

С.О. ДОВЖЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, МСП-1, Київ, 01601, Україна

ДЕМУТАЦІЙНІ СУКЦЕСІЇ ТРАВ'ЯНИСТОЇ РОСЛИННОСТІ ЛЕСОВИХ ВІДСЛОНЕНЬ ПРИДНІПРОВСЬКОЇ ВИСОЧИНІ У МЕЖАХ ЛІСОСТЕПУ

Ключові слова: Придніпровська височина, лесові відслонення, стадії відновлення, експлеренти-рудерали, конкуренти, стрес-толеранти.

Вступ

Сучасний рослинний покрив є результатом тривалого процесу еволюції та різноманітної дії природних екологічних факторів і в останні століття суттєво змінився під антропогенным впливом. Особливо небезпечними є зміни, що спричиняють руйнування екосистем, ландшафтів. Це, зокрема, ерозія, насамперед лінійного типу, що призводить до територіальної фрагментації плакорів, зміни ландшафту, виносу ґрунту і поживних речовин, гумусу, зменшення енергетичної ємності екосистеми і, як результат, порушення стабілізації, зниження її стійкості і прискорення динамічних процесів. За даними Держкомзему, станом на 2001 р. площа ярів в Україні становить 141 тис. га, а частка земель, що зазнають водної еrozії, де в перспективі негативні процеси еrozії можуть посилюватись, — 22 %. Щорічне збільшення площ еродованої ріллі в Україні досягає 60–80 тис. га.

Поряд з інтенсифікацією цих процесів обсяги землеохоронних заходів (створення лісових насаджень та полезахисних лісосмуг, будівництво протиерозійних земельних валів тощо) не лише є недостатніми, а й щорічно скоро-чуються через нестачу коштів. Так, захисні лісові насадження в 2000 р. створено на площині 3,6 тис. га, що становить 97,3 % обсягів 1999 р. і 23 % — 1996 р. Будівництво земельних валів проведено на площині 22,4 км (95,3 % обсягів 1999 р. і 35,2 % — 1996 р.). Виположування ярів зовсім припинене.

Такі заходи не зовсім ефективні, якщо вони не відповідають чи протиді-ють природним процесам. Тому потрібне дослідження природних процесів демутації рослинного покриву на еродованих землях, зокрема, закономірнос-тей формування трав'янистої рослинності на лесових відслоненнях Правобе-режного Лісостепу України, де густота яружної сітки є найвищою в Україні.

Матеріал і методи дослідження

Протягом 2000–2001 рр. ми проводили геоботанічні дослідження рослинності лесових відслонень на території Придніпровської височини в межах північної частини Черкаської обл. та півдня Київської обл. від Києва до Канева.

© С.О. ДОВЖЕНКО, 2004

За геоботанічним районуванням України [4], територія наших досліджень знаходиться в Канівському та Фастівському районах грабово-дубових лісів. Рослинність різноманітна з переважанням дубових і дубово-грабових лісів. Долини річок добре розроблені, з двома надзаплавними терасами. На вторинних терасах поширені двоярусні сосново-дубові, рідше — чисті соснові ліси. Нині схили балок вкриті різнотравно-лучною рослинністю. Степових ділянок, особливо у плахорних умовах, збереглося дуже мало. Степова рослинність представлена переважно лучними степами і оstepненими луками [10]. Справжні луки є найпоширенішими у заплаві Дніпра, вони характеризуються найкрашими умовами водопостачання і, займаючи середні рельєфні позиції, знаходяться між оstepненими і болотистими луками. Свіжі дрібнозлакові луки поширені у прирусловій та центральній частинах заплави. У заплаві лісостепової частини Дніпра між заплавними типчаковими степами та справжніми луками на перегинах пасм, а також на верхніх і середніх ділянках їх схилів у центральній та прирусловій частинах заплавин розташовані оstepнені луки [1, 11].

Гори в районі Канівських дислокаций опускаються до Дніпра крутими уступами. Західні схили менш круті і поступово зливаються із прилеглою рівниною. Дислокація завдовжки 70 і завширшки до 35 км утворює дугу, витягнуту з північного заходу на південний схід із випуклим південно-західним краєм. Дуга досить складної будови, вона немов би складається з окремих гряд, відмежованих одна від одної незначними перевалами, що нагадують гірські ландшафти. Гряди утворені численними вершинами, іноді розмежовуються глибокими ярами, глибиною до 100 м і більше. Вершини здебільшого конусоподібні, із слабо випуклими схилами, які в нижній частині іноді зрізані вертикальними урвищами.

