

УДК 581.526.53.502.72+45(084.3):581.555(477.52)

В.С. Ткаченко, Т.В. Фіцайло

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01001 Україна
e-mail: ecologia@bigmir.net*

СТРУКТУРНІ ЗМІНИ ФІТОСИСТЕМ ЛУЧНОГО СТЕПУ "МИХАЙЛІВСЬКА ЦІЛИНА" У XX ТА НА ПОЧАТКУ XXI СТОЛІТЬ

Лучні степи, заповідник, картографічний моніторинг, різнорежимна охорона, втручання, структурні зміни, гомеостаз

СТРУКТУРНІ ЗМІНИ ФІТОСИСТЕМ ЛУЧНОГО СТЕПУ "МИХАЙЛІВСЬКА ЦІЛИНА" У XX ТА НА ПОЧАТКУ XXI СТОЛІТЬ. В.С. Ткаченко, Т.В. Фіцайло. – Напередодні вірогідної зміни статусу відділення Українського природного заповідника НАН України "Михайлівська цілина" на Сумщині автори поставили за мету підвести своєрідний підсумок досліджень і простежити за малопомітними, неухильними багаторічними змінами рослинного покриву лучного степу, які сталися з часу встановлення тут належного охоронного режиму. Всебічність підходу до вирішення цього питання підкреслюється подальшим аналізом змін екотопічних характеристик степу в наступній публікації цього видання. На основі аналізу картометричних просторових характеристик рослинності в 55-річному хроноряді спостережень (1956–2011 рр.) та структурних особливостей найпоширеніших угруповань побудовані графічні моделі сукцесії для двох основних охоронних режимів: періодично викошуваного та абсолютно заповідного. Наведена докладна геоботанічна карта заповідної ділянки з легендою, яка дає загальне уявлення про сучасну структуру рослинного покриву "Михайлівської цілини". Оскільки ціллю авторів було вирішення практичного питання про втручання в розвиток заповідних фітосистем, то це знайшло свій відбиток на характеристиці наслідків втручання сіножатевої ротації та поряд з тим спонтанного саморозвитку степових фітосистем на абсолютно заповідній ділянці степу. Автори стверджують, що певним рівнем регуляційних зусиль можна утримати лучний степ в межах "еталонної" структури або реанімувати її, а за умови саморозвитку ценози по моделі толерантності в сукцесії спрямовуються до гомеостатичних фітоценоструктур лісостепоного комплексу.

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОСИСТЕМ ЛУГОВОЙ СТЕПИ "МИХАЙЛОВСКАЯ ЦЕЛИНА" В XX И В НАЧАЛЕ XXI СТОЛЕТИЙ. В.С. Ткаченко, Т.В. Фіцайло. – Накануне вероятного изменения статуса отделения Украинского степного природного заповедника НАН Украины "Михайловская целина" на Сумщине авторы поставили цель подвести своеобразный итог исследований и проследить за малозаметными, неуклонными многолетними изменениями растительного покрова луговой степи, происшедшими со времени установления надлежащего режима охраны. Всесторонность подхода к решению этого вопроса подчеркивается последующим анализом изменений экотопических характеристик степи в последующей публикации этого издания. На основе анализа картометрических пространственных характеристик в 55-летнем хроноряду наблюдений (1956–2011 гг.) и структурных особенностей наиболее распространенных группировок построены графические модели сукцессии для двух основных охранных режимов: периодического выкашивания и абсолютной заповедности. Подана подробная геоботаническая карта заповедного участка с легендой, дающей общее представление о современной структуре растительного покрова "Михайловской целины". Поскольку целью авторов было решение практического вопроса о вмешательстве в развитие заповедных фитосистем, то это нашло свое отражение в характере последствий вмешательств сенокосной ротации и наряду с тем спонтанного саморазвития степных фитосистем на абсолютно заповедном участке степи. Авторы утверждают, что определенным уровнем регуляционных усилий можно удержать луговую степь в пределах "эталонной" структуры или реанимировать ее, а при условии саморазвития ценозы по модели толерантности в сукцессии направляются к гомеостатическим фитоценоструктурам лесостепного комплекса.

STRUCTURAL CHANGES IN PHYTOSYSTEMS OF MEADOW STEPPE OF "MYKHAYLOVSKA TSILYNA" RESERVE IN XX AND EARLY XXI CENTURIES. V.S. Tkachenko, T.V. Fitsaylo. – Considering probable status change of the Branch of Ukrainian Steppe Reserve "Mykhaylovskaya Tsilyna", Sumy Region authors have decided to present the summarized research results and to trace some low-profile but steady long-term changes in the vegetation cover of the meadow steppe that have occurred since the establishment of current protection regime. A comprehensive approach to this issue is highlighted by the subsequent analysis of the steppe ecological characteristic changes in the subsequent publication of this edition. Basing on the analysis of cartometric spatial characteristics over 55-year observation period (1956–2011) and structural features of the most common groups, we have constructed graphic models of successions for the two main modes of territory protection: periodic mowing and absolute protection. We have created a detailed geobotanical map of the protected site with a legend, giving an overview of the current vegetation structure of "Mykhaylovskaya Tsilyna" Reserve. The practical of purpose this work was to find a solution to the issue of management of protected phytosystems. It is reflected in the nature of the effects of management through haying rotation along with the spontaneous self-development of steppe phytosystems on the absolute protection steppe areas. The authors argue that a certain level of ecosystem management could keep the meadow steppe ecosystem within its "original" structure and could even possibly renew it. And, in case of self-development, according the tolerance model, succession goes towards the homeostatic forest-steppe phytocoenotic complexes.

"Михайлівська цілина" (МЦ) – донедавна найменший (202,4 га) і єдиний в Україні заповідник, сформований у 1928 р. на рештках неораного лучного степу кінського пасовища володіння графа Капніста, який дав для пізнання природи степового біому, для збереження його природного біорізноманіття і вивчення лучностепових фітоценокомплексів, лісостепових ландшафтів і загалом для розвитку степознавства значно більше, ніж деякі відносно великі заповідники. Його слід охороняти як національне, наукове і культурне надбання держави, зважаючи на його значення у вивченні таких актуальних проблем, як процеси спонтанного заліснення і стабілізації субкліматичних трав'яних екосистем, формування охоронних режимів у заповідних степах, індикація і контроль регіональних та глобальних змін довкілля, тривале вивчення спонтанних природних і антропогенних змін структури всіх біогеоценотичних компонентів та ін. Одним з найпрестижніших завдань МЦ слід вважати роботи, спрямовані на визначення сутності сучасного природного процесу, спрямованості і темпів структурних і екологічних перебудов рослинного покриву в умовах глобальних змін довкілля і обґрунтування охоронного режиму (втручання, невтручання). Усвідомлюючи важливість МЦ як еталону антропогенно ксерофітизованих материкових, почасти післялісових луків і визначного полігону в глобальній мережі стеження за природними процесами, останнім часом триває процес просторової оптимізації з доведенням загальної площі МЦ до 882 га (Указ Президента України №1035/2009 від 11.12.2009 р.).

