деревного намету (едифікаторів) та розробка математичних моделей реакції підліску на вікові зміни лісу. Дослідження базувалося на методах системного аналізу, математичної статистики та екологічного моделювання з використанням оцифрованої бази даних, що охоплювала 4115 лісо-таксаційних виділів ДП «Ліси України». Для оцінки біорізноманіття застосовано індекс Шеннона-Вінера, а для перевірки гіпотези щодо впливу едифікатора – непараметричний критерій Крускала-Уолліса. Встановлено, що видова структура підліску характеризується значною диспропорцією і формується за рахунок кількох ключових видів. Абсолютним домінантом виступає Corylus avellana L., яка займає площу понад 5740 га. Найвища складність та стійкість угруповань формується в умовах формацій Ulmeta minoris та Fraxineta excelsioris. Доведено на найвищому рівні значущості ($p < 10^{-22}$), що густота чагарників контролюється домінантним видом деревного ярусу: світлолюбні породи (Pinus sylvestris L., Fraxinus excelsioris L.) створюють оптимальний фітоклімат. Розвиток чагарників має нелінійну вікову динаміку з фазами максимального розвитку (10–40 років), інтенсивного витіснення (50–90 років) та стабілізації (> 100 років). Розроблена множинна регресійна модель доводить сувору зворотну залежність повноти чагарників від віку та зімкнутості крон деревного намету ($p < 0.001$). Окремо виділено проблему біологічних інвазій, які є загрозою для аборигенного біорізноманіття: зафіксовано поширення 5 чужорідних видів чагарників на загальній площі 515,8 га (4,02% від площі покриття), серед яких головним експансіоністом виступає Caragana arborescens Lam. (понад 202 га), що змінює хімізм ґрунту і потребує розробки спеціальних лісогосподарських заходів для контролю.

Ключові слова: *чагарниковий ярус, лісові угруповання, адвентивні види, едифікатор, вікова динаміка, біологічні інвазії.*

Khmelevskyi Dmytro. Patterns of formation and ecological structure of the shrub layer of forest communities within the Vorskla River basin of Poltava region

The article investigates the patterns of formation, spatial, and ecological structure of the shrub layer in forest communities within the Vorskla River basin in the Poltava region. The relevance of the study is due to the fact that the shrub layer is an integral structural component of mature forests, which performs a number of important ecosystem services, creates a specific microclimate under the canopy, and directly affects the natural regeneration of tree species. The aim of the work is to establish the ecocoenotic patterns of the shrub layer formation, mathematically prove the influence of dominant species of the tree canopy (edifiers), and develop mathematical models of the reaction of the undergrowth to age-related changes in the forest. The research was based on the methods of system analysis, mathematical statistics, and ecological modeling using a digitized database covering 4115 forest taxation unities of the State Enterprise «Forests of Ukraine». To assess biodiversity, the Shannon-Wiener index was used, and to verify the hypothesis regarding the influence of the edifier, the non-parametric Kruskal-Wallis test was applied. It has been established that the species structure of the undergrowth is characterized by significant disproportion and is formed by several key species. The absolute dominant is Corylus avellana L., which occupies an area of over 5740 hectares. The highest complexity and stability of communities are formed under the conditions of Ulmeta minoris and Fraxineta excelsioris formations. It is proved at the highest level of significance ($p < 10^{-22}$) that the density of shrubs is controlled by the dominant species of the tree layer: light-demanding species (Pinus sylvestris L., Fraxinus excelsioris L.) create an optimal phytoclimate. The development of shrubs has a non-linear age dynamics with phases of maximum development (10–40 years), intensive displacement (50–90 years), and stabilization (> 100 years). The developed multiple regression model proves a strict inverse dependence of the density of shrubs on the age and crown closure of the tree canopy ($p < 0.001$). The problem of biological invasions, which are a threat to native biodiversity, is highlighted separately: the spread of 5 alien species of shrubs was recorded on a total area of 515.8 hectares (4.02% of the coverage area), among which the main expansionist is Caragana arborescens Lam. (over 202 hectares), which changes soil chemistry and requires the development of special forestry measures for control.

Key words: *shrub layer, forest communities, adventive species, edifier, age dynamics, biological invasions.*

Вступ. Чагарниковий ярус є невід'ємним структурним компонентом зрілих лісових угруповань. Його формування та розвиток відіграють критичну роль у функціонуванні лісової екосистеми загалом. Чагарники

© Хмелевський Д. О., 2026
Стаття поширюється на умовах ліцензії відкритого доступу (CC BY 4.0)

виконують низку важливих екосистемних послуг: від ґрунтозахисної та водорегулюючої функцій до забезпечення трофічних баз та середовищ існування для птахів і ссавців. Крім того, чагарники створюють специфічний мікроклімат під наметом лісу, що впливає на природне поновлення деревних видів, часто виступаючи потужним конкурентом за елементи живлення та вологу на початкових етапах росту сходів дерев.

