УДК 581.524.2:582.628.2
Кучерко І.М https://orcid.org/ 0000-0003-1840-8218
Заморока А.М. https://orcid.org/0000-0001-5692-7997

ІНВАЗІЯ ГОРІХА ВОЛОСЬКОГО (*JUGLANS REGIA* L.) НА ЄВРОПЕЙСЬКОМУ КОНТИНЕНТІ: ОГЛЯД ПРОБЛЕМАТИКИ

Огляд

© Кучерко І.М., Заморока А.М.

Кафедра біології та екології, Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника, Івано-Франківськ, Україна.

kucherko34373@amail.com

andrew.zamoroka@pnu.edu.ua

https://doi.org/10.34142/2708-5848.2021.23.2.02

У статті здійснено огляд стану пізнання проблеми інвазії горіху волоського на Європейському континенті. Окресено основні напрямки сучасних досліджень, визначено причинно-наслідкові зв'язки та ключові драйвери інвазії, а також розглянуто прогнози щодо наслідків інвазії після цілковитої натуралізації горіху волоського. Початок інвазії на Європейському континенті був поліцентричним і менш-більш одночасним, проте з невеликим часовим лагом між Південною і Центрально-Східною Європою. У першому випадку інвазія розпочалась у проміжку 1970-1980-х років, а у другому – 1990-2000-х років. Причинами інвазії став комплекс чинників, який включає глобальні кліматичні зміни, соціально-економічні зміни, зміни у структурі землекористування та зміни у популяціях розповсюджувачів насіння. Інвазія горіху волоського має каскадний характер, який виражається у первинній інвазії на антропогенно змінених територіях завдяки постачанню насіння із культурних насаджень, з переходом у вторинну, коли дикі популяції самовідтворюються, з проникненням у заплавні та низькогірні ліси. Наслідком цього процесу, прогнозується, буде поява нового типу екосистем у Європі – волоськогоріхових лісів. Всі процеси, які пов'язані з волоськими горіхами є короткострокові і довгострокові, вони впливали на їх популяцію протягом довгих років. Проаналізувавши їх, можна зробити багато висновків, які наведені в цій статті. Результати досліджень та прогнози вчених є дуже несподіваними, оскільки вказують не просто на зміни (часто-густо тимчасові) у екосистемах, які за звичай спричинюють інвазійні види, а на виникнення цілковито нових екосистем, які раніше не існували на Європейському континенті. Один із найважливіших висновків – це формування нових типів лісів із незвичною комбінацією деревних порід: горіхово-сосново-смерекові, сосново-горіхові, вербово-горіхові, дубово-горіхові ліси.

Ключові слова: *інвазійні види, Juglans regia, зміни середовища, антропогенна трансформація, Європа*.

Біологічні інвазії є однією із глобальних екологічних проблем сучасності, опосередкованою людською діяльністю, що спричинилася до серйозних змін навколишнього середовища [18]. Наслідками проникнення інвазійних чужорідних видів на певну територію є втрати економічного характеру, біотичного розмаїття, функцій екосистем, екосистемних послуг тощо. Дві третини – 62,8%, інвазійних рослин Європи завезені й інтродуковані зумисно з ціллю озеленення, садівництва, сільського і лісового господарств, енергетичного використання тощо, а решту – випадково із насінням чи транспортом [38]. На сьогодні відомо, що близько 1,8 тис. видів рослин є чужорідними для усіх без винятку європейських країн, будучи завезеними із інших континентів. Тоді як понад 3,7 тис. видів рослин були інтродукованими щонайменше в одній із європейських країн, для якої вони не є автохтонними [14].

Найбільш інвазованими оселищами Європи є глибоко трансформовані ландшафти: сільськогосподарські землі, плантації хвойних лісів (переважно соснові), міські території, сміттєзвалища та будівельні майданчики. У той час як природні і напівприродні оселища листяних і мішаних лісів, природних лук, пасовищ, боліт, вересових пущ, торфовиськ залишаються відносно стійкими і незначною мірою інвазовані чужорідними видами [35]; [14]; [3].

Одним із інвазійних видів рослин на території Європи є горіх волоський (*Juglans regia* L.) [23]; [20]. Його інвазія розпочалась приблизно три-чотири десятиліття тому й

продовжує прискорюватись розповсюджуючись по усій Європі [23]; [22]; [21]. На сьогодні інвазію горіху волоського відмічено в Італії, Австрії, Чехії, Німеччині, Бельгії, Польщі, Словаччині та Україні [23]; [3]; [21]; [4]. Однак, відомості про його інвазію залишаються дуже фрагментарними і далеко не повними. Найбільш детальні дослідження цієї проблеми відомі лише з двох регіонів Європи: Австрії [23]; [3] та Польщі [20]; [21]; [22].

Результати досліджень та прогнози вчених є дуже несподіваними, оскільки вказують не просто на зміни (часто-густо тимчасові) у екосистемах, які за звичай спричинюють інвазійні види, а на виникнення цілковито нових екосистем, які раніше не існували на Європейському континенті. Зокрема – це формування нових типів лісів із незвичною комбінацією деревних порід: горіхово-сосново-смерекові, сосново-горіхові, вербово-горіхові, дубово-горіхові ліси тощо [23]; [3]; [21].

У чинному дослідженні ми здійснили аналіз стану пізнання проблеми інвазії горіху волоського на Європейському континенті. Окреслили основні напрямки сучасних досліджень, причинно-наслідкові зв'язки та ключові драйвери інвазії, а також розглянули прогнози щодо наслідків інвазії після цілковитої натуралізації горіху волоського.

Первинний ареал

Горіх волоський або грецький природно розповсюджений у Центральній Азії, охоплюючи території від північних частин Ірану й Малої Азії до Балканського півострова [39]. Однак, його природний ареал залишається достеменно невідомим, що пов'язано із тривалим, декілька тисячолітнім, окультуренням, а також докорінною трансформацією його природного середовища [37]; [41]. Вважається, що горіх волоський є вихідцем із Центральної Азії, зокрема гір Західно-Гімалайського ланцюга в Кашмірі, Таджикистані та Киргизстані [8]. Проте викопні рештки свідчать, що у деякі райони Центральної Азії, що вважаються природнім ареалом, наприклад у Киргизстан, вид був завезений 1000-2000 років назад і культивувався у сільськогосподарських цілях, а відтак здичавів [2].

Дані палеопалінологічних досліджень [39] свідчать, що території сучасних Грузії та Індії могли служити потенційними рефуґіумами для горіху волоського в часі останнього льодовикового максимуму. Знахідки викопного пилку звідси простежуються аж до пізнього плейстоцену, відповідно до 24000 та 30000 років тому. Викопний пилок горіха з Непалу (датований 18000 років тому) також вказує на знаходження там можливого рефуґіуму. У Пакистані та Киргизстані найстаріші знахідки пилку датуються приблизно 7500 роком до н.е. У Європі, на Апеннінах і на Балканах, сліди викопного пилку горіху волоського вперше з'явилися 5000-7000 років тому [39].