Матеріали та методика

Наші обстеження і аналіз структурних та екологічних перебудов обмежуються багаторічним контролем фітоценоструктур в старих межах цілинного степу МЦ, просторові структури якого фіксуються нами на докладних геоботанічних картах впродовж 56 років (1956–2012 рр.) та у 883 описах пробних геоботанічних ділянок. Загалом основною опорою у вивченні структурних і екологічних змін були емпіричні матеріали багаторічного розвитку фітосистем МЦ в часі і просторі.

Представлена в статті геоботанічна карта фіксує стан рослинного покриву у 2011 р. в межах старого заповідного масиву (рис. 1). Масштаб польової зйомки 1 : 2500 дозволяв досить докладно відобразити просторовий розподіл поширення фітоценозів, про склад яких можна з достатньою повнотою довідатися з представленої легенди. Карта демонструє тісний зв'язок рослинного покриву не лише з особливостями мезо- та мікрорельєфу, але й специфікою охоронного режиму. Вже з першого погляду на тлі періодично викошуваного степу (ПВС) чітко виділяється прямокутних обрисів ділянка абсолютно заповідного степу (АЗС), завдяки насиченню її складним комплексом кореневищнозлакових, різнотравних та чагарникових угруповань. Інші ясно виражені просторові структури пов'язані

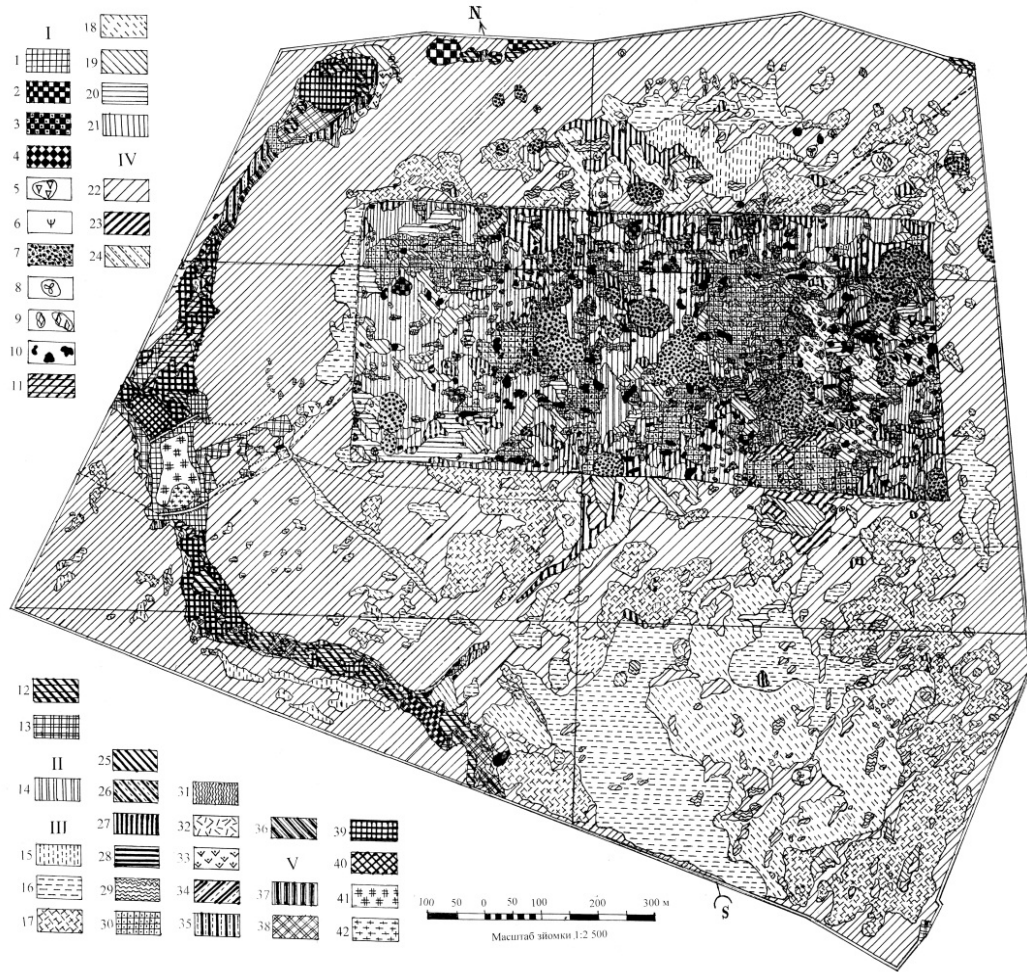


Рис. 1. Геоботанічна карта Михайлівської цілини станом на 2011 рік

Умовні позначення:

I. Деревна та чагарникова рослинність

1 – вербові (*Saliceta albae*) та тополеві (*Populeta nigrae*) напівприродні деревостани на берегах ставків та навколо колишньої садиби; 2 – ясеневі (*Fraxineta excelsioris*) зарості на добре зволжених депресіях у верхів'ях анастомозуючих балок; 3 – в'язові (*Ulmata suberosae*, *Ulmata laevis*) переліски на деяких ділянках абсолютно заповідного степу; 4 – березовий (*Betuleta pendulae*) гайок на дні заболоченої ділянки балки Верхні ставки; 5 – ясенелистокленові (*Acereta negundi*) у вигляді локальних згущень та заростей; 6 – окремі ділянки заростей *Rhamnus cathartica* L.; 7 – терняки (*Pruneta stepposae*), часто з вкрапленнями *Sambucus nigra* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz; 8 – куртини заростей *Sambucus nigra* та *S. racemosa* L.; 9 – куртинні зарості *Swida sanguinea*; 10 – зарості видів роду *Rosa* L. (переважно *R. corymbifera* Bozkh., *R. canina* L., *R. pomifera* Herrn.); 11 – фрагменти верболозів (*Saliceta viminalis*) на дні балки Верхні ставки; 12 – зарості *Saliceta cinerea* на заболоченому дні балки; 13 – деревно-чагарникові насадження у вигляді штучної облямівки ставків і земляних дамб з щільно зімкнутим пологом великих дерев *Populus nigra* L., *P. tremula* L., *Salix alba* L., *Acer saccharinum* L., *Fraxinus excelsior* L. і густими заростями *Swida sanguinea*, *Salix viminalis* L. та ін.

II. Чагарникові степи

14 – чагарникові лучні степи з участю *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Wol.) Klaskova та з домінуванням у трав'яному ярусі *Arrhenatherum elatius* J. Presl et C. Presl, *Elytrigia repens* (L.) Newski, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Urtica dioica* L. та *Euphorbia semivillosa* Prokh.