Вивчення трав'яно-чагарничкового ярусу в лісах має більш ніж сторічну історію. Ще більш ніж 100 років тому А. Хитров (1908) у своїй класичній роботі підкреслював, що рослини, які утворюють трав'яно-чагарничковий ярус, повинні бути предметом ретельного вивчення, оскільки вони відіграють важливу роль у житті лісу і виступають індикатором його стану. Протягом XX століття результатам вивчення трав'яно-чагарничкового ярусу присвячена велика кількість публікацій. Цей ярус розглядався або, як антагоніст механізму стійкої самопідтримки рослин деревного ярусу, або, навпаки, як функціонально необхідну частину лісового фітоценозу. Типологія лісів і флористична класифікація лісових фітоценозів багато в чому спираються на характер живого покриву. Рослини трав'яно-чагарничкового ярусу регулюють чисельність і якість підросту деревних порід [1–5].

Попри значну біоценотичну роль, просторова структура, видове різноманіття та динаміка чагарникового ярусу часто залишаються поза фокусом детальних досліджень, поступаючись вивченню деревного ярусу. У зв'язку з цим, метою даного дослідження є встановлення екоценотичних закономірностей формування чагарникового ярусу, математичне доведення впливу едифікаторів (домінантних видів), а також розробка математичних моделей, що описують реакцію чагарників на вікові зміни лісу.

Матеріали та метод. Дослідження закономірностей формування та екологічної структури чагарникового ярусу базувалося на методах системного аналізу, математичної статистики та екологічного моделювання. Вихідним матеріалом слугувала оцифрована база таксаційних описів лісових масивів басейну річки Ворскла у межах Полтавської області, що охоплювала 4115 лісо-таксаційних виділів Полтавського та Миргородського надлісництва ДП «Ліси України». Для забезпечення статистичної достовірності масив даних пройшов процедуру верифікації та очищення. Із загальної вибірки були вилучені артефакти, пропущені значення, а також види рослин, що ботанічно належать до деревного ярусу (наприклад, *Quercus robur* L., *Salix alba* L. тощо), але були помилково зафіксовані у чагарниковому ярусу, хоча це є підріст деревних видів. За допомогою алгоритмів регулярних виразів із текстових атрибутів таксаційної формули було виокремлено числовий показник повноти чагарникового ярусу та ідентифіковано домінантний вид. Для кількісної оцінки видового різноманіття та структури домінування чагарникового ярусу в різних лісових формаціях застосовувався індекс Шеннона-Вінера (H) [2]. Цей інформаційний індекс враховує як видове багатство, так і рівномірність розподілу ценотичної ролі (за площею покриття) між видами. Для перевірки робочої гіпотези щодо впливу вида-едифікатора на густоту підліску використовувалися методи непараметричної статистики, оскільки розподіл значень повноти чагарників відрізнявся від нормального. Застосовувався критерій Крускала-Уолліса (Kruskal-Wallis H-test) [3; 4], який є непараметричним аналогом однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA). Статистична значущість відмінностей фіксувалася при рівні $p < 0.05$. Для встановлення закономірностей впливу деревного намету на розвиток чагарників було застосовано метод множинної лінійної регресії (Ordinary Least Squares, OLS). Як предиктори (незалежні змінні) виступали вік та повнота деревного ярусу, а змінною – густота (повнота) чагарників. Модель дозволила кількісно оцінити силу конкурентного впливу деревного ярусу на чагарниковий [5; 6; 7]. Обробка масивів даних, розрахунок статистичних критеріїв та побудова графічних візуалізацій здійснювалися в середовищі програмування RStudio з використанням спеціалізованих бібліотек для аналізу даних: dplyr та tidyr (з екосистеми tidyverse), базовий пакет stats, для специфічних розрахунків спеціалізований пакет vegan. Для візуалізації використовували пакет ggplot2. Систематика та латинські назви видів наведено згідно з міжнародною базою даних «The Plant List» [8].

Результати. Аналіз видової структури чагарникового ярусу в межах досліджуваного регіону виявив 24 види, а саме *Corylus avellana* L., *Acer tataricum* L., *Frangula alnus* L., *Sambucus nigra* L., *Prunus spinosa* L., *Caragana arborescens* Lam., *Sambucus racemosa* L., *Euonymus verrucosus* Scop., *Lonicera tatarica* L., *Rubus idaeus* L., *Crataegus rhipidophylla* Gand*, Cornus sanguinea* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Euonymus europaeus* L., *Salix viminalis* L., *Amorpha fruticosa L., Salix acutifolia* Willd*., Rosa canina L., Rubus caesius* L., *Salix triandra* L., *Salix cinerea* L., *Cotinus coggygria* Scopp*., Viburnum opulus* L., *Berberis vulgaris* L., Для детальної оцінки ценотичної ролі кожного виду було проведено комплексний аналіз загальної площі їх поширення та частоти зустрічальності (рис. 1).