Горіх волоський у Центральній Європі є інтродукованим [23]; [6]. Молекулярні дослідження його популяцій на Європейському континенті демонструють дуже високу їх генетичну однорідність [39]. Південноєвропейські популяції, навіть ті, що знаходяться у відносній ізоляції (острови Хорватії та Італії), демонструють дуже незначні генетичні відмінності. Це пояснюється тим, що потік генів, опосередкований людиною, однозначно, став перешкодою їх генетичній диференціації. Загалом, є очевидним той факт, що популяції волоського горіху у Центральній і Південній Європі походять від спільного предка і пізніше зазнали значного впливу людини, особливо за часів розквіту Римської імперії, коли по торгових шляхах відбулось транспортування його насіння на великі відстані [39].

У своєму природному ареалі горіх волоський утворює чисті або змішані ліси в умовах помірних зим, вологих весен і посушливих літ. Натуралізований ще в античні часи на Балканах, горіх волоський також заселяє відносно вологі умови утворюючи горіхові ліси у гірських долинах. Тут горіх волоський характерний для заплавних листяних лісових угруповань. Разом з тим, у природному ареалі, за останнє століття, площі

природних горіхових лісів різко скоротилися. В даний час вони все ще зазнають сильного тиску з боку людської діяльності: популяції часто фрагментовані, а загальний генофонд збіднений [39].

Культивація в Європі

Світове виробництво неочищених плодів горіху волоського у 2010-му році становило 2455388 тон, а основними країнами-виробниками горіхів були Китай (1060600 тон – 43,2%), Сполучені Штати Америки (458000 тон – 18,7%), Іран (270300 тон – 11%), Туреччина (178144 тон – 7,3%), Україна (87400 тон – 3,6%) та Мексика (76627 тон – 3,1%) [10]. У 2018 році Україна експортувала 127000 тон плодів горіхів, а у 2020-му році – 113400 тон [47]. Країнами з найбільшим споживанням плодів горіху волоського у перерахунку на одного жителя у 2009-му році стали Ліван (15,9 кг), Мальдіви (13,7 кг), Греція (11,1 кг), Іран (10,2 кг), Сирія (10,1 кг), Нідерланди (8,7 кг), Іспанія (8,6 кг), Швейцарія (8,4 кг), Італія (7,4 кг) та Австрія (7 кг). [10].

Волоський горіх дуже цінується за свої плоди, які є надзвичайно поживним джерелом їжі. Вони багаті олією, що складається з ненасичених жирних кислот, а також містить значну кількість білків, вітамінів та мінералів [6]. Ядра плодів горіху містять широкий спектр флавоноїдів, фенольних кислот та суміжних поліфенолів, які мають хороші антиоксидантні, антиатерогенні, протизапальні та антимутагенні властивості [25]. Вважається, що дієта, багата волоськими горіхами, має серцево-судинний захисний ефект [30]; [33]. Екстракти кори або листя горіху волоського використовуються у всьому світі в традиційній медицині для лікування різних захворювань, [1], зокрема грибкових інфекцій, таких як кандидоз, для пригнічення росту бактерій, відповідальних за зубні нальоти та проблеми гігієни ротової порожнини [31], або для підвищення рівня інсуліну у хворих на цукровий діабет [44]. Деревина волоського горіха високо цінується, оскільки вона міцна, приваблива і проста в обробці. Колоди хорошої якості продаються для фанери і можуть мати високі ціни [37]. Горіх волоський також використовується в агролісомеліорації [37]; [9].

Поза природним ареалом, на території Європи горіх волоський повсюдно вирощується у культурі. Однак, достеменно невідомо, коли європейці почали культивувати горіх. Знахідки горіхової шкаралупи при археологічних розкопках свідчать, що вид вирощували уже у пізньому кам'яному – ранньому бронзовому віці в районі Східного Середземномор'я, зокрема, знахідки з Італії датуються віком близько 6000 років тому, а з території Анатолії, північного сходу Греції та Хорватії – близько 4000 років тому [13]. Культурні насадження волоського горіха в Європі і Азії були розповсюджені далеко за межами відомих льодовикових рефугіумів, а за останні 2000 років на його поширення сильно вплинула людська діяльність [39].

Переважна більшість найдавніших знахідок викопного пилку у Європі датується часом розквіту Римської імперії (2000 років тому) [2]. Ці дані показують, що стародавні цивілізації, такі як Римська імперія в басейні Середземного моря, стародавні торгові шляхи через Європу та Азію, а також міграції людей зіграли важливу роль у зміні генетичної структури популяцій горіху волоського. Людська діяльність, безумовно, має вирішальне значення для пояснення існуючого поширення виду, оскільки азійські популяції розділені природними перешкодами (гори і пустелі) унеможливлюють будь-який природній потік генів. [39].

На сьогодні, горіх волоський широко культивується по усій північній півкулі, і зокрема у більшій частині Європи, окрім північних регіонів. Його також вирощують в Індії та Китаї, завезено у багато інших регіонів світу із помірним кліматом, включаючи Америку, Австралію, Нову Зеландію та деякі райони Африки [37]. Культиваційне поширення горіху волоського знаходиться у широких географічних межах – від 10° до 50° північної широти. [9] Однак, історія поширення виду у культурі, навіть в

межах Європи, є дуже фрагментарною та далеко неповною.

Відомо, що у Польщі горіх волоський розпочали культивувати в середні віки при монастирях, а уже звідти він розповсюдився у приватні домогосподарства [22]. У Бранденбурзі (Німеччина) вирощування горіху відоме з 1200 року [43]. В Україні горіх волоський вирощують приблизно з X століття [50]. Промислове культивування горіху волоського у Чехії розпочалось у 1852 році у 18-ти господарствах на загальній площі 84,1 га [16].

Одним із найбільш негативних екологічних чинників, що впливає на культуру горіху волоського, є морозні зими та пізні заморозки. Якщо старі дерева здатні витримувати пониження зимових температур до –30°С, то молоді рослини, за звичай, гинуть [11]. Цей чинник вважається причиною збитків як промислових виробників горіхів, так і приватного підсобного сектору. Оптимальними для горіху волоського вважаються середні річні температури в межах 10,5-15,1°С та середні зимові температури близько 2,5°С. Нижчі на 7°С річні температури погано впливають на віталітет і плодоношення горіху. Середня річна кількість опадів для нормального зростання і плодоношення горіху волоського становить 600 мм.

