

УДК 581.524 (477.62)

ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМАЦІЇ *FESTUCETA VALESIIACAE* ПЕТРОФІТНОГО СТЕПУ “КАМ’ЯНІ МОГИЛИ”

Лисенко Г.М.

Екологічні особливості формації *Festuceta valesiacaе* петрофітного степу „Кам’яні могили”. – Г.М. Лисенко. – Використовуючи метод фітоіндикації екологічних факторів, розраховані величини низки лімітуючих екологічних чинників (узагальненого терморезиму, вологості ґрунтів, їх азотного та кислотного режимів, а також вмісту карбонатів у ґрунтах) для формації *Festuceta valesiacaе*, яка визначає габітуальні особливості різнотравно-типчаково-ковилових степів. Результати статистичної обробки та градієнтного аналізу свідчать про достовірні відмінності середніх значень узагальненого терморезиму плакорних ділянок степу та петрофітно-степових екотопів, зайнятих асоціаціями з домінуванням *Festuca valesiaca* Gaud. Зазначені специфікації екотопічних характеристик визначають підбір співдомінуючих видів досліджуваної формації та її флористичного складу, особливо, для екстремальних петрофітно-степових місцезростань, які є стаціями для вузько локальних ендемічних видів *Achillea glaberrima* Klok. та *Centaurea pseudoleucolepis* Kleop.

Ключові слова: петрофітний варіант різнотравно-типчаково-ковилових степів, формація *Festuceta valesiacaе*, фітоіндикація, екологічні режими, градієнтний аналіз

Адреса: Ніжинський державний університет імені Миколи Гоголя, Вул. Крапив’янського, 2, м. Ніжин, Чернігівська обл., Україна, 16602

E-mail: Gena @ndpu.net

Ecological peculiarities formation *Festuceta valesiacaе* petrophyte steppe “Kamiani Mohily”. – Lysenko H.M. – Using the method phytoindication ecological factors, sizes of some ecological regimes (thermal mode, humidity of soils, nitric and acid modes, the contents of carbonate in soil) for formation *Festuceta valesiacaе* are designed. Results of statistical processing and gradient analysis testify to reliability of differences of average values of thermal mode plateau steppe sites and petrophytes-steppe ecotopes. The marked specificity ecotopes characteristics determines selection codominate species researched formation and its floristic structure, especially for petrophytes-steppe habitats, which are sites for narrow local endemics *Achillea glaberrima* Klok. and *Centaurea pseudoleucolepis* Kleop.

Key words: petrophyte variant of herb bunch-grass steppe, formation *Festuceta valesiacaе*, phytoindication, ecological conditions, gradient analyses

Вступ

До степового типу рослинності належать трав’янисті угруповання з переважанням багаторічних з тривалою вегетацією, переважно полікарпічних мікротермних ксерофільних та часто склерофільних рослин, в більшості дернинних злаків з родів *Stipa* L., *Festuca* L., *Koeleria* Pers., *Helictotrichon* Bess. та ін [6]. Як правило, саме вони формували габітуальні ознаки степових екосистем, адже сама життєва форма дернинних злаків має переваги перед іншими екобіоморфами за умови недостатнього зволоження влітку, досить низьких температур в зимовий період, та постійного впливу консументів протягом усього онтогенезу. Серед морфологічних адаптацій слід відмітити склероморфну структуру надземних органів, наявність мичкуватої кореневої системи, котра разом з основами дернин створює

специфічний поверхнево-підземний біогоризонт, апекси надійно вкриті численними відмерлими листовими пластинками, що дозволяє степовим домінантам тривалий час залишатись едифікаторами степового біому. Серед фізіологічних та біохімічних пристосувань заслуговує на увагу здатність дернинних злаків регулювати водний режим та інтенсивність фотосинтетичних процесів в умовах ґрунтової та атмосферної посухи при максимальній інсоляції. Крім того, необхідно відмітити ще цілу низку адаптаційних ознак на популяційному рівні, які свідчать про специфіку структури, ритміки сезонного розвитку та функціонування степових фітоценозів. Так, ценопопуляції дернинних злаків характеризуються стабільним істинним проєктивним вкриттям та досить лабільним загальним проєктивним вкриттям, що прямо впливає на значну варіабельність транспіраційно-асиміляцій-

ного апарата при відносній стабільності загальної горизонтальної структури. Все відмічене вище пояснює панування синузії дернинних злаків в степовому типі рослинності, до яких належать види роду *Festuca*, а до останнього – досить евритопний поліморфний вид *Festuca valesiaca* Gaud.