III. Лучні степи та їх деривати

15 – угруповання формації *Stipeta pennatae* зі співдомінуванням у травостоях *Festuca valesiaca* Gaudin та *Poa angustifolia* L. і *Arrhenatherum elatius*; 16 – типчатники (*Festuceta rupicolae* і *F. valesiaca*) з рясним різнотрав'ям, співдомінуванням *Stipa pennata* L. і рясного різнотрав'я, рясною домішкою *Arrhenatherum elatius* та різнотрав'я, співдомінуванням *Poa angustifolia* та різно-

трав'я і прихованочагарникові з участю *Chamaecytisus ruthenicus*; **17** – низькотравні, фенісекціально пригнічені лучні степи з невиразним домінуванням численних різнотравних фітокомпонентів (*Phlomis tuberosa* L., *Salvia pratensis* L., *S. nutans* L., *Thalictrum minus* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Galium ruthenicum* Willd., *Scorzonera purpurea* L., *Betonica officinale* L. та ін.) і співдомінуванням лучно-степових злаків та чагарників (*Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*, *Arrhenatherum elatius*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*) з добре вираженою, рясною домішкою *Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Chamaecytisus ruthenicus* та *Carex contigua* Норре, почасти з *Arrhenatherum elatius*; **18** – угруповання формації *Poeta angustifoliae* зі співдомінуванням у травостоях *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis* та численного різнотрав'я; **19** – лучно-степові та лучні повзучопирійники (*Elytrigia repens*) на слабкостічних ділянках плато, на дні суфозійних западин і дрібних улоговин стоку, а також на окраїнах днищ обводнених балок і ставків зі співдомінуванням у травостоях *Poa angustifolia*, *Calamagrostis epigeios*, *Arrhenatherum elatius*, і мезогігрофітного різнотрав'я (*Galium verum* L., *G. boreale* L., *Geranium sanguineum* L., *Bistorta officinalis* Delarbe, *Trifolium alpestre* L. та ін.), а також у вигляді чистих заростей (*Elytrigia repens*); **20** – безостостолокосники (*Bromopsis inermis*) зі співдомінуванням *Elytrigia repens* та *Poa angustifolia*; **21** – наземнокуничникові угруповання (*Calamagrostis epigeios*) чисті, з співдомінуванням *P. angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Urtica dioica*, *Sanguisorba officinalis* L. та ін.

IV. Лучна рослинність

22 – материкові луки формації *Arrhenathera elatii* подекуди у вигляді чистих заростей, переважно з зінновато-пирійною домішкою (ass. [*Chamaecytisus ruthenicus*] – *Arrhenatherum elatius*, *Elytrigia repens*), з рясною домішкою *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*, *Sanguisorba officinalis* та *Euphorbia semivillosa*; **23** – *Alopecurus pratensis* у вигляді чистих заростей, зі співдомінуванням *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Carex epigeios* на південній межі АЗС, де у 40-х роках ХХ ст. утримувався табір для худоби; **24** – дрібні фрагменти угруповань *Brachypodium sylvaticae*; **25** – фрагменти ранньоосокових угруповань (*Cariceta praecox*); **26** – плямисті зарості угруповань формації *Cariceta melanostachya*; **27** – угруповання *Euphorbia semivillosa* у вигляді чистих заростей та зі співдомінуванням *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Arrhenatherum elatius*; **28** – фітоценози з домінуванням *Trifolium alpestre* в депресіях подекуди з домішками *Elytrigia repens*, *Euphorbia semivillosa* та *Urtica dioica*; **29** – угруповання *Vicia villosa* на дрібних депресіях, подекуди з домішкою *Arrhenatherum elatius*, *Elytrigia repens* та *Euphorbia semivillosa*; **30** – угруповання *Urtica dioica* подекуди у вигляді чистих заростей, часто з домішкою *Elytrigia repens*, *Carex epigeios*, *Poa angustifolia*, *Euphorbia semivillosa*; **31** – окремі плями заростей *Humulus lupulus* L.; **32** – зарості бур'яну *Bunias orientalis* L. на ділянках давніх порушень поверхні ґрунту; **33** – фітоценози з домінуванням в травостоях *Sanguisorba officinalis*; **34** – те ж з домінуванням *Geranium sanguineum*; **35** – великотравні заболочені луки з домінуванням *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. та рясною домішкою *Bistorta officinalis*, *Geranium sanguineum*, *Galium boreale*, *Trifolium alpestre*, *Symphytum officinale* L. та ін.; **36** – заболочені луки, що облямовують днища балок, з домінуванням у травостоях живокосту лікарського (*Symphytum officinale* L.).

V. Лучно-болотна та прибережно-водна рослинність

37 – дрібна пляма заростей очеретянки звичайної (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch.) на дні заболоченої балки; **38** – осокові болота днища балок з переважанням в травостоях *Carex riparia* Curt., *C. acuta* L., *C. contigua*, *C. vulpina* L., *C. nigra* (L.) Reichenb. та ін.; **39** – заболочені луки та болота з домінуванням *Phragmites australis* (Cav.) Trin. et Steud., часто з домішкою осок; **40** – травостої з домінуванням *Typha angustifolia* L. та *T. latifolia* L. на заростаючих водоймах; **41** – мілководдя ставка із заростями *Rorippa amphibia* (L.) Besser; **42** – зарості *Oenanthe aquatica* (L.) Poiz. на заростаючому ставку.

із заболоченим дном неглибокої, місцями уплощеної балки Верхні Ставки, стік якої штучно зарегульований у середній частині двома земляними дамбами, які формують міліючі, заростаючі водойми на місцевому стоці (стави). Найвищі вододільні ділянки плакору на ПВС відзначаються переважанням відносно ксерофітніших угруповань з рясною участю *Stipa pennata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Carex humilis* Leys., *Poa angustifolia* L. та степового різнотрав'я. Огляд карти свідчить також про тривале переважання площ під угрупованнями *Arrhenathera elatii* на ПВС (рис. 1: 22¹; рис. 2: 8). Довгострокове утримання ними найбільших площ заповідного масиву свідчить про успішну адаптацію домінуючого в

¹ Цифра після двох крапок позначає номер виділу на карті або номер фітокомпоненти на графічній схемі сукцесії.

травостоях лучного, занесеного на МЦ в 50-х роках минулого століття, по суті адвентивного виду. Тільки майже щорічне викошування за п'ятирічної сіножатевої ротації зумовило повільне повернення заповідного масиву до степового стану.