Як свідчать отримані дані, видова структура чагарникового ярусу характеризується значною диспропорцією і формується за рахунок кількох ключових видів-едифікаторів. Абсолютним домінантом виступає *Corylus avellana*, яка займає найбільшу сумарну площу (понад 5740 га) і водночас відрізняється найвищою частотою зустрічальності – зафіксована у 1242 виділах. До субдомінантного комплексу належать *Acer tataricum*, n=828, крушина ламка *Frangula alnus*, n=622 та *Sambucus nigra*, n=429. Ці чотири види сумарно формують абсолютну більшість площі всього чагарникового покриття у вибірці. Натомість значна частина флористичного спектра (асектатори) зустрічається рідко і формує мізерні площі (до 200 га).

Аналіз біорізноманіття за індексом Шеннона (H) та середнього проективного покриття виявив, що найвища складність та стійкість чагарникового угруповання формується в умовах лісових формацій *Ulmeta minoris*

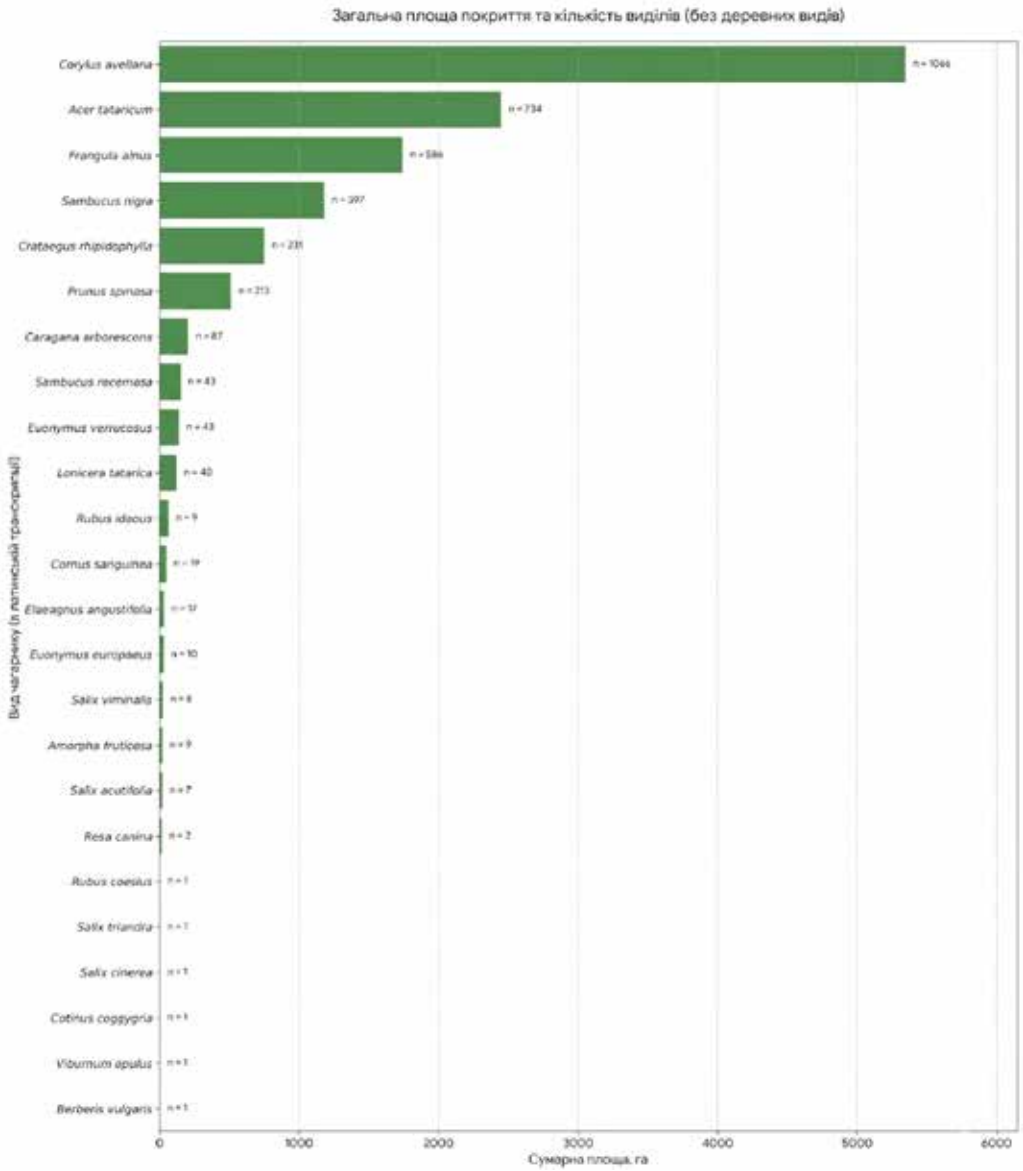

Рис. 1. Загальна площа покриття за видами чагарникового яруса

(H=2.06) та *Fraxineta excelsioris* (H=1.97), а також *Pineta sylvestris* (H=1.76) Натомість угруповання *Querceta roboris* демонструють відносно низький рівень біорізноманіття (H=1.37) через високу конкурентну здатність *Corylus avellana*, яка утворює суцільний зімкнутий покрив (рис. 2).