Матеріал та методики

Метою наших досліджень є встановлення екологічної специфіки рослинних угруповань з домінуванням *Festuca valesiaca*, поширених у відділенні Українського степового природного заповідника “Кам’яні Могили”, яке репрезентує петрофітний (на гранітах) варіант різнотравно-типчакково-ковилових степів [2, 6]. Територія заповідної ділянки є фрагментом петрофітно модифікованого степового району піднятої ерозійно-розчленованої лесової рівнини з малопотужним антропогеновим покривом на кристалічному фундаменті, що зумовлює значне екологічне різноманіття та пов’язану з ним строкатість рослинного покриву. Флора та рослинність заповідника завжди привертала увагу флористів та геоботаніків [1, 4, 9-12, 14, 15]. З початком широкого застосування фітоіндикаційних досліджень були досліджені екологічні режими специфічних місцезростань заповідної ділянки [7].

Основою аналізу слугували геоботанічні описи стандартних ділянок (100 м²), які репрезентують асоціації формації *Festuceta valesiaca* (всього 47 описів). Дані були згруповані в дві виборки: 1- угруповання міжрядової улоговини та пологих схилів з добре розвиненим ґрунтовим покривом та 2 – петрофітні угруповання гранітних відслонень. Обрахунки величин екологічних режимів здійснені за допомогою методу фітоіндикації екологічних факторів [3], оскільки комп’ютерна синфітоіндикація дає можливість з достатньою об’єктивністю оцінити параметри провідних екологічних чинників, за яких формуються і функціонують фітосистеми, а також висвітлити причини мінливості структурно-функціональної організації та екологічної специфіки петрофітних угруповань. За результатами фітоіндикації були розраховані основні статистичні показники для низки екологічних чинників: узагальненого терморезиму (Tm), вологості ґрунту (Hd), азотного (Nt) та кислотного режимів (Rc) та вмісту карбонатів у ґрунтах (Ca) для різних типів місцезростань, зайнятих угрупованнями формації *Festuceta valesiaca*. Дані кожної з виборок були статистично опрацьовані: розраховані амплітуди, середні арифметичні значення та середнє квадратичне відхилення. Крім того, для з’ясування достовірності відмінностей середніх значень досліджуваних факторів було розраховано критерій Ст’юдента (t) для рослинних угруповань, приурочених до різних

елементів рельєфу. Для оцінки залежностей між зміною різних екологічних факторів застосовано методику ординаційного аналізу [16].

Результати та їх обговорення

Формація *Festuceta valesiaca* в заповідному степу представлена дигресивними (плакори та пологі схили) та агломеративними (петрофітними) фітоценозами. Перші з них разом зі збоями були особливо характерними для дозаповідного степу. За умови дотримання абсолютного режиму заповідності їх площі значно скоротились (з 31 до 7,8 га) [15], тоді як агломеративні квазікорінні типчатники продовжують залишатись досить стабільними угрупованнями за увесь час спостережень. Саме ці угруповання постійно займають значні масиви кам’янистого плато та гранітних відслонень. Найповніший опис досліджуваної формації наведено в праці Л.С.Панової [12]. Так, усі типчатники наприкінці 60-х років ХХ ст. займали площу близько 50 га заповідного степу. Більша частина їх припадала на справжньостепові екотопи, а решта – на відслонення гранітів зі значним переважанням асоціації *Festucetum valesiaca purum*. Більшість екотопів з колишніми дигресивними типчатниками була приурочена до пологих схилів з достатньо розвиненими звичайними чорноземами на гранітах, глибина залягання яких коливається в межах 0,4 – 4,0 м. Едифікаторна роль *Festuca valesiaca* була добре вираженою (проективне вкриття 20-35 %). В різних місцезростаннях до типчака домішувались *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Poa angustifolia* L., *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub та ін., формуючи при цьому відповідні асоціації. Слід зазначити, що у флористичному складі дигресивних типчатників відмічались численні види різнотрав’я – *Artemisia absinthium* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Centaurea diffusa* Lam., *Convolvulus arvensis* L. та ін.