Перші випадки здичавіння

Впродовж XX століття масової втечі і здичавіння горіху волоського на території Європи практично не спостерігалось. Відмічались лише поодинокі випадки, які проте, не мали системного характеру. Перші задокументовані випадки самосіву горіху волоського були виявлені на території Австрії у басейні ріки Інн. Зокрема декілька самосійних дерев було задокументовано у 1904 році у Альпах на схилах хребта Кайзерґебірґе на висоті 872 м [5]. При цьому, до початку XX століття в долині ріки Інн не було зареєстровано диких популяцій, а тільки культурні дерева. Слід зауважити, що горіх волоський вирощували у Північному Тиролі впродовж декількох століть [23]. Згодом, у 1968-му році перші випадки втечі горіха у природу були задокументовані у Бранденбурзі, Німеччина [43]. А у Чехії – наприкінці XX століття [16].

Масова інвазія

За останні три десятиліття, починаючи з 1990-х років, спостерігається активна експансія горіху волоського у природу та його натуралізація по усій території Європи. На сьогодні горіх волоський визнаний потенційно інвазійним видом, що пов'язано з його дуже швидким ростом, інтенсивною продукцією насіння та алелопатичними властивостями [20]; [22].

З початком XXI століття відмічено масову інвазію горіха волоського у соснові ліси по всій території Альп (найчастіше по південних і західних схилах гір) [23]. Впродовж останніх десятиліть чисельність диких популяцій горіха в Австрії й Італії надзвичайно зросла. Зокрема у долині ріки Інн та інших внутрішніх альпійських районах, наприклад, в межах басейну Лієнцу (Північний Тіроль, Австрія), у Вінчгау, долині Айзак, долині Пустер, долині Етш (Південний Тіроль, Італія). На цих територіях добре задокументовано інвазування горіхом волоським лісових масивів із сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.), що зростають на південних та південно-західних схилах гір [23]. Загалом в Австрії налічується п’ять найпоширеніших інвазійних чужорідних деревних видів: робінія псевдоакація (*Robinia pseudoacacia* L.), клен ясенелистий (*Acer negundo* L.), айлант найвищий (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle), каштан їстівний (*Castanea sativa* Mill.) та горіх волоський, з поміж яких три перші є неофітами, завезеними після 1500 року [3]. Масова інвазія горіху волоського також спостерігається у Польщі, Чехії, Словаччині, Угорщині та Україні [22].

На півдні Бельгії горіх волоський виявлено у 15,1% усіх ксеротермофільних ділянок Natura 2000 [29]. Інвазія горіху в оселища, що перебувають під охороною, може стати драйвером втрати їх цінності та деградації.

В Україні інвазію горіха волоського зареєстровано у парках та лісопарках Києва і його околиць, де вид утворює численні дикорослі популяції, які самовідтворюються [4].

У Польщі горіх волоський розповсюджується переважно по долинах річок, а іноді й лісостанів. Чисельність його популяції на території Польщі оцінюється в середньому до 95 особин на 1 гектар закинутого поля. Назагал кількість особин горіху волоського коливається від 5 до 1099 особин на гектар [20]. Для Альп (долина річки Інн, Австрія) середня чисельність горіху волоського на один гектар складала 37 дерев, коливаючись від 34 до 46 шт./га [23]. Loacker зі співавторами [23] зауважують, що 44% (n = 651) дерев у популяції були молодшими 10-ти років. Слід підкреслити, що усі найстарші дерева горіху віком понад 30 років, зростали на південних або південно-західних схилах гір. Тобто, масова інвазія горіху волоського у басейні Інну розпочалась приблизно наприкінці 1970-х років. На північних же схилах дослідниками було виявлено 34 дерева, з яких 28 мали дати проростання після 1990 року. Вони також відмічають, що жодне із зареєстрованих дерев не плодоносило, за винятком одного (вік: 32 роки; висота: 280 см), на якому у 2003 році було менше 20 горіхів [23]. Загалом, з даних Loacker зі співавторами [23] випливає, що інвазія горіху волоського у долині Інну на початку XXI століття мала первинний характер, коли джерелом поповнення дикорослої популяції було насіння із культурних ландшафтів. У той час, як сама популяція все ще не відтворювалась.

Дослідження розповсюдження горіху волоського у південній Польщі свідчить про те, що дикі популяції почали само-відтворюватись й перейшли до вторинної інвазії [22]; [21]. Причому є суттєва різниця між популяціями, сформованими на закинутих полях та у природних і штучних лісах. У першому випадку кількість генеративних особин становила 10% [22], а у другому – 1% [21]. Вторинна інвазія горіху волоського, на яку вказують дослідники, пов'язана саме із плодоношенням дерев у диких популяціях, розташованих далеко від людських поселень, що може призвести до подальшої його експансії. В першу чергу це пов'язано із доступністю насіння іншим розповсюджувачам, відмінним від синантропів, – вивіркам і сойкам, які типово не харчуються в людських поселеннях. Крім того, і вивірки, і сойки запасають плоди у лісових масивах, що призводить до проникнення горіху волоського у лісові екосистеми, далеко за межами покинутих орних полів [22].

Lenda зі співавторами [22] детально аналізують ймовірні шляхи проникнення горіху волоського у природні і напів-природні екосистеми у Польщі. Вони відмічають, що горіх від давна широко культивується в Польщі у селах і містах, однак до 1990-х вид не проявляв інвазійних здатностей. На думку дослідників такий перехід з культури у дику природу ймовірно пов’язані зі змінами у землекористуванні з однієї сторони, та змінами у поведінці домінуючого розповсюджувача насіння – грака, з іншої. Вони виявили, що генеративні дерева горіху волоського траплялися лише в людських поселеннях. Однак його чисельний самосів у багатьох регіонах Польщі, вказує на те, що розповсюдження цього виду із садів у напівприродні середовища існування відбувся по всій країні. Вони зв'язують це явище зі змінами чисельності і поведінки граків, як домінуючого розповсюджувача плодів горіху волоського. З моменту припинення практики відстрілу граків понад 50 років тому, чисельність їх популяцій збільшилася, а разом з тим відбулась активна синантропізація цих птахів. Граки стали ефективними розпорошувачами насіння волоських горіхів, збираючи їх у населених пунктах і ховаючи про запас за межами населених пунктів. Слід відмітити, що дослідники акцентують свою увагу на тому, що граки ховають горіхи лише на розораних полях. У той час, як усі молоді дерева горіха волоського, які вони виявили, зростали на нещодавно закинутих орних угіддях. Повсюдна відмова від сільськогосподарських угідь почалась в Польщі після політичних змін 1989 року, і віковий розподіл у популяціях

горіху волоського на занедбаних полях добре корелює саме з цим показником. Тому, поєднання усіх трьох ключових факторів: 1) джерело насіння, 2) розповсюджувачі та 3) середовище існування – сприяють масовій інвазії горіху волоського [22]. Ще одним чинником, що сприяє сучасній масовій інвазії горіху волоського є зміни клімату, зокрема глобальне потепління [23].