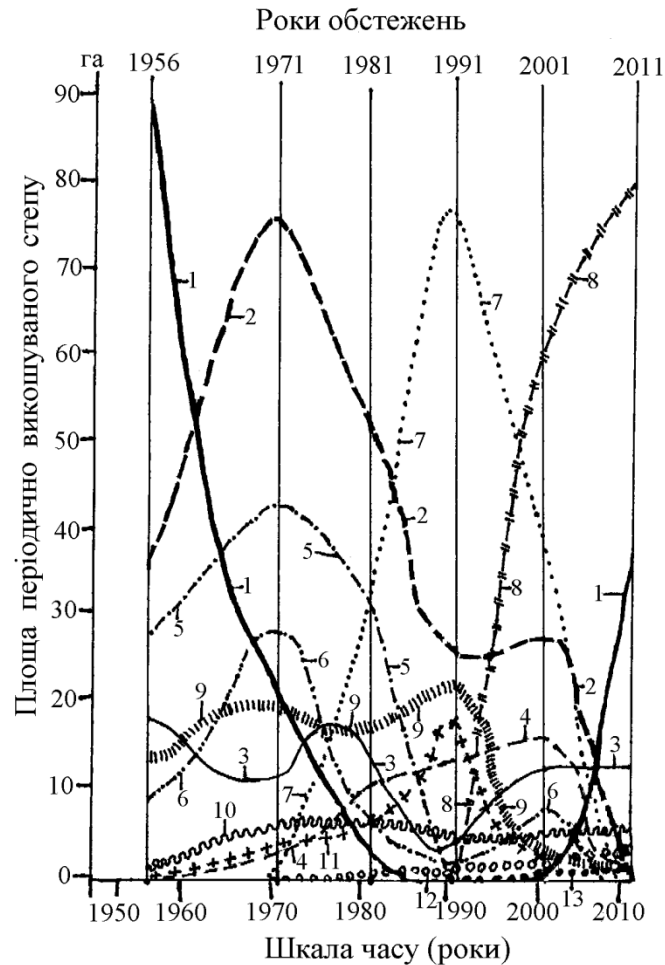


Рис. 2. Графічна схема сукцесії фітосистем періодично викошуваного лучного степу "Михайлівська цілина" за даними картографічного моніторингу впродовж 1956–2011 рр.

Умовні позначення: 1 – дерниннозлакові угруповання; 2 – кореневищнозлакові угруповання; 3 – *Poeta angustifoliae*; 4 – *Elytrigietia repentis*; 5 – *Bromopsideta inermis*; 6 – *Calamagrostideta epigeioris*; 7 – *Chamacytiseta ruthenici*; 8 – *Arrhenathereta elatii*; 9 – лучні фітоценози; 10 – болотні угруповання дна балок та водні плеса ставків; 11 – різнотравні та деякі бур'янові угруповання; 12 – чагарникові угруповання; 13 – фрагменти лісових угруповань.

Стаття є продовженням ряду публікацій (Ткаченко, 1998, 2004, 2005, 2008, 2013; Ткаченко, Генів, Лисенко, 1993, 2003; Ткаченко, Лисенко, 2005; Ткаченко, Парахонська, Шермет, 1984), присвячених вивченню динаміки фітосистем лучного степу, особливостей зміни його структури з висвітленням цих процесів на різнорежимних ділянках заповідного масиву (АЗС та ПВС). Згідно з нашими цілями особливий інтерес являє малопомітна і неухильна зміна складу фітоценозів плакорних та схилових місцезростань і перехід їх в саморозвитку на АЗС та за певних втручань на тлі кліматичних змін останніх десятиліть, які поступово і малопомітно змінюють структуру і склад фітоценозів і діють у протилежних спрямуваннях. Ці зміни краще за інші характеризують особливості лучного степу і остепнених суходільних луків, можливо післялісового походження. Це дає можливість оцінити ефективність впливу впровадженого охоронного режиму (сіножатевої п'ятирічної ротації з викошуванням чотири роки підряд і невикосуванням на п'ятий), підкоригувати його і вдосконалити та вивчити особливості саморозвитку фітосистем на АЗС, позбавленого втручань. Кількісні характеристики структурних перебудов у фітоценозах ми визначали порів-

няннями різночасових поформаційних табличних зведень геоботанічних описів та ряду таких провідних характеристик, як загальне і осібне проективне покриття, видове багатство, видова насиченість угруповань, трапляння певних видів тощо.

Результати та обговорення

Емпіричні дані свідчать про те, що в загальних рисах просторові і структурні зміни в рослинному покриві МЦ зводяться до диференціації резерватогенних угруповань відповідно до змін супровідних екологічних характеристик місцезростань в послідовних стадіях саморозвитку. Цей процес відбувається на тлі втрати лучностеповими фітоценозами ряду степових структурних складових за умови постійного посилення регуляційного режиму та флуктуацій у домінуванні ряду активних і відносно стійких фітокомпонент. Зокрема, за даними наших спостережень були зафіксовані "стоколосовий" (*Bromopsideta inermis* – у 1971 р.), "пирійний" (*Elytrigietea repens* – у 1981 р.), "зіноватевий" (*Chamaecytiseta ruthenici* – у 1991 р.) та "райграсовий" (*Arrhenathereta elatii* на ПВС) і "кропивний" (*Urticeta dioici* на АЗС – у 2001 р.) стани фітосистем. Після введення у 1998 р. згаданої п'ятирічної сіножатевої ротації на ПВС з одним роком невикористання почали відбуватися зміни, які умовно можна назвати реверсивними, оскільки на плакорних ділянках почали поволі відновлюватися угруповання, у складі яких відбуваються не втрати степових структурних компонентів, а їх відтворення шляхом зростання ценотичного значення втрачених у другій половині ХХ ст. таких "степантів", як *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Carex humilis*, *Salvia nutans* L., *S. pratensis* L. та ін. На тлі недавнього абсолютного просторового переважання на ПВС угруповань з домінуванням *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl. et C. Presl., формування таких ценоструктур є особливо помітним, головним чином, за фізіономічними ознаками ксерофітніших угруповань. Проте, спостерігається проникнення до вже значно мезофітизованих плакорних угруповань МЦ райграсу високого, який в природній флорі заповідного степу не траплявся і був занесений в травосумішах для залужування перелогів на степ, здичавів і наприкінці ХХ ст. заповнив увесь ПВС, але майже не заходив на АЗС (Білик, 1974; Ткаченко, 2013). Його успішній експансії і стійкості сприяли супровідні екологічні зміни, насамперед, зростаючі показники вологозабезпечення, накопичення в ґрунтах доступних форм азоту та ін. За картометричними даними площі райграсових угруповань траплялися тільки на ПВС, де вони у 2001 р. займали не менше 53 га, а у 2011 р. зросли до 80 га (рис. 2: 8). Впроваджений жорсткий сіножатекий режим все-таки поволі пригнічує розростання райграсових угруповань: в 2011 р. це вже були не ті ценози, що формувалися десятиліття тому, що видно по змінах складу і структури фітоценозів *Arrhenatherum elatii* у 2001–2011 рр., і в цьому ми вбачаємо регульований вплив втручань у розвиток заповідно-степових фітосистем після того, як вони були позбавлені належного консументного блоку та майже всіх форм господарського впливу. Якщо ценотична різноманітність угруповань формалізувалася незначно (останнім часом серед співдомінантів з'явилися такі види, як *Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Euphorbia semivillosa* Prokh., *Phlomis tuberosa* L.), то всі інші кількісні показники за останнє десятиліття помітно зменшилися: загальне проективне покриття травостоїв – в середньому з 85,7% до 76,1%; осібне проективне покриття едифікатора – з 38,0% до 34,1%; видове багатство формалізації – від 204 до 118 видів; видова насиченість – з 39% до 28,4%, в тому числі видове насичення різнотрав'я – з 30,0 видів до 20,5 видів; кількість видів злаків – з 20 до 13, бобових – з 15 до 6, різнотрав'я – з 160 до 91 і т.д. Серед видів з високим траплянням (80–90%) зникли *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris* Moench та ряд інших звичайних лучно-степових фітокомпонентів, які нерідко є співдомінантами в угрупованнях. Незважаючи на значне збільшення площ під райграсниками на ПВС впродовж 2001–2011 рр. (з 52,97 га до 79,88 га) та на перспективу їх тривалого існування на лучних екотопах, аналіз структурних змін цих угруповань свідчить про ознаки деградаційних процесів, які за наявного охоронного режиму можуть знизити ценотичний статус *Arrhenatherum elatius* та відновити лучно-степові фітоценози, близькі за складом до вихідного стану. Будь-яке послаблення сіножатевої ротації сприятиме олущенню ПВС та утриманню домінантних значень райграсу в травостоях, динаміка яких характеризується трансформацією в чагарникові ценози без перехідної різно-