На кам’янистих схилових екотопах та власне гранітних відслоненнях, за існуючого заповідного режиму формація *Festuceta valesiaca* зберігає високу ценотичну різноманітність, де співдомінантами виступають *Crinitaria villosa* (L.) Grossh., *Jurinea granitica* Klok., *Thymus graniticus* Klok. et Shost. та деякі злаки *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv. та *Phleum phleoides* (L.) Karst. Серед угруповань значно переважають відкриті агломеративні на слабо розвинених скелетних ґрунтах та в тріщинах гранітних плит. Більшість видів, які зростають у складі типчатників є компонентами петрофітно-степових угруповань, серед них: *Sedum acre* L., *S. ruprechtii* (Jalas) Omelcz., *Anthemis subtinctoria* Dobroc., *Thymus dimorphus* Klok. et Shost. та ін.

Як зазначає В.С.Ткаченко [14], зміни рослинного покриву плакорних місцезростань та пологих схилів характеризують звичайні

сукцесійні тренди і темпи резерватного типу, а не відновлювальні (демутативні) процеси, тоді як на первинному субстраті (гранітах) та на слабо розвинутих кам'янисто-щебенистих ґрунтах формуються петрофітно-степові агломеративні угруповання з виразною специфікою резерватних сукцесій, яка полягає у різкому сповільненні темпів змін квазікорінних угруповань та деяких циклічних явищах у сукцесіях, що зумовлюють стабільність структури таких фітоценозів. Загалом, послаблення ролі дернинно-злакових фітоценозів, що триває на заповідній ділянці, відбулось за рахунок зниження ценотичного значення ковилових угруповань, оскільки формація *Festuceta valesiaca* на час картування у 1990 р. була повністю відсутня окрім квазікорінних агломеративних типчатників, приурочених до гранітних відслонень [14]. Ця тенденція збереглась і на час наступного картування у 2000 р. [15].

У серпні 2002 р. територія заповідника зазнала спонтанного палу, в результаті якого рослинність була знищена вогнем на 280 га заповідної ділянки. Під дію пірогенного фактору потрапила не лише

міжрядова улоговина та частина плакорних місцезростань, а й значні площі гранітних відслонень, до яких, як правило, приурочені угруповання з домінування *Festuca valesiaca*. З метою з'ясування наслідків спонтанних палів у липні 2004 р., нами було проведено реінвентаризаційне обстеження рослинного покриву "Кам'яних Моги́л". Візуальна оцінка підтвердила теоретичні припущення, щодо інверсії основних ізореагентних груп фітоценозів під час постпірогенної демуатації рослинності, а саме підвищення ценотичного значення дернинно-злакових угруповань, про що в свій час повідомляли ряд дослідників [5, 8, 13, 17].

Проведена нами синфітоіндикація низки екологічних режимів дала можливість кількісно оцінити зміни величин прямиодіючих параметрів навколишнього середовища, які визначають розподіл асоціацій з домінуванням *Festuca valesiaca* (Таблиця 1, 2).

Таблиця 1 Статистичні обрахунки величин екологічних факторів формації *Festuceta valesiaca* екотопів рівнинної частини "Кам'яних Моги́л"
Statistical calculations values ecological factors formation *Festuceta valesiaca* ecotopes plant part "Kamiani Mohily"

Основні статистичні показники	Екологічні фактори				
	Tm	Hd	Nt	Rc	Ca
X	8,71	8,32	4,77	8,56	8,85
σ	0,15	0,19	0,18	0,41	0,33
min	8,42	8,03	4,41	7,93	8,26
max	8,94	8,61	4,98	8,97	9,29

Таблиця 2 Статистичні обрахунки величин екологічних факторів формації *Festuceta valesiaca* екотопів гранітних відслонень "Кам'яних Моги́л"
Statistical calculations values ecological factors formation *Festuceta valesiaca* ecotopes granite sites "Kamiani Mohily"

Основні статистичні показники	Екологічні фактори				
	Tm	Hd	Nt	Rc	Ca
X	8,99	8,56	4,60	8,16	8,45
σ	0,15	0,25	0,17	0,23	0,50
min	8,70	7,96	4,36	7,70	7,30
max	9,28	8,98	4,92	8,61	9,26