Аналіз середнього проективного покриття дозволив виявити, в яких типах угруповань формується найгустіший підлісок: у фітоценозах *Ulmeta minoris* та *Populeta albae* середнє проективне покриття 40–41%. Це, ймовірно, пов'язано з кращим зволоженням у заплавах, де ці ліси поширені. Середнє проективне покриття угруповання *Pineta sylvestris* складає 36%. Попри бідні ґрунти, відносна ажурність крон сосни сприяє розвитку підліску (переважно *Frangula alnus* та *Acer tataricum*). Рослинні угруповання *Querceta roboris* мають середнє проективне покриття 31%. Це дещо нижчий показник, що може пояснюватися сильною конкуренцією з боку кореневих систем дуба та вищою зімкнутістю намету (рис. 3).

Фітоценотичний вплив породи-едифікатора. Результати дисперсійного аналізу Крускала-Уолліса підтвердили на найвищому рівні значущості ($p < 10^{-22}$), що густота чагарників жорстко контролюється домінантним видом деревного ярусу (рис. 4).

Світлолюбні породи, такі як *Pinus sylvestris* та *Fraxinus excelsioris*, створюють оптимальний фітоклімат для формування щільного підліску (медіанне значення повноти наближається до 0.4). З іншого боку, насадження *Quercus robur* характеризуються надзвичайно широкою варіабельністю повноти чагарників, що пояснюється складністю едафічних умов формацій.

Вікова динаміка. Розвиток чагарникового ярусу жорстко лімітується наявністю ресурсів (світла та вологи), за які відбувається конкуренція з деревним ярусом. Відповідно за результатами аналізу було виділено три фази: фаза максимального розвитку (10–40 років), фаза інтенсивного витіснення (50–90 років), фаза стабілізації (> 100 років). Динаміка має нелінійну форму (рис 5).

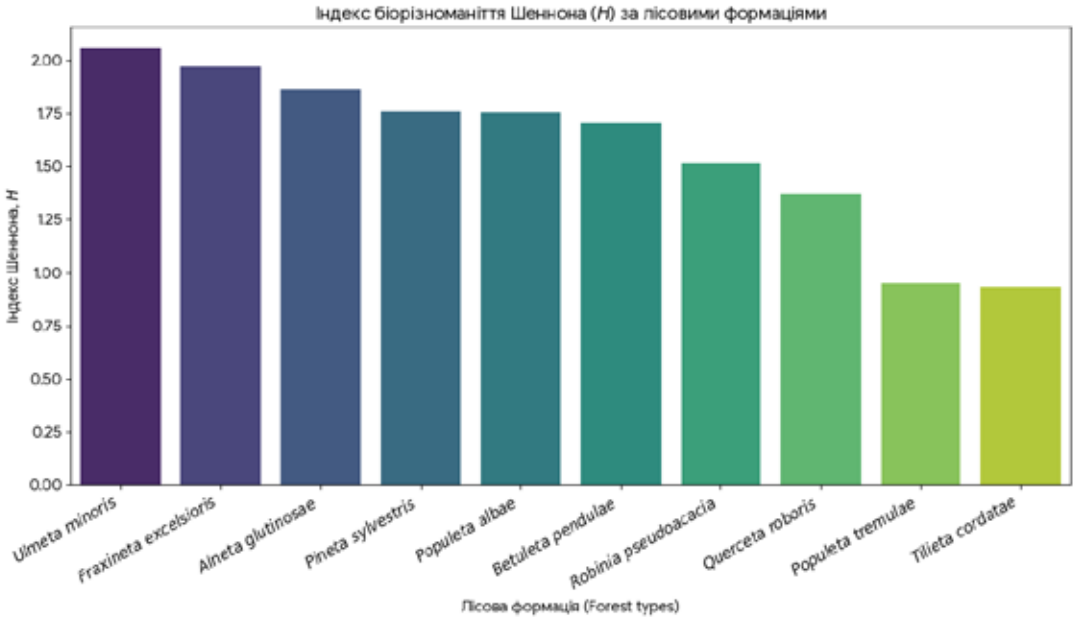

Рис. 2. Індекс біорізноманіття Шеннона (H) для чагарникового ярусу в розрізі лісових угрупувань