Яри, що розчленовують Канівські гори, дуже глибокі. Це типові врізані долини, по дну яких течуть невеликі потоки води. Під час навіть незначних дощів вони утворюють ледве помітні струмочки, які після злив перетворюються в бурхливі потоки, що змивають на своєму шляху всі перешкоди.

Суміжні яри і зсуви часто зближаються своїми верхів'ями так, що вододіли між ними нагадують мости. Нерідко останні руйнуються, яри з'єднуються верхів'ями, а відліті від розмиву ділянки вододілів набувають вигляду обелісків, пірамід, колон найхимернішої форми [7].

Особливості геологічної будови (наявність дислокацій) і дуже розчленована поверхня спричиняють інтенсивні процеси ерозії. Виникненню еrozії сприяють особливості лесових відкладів, що є пористою карбонатною гірською породою сіро-жовтого коліру, яка складається переважно з пилуватих частинок (0,05–0,005 мм). Еrozії посилюються внаслідок зливних дощів, що часто тут випадають.

Найбільш інтенсивними змив і розмив відслонень є в перші 2–3 роки. Обсяг змиву на лесовидних суглінках у 4 рази більший, ніж на крейді (122 і 32 т/га відповідно). Під час заростання ці процеси уповільнюються або зовсім припиняються. Для висаджування на лесовидних суглінках деякі автори реко-

мендують *Robinia pseudoacacia* L., *Populus balsamifera* L., *Betula pendula* Roth, *Acer campestre* L., види роду *Quercus* L. [3].

Польові дослідження проводили загальноприйнятым методом (маршрутним) [9]. Геоботанічні описи робили на основі методу трансект. Це пов'язано зі специфічністю об'єкта та необхідністю дослідження градієнта зміни рослинності. Ми зробили 250 геоботанічних описів різних стадій розвитку рослинності лесових відслонень, що відповідає близько 50 мікропрофелям. Попередньо, вже у польових умовах, на основі флористичного складу і структури ценозів ми виділяли стадії (серії).

Результати дослідження та їх обговорення

Встановлено екологічні ряди, що є напрямами заростання, і виділено п'ять стадій (піонерну, агломеративну, вторинних угруповань, умовно-корінну, корінну), які представляють серійні угруповання, що послідовно, закономірно змінюють одне одного.

Піонерна стадія представлена одним або кількома видами, особини яких настільки віддалені одна від одної, що взаємозв'язки між ними відсутні. На цьому етапі структура популяцій зовсім не виражена.

Агломеративна стадія характеризується угрупованнями, які складаються з невеликих куртин одного чи кількох видів. У таких угрупованнях вже проявляється взаємозв'язок між особинами принаймні одного виду.

Ці дві стадії відображають той ступінь сингенетичної сукцесії, на якому вирішальне значення мають абіотичні фактори, а конкуренція між видами ще відсутня. Проте від того, які види поселяються першими, залежить появі наступних видів. Така сукцесія відбувається за типом марківських ланцюгів, коли можна спрогнозувати лише наступну стадію, проте кінцеві стадії можуть бути різними. На наступних стадіях розвитку важливу роль відіграє міжвидова і внутрішньовидова конкуренція, яка визначає характер подальшої сукцесії.

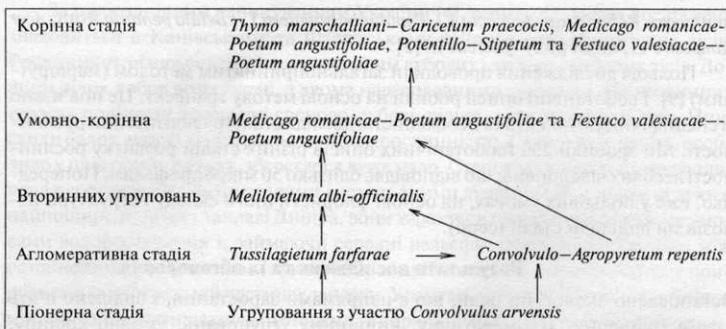
На стадії **вторинних угруповань** відносно багатим є флористичний склад автохтонних і рудеральних видів. Збільшується кількість видів і розмір куртин. Характерним є дифузний і більш-менш рівномірний розподіл рослин, що свідчить про наявність конкуренції, яка зумовлює структуру ценозу.