Порівняння середніх показників узагальненого терморезиму петрофітних та "плакорних" угруповань вказує на значне тяжіння до максимуму прояву цього фактору петрофітної групи асоціацій формації *Festuceta valesiaca*. Так, середнє значення Tm для петрофітних типчатників складає 8,99 бала, що в абсолютних показниках дорівнює 44,95 ккал/см²рік⁻¹, тоді як для "плакорних" лише 8,71 бала (43,55 ккал/см²рік⁻¹). Більше того, мінімальне значення терморезиму групи асоціацій гранітних відслонень лише на одну соту бала (min = 8,70)

менше від середніх показників (X = 8,71) цього фактору, які характеризують плакорні місцезростання. Порівняння середніх значень виборок за даним фактором доводить, що різниця значень достовірна (t = 4,40).

Зазначена гетерогенність такої важливої екоотопічної характеристики як термічний режим визначає різний набір співдомінуючих видів досліджуваної формації, а також їх флористичне наповнення. Так, серед співдомінуючих видів квазікорінних угруповань гранітних відслонень слід відмітити *Thymus dimorphus*, *Anthemis*

subtinctoria, *Sedum ruprechtii*, *Jurinea granitica* та деякі злаки і осоки (*Phleum phleoides*, *Stipa capillata*, *Carex supina* Wahlenb.). Крім того, до флористичного складу даної групи асоціацій входять вузьколокальні ендемічні види *Achillea glaberrima* Klok. та *Centaurea pseudoleucolepis* Kleor. Натомість, плакорні типчатники характеризуються іншим набором співдомінантів: *Poa angustifolia*, *Bromopsis riparia*, *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *E. intermedia* (Host) Nevski, а також подекуди *Artemisia marschalliana* Spreng., *Galium ruthenicum* Willd. та ін. Однак, пухкокореневищний злак *Phleum phleoides*, який останнім часом характеризується значною експансією на території заповідника, подекуди співдомінує і за плакорних умов.

Різниця середніх значень величин вологості ґрунтів плакорних та петрофітних типчатників складає лише 0,24 бала, що, звичайно, не може докорінно впливати на диференціацію угруповань згідно елементів рельєфу. Необхідно відмітити і близькість екстремумів (min – 8,03/7,96; max – 8,61/8,98 бала) різних груп асоціацій досліджуваної формації. Різниця середніх значень недостовірна.

Діапазони показників азотного режиму плакорних та петрофітних типчатників майже однакові (0,57; 0, 56 бала відповідно), проте середні значення перших дещо вищі (4,77 бала, відповідно 16,7 мг мінерального азоту на 100 г ґрунту), що, ймовірно, пояснюється більшим розвитком ґрунтового покриву. Група петрофітних асоціацій, займає екотопи з різним ступенем сформованості ґрунтових відмін, від початкових (накопичення дрібнозему) до майже сформованих (змиті чорноземи). Однак, середнє значення Nt дорівнює лише 4,6 бала, що в абсолютних показниках характеризується незначною величиною вмісту азоту (16,1 мг мінерального азоту на 100 г ґрунту). Хоча значення критерія Ст'юдента (t) дорівнює 2,81, різниця середніх значень недостовірна.

Режим кислотності ґрунтів характеризується закономірностями близькими до азотного режиму. Слід відмітити лише деякі специфікації. Так, різниця середніх значень Rс для плакорних ділянок та гранітних відслонень складає 0,40 бала, але в абсолютних показниках ця величина досить мала і лише опосередковано впливає на розподіл угруповань у просторі. Всі ґрунтові відміни за абсолютними показниками займають проміжне положення між слабо кислими (рН = 5,5-6,5) та нейтральними (рН = 6,5-7,2) ґрунтами. Цю тезу