травної стадії, властивій степам у саморозвитку. Такий висновок можна зробити зважаючи також на те, що *A. elatius* виявив потужну експлерентну стратегію, за короткий час витіснивши на ПВС кореневищнозлакові угруповання, а на АЗС майже не проникав (рис. 2: 8). Структурні зміни райграсових фітоценозів на МЦ ми розглядаємо як наслідок впливу прямих та опосередкованих антропогенних чинників (втручань), а найпоширеніші на АЗС угруповання *Urticeta dioici* формувалися повністю в процесі спонтанного саморегулювання, що в подальшому призвело до значного просторового скорочення кропивників з 18,64 га у 2001 р. до 8,71 га у 2011 р. Таким чином, уявна нітрофільно-мегатрофна сингулярна потенційної діброви не була реалізована і в подальшому механізмі самоналаштування фітосистем АЗС призвела до поступового, нині триваючого розладу кропивних фітоценозів та скорочення їх поширення. Зокрема, станом на 2011 р. більшість кількісних показників погіршилася – зменшилася ценотична різноманітність формації, видове багатство (від 100 до 20 видів), видова насиченість травостоїв (від 16,2 до 6,7 видів на 100 м²), знизилася трапляння багатьох видів, що може свідчити про зменшення стабільності угруповань та ін. Незмінно високими лишалися показники загального проективного покриття кропивників (в межах 80–100%), значна частка якого формувалася зростаючою рясністю різнотрав'я в травостоях (*Euphorbia semivillosa*, *Galium aparine* L. та ін.). Тепер угруповання *Urticeta dioici* разом з *Euphorbieta semivillosae* та деякими іншими менше поширеними різнотравними ценозами (*Trifolieta montanii*, *Cirsieteta arvense*) формують групу різнотравних фітоценозів відповідної стадії саморозвитку.

Досить цікавою специфікою розростання не лише на АЗС, але й на депресивних елементах рельєфу на ПВС, відзначаються угруповання формації *Euphorbieta semivillosae*, які за останнє десятиліття подвоїли своє поширення (з 3,85 га у 2001 р. до 7,03 га у 2011 р., рис. 3: 8). За мозаїчним розподілом цих угруповань з середньою висотою до 100 см часто височіють співдомінуючі *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Elytrigia repens*, *Urtica dioica* L., *Thalictrum minus* L. та ін. Ценотична структура угруповань *Euphorbieta villosae* впродовж останнього десятиліття практично лишалася незмінною, проте

осібне проективне покриття едифікатора збільшилося в середньому від 30 до 46%, а числові показники видового багатства загальної видової насиченості та видової насиченості різнотравних фітокомпонентів зменшилися майже вдвічі. На наш погляд, в цей час відбувалося посилення ценотичної ролі головного едифікатора в травостоях, який, напевне, краще пристосований до новітніх умов існування, особливо на АЗС, де він почасти заміщає своїх сукцесійних попередників – експлерентних кропивників та пірійників. Водночас зростала

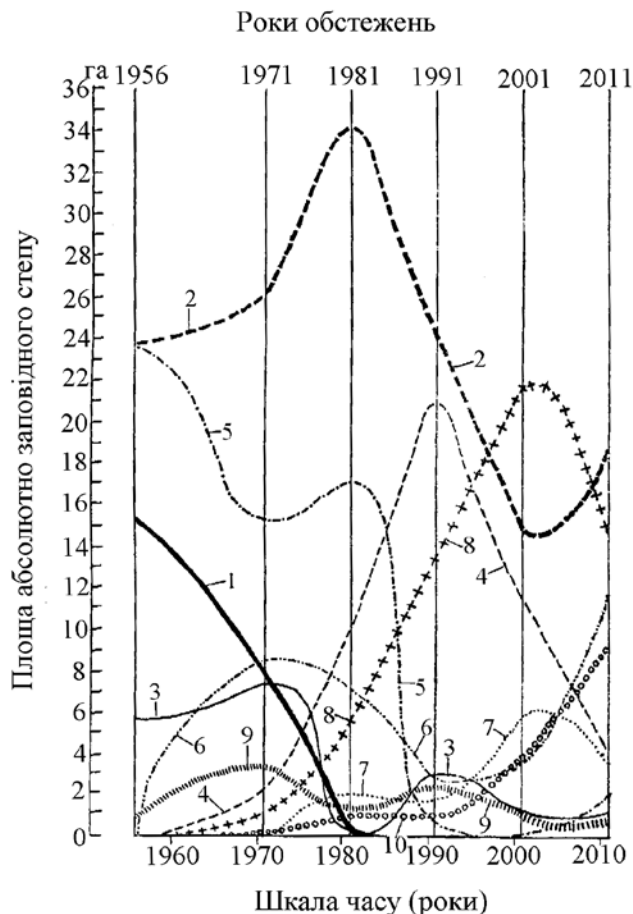


Рис. 3. Графічна схема сукцесії фітосистем абсолютно заповідної ділянки лучного степу "Михайлівська цілина" на Сумщині

Умовні позначення: 1 – дерниннозлакові угруповання; 2 – кореневищнозлакові угруповання; 3 – *Poa angustifoliae*; 4 – *Elytrigia repentis*; 5 – *Bromopsideta inermis*; 6 – *Calamagrostideta epigeioris*; 7 – *Chamacystiseta ruthenici*; 8 – різнотравні угруповання; 9 – лучні фітоценози; 10 – чагарникові угруповання.