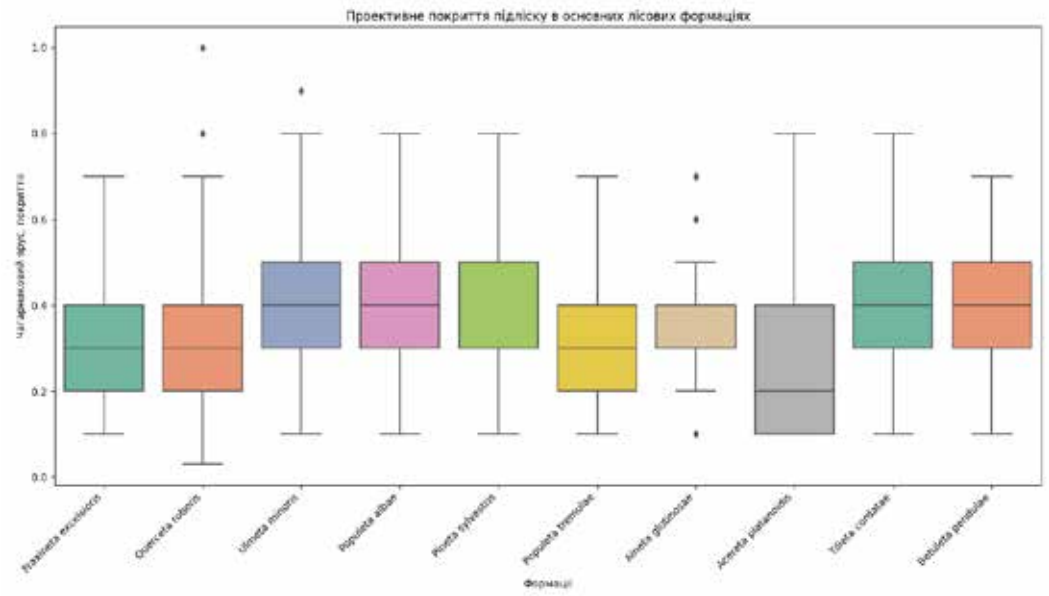

Рис. 3. Проективне покриття чагарникового ярусу відповідно до лісових угруповань

1. *Фаза максимального розвитку (10–40 років).* Густота чагарників досягає абсолютних максимумів (0.38–0.40), оскільки крони дерев ще не зімкнуті.

2. *Фаза інтенсивного витіснення (50–90 років).* Стрімке падіння густоти до 0.31, що математично підтверджує факт посилення ценотичного тиску дерев.

3. *Фаза стабілізації (> 100 років)*. Стабілізація на рівні повноти 0.32–0.33 через вікове зрідження деревного ярусу.

Математичне моделювання впливу факторів (регресійний аналіз). Для точних прогнозів було побудовано множинну регресійну модель (OLS):

$$Y = 0.4975 – 0.0009 \times \text{Вік дерев} – 0.1423 \times \text{Повнота дерев}$$

Обидва коефіцієнти від'ємні ($p < 0.001$), що свідчить про конкурентний тиск. Збільшення повноти деревного намету на 0.1 одиниці викликає синхронне зменшення повноти чагарників на 0.014 одиниць. Це є підтвердженням законів лімітування інсоляції під наметом лісу (рис. 6).

Адвентивні (інвазійні) чагарники: поширення та загрози. Окремої уваги заслуговує питання біологічних інвазій, які є однією з головних загроз для аборигенного біорізноманіття лісових угруповань. Флористичний аналіз масиву даних дозволив виділити 5 чужорідних видів чагарників (інтродуцентів), що успішно натуралізувалися та проявляють інвазійну активність у чагарниковому ярусі.

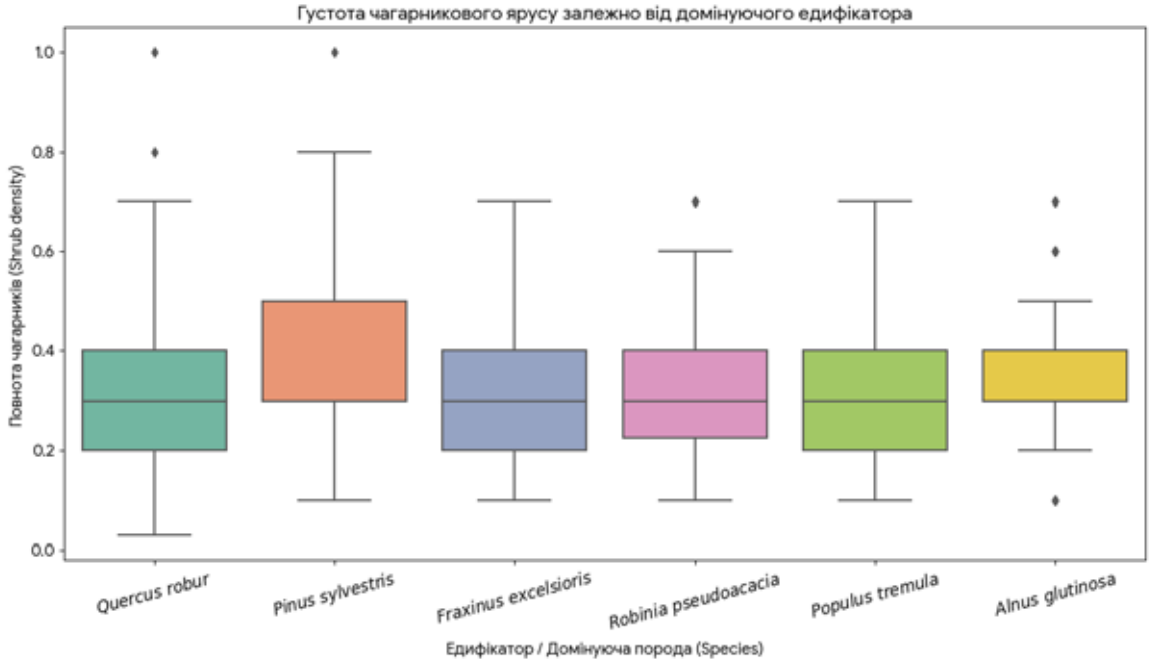

Рис. 4. Розподіл повноти чагарникового ярусу залежно від домінуючого деревного виду (едифікатора) деревного ярусу