На **умовно-корінній стадії** переважають аборигенні, типові для ценозів види з участю рудеральних алохтонних елементів, які відіграють другорядну роль і елімінують у процесі формування корінних угруповань.

Корінна стадія характеризується типовою структурою і флористичним складом з автохтонних, притаманних цим ценозам, видів [2].

Якщо розглянути відому схему класифікації рослинності за принципом складності угруповань Гросгейма [5], то піонерна стадія відповідає агломерації, агломеративна — агломерації, стадія вторинних угруповань — семіасоціації, умовно-корінна та корінна — асоціації.

Піонерна стадія заростання лесових відслонень представлена угрупованням з участю *Convolvulus arvensis* L. (схема). Проективне покриття не переви-



Стадії формування рослинності лесових відслонень

The stages of formation of grassy green less barment

щує 5 %. Цей довгокореневищний вид-експлерент першим захоплює відслонення, може закріплюватись завдяки своїй кореневицтвій системі. Іноді на виступі закріплюються *Daucus carota* L., *Echium vulgare* L., *Eryngium campestre* L., меншу частоту трапляння мають *Artemisia dniproica*, *A. campestris* L., *A. austriaca* Jacq., *Reseda lutea* L.

Агломеративна стадія розвитку рослинного покриву лесових відслонень представлена угрупованнями класу *Artemisietea vulgaris*, порядку *Artemisieta* *vulgaris*, союзу *Arction lappae* (асоціація *Tussilagietum farfarae*) [12]. Серед розріджених заростей *Tussilago farfara* L., *Convolvulus arvensis*, *Artemisia absinthium* L. поодиноко трапляються *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Dactylis glomerata* L., *Euphorbia seguierana* Neck. Проективне покриття збільшується до 10 %.

На наступному етапі розвитку агломеративної стадії збільшується кількість видів і розмір їх куртин. З'являються *Elytrigia repens* L., *Artemisia campestris*, *A. austriaca*, *Euphorbia marginata* Pursh, *Falcaria vulgaris* Bernh. Проективне покриття досягає 30–50 %. У місцях розмиву лесової породи рослини відсутні, але взагалі на цій стадії розподіл більш-менш рівномірний.

За філористичною класифікацією рослинності ці угруповання належать до класу *Agropyretea repensis*, порядку *Agropyretalia repensis* і представлені союзом *Convolvulo—Agropyretum repensis* (асоціація *Convolvulo—Agropyretum repensis*).

Таким чином, піонерна та агломеративна стадії характеризуються набором видів, здатних незалежно один від одного за відсутності взаємної конкуренції заселяватись та відновлюватись у придатних для них досить строкатих екологічних умовах. Типовою біоморфологічною ознакою видів є наявність довгих горизонтальних кореневищ (*Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Tussilago farfara*, *Euphorbia cyparissias* L.) або потужних каудексів (*Artemisia campestris*, *A. absinthium*, *Reseda lutea*, *Eryngium campestre*), які певним чином протидіють впливу екзогенних факторів, стримують процеси ерозії.

Стадія вторинних угруповань є основною розвитку рослинного покриву, оскільки на ній міжвидова конкуренція, взаємоз'язок із зовнішнім середовищем визначають швидкість та напрям подальшої сукцесії, формування типово-го рослинного покриву. Як показав аналіз, стадія вторинних угруповань представлена рудеральними ценозами класу *Artemisetea vulgaris*, порядку *Melilotio-Artemisieta absinthii*, союзу *Dauco-Melilotion albi* (асоціація *Melilotetum albi-officinalis*). Проективне покриття — близько 80 %. Характерними видами є *Melilotus officinalis* L., *Daucus carota*, *Anchusa officinalis* L., *Artemisia absinthium*, *A. campestris*, *Achillea submillefolium* L., *Pastinaca sativa* L. Розподіл рослин рівномірний, а розмив лесу майже відсутні. На місцях розмиву спостерігаються стадії розвитку нижчого порядку. Таким чином, на цій стадії вже формується біоценоз, що протидіє руйнації ґрунту і сприяє стабілізації екосистеми.