Окрім перелогів та антропогенно порушених екосистем, горіх волоський активно інвазує інші оселища, зокрема ліси. У Центральній Європі інвазія горіха спостерігається в кілька різних оселищ, які включають ліси із сосни звичайної, дуба пухнастого, верби ламкої, верби білої, тополі білої, вільхи клейкої [3]. Екологічні дослідження демонструють, що горіх віддає перевагу угрупованням світлолюбних лісів, а його вимоги до освітлення дуже схожі із березою, модриною, вільхою і осикою [3]. Вид демонструє тяжіння до порушених людською діяльністю екосистем, на що вказують високі показники гемеробності [3]. При цьому він активно колонізує екосистеми на ранніх етапах сукцесій [22].

Інвазія горіху волоського, подібно до проникнення інших чужорідних видів у природні оселища, може бути охарактеризована як багатоетапний процес. По-перше, його, як й інші чужорідні дерева, завезли у різні країни Європи у якості культурної рослини для садівництва і створення культиваційних плантацій. По-друге, антропогенні зміни середовища сприяють утечі горіху волоського у дику природу, де він заселяє узлісся та лісові галявини. По-третє, остаточний успіх інвазії горіху залежить від його здатності до натуралізації, виживання та конкурентної спроможності у лісах помірних широт [3].

Кліматичні причини інвазії

З-поміж причин, що зумовили різку інвазію горіху волоського у природні і трансформовані екосистеми, найважли-вішими вважаються вплив глобального потепління, міґрація сільського населення у міста й занепад традиційних форм господарювання, зростання чисельності популяцій тварин-розповсюджувачів [22];[23]; [21].

Кліматичні дані показують, що впродовж останніх 150 років середні багаторічні показники температури повітря в Європі зросли на 0,55°C. А для Альп цей показник відповідно становить 1,1°C, причому найбільший ріст демонструють саме мінімальні зимові температури, що призвело до значного пом'якшення холодного сезону року. Загалом, з 1970-х років середньорічні температури у більшості частин Європи майже досягли оптимальних умов (10,5°C) культивування горіху волоського [23]. На Європейському континенті спостерігається подовження вегетаційного сезону в середньому на 10,8 днів у порівнянні із 1960-ми роками [27]. Між подовженням вегетаційного періоду та ростом глобальних температур є прямий зв'язок, що спричинюється до активного проникнення темперантних видів у гірські та північні екосистеми [45]. Окрім зростання середніх річних температур, чи не найважливішим чинником для натуралізації горіху волоського є температурний режим зимового періоду. Найбільш критичними сильні морози є для молодих дерев горіху, які в таких умовах цілковито гинуть, тоді як дорослі дерева зазнають лише морозобійних ушкоджень і здатні до відновлення [19]. Тривалість та інтенсивність зимових морозів є чи не найбільшим лімітуючим фактором. Наприклад, в умовах Центральної Європи у період екстремально холодних зим 1928-1929, 1955-1956 та 1980-1981 років дерева горіху волоського віком до 20 років практично цілковито були виморожені і загинули [40]. Подібна ситуація спостерігалась у Північних Альпах надзвичайно морозної зими 1955-1956 років [23]. Зміна клімату призводить до того, що лімітуючий чинник для поширення горіху волоського у дикій природі зник.

Загалом, починаючи з 1925 р. у більшості випадків горіхи проростали в роки, які слідували і передували відносно м'яким зимам. У такі роки як насіння, так й однорічні дерева нормально переживали зимовий період. Результати експериментів у розсадниках також підтверджують те, що холодна

зима (низькі температури або надмірна вологість) значною мірою скорочує здатність до проростання насіння горіху волоського. [7]; [23]. Саме цим пояснюється той факт, що початок інвазії горіху волоського у Альпах відбувся по південних і південно-західних схилах гір, де дерева і насіння добре перезимовували навіть в умовах достатньо серйозних знижень температури. Декілька годин інсоляції взимку можуть суттєво пом'якшити вплив низьких температур на тканини рослин. Подальші зміни клімату призвели до того, що горіх волоський почав експан-сію у ліси на менш сприятливих північних та північно-східних схилах гір [23].

Біологічні причини інвазії

Одним із найбільш типових способів розповсюдження насіння горіху волоського є зоохорія – перенесення тваринами. Птахи (ворони, граки, сойки, сороки і дятли) та гризуни (вивірки, вовчки і мишовидні гризуни) збирають і запасають горіхи, ховаючи їх у ґрунті. Оскільки тваринам часто-густо не вдається знову віднайти заховані припаси, то такі горіхи проростають, даючи початок диким популяціям, а тварини ненавмисно сприяють розповсюдженню горіху волоського [40]; [23]; [21].

Lenda зі співавторами [22] акцентують увагу на тому, що основними розповсюджувачами насіння горіху волоського у Польщі є грак (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) та ворона сіра (*Corvus cornix* Linnaeus, 1758). Дослідники вказують, що на початку XX століття чисельність граків у Європі була дуже низькою, а гніздові колонії розташовувались переважно в лісах у сільськогосподарських районах, де вони зрідка харчувались на горіхових плантаціях. Суттєві зміни в популяції граків розпочались приблизно 50 років тому, коли вид отримав юридичний захист – було заборонено відстріл. Як наслідок, популяції граків швидко зростали, і птахи почали використовувати людські поселення для добування їжі, особливо на смітниках. Також був добре задокументований перехід від утворення гніздових колоній у лісах в сільськогосподарських районах, до колоній у парках міст та сіл [22]. Інший вид птахів, який робить запаси насіння горіху волоського, є ворона сіра. Цей вид також колонізував міста і села, але його чисельність залишається набагато нижчою, ніж у граків [22].

Здатність граків здійснювати денні міграції на значні відстані та переносити насіння, сприяє швидкому розповсюдженню горіху волоського у сільських ландшафтах. Звичка граків до створення запасів пояснює більш тривалі польоти, адже ці птахи зазвичай слідкують за іншими особинами, вишукуючи і грабуючи чужі запаси. Птахи у період накопичення зимових запасів часто-густо літають поодиноко і далі від гніздових колоній, закопуючи насіння горіху в безпечнішому, відокремленому місці, де немає інших воронячих. Насіння, заховане граками у ґрунті, має більші шанси на уникнення хижацтва зі сторони інших тварин, а також проходить важливу стратифікацію, необхідну для успішного проростання навесні. А оскільки граки пам'ятають лише декілька останніх схованок, то шанси на проростання захованого насіння горіху волоського є надзвичайно високими [22]. Окрім того, спеціальні дослідження ефективності розповсюдження насіння горіху волоського різними тваринами у Польщі показали, що із 42-х випадків у 16-ти сойки переносили горіхи (у решті випадків – жолуді), а вивірки – 1 випадок із двох[21].