кількість видів з високим траплянням, хоча ценотична роль останніх лишалася досить незначною (*Origanum vulgare* L., *Fragaria viridis* Duch, *Convolvulus arvensis* L., *Betonica officinalis* L. та ін.).

Група кореневищнозлакових формацій (*Elytrigietea repentis*, *Bromopsideta inermis*, *Calamagrostideta epigeioris*) тепер припинила експансію на АЗС, а на ПВС незначні площі таких угруповань (переважно пирійників) трапляються не часто (рис. 2: 2; рис. 3: 2), поступившись просторово переважно різнотравним та чагарниковим фітоценозам наприкінці 90-х років минулого століття. З них угруповання *Bromopsideta inermis* одними з перших інтенсифікувалися у саморозвитку після припинення випасу худоби і встановлення належної охорони у 60–80-ті роки минулого століття. Після просторового оптимуму у 1971 р. (43,8 га на ПВС і 15,35 га на АЗС) площі цих угруповань різко скоротилися і тепер становлять 0,43 га на ПВС та 2,05 га на АЗС. Досить одноманітні за складом угруповання стоколосу безостового останнім часом зазнавали поступового зріджування травостоїв (загальне проективне покриття в середньому зменшилося з 90 до 75%, осібне проективне покриття едифікатора – з 80 до 50%; зменшувалася видова насиченість з 60 до 50 видів, переважно в групі різнотравних фітокомпонентів – з 29,5 до 11,7 видів).

Наступним панівним ценокомпонентом на МЦ, домінуючим у 80–90-х роках минулого століття, були повзучопирійники (*Elytrigietea repentis* – рис. 2,3: 4). Ці угруповання мали постійний тренд на просторове зростання на ПВС, а на АЗС таке спрямування у поширенні повзучопирійників тривало до появи сукцесійно ефективніших, експлерентних *Urticeta dioici*, які стали їх наступником на значних площах. Угруповання з *Elytrigia repens* на МЦ були найпоширенішими не менше 20 років, в тому числі у ролі домінант другого ярусу в чагарникових степах з участю *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex. Wol.) Klaskova. Найвищих значень площі повзучопирійників сягали у 90-х роках минулого століття (рис. 3: 4). На АЗС вони були наступниками угруповань формацій *Bromopsideta inermis* та *Calamagrostideta epigeioris*. Травостої цих угруповань чутливі до регуляційного викошування і після впровадження жорсткішої п'ятирічної сіножатевої ротації у 2001–2011 рр. пирійники ксерофітизувалися, скоротилися просторово (з 28,3 до 6,53 га) настільки, що стали відносно слабо поширеними (близько 4 га на АЗС і 2,5 га на ПВС). Їх ценотична різноманітність значно зменшилася, середні значення загального проективного покриття впали з 88,6% до 75%, осібного проективного покриття – з 37,7% до 20%, видове багатство формації – з 135 до 64 видів, хоча видове насичення збільшилося з 25,6 до 33 видів на 100 м², в основному за рахунок різнотрав'я (з 19,2 до 20 видів на 100 м²). Тепер пирійники на спаді як на АЗС, так і на ПВС. В минулому вони були попередниками кореневищнозлакових угруповань, а їх наступниками на АЗС стали *Urticeta dioici*, які разом з новітніми *Euphorbieta semivillosae* можуть стати попередниками густих степових чагарників. На ПВС останні стримуються сінокосінням.

Наземнокуничникові (*Calamagrostideta epigeioris*) угруповання на МЦ флуктували зі значним розмахом просторових показників, з невизначеним періодом та загальною тенденцією до скорочення за час спостережень (з 37,9 га у 1971 р. до 11,3 га у 2011 р.). Загалом флуктуації їх триваліші, ніж в угрупованнях *Poa angustifoliae*. Наразі наземнокуничники перебувають на АЗС на певному просторовому піднесенні, формуючись почасти на екотопах з домінуванням *Urtica dioica*. На ПВС домінування цих угруповань посилюється за помірного викошування (наприклад, у 1971 р.), але теперішня 5-річна сіножатева ротація пригнічує його на ПВС (рис. 1: 21; рис. 2, 3). Останнім часом в саморозвитку на АЗС сталося значне просторове зростання угруповань *Calamagrostideta epigeioris*, внаслідок якого вони стали тут найпоширенішим серед кореневищнозлакових угруповань, а на ПВС малопоширеними. Травостої їх поступово зріджувалися (загальне проективне покриття з 81,7% у 2001 р. до 75% у 2011 р.), у них зменшувалася участь едифікаторів (осібне проективне покриття з 32,5% до 20%), зменшувалося видове багатство з 148 до 84 видів, а видове насичення незначно збільшилося – з 32,7 до 33 видів на 100 м², серед співдомінантів звичайнішими стали *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Galium ruthenicum* та ін.

У 2011 р. подальшого розширення площ з лучними травостоями *Alopecureta pratensis* не було відмічено. Ці угруповання траплялися лише на дні суфозійних западин, а тепер вони охоплюють чималий масив давніх порушень, що сталися на пласкій слабкостіч-

ній ділянці вододілу (рис. 1: 23), де вони малозмінно утримуються на площі 0,43 га. Хоча характер очікування подальшої експансії *Alopecurus pratensis* пов'язувався з прогресуючою мезофітизацією лучно-степових екотопів, проте вона практично не реалізувалася, хоча розмах щорічних флуктуацій просторового поширення угруповань *Alopecurus pratensis* зростає, а серед співдомінантів степово-лучних угруповань набули поширення *Urtica dioica*, *Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Trifolium alpestre* L., *Arrhenatherum elatius*, *Carex melanostachya* (Bieb. ex Wild.) та ін. Числові показники в угрупованнях були малозмінними. Не сталося також подальшої експансії угруповань *Brachypodium sylvaticae* (рис. 1: 24), які раніше досить часто траплялися окремими плямами серед кореневищно-злакових травостоїв на площі 0,16 га і тепер скоротилися до 0,031 га. Також незначними на АЗС були угруповання *Cariceta praecox* (0,018 га; рис. 1: 25).