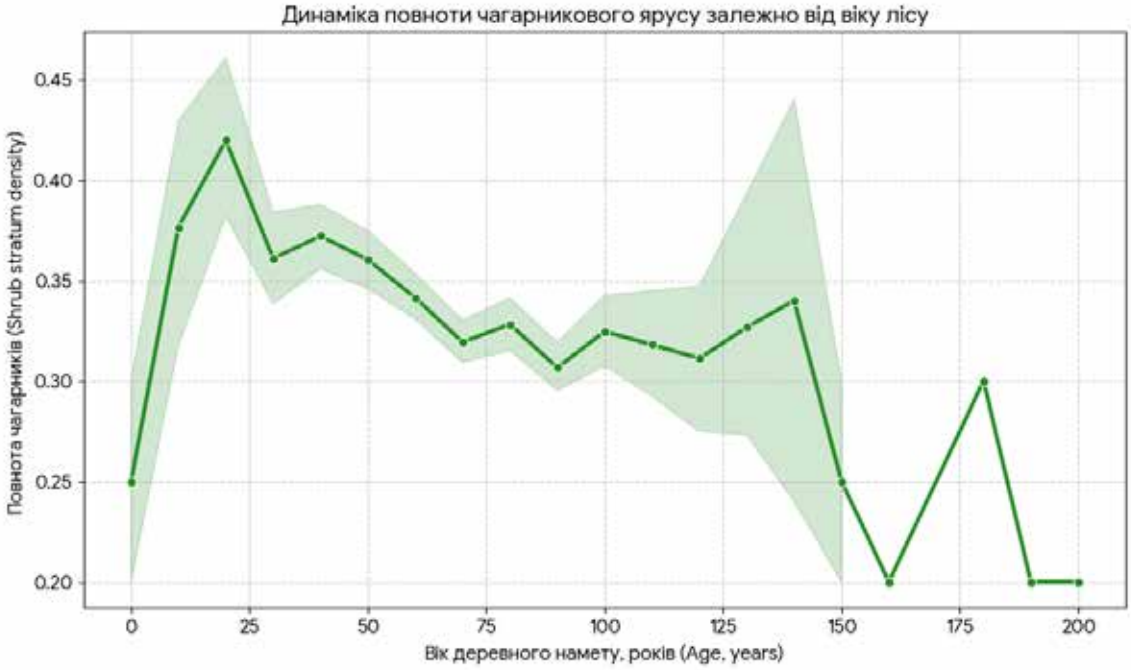

Рис. 5. Динаміки середньої повноти чагарників залежно від віку лісу

Загальна площа, яку сумарно охопили адвентивні види, становить 515,8 га, що складає 4,02% від усієї площі чагарникового покриття. Розподіл площ між інвазійними видами зображений на рис. 7.

Головним адвентивним видом виступає *Caragana arborescens*, яка поширилася на площі понад 202 га (зафіксована у 87 виділах). Цей вид, будучи азотфіксатором, здатен суттєво змінювати хімізм ґрунту, створюючи нетипові умови для місцевої флори. Друге місце посідає *Sambucus racemosa* із площею 147,5 га, яка завдяки ендозоохорному поширенню (птахами) активно проникає вглиб лісових масивів. Високу небезпеку становить *Lonicera tatarica*, що займає понад 118 га. Вона відрізняється високою тіньовитривалістю та здатна формувати щільний зімкнутий покрив, який повністю блокує появу підросту аборигенних деревних порід. Також зафіксовано осередки поширення *Elaeagnus angustifolia* та агресивного інвазійного виду – *Amorpha fruticosa*, що особливо активно захоплює вологі та порушені лісові угрупування. Наявність цих видів свідчить про