На умовно-корінній стадії розвитку рослинності майже повно відновлюються корінні угруповання. Представлені асоціаціями *Medicago romanicae-Poetum angustifoliae* та *Festuco valesiacae-Poetum angustifoliae*, у складі яких ще багато вторинних видів і відсутні типові елементи. Проективне покриття дорівнює 80–100 %.

За флористичною класифікацією рослинності, корінні угруповання належать до класу *Festuco-Brometea* та порядку *Festucetalia valesiacae* і представлені асоціаціями кількох союзів: *Thymo marschallianae-Caricetum praecocis* (союз *Cirsio Brachypodion pinnat*) та типовою лучно-степовою асоціацією *Medicago romanicae-Poetum angustifoliae* (союз *Fragario viridis-Trifolion montani*). Основу флористичного ядра складають *Achillea submillefolia*, *Poa angustifolia* L., *Medicago romanica* Prodan, *Galium verum* L., *Elytrigia repens*, *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link. Асоціація *Potentillo-Stipetum* (союз *Festuco-Stipion*) [13] представляє збіднені угруповання з такими видами, як *Sipa capillata*, *Poa angustifolia*, *Elytrigia intermedia* (Host) Nevskii, *Asperula cynanchica* L., *Potentilla incana* P. Gaertn., B. Mey ex Scherb., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. Мезоксерофільні угруповання класу *Molinio-Arrhenatheretea* представлені асоціацією *Festuco valesiacae-Poetum angustifoliae* (союз *Trifolion montani*), типовою для лісостепової зони.

У цій статті ми розглядали формування трав'янистої рослинності. Однак на території Придніпров'я корінні угруповання наймовірніше будуть представлені лесами, а степи на лесах утворяться, можливо, внаслідок антропогенного впливу (випасання, викошування тощо).

Узагальнюючи дані, ми виділяємо два ряди відновлення рослинності, які умовно назвали *Elytrigia repens-Convolvulus arvensis* та *Artemisia absinthium-Artemisia campestris*, між якими є переходи. Види першого ряду зростають на багатих щільніших глинистих ґрунтах і мають довгі кореневища, що протидіють горизонтам руху ґрунту, другого — на бідніших, піщаних, рихлих ґрунтах, що осипаються, і тому ознакою видів є формування потужних каудесків, які тримають вертикальну структуру ґрунту.

Відновлення рослинності може відбуватися на різних стадіях, на яких затримується невизначено тривалий час: як початкової (вихідної), так і про-

міжних, що залежать від інтенсивності ерозійних процесів. При цьому популяції одних видів здатні відновлюватись і формуватися вже на початкових стадіях. Інші не відновлюються, що проявляється у певному співвідношенні між видами R- та K-стратегій. Так, для угруповання з домінуванням *Convolvulus arvensis* воно становить 1 : 2, *Tussilagietum farfarae* та *Convolvulo-Agropyretum repentis* 1,2 : 1, *Melilotetum albi-officinalis* — 1 : 1,2, *Medicago romanicae-Poetum angustifoliae* — 1:6. Це підтверджує загальновідомий факт заміщення експлерентів у процесі розвитку ценозу [8].

Усі знайдені види можна розділити на три групи: експлеренти—рудериали, наявні на всіх, насамперед перших стадіях, а на останніх зникають; стрес—толеранти, наявні на всіх стадіях, насамперед в екстремальних умовах; конкуренти, що існують на заключних стадіях. Серед них можна виділити ті, що поступово відновлюють свою чисельність (*Thymus marschallianus* Willd., *Campanula sibirica* L., *Agrimonia eupatoria* L.), і такі, що після руйнування ценозів не відновлюються (*Aster amellus* L., *Carex praecox*, *Pimpinella saxifraga* L., *Teucrium chamaedrys* L., *Veronica spicata* L., *V. Incana* L., *Stipa capillata*, *Stachys recta* L.), що визначає особливості зміни структури ценозу від трав'янистого до лісового типів.