Група ксерофітних фітоценозів, які інтенсивно зникали на заповідній території вже в перші 20–30 років дотримання заповідного режиму, останнім часом завдяки напруженому сіножатево-му режиму охорони знову відновилися на значних площах ПВС (51,4 га, що складає понад чверть всієї площі МЦ) у вигляді досить різноманітних фенісекціальних угруповань з домінуванням в травостоях *Stipa pennata*, *Festuca rupicola*, *Poa angustifolia* та співдомінуванням цих видів у ксерофітизованих, пригнічених частим викошуванням різнотравних угрупованнях (рис. 1: 15–18). Серед цих ксерофітніших угруповань вузьколистотонконогові (*Poa angustifoliae*) фітоценози, що тепер формуються на ПВС переважно на місці недавніх райграсових травостоїв, за час спостережень ніколи не були дуже поширеними, але в дозаповідний період вони були фоновими. Тепер це невисокі (в середньому 70 см заввишки) травостої з двома- чи трьома висотними під'ярусами, як правило, з палевим відтінком волотей *P. angustifolia* та з досить потужною, почасти "висячою" підстилкою до 10–15 (20) см завтовшки. Це типові флуктуанти з циклічністю більшою за 11-річну, можливо узгоджуваною з сіножатевою ротацією. Приурочені переважно до давньоперелогових та припалкорних пологосхилових місцезростань. На їх тлі звичайними є окремі плямисті згущення різнотравних фітокомпонентів (*Phlomis tuberosa*, *Galium ruthenicum*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Betonica officinalis* та ін.). До складу угруповань завжди входять із значною рясністю *Festuca rupicola* Heuff, *Stipa pennata*, *Elytrigia repens*, *Carex humilis* та ін. З них *Stipa pennata* на початку літа формує зріджену сріблясту поволоку, хоча не є домінуючим фітокомпонентом.

За останнє десятиліття (2001–2011 рр.) всі кількісні показники формації *Poa angustifoliae* погіршилися: середнє загальне проективне покриття зменшилося з 89,6 до 76%, хоча осібне проективне покриття головного едифікатора збільшилося з 26,5 до 27,6%; видове багатство формації зменшилося з 150 до 50 видів, видове насичення – з 38,02 до 22,9 видів на 100 м²; видове насичення різнотрав'я – з 28,5 до 15,2 видів на 100 м². Регуляційні заходи обумовлюють значне зменшення ценотичної різноманітності формації завдяки зникненню ряду лучних співдомінантів (*Alopecurus pratensis*, *Carex melanostachya*, *Thalictrum minus* та ін.) і заміни їх ксерофітнішими. Загалом, в умовах МЦ вузьколистотонконогові угруповання не виявляють прогресуючих тенденцій (рис. 2: 3; рис. 3: 3), хоча регуляційними заходами можуть збільшитись просторово на ПВС.

Типчакові (*Festuceta rupicolae*) угруповання на МЦ разом з групою кореневищно-злакових фітоценозів інтенсивно скорочувалися після припинення експлуатації степу (випасання) (рис. 2: 1; рис. 3: 1) і тепер інтенсивно відновлюються після впровадження п'ятирічної сіножатевої ротації (рис. 2: 1). Серед фенісекціально нівельованих травостоїв низенькі сіро-зелені травостої типчатників формуються на чималих масивах мікрowododілів і займають 15,89 га на ПВС. Злакова основа їх послаблена, висотні під'яруси добре виражені, середня висота травостоїв складає 60–65 см (від 110 до 15 см), підстилка нерозвинена, сміттєподібна. Кількісні показники типчакових угруповань за останнє десятиліття, як і всіх, котрі формувалися в цей час під впливом регуляційного сінокошіння, помітно погіршувалися: загальне проективне покриття зменшилось від 81,3 до 73,8%, видове насичення зменшувалося з 33,0 до 26,5 видів на 100 м², але осібне проективне покриття типчака збільшилося в середньому з 14 до 19%, помітно зросло також видове багатство (до 108 видів). Високим траплянням у травостоях відзначалися як мезоморфні лучно-степові види (*Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigeios*, *Elytrigia repens*, *Thalictrum minus*, *Ech-*

ium rossicum J.F.Gmel., *Salvia pratensis* та ін. – трапляння 90–100%), так і ксероморфні степанти (*Festuca rupicola*, *Stipa pennata*, *Carex humilis* та ін. – трапляння 90–100%). Практично стерлися межі між типчатниками і полідомінантними різнотравними угрупованнями (рис. 1: 17), злакову основу яких складають *Poa angustifolia*, *Festuca rupicola*, *Stipa pennata*, *Carex contigua* Hoppe, *C. humilis*, почасти *Arrhenatherum elatius*, *Elytrigia repens*, *Bromus inermis*, різнотрав'я найчастіше представлене *Phlomis tuberosa*, *Salvia pratensis*, *S. nutans*, *Thalictrum minus*, *Galium ruthenicum*, *Filipendula vulgaris* та ін., а осібно проективне покриття становить 60–80%. Загальною особливістю цих угруповань є неусталеність складу та поєднання в ценозах екологічно відмінних фітокомпонентів. Все вказує на нищівний вплив на олучнений степ сіножатевої ротації, коли на місці райграсових фітоценозів формуються ще неусталені різнотравно-дерниннозлакові угруповання подекуди з домінуючою та аспектиуючою *Stipa pennata*. Внаслідок цього на пологих плакорних схилах та найвищих плоских ділянках плакору ПВС на площі 2,52 га сформувалися перистоковиліві фітоценози (*Stipeta pennatae*), які за час наших спостережень неухильно зникали (рис. 1: 15; рис. 2: 1) і тільки тепер на сінокісних ділянках плакору досягли знову помітних просторових значень. Це такі ж пригнічені майже щорічним викошуванням ксерофітизовані лучно-степові фітоценози, як і типчаків та вузьколистотонконогові, проте частка осібного проективного покриття *S. pennata* тут збільшена місцями до 30%. Внаслідок цього тут формується ранньолітній досить щільний сріблястобілий ковиловий аспект (рис. 4). Площі ковилових угруповань за минуле десятиліття збільшилися з



Рис. 4. Ковилові (*Stipeta pennatae*) угруповання на ПВС. Фото Т.В. Фіцайло 10 червня 2010 р.

0,36 до 2,52 га. Ценотична різноманітність формацій значно зросла після появи в травостоях ряду співдомінуючих видів різнотрав'я (*Salvia nutans*, *Filipendula vulgaris*, *Carex contigua* та ін.). Травостої переважно триярусної вертикальної будови заввишки до 110 см, майже позбавлені підстилки. Загальне проективне покриття складає в середньому 70–75%, з яких від 15 до 25 (30)% належить *Stipa pennata*. Угруповання *Stipeta pennatae* разом з іншими ксероморфними фітоценозами зберігають сучасну тенденцію до їх розростання на ПВС за умови збереження впровадженої сіножатевої ротації (рис. 2: 1) та за су-

часного тренду в глобальних змінах довкілля. Таким чином з'ясовується, що навіть уніфікованим сінокісним режимом охорони, поза комплексом з іншими важливими профілюючими степові ценоструктури факторами (випасання, епізодичне випалювання), можна за досить короткі строки досягти домінування в травостоях основних типових степових фітокомпонентів. Важливим наслідком багаторічних досліджень рослинного покриву МЦ є стеження за характером заростання степу лігнозними біоморфами (деревами і чагарниками) в спонтанному його саморозвитку на АЗС (Ткаченко, Бойченко, 2015).