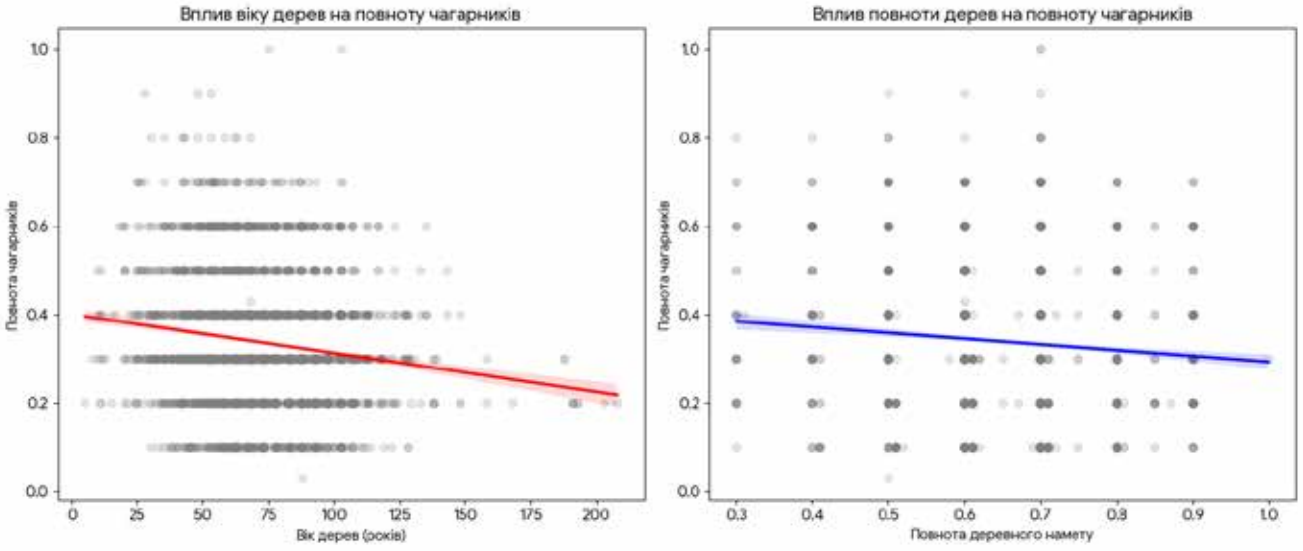

Рис. 6. Парні регресійні залежності повноти чагарникового ярусу

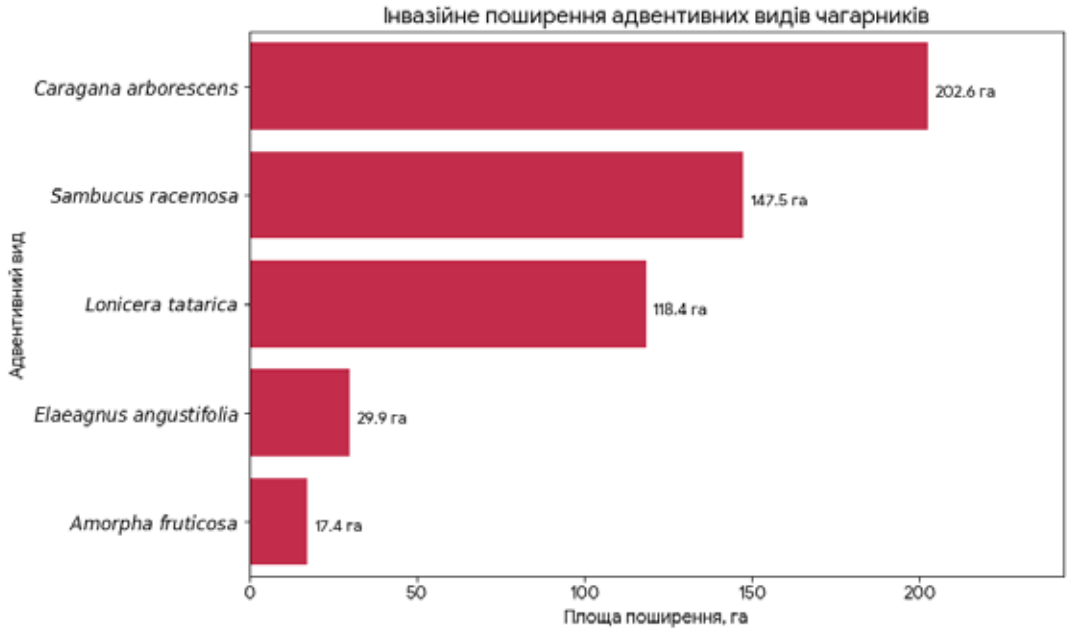

Рис. 7. Площа поширення адвентивних видів чагарників

процес синантропізації підліску та потребує розробки спеціальних лісогосподарських заходів для контролю їх чисельності.

Висновки. Чагарниковий ярус лісових угруповань басейну річки Ворскла у межах Полтавської області формується із домінуючих 24 видів, серед яких лідером є *Corylus avellana* (понад 5740 га). Встановлено інвазійне поширення 5 чужорідних видів чагарників на загальній площі 515,8 га (4%), де головним експансіоністом виступає *Caragana arborescens*. Доведено ($p < 10^{-22}$), що густота чагарників контролюється домінуючим видом у деревному ярусі. *Pinus sylvestris* та *Fraxinus excelsioris* створюють найкращі умови для розвитку чагарникового ярусу. Розроблена математична регресійна модель доводить сувору зворотну залежність повноти чагарників від віку та зімкнутості крон деревного намету ($p < 0.001$), що підтверджує процеси сукцесійного витіснення чагарників у період інтенсивного формування лісового угруповання.

Література:

1. Коваленко І.М. (2015). Трав'яно-чагарничковий ярус як структурна складова лісових фітоценозів північного сходу України. Чорноморськ. бот. ж. 11 (2). С. 146–155. doi:10.14255/2308-9628/15.112/2.

2. Chen C., Yan G., Schmid B. [et al.]. Understory shrub diversity: equally vital as overstory tree diversity to promote forest productivity. *National Science Review*. 2025. URL: https://doi.org/10.1093/nsr/nwaf093 (дата звернення: 08.04.2026).