Економічні та соціальні причини інвазії

За останні декілька десятиліть у багатьох частинах розвиненого світу відбулися зміни у структурі сільськогосподарського землекористування та депопуляція сільських територій [34]. Такі зміни зазвичай пов'язані зі зменшенням користування ріллею, як це відбулось у 23 із 29 європейських країн між 1993 і 2008 роками, включаючи всі середземноморські та східноєвропейські держави [42]. Колишні сільськогосподарські угіддя іноді використовуються для розвитку міст або інтенсивного ведення лісового господарства, але дуже

часто їх просто закидають, що веде до природної сукцесії і заростання. Вторинні екосистеми, що виникають в плині сукцесії, іноді схожі за складом, структурою та функціональністю до природних, які історично раніше тут існували, часто-густо маючи значну природоохоронну цінність. Однак велика кількість і різноманітність чужорідних видів дуже сильно вирізняє їх з-поміж ще збережених природних чи напівприродних [34]. Оскільки у сільських поселеннях культивують не лише низку основних сільськогосподарських культур, а й широкий спектр садових, декоративних, медоносних та інших видів рослин, то закинуті садиби і ферми є осередками чужорідних видів. Частка чужорідних видів у поселеннях може бути дуже високою, коливаючись від 20% до 60% усього різноманіття[38]. Навіть якщо депопуляція сільських районів є частим явищем у багатьох країнах Європи, то цілковита відмова від землекористування і житла відбувається переважно у дрібних селах і хуторах. Дуже часто така доля очікує на поодинокі садиби і ферми розташовані за межами сіл. Ці найменші поселення є типовими для культурного ландшафту в деяких частинах Європи та пов'язані з традиційною системою дрібного землеробства. Їх занедбування слугує джерелом поширення чужорідних видів. У деяких густонаселених регіонах, таких як Нідерланди, садиби змінюють функції із сільськогосподарського виробництва, на резиденції для проживання людей, які працюють у містах [46].

У багатьох середземноморських та східноєвропейських країнах сільські ландшафти відзначаються великою кількістю покинутих домогосподарств і занедбаних ферм. Наприклад, у ландшафті дехеса (багатофункціональна агро-лісопасовищна система господарювання) у провінції Касерес (Іспанія), щільність забудови зменшилася з 1,2 до 0,6 ферм на квадратний кілометр за період між 1956 і 1998 рр. [36]. Схожа ситуація спостерігається і на Великій Угорській рівнині, де кількість людей, що живуть за межами міст і сіл, зменшилася з 1,1 млн. до 0,2 млн. за період з 1950 по 1990 рр. [32]. В Україні загальна чисельність сільського населення складала у 1989 році 17,2 млн. осіб, а у 2001 році скоротилася до 15,9 млн. осіб. Тобто, за 1989-2001 рр. його чисельність зменшилася на 1,3 млн. осіб (7,02%) [49]. Разом з тим, в Україні за період 1900-2000 років, із користування було виведено до 8 млн. га ріллі, які перетворились на перелоги [48]. Такі процеси змін у традиційному землекористуванні ведуть до поширення сукцесій і змін ландшафтної структури цілих регіонів Європи, включаючи розповсюдження інвазійних видів. Наприклад, падіння соціалістичного режиму у Польщі, починаючи з 1989 р., супроводжувався широкомасштабним процесом перетворенням ріллі у перелоги, які стали оселищем для поширення горіху волоського [21]. Цікаво, що лише нещодавно волоський горіх поширився з цих занедбаних сільськогосподарських полів у ліси [21].

В перше десятиліття (1990-2000) далекосяжні політичні, економічні та соціальні перетворення після розпаду колишнього СРСР спричинили значні зміни в ландшафтах по всій Східній Європі та Центральній Азії. Такі зміни в основному спричинені відмовою від колгоспних практик землекористування, які були нерентабельними і значною мірою залежали від фінансової підтримки уряду [12]. Менш родючі землі, які були піддані меліорації чи зрошуванню були цілковито занедбаними і виведеними із користування, а дрібні населені пункти зазнали депопуляції, що призвело до перебудови ландшафтів.

Після розпаду Радянського Союзу та ліквідації та реорганізації колгоспів тисячі гектарів колгоспних полів та пасовищ були закинуті через нестачу коштів на їх використання. Починаючи з 1990 року в Україні з обробітку було вилучено, за різними оцінками, 5,0-8,5 млн. га орної землі, яка повністю перетворена в перелоги. Пік виведення агроугідь із активного сільськогосподарського вико-ристання припав на 1990-2000 роки, під час ліквідації колгоспів та розпаювання земель. Однак, нові перелоги вини-

кають постійно через реорганізацію підприємств, банкрутство, нерентабельність земельних ділянок тощо [48].

Зміни у землекористуванні ведуть до здичавіння культурних рослин, одні з яких ведуть активну експансію, а інші зазнають локального вимирання. Дослідження показують, що у різних частинах Європи налічується до 77 культивованих видів рослин, які менш-більш тривалий час здатні залишатись у місцях покинутих садиб і присадибних територій [32]. Вони утворюють дуже різнорідну групу, яка може бути розподілена за часом виживання після занедбання садиб та можливостей відтворення і розповсюдження. Перша – це види, приурочені до нещодавно занедбаних садиб, включаючи майже всі недеревні види (*Tulipa gesneriana, Narcissus poeticus, Iris germanica*), становлять лише короткостроковий аспект після полишення людського житла. Друга – види, які здатні існувати десятиліттями після занедбання садиб. Зокрема сюди приналежні рослини здатні до успішного вегетативного розмноження (*Syringa vulgaris, Prunus domestica, Yucca filamentosa, Spirea* x *vanhouttei*), і які мають великий потенціал для довготривалого збереження на старих місцях розміщення садиб і фермерських господарств. Третя – види, які колись були висаджені на присадибних ділянках, проте які здатні до успішного насіннєвого і вегетативного розмноження й мають інвазійні характеристики (*Morus alba, Juglans regia, Ailanthus altissima, Gleditsia triacanthos*). Ці види є найбільш небезпечними для ландшафтів, оскільки здатні цілковито змінювати напрямки сукцесій, перешкоджаючи відновленню корінних екосистем [32].