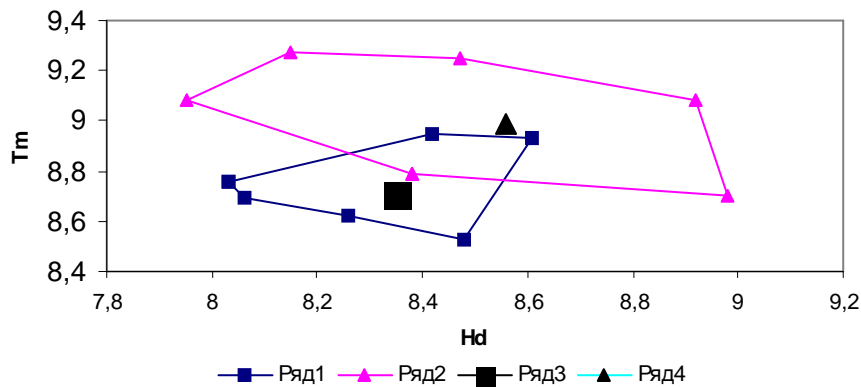
підкріплює і співставлення мінімальних (7,70; 7,93 бала) та максимальних (8,61; 8,97 бала відповідно) показників кислотності плакорних та петрофітних екоотопів. Різниця середніх значень режиму кислотності ґрунтів недостовірна. Це пояснюється особливостями підстилаючої породи (гранітів), адже формування всіх ґрунтових відмін заповідника відбувається на одній материнській породі.

З режимом кислотності корелює вміст карбонатів у ґрунтах. За цим показником рівнинні екотопи характеризуються величиною 8,85 бала, тоді як ґрунти гранітних відслонень - 8,45 бала. Різниця мінімальних значень Rс плакорних ділянок та гранітних відслонень складає 0,94 бала, тоді як максимальні значення майже однакові (9,29 та 9, 26 бала відповідно). Різниця середніх значень вмісту карбонатів недостовірна.

Шляхом градієнтного аналізу [16] було визначено місце кожного фітоценозу в системі координат відповідно до кількісних показників екологічних факторів (у балах). Окресленням меж розсіювання по координаційному полю були виділені "ординаційні поля" для плакорних та петрофітних фітоценозів досліджуваної формації (Рис. 1).

Рисунок 1а ілюструє залежність між узагальненим терморезимом (Тm) та вологістю ґрунтів (Нd). Так, екотопи під петрофітними типчатниками характеризуються значно вищими показниками Тm і водночас дещо більшими величинами вологості ґрунту. Якщо перша теза не викликає сумніву (схили, особливо південних та західних румбів, завжди характеризуються вищою інсоляцією), то високі показники Нd можливо пояснюються акумуляцією вологи в заглибинах гранітних плит і відсутністю промивного режиму. Тоді як плакорні місцезростання дреноються значно інтенсивніше. Крім того, слід відмітити положення середніх значень петрофітної групи асоціацій, адже воно знаходиться поза межами "ординаційного поля", описаного для плакорних місцезростань, що в свою чергу, підкріплює статистичні обрахунки ймовірності різниць середніх значень. Чітка лінійна залежність спостерігається між зміною вологості ґрунту (Нd) та вмістом карбонатів (Са) (Рис. 1б). Найширшим діапазоном як за Нd так і за Са характеризуються петрофітні типчатники, тоді як угруповання приурочені до плакорів та пологих схилів з добре розвинутим ґрунтовым покривом окреслюють значно вужче "ординаційне поле".

А



Б

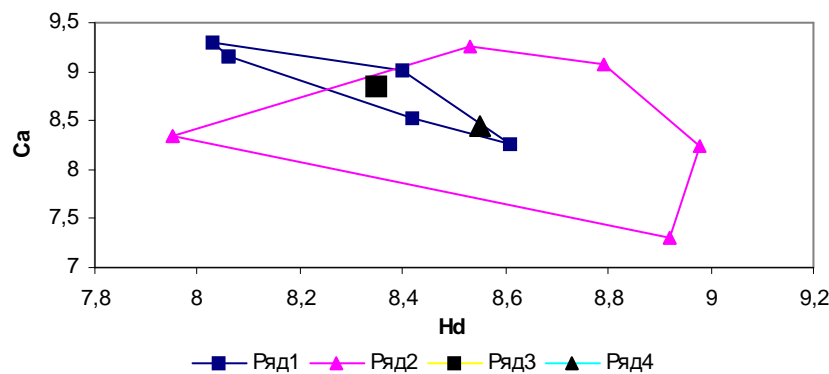


Рисунок 1. А) Залежність між зміною терморежиму (Тm) та зміною вологості ґрунту (Hd) для різних типів угруповань. Б) Залежність між зміною вмісту карбонатів у ґрунтах (Ca) та зміною вологості ґрунту (Hd) для різних типів угруповань.