3. Misik T., Kárász I. Long-term effects of oak decline on shrub individual's occurrences in an Hungarian oak forest. *AGROFOR International Journal*. 2022. Vol. 7, № 1. P. 23–31.

4. Zhou Y., She J., Xiang X. [et al.]. Synergies and trade-offs in forest carbon pools: separating universal drivers from forest type-specific controls. *Frontiers in Plant Science*. 2025. URL: https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1728262 (дата звернення: 08.04.2026).

5. Royo A. A., Carson W. P. On the formation of dense understory layers in forests worldwide: consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research*. 2006. Vol. 36, № 6. P. 1345–1362.

6. Spellerberg I. F., Fedor P. J. A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon–Wiener' Index. *Global Ecology and Biogeography*. 2003. Vol. 12, no. 3. P. 177–179. DOI: https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00015.x

7. Kruskal W. H., Wallis W. A. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*. 1952. Vol. 47, no. 260. P. 583–621. DOI: https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441.

8. Ostertagová E., Ostertag O., Kováč J. Methodology and application of the Kruskal-Wallis test. *Applied Mechanics and Materials*. 2014. Vol. 611. P. 114–119. DOI: https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMM.611.114.

9. Bakr J., Kompała-Bąba A., Bierza W. M. [et al.]. Plant Species and Functional Diversity of Novel Forests Growing on Coal Mine Heaps Compared with Managed Coniferous and Deciduous Mixed Forests. Forests. 2024. Vol. 15, no. 4. Art. 730. DOI: https://doi.org/10.3390/f15040730.

10. Tíscar Oliver P. Patterns of shrub diversity and tree regeneration across topographic and stand-structural gradients in a Mediterranean forest. Forest Systems. 2015. Vol. 24, no. 1. Art. e011. DOI: https://doi.org/10.5424/fs/2015241-05887.

11. Li K., Zhang M., Li Y., Dong L. [et al.]. Karren Habitat as the Key in Influencing Plant Distribution and Species Diversity in Shilin Geopark, Southwest China. Sustainability. 2020. Vol. 12, no. 14. Art. 5808. DOI: https://doi.org/10.3390/su12145808.

12. The Plant List. Version 1.1. URL: http://www.theplantlist.org/ (дата звернення: 14.02.2026).

References:

1. Bakr, J., Kompała-Bąba, A., & Bierza, W. M. (2024). Plant species and functional diversity of novel forests growing on coal mine heaps compared with managed coniferous and deciduous mixed forests. *Forests, 15*(4), 730. https://doi.org/10.3390/f15040730

2. Chen, C., Yan, G., Schmid, B., & Li, Y. (2025). Understory shrub diversity: Equally vital as overstory tree diversity to promote forest productivity. *National Science Review*, nwaf093. https://doi.org/10.1093/nsr/nwaf093

3. Kovalenko, I. M. (2015). Trav'iano-chaharnychkovyi yarus yak strukturna skladova lisovykh fitotsenoziv pivnichnoho skhodu Ukrainy. *Chornomorskyi botanichnyi zhurnal, 11*(2), 146–155. https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.112/2

4. Kruskal, W. H., & Wallis, W. A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association, 47*(260), 583–621. https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441

5. Li, K., Zhang, M., Li, Y., & Dong, L. (2020). Karren habitat as the key in influencing plant distribution and species diversity in Shilin Geopark, Southwest China. *Sustainability, 12*(14), 5808. https://doi.org/10.3390/su12145808

6. Misik, T., & Kárász, I. (2022). Long-term effects of oak decline on shrub individual's occurrences in an Hungarian oak forest. *AGROFOR International Journal, 7*(1), 23–31.

7. Ostertagová, E., Ostertag, O., & Kováč, J. (2014). Methodology and application of the Kruskal-Wallis test. *Applied Mechanics and Materials, 611*, 114–119. 10.4028/www.scientific.net/AMM.611.115

8. Royo, A. A., & Carson, W. P. (2006). On the formation of dense understory layers in forests worldwide: Consequences and implications for forest dynamics, biodiversity, and succession. *Canadian Journal of Forest Research, 36*(6), 1345–1362. https://doi.org/10.1139/x06-025

9. Spellerberg, I. F., & Fedor, P. J. (2003). A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the 'Shannon–Wiener' index. *Global Ecology and Biogeography, 12*(3), 177–179. https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00015.x

10. The Plant List. (2013). *The Plant List* (Version 1.1). http://www.theplantlist.org/

11. Tíscar Oliver, P. (2015). Patterns of shrub diversity and tree regeneration across topographic and stand-structural gradients in a Mediterranean forest. *Forest Systems, 24*(1), e011. https://doi.org/10.5424/fs/2015241-05887

12. Zhou, Y., She, J., & Xiang, X. (2025). Synergies and trade-offs in forest carbon pools: Separating universal drivers from forest type-specific controls. *Frontiers in Plant Science, 15*, 1728262. https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1728262

Дата першого надходження статті до видання: 23.02.2026

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 27.03.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 08.05.2026