Наслідки інвазії горіху

Екологічні наслідки інвазії горіху волоського вивчені вкрай погано і можуть бути цілковито непередбачуваними. Відомо, що горіх волоський типово виділяє низку алелопатичних речовин у ґрунт, функція яких – пригнічення росту інших рослин і отримання вигод від захоплення ресурсів простору та поживних речовин. Алелопатія може впливати на сукцесійні процеси, визначати шляхи поновлення лісу на вирубках, пригнічувати ріст і розвиток лісового підросту і трав нижнього ярусу лісу, що у свою чергу спричиниться до перебудови трофічних ланцюгів і зміни мікробобіоти, фауни і мікобіоти. Горіх волоський, як вид із високими алелопатичними здатностями, проникаючи у лісові екосистеми, здатен порушити еволюційно складені взаємозв'язки між корінними породами дерев, спричинивши їх пригнічення або навіть загибель. Домінування у лісостанах дерев горіху волоського може також призвести до каскадних, суттєвих змін у екосистемах та біорізноманітті, оскільки ці дерева виділяють юглон (5-гідрокси-1,4-нафталідендіон), алелопатичну хімічну речовину, яка може мати сильний вплив на ріст інших рослин [22].

Вміст юглону в зеленому лушпинні плодів горіху коливається у діапазоні 20,56-42,78 мг/100 г сирої фітомаси, а в листі – 5,42-22,82 мг/100 г. Юглон чинить різний вплив на рослини, включаючи пригнічення проростання насіння та росту рослин, зменшення вмісту хлорофілу, а також пригнічення фотосинтезу. Ця сполука відома у якості інгібітору низки ферментів, наприклад, тіоредоксинредуктази, дигідро-оротатдегідрогенази, парвулінів, уреази та ін., спричинюючи зміни у ферментативній активності ґрунту. Власне ферменти ґрунту є природними каталізаторами біохімічних процесів, які там протікають, включаючи розкладання біомаси, утворення та розкладання гумусу, мінералізації органіки, фіксації азоту, а також регуляцію циклів карбону, нітроґену та інших хімічних елементів. Активність ґрунтових ферментів є добрим показником метаболічного потенціалу, родючості та якості ґрунтів, а їх інгібування – індикатором ризиків змін в екосистемах.

Ліси Центральної Європи є досить стійкими до інвазій чужорідних видів рослин. Важливими винятками є ліси, які формуються через часті природні флуктуації (заплавні ліси), лісові насадження (лісосмуги, лісові плантації) та відкриті ліси екотонів (лісостепові угруповання). Вплив лю-

дини, такий як фрагментація лісів, інтенсивний менеджмент, ведення лісового господарства або евтрофікація, збільшують сприйнятливість лісів до інвазій [3].

Одним із наслідків інвазії горіху волоського є прогнози щодо формування окремого типу лісів, який раніше не існував на Європейському континенті. Зокрема, у передгірних та низькогірних районах Альп, у найближчі десятиліття, будуть цілковито сформовані нові типи лісу за участі горіху, сосни звичайної і смереки європейської [23]. Подібні прогнози існують і для лісових масивів у Словаччині, де горіх волоський уже сьогодні часто трапляється у різних типах лісових біотопів. Свіжі дані демонструють, що горіх інвазував щонайменше 106 лісових локалітетів по усій Словаччині, чинячи серйозний конку-рентний тиск на автохтонні види [26]. Особливої загрози від інвазії горіху зазнають мезофітні лісові угруповання на багатих ґрунтах, де існують добрі умови для швидкої експансії цього виду. Прогнозується, що популяції автохтонних видів зазнаватимуть поступового витіснення під натиском інвазії горіху волоського [26].

Інвазія горіху волоського в ліси на території Польщі все ще перебуває на початковій стадії, оскільки основним інвазованим середовищем залишаються перелоги. Хоча все більше даних надходить щодо проникнення горіху у ліси. Зокрема в околицях Познані 77% лісосмуг і 21% лісів уже є інвазованими горіхом. Інвазія відбувається головно вздовж річок і все ще тяжіє до урбанізованих територій, проте має тенденцію до розповсюдження. У південній частині Польщі горіх волоський також активно проникає у лісові еко-системи, хоча, зазначається, що щільність його популяцій у лісах є у десятки разів нижчою, ніж на перелогах [22]. Інвазія горіху волоського свідчить про те, що зміни, спричинені людиною, знижують стабільність лісових екосистем та їх стійкість до проникнення чужорідних видів назагал. Слід зазначити, що перш ніж щільність чужорідних порід дерев стає екологічно важливою для екосистеми, минає багато років, а оцінити наслідки – дуже складно. Вони стають очевидними лише через тривалий проміжок часу і пов'язані зі зміною трофічних ланцюгів (зміна поведінки і чисельності тварин споживачів горіхів), властивостей ґрунту (зміна ферментативної активності), ґрунто-вої мікробіоти і фауни [21]. Існує припущення, що чим більше часу потрібно для проникнення деревних порід у екосистему, тим успішнішими інвайдерами вони стають. Це підтверджується інвазією волоських горіхів у південній Польщі – лише за десятиліття кількість генеративних особин у диких популяціях зросла із 10% до 50%. Як наслідок, горіх волоський, сформувавши рідколісся на перелогах, став важливим трофічним ресурсом для лісових тварин, що уже змінило їх раціон і поведінку, замінивши насіння автохтонних дерев (дуба, бука). При цьому спосте-рігається масове перенесення тваринами насіння горіху у ліси, де формується його підріст [21]. У довготривалій перспективі це призведе до формування як змішаних так і чистих горіхових лісів.

ВИСНОВКИ

Загалом, з проаналізованих джерел випливає, що інвазія горіху волоського у Європі охопила увесь континент і поступово просувається на північ. Початок інвазії був поліцентричним і менш-більш одночасним по всьому континенту, проте з невеликим часовим лагом між Південною і Центрально-Східною Європою. У першому випадку інвазія розпочалась у проміжку 1970-1980-х років, а у другому – 1990-2000-х років. Причинами інвазії став комплекс чинників, який включає глобальні кліматичні зміни, соціально-економічні зміни, зміни у структурі землекористування та зміни у популяціях розповсюджувачів насіння. Інвазія горіху волоського має каскадний характер, який виражається у первинній інвазії на антропогенно змінених територіях і постачання насіння із культурних насаджень, з переходом у вторинну, коли дикі популяції самовідтворюються, з проникнення у заплавні та низькогірні ліси. Наслідком цього процесу, прогнозується, поява нового типу екосистем у Європі – горіхових лісів.