Впровадження жорсткого заповідного режиму призвело до глибокої трансформації рослинного покриву (олучнення) і поступового заростання чагарниками і деревами, що викликало потребу в постійному ужорсточенні регуляційних заходів, застосування яких позбавлявся лише АЗС. Саме на АЗС щокожного десятиліття, починаючи з 1981 р., площі під більшістю чагарникових заростей подвоювалися (таблиця).

Динаміка заростання чагарниками АЗС Михайлівської цілини

Зарості чагарників	Площа заростей в га			
	1981 р.	1991 р.	2001 р.	2011 р.
<i>Prunus stepposa</i> Kotov	0,52	1,11	2,52	6,66
<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz.	-	1,05	1,21	1,02
Види роду <i>Rosa</i> L.	0,58	1,04	1,31	2,67
<i>Sambucus nigra</i> L.	-	-	0,14	0,57

У зв'язку з цим недавня тенденція прискореного поширення чагарників на АЗС набуває характеру експансії деяких з них (рис. 5). У 2011 р. на АЗС 13,02 га (28,36% АЗС)



Рис. 5. Заростання чагарниками АЗС. Фото Т.В. Фіцайло 11 червня 2010 р

було охоплено лігнозними біоморфами, тоді як на ПВС разом з площею лісосмуг ними було зайнято 2,287 га (1,129% ПВС). Отже, на АЗС водночас з високими темпами формування різнотравних угруповань (*Euphorbieta semivillosae*, *Urticeta dioici*) набували розмаху процеси утворення чагарникових заростей, чії тенденції добре помітні на графічній

схемі сукцесії (рис. 3: 8, 10), а на ПВС на значних площах (50,27 га, що складає 32,13% ПВС) спостерігався реверсивний тип розвитку з реанімацією давно втрачених степових фітоценоструктур з домінуванням в травостоях *Stipa pennata*, *Festuca rupicola*, *Poa angustifolia*, *Carex humilis*, *Salvia nutans* та ін. Якщо перші з названих процесів на АЗС є результатом самоналаштування фітосистем, наслідком їх спонтанного саморозвитку і саморегуляції, то поява відновлювальних тенденцій у формуванні порівняно ксерофітніших степових фітоценозів з добре вираженим ранньолітнім ковиловим аспектом є наслідком досить значних штучних регулювальних зусиль.

Висновки

Таким чином, в багаторічних обстеженнях МЦ були простежені два антагоністичні процеси та умови їх формування, чим на практиці підтверджуються теоретичні погодження про обов'язковість викошування в збереженні еталонних ценоструктур лучного степу як мінімального рівня офіційно впроваджених втручань у розвиток цих напівприродних фітосистем. Якщо експансія *Arrhenatheretum elatiii* і поява ксероморфних фітоценозів є наслідком екзогенних (штучних) впливів регуляційного режиму охорони, то явним прикладом самоналаштування, саморегулювання степових фітосистем є процес значного самоскорочення *Urticeta dioici*, інтенсивного розростання *Euphorbieta semivillosii* та чагарникових угруповань на АЗС, майже позбавленого таких впливів. Відмінність тільки в тому, що в першому випадку регуляційний процес був штучно спрямований на утримання і формування "еталонних" фітосистем, а в другому випадку саморегуляція по моделі толерантності гомеостатично спрямовується на формування фітоценокомплексів лісостепових ландшафтів.

- Білик Г. І. Рослинність лук балок заповідника "Михайлівська цілина" на Сумщині / Г. І. Білик // Укр. ботан. журн. – 1974 – Т. 31, №2. – С. 198–204.
- Ткаченко В. С. Рослинність відділення Михайлівська цілина та її динаміка / В. С. Ткаченко // Укр. прир. степовий заповідник. Рослинний світ. – К. : Фітосоціоцентр, 1998. – С. 205–227.
- Ткаченко В. С. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику // В. С. Ткаченко. – К. : Фітосоціоцентр, 2004. – 184 с.
- Ткаченко В.С. Особливості саморозвитку лучного степу "Михайлівська цілина" на різнорежимних ділянках охорони / В. С. Ткаченко // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – Т. 7. – 2005. – С. 18–31.
- Ткаченко В. С. Михайлівська цілина – важливий полігон індикації біосферних процесів / В. С. Ткаченко // Відділенню Укр. степов. прир. запов. "Михайлівська цілина" 80 років – сучасний стан, проблеми, перспективи розвитку : тези доп. Міжнар. наук.-практ. конф. (23–25 вересня 2008 р., Суми). – Суми, 2008. – С. 53–54.
- Ткаченко В. С. Внутривекова динаміка фітосистем лугової степи "Михайловская целина" и глобальные изменения среды // В. С. Ткаченко // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана : сб. статей Междунар. науч. конф., посв. 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (г. Пенза, 10–13 июня 2013 г.). – Пенза : Изд-во ПГУ, 2013. – С. 383–385.
- Ткаченко В. С. Структурний дрейф степових фітосистем України під впливом кліматичних змін та прогностичні сценарії для першої половини ХХІ ст. / В. С. Ткаченко, С. Г. Бойченко // Доповіді НАН України. – 2014. – №4. – С. 172–179.
- Ткаченко В. С. Структура рослинності заповідного степу "Михайлівська цілина" (Україна) за даними великомасштабного картування 1991 р. / В. С. Ткаченко, А. П. Генів, Г. М. Лисенко // Укр. ботан. журн. – 1993. – Т. 50, №4. – С. 5–15.
- Ткаченко В. С. Структурні зміни в рослинному покриві заповідного лучного степу "Михайлівська цілина" за даними великомасштабного картування у 2001 році / В. С. Ткаченко, А. П. Генів, Г. М. Лисенко // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2003. – Т. 5. – С. 7–17.
- Ткаченко В. С. Екотопічний супровід резерватного структурогенезу лучного степу "Михайлівської цілини" за останні 30 років ХХ століття / В. С. Ткаченко, Г. М. Лисенко // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2005. – Т. 7. – С. 5–17.
- Ткаченко В. С. Динаміка структури рослинного покриву заповідника "Михайлівська цілина" / В. С. Ткаченко, Н. О. Парахонська, Л. Г. Шеремет // Укр. ботан. журн. – 1984. – Т. 41, № 3. – С. 71–74.

Рекомендує до друку
В.В. Шаповал