Ступінь розвитку ценозу від трав'янистого до лісового типів можна оцінити на основі співвідношення видів, представлених родинами (*Asteraceae+Brassicaceae*)/*Rosaceae* [6], оскільки *Asteraceae* та *Brassicaceae* включають багато однорічників, адвентивних експлерентів, а *Rosaceae* не має однорічних видів. Якщо на перших стадіях представники *Rosaceae* відсутні, то у типових угрупованнях умовно-корінної та корінної стадії це співвідношення коливається в межах 1:4(6), тобто характеризує злакові стадії, далекі до стійких клімаксових, де це відношення має бути зворотнім. Лише на двох останніх стадіях проявляються закономірності спектра провідних родин, порядок і значення яких близькі до степів у цілому: *Asteraceae* (21–27 %), *Poaceae* (12–24 %) та *Fabaceae* (7–11 %).

Отже, демутаційна сукцесія спрямована на протидію одному з антропогенних чинників — ерозії. Вона відбувається за типом марківського ланцюга, коли наступна стадія визначається попередньою, а кінцеві стадії не можна спрогнозувати від початку. Під час формування кінцевих стадій втрачаються окремі елементи (види), які за цих умов не відновлюються і є чутливими до таких стресів.

1. Афанасьев Д.Я. Рослинність УРСР. Природні луки. — К.: Наук. думка, 1968. — 356 с.
2. Білик Р., Дідух Я.П. Стадії та напрямки розвитку рослинності відвалів Товтрового кряжу // Укр. ботан. журн. — 1999. — № 2. — С. 144–149.
3. Бурякин А.М., Сокольников Ю.В. Эрозионные процессы на отвалах, методы их изучения и некоторые приемы борьбы с ними // Теоретические и практические проблемы рекультивации нарушенных земель. — М., 1975. — С. 166–178.
4. Геоботанічне районування УРСР. — К.: Наук. думка, 1977. — 302 с.
5. Гринь Ф.О. До питання про динаміку крейдяних відслонень // Геоботан. зб. Ін-ту ботан. АН УРСР. — 1938. — № 2. — С. 89–106.
6. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 208 с.

7. Заморій П.К. Четвертинні відклади УРСР. — К.: Вид.-во Київ. ун-ту, 1961. — 550 с.
 8. Миркин Б.М. Антропогенна динаміка растительності // Ітоги науки и техники. Ботаніка. — 1984. — Т. 5. — С. 139—232.
 9. Полевая геоботаника / Под общ. ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. — М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1959. — 444 с.
 10. Природа Київської області / Відп. ред. О.М. Маринич. — К.: Вид.-во Київ. ун-ту, 1972. — 235 с.
 11. Продромус растительности Украины / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух, Д.В. Дубына и др. — Киев: Наук. думка, 1991. — 272 с.
 12. Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. — К.: Фітосоціцентр, 1996. — 120 с.
 13. Fijalkowski D. Zespoły roślinne Lubelszczyzny. — Lublin, 1991. — 303 р.

Надійшла 25.11.2003

С.А. Довженко
Институт ботаники им. Н.Г. Холодного

ДЕМУТАЦИОННЫЕ СУКЦЕССИИ ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕССОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ ПРИДНЕПРОВСКОЙ ВОЛГИЧНОСТИ В ПРЕДЕЛАХ ДЕСОСТЕПИ

Рассмотрены стадии формирования травяной растительности лесовых обнажений: пионерная, агломеративная, вторичных сообществ, условно-коренная и коренная. Согласно классификации растительности Браун-Бланке, растительность представлена восемью ассоциациями. Все виды условно разделены на три группы. Сделан вывод о том, что демутационные сукцессии направлены на противостояние одному из антропогенных факторов — эрозии. Они происходят по типу марковской цепи, когда следующая стадия определяется предшествующей, а конечные стадии нельзя спрогнозировать на начальном этапе. При формировании заключительных стадий растительности отдельные элементы (виды) не возобновляются, так как чувствительны к стрессам.

S.O. Dovzhenko

M.G. Kholodny Institute of Botany,
Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

DEMUTATION SUCCESSIONS OF THE GRASY VEGETATION LESS BARMENT PREDNIPER HILL OF THE FOREST-STEPPE ZONE

In clause the stages of formation of grassy green less barment are considered: pioneer, agglomeration stage, secondary plant community, conditionally radical and radical. According to classification of green the Braune-Blanke this green is submitted by 8 associations. All see it is possible is conditional to divide into 3 bunches. Thus demutation of a succession are directed on an opposition to an anthropogenic factor — erosion. They descend for phylum Markov of a chain, when the following stage is determined previous, and the final stages can not be prognosis on initial stage. At formation of final stages separate elements do not renew, because are sensitive to stresses.