Література

1. Amaral J.S. Seabra R.M., Andrade P.B., Valentao P., Pereira J.A., Ferreres F. (2004) Phenolic profile in the quality control of walnut (Juglans regia L.) leaves. Food Chem., 88: 373-379.
2. Beer R., Franziska K., Kaspar S., Brigitta A., Gabriele C., Ennio G., Willy T., (2008). Vegetation history of the walnut forests in Kyrgyzstan (Central Asia) Quaternary Science Reviews 27(s 5–6): 621–632
3. Berg C., Drescherl A., Essl F. (2017) Using releve-based metrics to explain invasion patterns of alien trees in temperate forests. Tuexenia 37: 127–142. https://doi.org/10.14471/2017.37.012
4. Burdaa R.I., Koniakin S.N. (2018) Spontaneous Dispersion of Species of the Genus Juglans L. in the Forests and Parks of Kyiv. Russian Journal of Biological Invasions, 9(2): 95–107.
5. Dalla T., K.W., Sarnthein, L., (1909). Die Farn- und Blu¨ tenpflanzen von Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein. Band VI, Teil 2, Wagner'sche Universita¨ ts-Buchhandlung, Innsbruck, pp. 1–2.
6. de Rigo, D., Enescu, C. M., Houston Durrant, T., Tinner, W., Caudullo, G., (2016) Juglans regia in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Publ. Off. EU, Luxembourg, pp. e01977c+
7. Dellinger, R., (1990) Untersuchungen zur Vermehrung von J. regia. Allg. Forstzeitschr. 48, 1240–1242.
8. Fernandez-Lopez J., Aleta N., Alia R., Noble Hardwoods Network: Report of the Fourth Meeting, 4-6 September 1999, Gmunden, Austria and the Fifth Meeting, 17-19 May 2001, Blessington, Ireland, J. Turok, G. Eriksson, K. Russel, S. Borelli, eds. (Bioversity International, 2002), pp. 38–43.
9. Fornari B, F Cannata, M Spada, ME Malvolti (1999) Allozyme analysis of genetic diversity and differentiation in European and Asiatic walnut (Juglans regia L.) populations. Forest genetics 6 (2), 115-127
10. González A., Moreno C., Callejas R., and Velasco R. (2015) Aflatoxins in Walnut (Juglans regia L.), Pecan (Carya illinoinensis (Wangenh.) K. Koch) and Cashew (Anacardium occidentale L.) Nuts of Mexico. Pharm Anal Acta 6: 338. doi:10.4172/2153-2435.1000338
11. Hemery G. E., Clark J. R., Aldinger E., Claessens H., Malvolti M. E., O'connor E., Raftoyannis Y., Savill P.S., Brus R. (2010) Growing scattered broadleaved tree species in Europe in a changing climate: a review of risks and opportunities, Forestry: An International Journal of Forest Research, 83 (1): 65–81, https://doi.org/10.1093/forestry/cpp034
12. Hölzel N., Carsten H., Markus P., Annette O., Pilipenko V. (2002). The return of the steppe large-scale restoration of degraded land in southern Russia during the post-Soviet era. , 10(2), 75–85. doi:10.1078/1617-1381-00009
13. Kaltenrieder P., Procacci G. , Vannière B. and Tinner W. (2010) Vegetation and fire history of the Euganean Hills (Colli Euganei) as recorded by Lateglacial and Holocene sedimentary series from Lago della Costa (northeastern Italy). The Holocene 20: 679-695.
14. Keller, R.P., Geist, J., Jeschke, J.M. et al. (2011) Invasive species in Europe: ecology, status, and policy. Environ Sci Eur 23 (23). https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23
15. Klemp C.D., (1990) U¨ berlegungen zum Anbau der Walnuss im Wald. Allg. Forstzeitschr. 48, 1234–1235
16. Křivánek M., Pyšek P. & Jarošík V. (2006) Planting history and propagule pressure as predictors of invasion by woody species in a temperate region. Conservation Biology Volume 20, No. 5, 1487–1498. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2006.00477.x
17. Krzysztof J., Mostefa M., Arczyńska-Chudy E. (2018) New locations of Persian walnut (Juglans regia L.) in valleys of selected right-bank tributaries of the Warta River in Poznan, part 3. For. Lett. No 111: 1-5.
18. Lambdon P.W., Pyšek P., Basnou C., Hejda M., Arianoutsou M., Essl F., Jarosik V., Pergl J., Winter M., Anastasiu P., Andriopoulos P., Bazos I., Brundu G., Celesti-Grapow L., Chassot P., Delipetrou P., Josefsson M., Kark S., Klotz S., Kokkoris Y., Kühn I., Marchante H., Perglova I., Pino J., Vilà M., Zikos A., Roy D., Hulme P.E. (2008) Alien flora of Europe: species diversity, temporal trends, geographical patterns and research needs. Preslia, 80: 101-149.
19. Larcher W., (2003) Physiological Plant Ecology, forth ed. Springer, Berlin, Heidelberg.
20. Lenda M., Skórka P. (2009) Orzech włoski Juglans regia–nowy, potencjalnie inwazyjny gatunek w rodzimej florze. Chrońmy Przyr. Ojcz 65 (4): 261-270,.
21. Lenda M., Knops J. H., Skórka P., Moroń, D., and Woyciechowski, M. (2018). Cascading effects of changes in land use on the invasion of the walnut juglans regia in forest ecosystems. J. Ecol. 106, 671–686. doi: 10.1111/1365-2745.12827
22. Lenda M., Skórka P., Johannes M., Knops H., Moroń D., Tworek S., Woyciechowski M., (2012) Plant establishment and invasions: an increase in a seed disperser combined with land abandonment causes an invasion of the non-native walnut in Europe Proc Biol Sci. 279 (1733): 1491–1497
23. Loacker K., Kofler W., Pagitz K., Oberhuber W..(2007) Spread of walnut (Juglans regia L.) in an Alpine valley is correlated with climate warming, Flora, vol. 202 (pg. 70-78)
24. Loram A., Thompson K., Warren PH., Gaston K.J. (2008) Urban domestic gardens (XII): the richness and composition of the flora in five UK cities. J Veg Sci 19:321–330
25. Martinez M. L., Labuckas D. O., Lamarque A. L., Maestri D. M. (2010) Walnut (Juglans regia L.):

genetic resources, chemistry, by-products. Journal of the Science of Food and Agriculture 90, 1959.

26. Medvecká J., Jarolímek I., Hegedüšová K., Škodová I., Bazalová D., Botková K., Šibíková M. (2018) Forest habitat invasions – Who with whom, where and why. Forest Ecology and Management 409: 468–478.

27. Menzel, A., Fabian, P., (1999) Growing season extended in Europe. Nature 397, 659.

28. Mirosława K, Bucki M, Olech Z (2020) Influence of walnut trees (Juglans regia L.) on soil urease activity. Polish Journal of Agronomy, 40, 3–6.