Умовні позначення: Ряд 1 - угруповання формації *Festuceta valesiacaе* плакорних ділянок. Ряд 2 - петрофітно-степові угруповання формації *Festuceta valesiacaе*. Ряд 3 - середнє значення факторів для плакорних ділянок. Ряд 4 - середнє значення для петрофітно-степових угруповань.

Figure 1. А) Interrelation between change thermal mode (Tm) and humidity of soils (Hd) for different types of communities. Б) Interrelation between change composition carbonates of soils (Ca) and humidity of soils (Hd) for different types of communities.

Legends: Line 1 – communities formation *Festuceta valesiacaе* plane sites. Line 2 – petrophytes-steppe communities formation *Festuceta valesiacaе*. Point 3 – middle significance factors for plane sites. Point 4 – middle significance factors for petrophytes-steppe communities.

Таким чином, синфітоіндикація екологічних характеристик місцезростань формації *Festuceta valesiacaе* приурочених до рівнинної частини заповідника та гранітних відслонень дозволила виявити деякі відмінності величин лімітуючи екологічних чинників, насамперед узагальненого терморежиму. Зазначені специфікації екологічних

характеристик визначають підбір співдомінуючих видів досліджуваної формації та її флористичного складу, особливо, для екстремальних петрофітно-степових місцезростань, які є стаціями для вузько локальних ендемічних видів *Achillea glaberrima* та *Centaurea pseudoleucolepis*.

1. Білик Г.І., Панова Л.С. Поновлення степової рослинності в заповіднику "Кам'яні Могили" після припинення випасання // Укр. ботан. журн. – 1970. – 27, № 6. – С. 711-714.

2. География растительного покрова Украины / Шеляг-Сосонко Ю.Р., Осычнюк В.В., Андриенко Т.Л. – Киев: Наук. думка, 1980. – 288 с.

3. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – Київ, Наук. думка, 1994. – 280 с.
4. Кузнєцова Г.А. Заповідник “Кам’яні Могили” // Укр. ботан. журн. – 1956. – 13, № 2. – С. 31-43.
5. Лавренко Е.М. Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь, Пензенской обл.) // Ботан. журн. – 1950. – 35, № 1. – С. 77-78.
6. Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. – Л.: Наука, 1991. – 146 с.
7. Лысенко Г.Н. Фитоиндикационная оценка экологических режимов степных экосистем заповедника “Каменные Могили” (Донецкая область) // Труды филиала Украинского степного природного заповедника “Каменные Могили”, Вып. 1. - 1997. – С. 48-53.
8. Осичнюк В.В., Істоміна Г.Г. Вплив випалювання на степову рослинність // Укр. ботан. журн. – 1970. – 27, № 3. – С. 284-290.
9. Панова Л.С. Рослинність гранітових відслонень заповідника “Кам’яні Могили” // Укр. ботан. журн. – 1967. – 24, № 2. – С. 67-71.
10. Панова Л.С. Рослинний покрив заповідника “Кам’яні Могили” // Укр. ботан. журн. – 1972. – 29, № 4. – С. 468-475.
11. Панова Л.С. Динаміка рослинного покриву заповідника “Кам’яні Могили” // Укр. ботан. журн. – 1975. – 32, № 4. – С. 466-470.
12. Панова Л.С. Каменные Могили // Почвенно-биологические исследования в Приазовье. – М.: Наука, 1976. – Вып. 2. – С. 133-168.
13. Родин Л.Е. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ // Советская ботаника. – 1946. – 14, № 3. – С. 147-162.
14. Ткаченко В.С. Резерватні сукцесії і охоронний режим степової рослинності в заповіднику “Кам’яні Могили” (Донецька область) // Укр. ботан. журн. – 1992. – 49, № 6. – С. 18-22.
15. Ткаченко В.С., Генів А.П., Сіренко В.О. Саморозвиток фітосистем заповідного степу “Кам’яні Могили” (Донецька область) // Укр. ботан. журн. – 2003. – 60, № 3. – С. 248-255.
16. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
17. Шалыт М.С., Калмыкова А.А. Степные пожары и их влияние на растительность // Ботан. журн. – 1935. – 20, № 1. – С. 101-110.

Отримано: 20 січня 2007 р.

Прийнято до друку: 1 лютого 2007 р.