29. Monty A., Frisson G., Mahy G. (2012) Early detection of alien plants in xeric Natura 2000 sites in Southern Belgium.

30. Nash S. D., Westpfal M. (2005) Cardiovascular benefits of nuts. The American Journal of Cardiology, 95(8): 963-965

31. Noumi E., Snoussi M., Hajlaoui H., Valentin E., and Bakhrouf A. (2010) Antifungal Properties of Salvadora Persica and Juglans Regia L Extracts against Oral Candida Strains. European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases, Vol. 29, No1, pp. 81-88. doi:10.1007/s10096-009-0824-3

32. Pándi I., Penksza K., Botta-Dukát Z., Kröel-Dulay G. (2014) People move but cultivated plants stay: Abandoned farmsteads support the persistence and spread of alien plants. Biodivers Conserv. 23: 1289–1302

33. Papoutsi Z., Kassi E, Chinou I., Halabalaki M., Skaltsounis A., Moutsatsou P., (2008) Walnut extract (Juglans regia L.) and its component ellagic acid exhibit anti-inflammatory activity in human aorta endothelial cells and osteoblastic activity in the cell line KS483. British Journal of Nutrition 99 (4): 715 – 722.

34. Pascarella J.B., Aide T.M., Serrano M.I., Zimmerman J.K,. (2000) Land-use history and forest regeneration in the Cayey Mountains, Puerto Rico. Ecosystems 3:217–228

35. Pino J., Font X., Carbo J., Jove M., Pallares L,. (2005) Large-scale correlates of alien plant invasion in Catalonia (NE of Spain). Biol Conserv, 122: 339-350. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.08.006

36. Plieninger T. (2006) Habitat loss, fragmentation, and alteration—Quantifying the impact of land-use changes on a Spanish dehesa landscape by use of aerial photography and GIS. Landsc Ecol 21:91–105

37. Praciak A., (2013) The CABI encyclopedia of forest trees (CABI, Oxfordshire, UK,)

38. Pyšek P., Lambdon P.W., Arianoutsou M., Kühn I., Pino J., Winter M. (2009) Alien vascular plants of Europe. In Handbook of Alien Species in Europe. Edited by: DAISIE. Dordrecht: Springer, 43-61.

39. Roor W., Heino K., Mamadjanov D., and Thomas G. (2017) Population Differentiation in Common Walnut (Juglans regia L.) across Major Parts of Its Native Range—Insights from Molecular and Morphometric Data. The Journal of heredity 108 (4): 391-404.

40. Schaarschmidt H, (1999) Die Walnussgewachse. Die Neue Brehm-Bu¨ cherei, Hohenwarsleben

41. Stanford A. M., R. Harden, C. R. Parks, American Journal of Botany 87, 872 (2000).

42. Storkey J., Meyer S., Still K.S., Leuschner C. (2012) The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. Proc R Soc B 279:1421–1429

43. Sukopp H., Wurzel A. (2003) The Effects of Climate Change on the Vegetation of Central European Cities. Urban habitats, 1 (1): 66-86

44. Tapsell L.C., Gillen L.J, Patch C.S, Batterham M., Owen A., Baré M., Kennedy M. (2004) Including walnuts in a low-fat/modified-fat diet improves HDL cholesterol-to-total cholesterol ratios in patients with type 2 diabetes. Diabetes Care. 27 (12): 2777-2783. doi: 10.2337/diacare.27.12.2777.

45. Thuiller W., Lavorel S., Araujo M.B., Sykes M.T., Prentice I.C. (2005) Climate change threats to plant diversity in Europe. Proc. Natl. Acad. Sci. 102, 8245–8250.

46. Van der Vaart J.H.P. (2005) Towards a new rural landscape: consequences of non-agricultural re-use of redundant farm buildings in Friesland. Landsc Urban Plan 70:143–152

47. Капустинська К. (2021) Україна втратила 30% експорту горіхів: ТОП-5 головних покупців. Сьогодні. Електронний ресурс – режим доступу: https://economics.segodnya.ua/ua/economics/enews/ukraina-poteryala-30-eksporta-orehov-top-5-glavnyh-pokupateley-1527678.html

48. Самчук Ж.С. (2016) Демутація фітоценозів перелогів на дерново-карбонатних ґрунтах Малого Полісся. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата сільськогосподарських наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. 1-152.

49. Скляр В.М. (2011) Динаміка чисельності сільського населення України: за матеріалами переписів 1989 та 2001 рр. Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Сер. Історія. 965 (43): 126-136.

50. Щепотьєв Ф.Л., Павленко Ф.А., Ріхтер О.А. (1987) Горіхи. 2-е видання. К.: "Урожай", 1-184.

UDC 581.524.2:582.628.2

INVASION OF THE WALNUT (*JUGLANS REGIA* L.) ON THE EUROPEAN CONTINENT: AN OVERVIEW OF THE ISSU

Review

Kucherko I. M., Zamorka A.M.

The article presents an analysis of the state of knowledge of the problem of walnut (*Juglans regia* L.) invasion on the European continent. The main directions of the current research, key drivers of the invasion, as well as prognosis of the consequences of the invasion after the complete naturalization of the walnut are outlined in this review. Walnut is one of the oldest orchard trees, the cultivation of which dates back to the Early Bronze Age or even the Late Stone Age. The millennial history of cultivation of this species has contributed to its wide, human mediated, distribution in the Northern hemisphere and in the Europe in particular. However, despite the long-term cultivation of walnut, its escape into the wild and the formation of wild populations has not been observed before the Modern time. The first documented solitary cases of self-seeding walnuts date back to the early twentieth century, but they were not form stable populations. Mass escape into the wild and the formation of viable populations of walnut was noticed only at the beginning of the XXI century. Walnut has suddenly showed invasive properties, initiating the colonization of abandoned farmlands and invading into the forests. Today, walnut is recognized as a potentially invasive species due to its very rapid growth, intense seediness and allelopathic properties. Currently this species has spread throughout the Europe. The beginning of the invasion was polycentric and more or less simultaneous throughout the continent, but with a short time lag between Southern and Central and Eastern Europe. In the first case, the invasion began between 1970 and 1980, in the second between the 1990 and 2000. The causes of the invasion were a range of factors, including global climate changes, socio-economic changes, landusing changes, and changes in seed dispensers' populations. Walnut invasion show cascading properties. At the initial stage, the primary invasion of walnut covers anthropogenically altered areas by supplying seeds from cultivated plantations. In the second stage, the secondary invasion began, when wild populations of walnut acquire the ability to self-reproducion with subsequent inviding into floodplain and lowland forests. The consequence of this process is projected to be the emergence of a new type of ecosystem in Europe – walnut forests.

Key words: *invasive species, Juglans regia, environment changes, anthropogenic transformation, Europe,*