

Володимир БІЛОНОГА, Андрій МАЛИНОВСЬКИЙ

## ПЕРВИННІ СУКЦЕСІЇ ТЕХНОГЕННИХ ЛАНДШАФТІВ СІРЧАНИХ РОДОВИЩ

*Наведені результати досліджень заростання техногенних ландшафтів сірчаних родовищ. Основні варіанти розвитку сукцесій належать до первинних сингенетичних з поступовим набуттям ендекогенетичних ознак. Зміни охоплюють міграцію, розмноження рослин, становлення і подальший розвиток міжпопуляційних фітоценотичних зв'язків. Формування рослинного покриву, інтенсивність та напрями подальших змін визначаються комплексом екологічних факторів — властивостями техногенного субстрату, рельєфом та поточним антропогенним навантаженням. Сукцесії є прогресивними і спрямовані на зростання продуктивності і стабільності серійних фітоценозів. Виділено етапи та стадії заростання на основі домінантних видів та типів біоморф едифікаторів.*

Поряд із флуктуаціями, еволюцією та порушеннями сукцесії є однією з форм динаміки рослинних угруповань [4]. На сучасному етапі розвитку фітоценології найпоширенішим є визначення сукцесії як процесу незворотньої реорганізації фітоценозу, яка провадить до зміни одних ценозів іншими на певній ділянці незалежно від характеру і природи факторів впливу [4, 5, 6, 7]. Акцептування тих чи інших джерел сукцесії, її рушійної сили, тривалості реалізації та динамічного потенціалу рослинного покриву зумовлює існування кількох класифікацій сукцесій [1, 6, 9].

Виходячи з визначення фітоценозу як відкритої біотичної системи, слід припустити, що взаємозв'язками між видами і їх популяціями фітоценоз утримується на певному стабільному рівні, котрий узгоджується із станом навколишнього середовища. Внаслідок порушень рівноваги між абіотичним середовищем і біотою (або всередині самої біоти) відбувається перебудова структурно-функціональної організації угруповання, котра спрямована на досягнення ним гомеостатичного стану в нових екологічних умовах. Дестабілізація початкового врівноваженого стану угруповання також може бути наслідком змін фізичного середовища під впливом біоти. В цьому випадку сукцесія контролюється фітоценозом і є автономною, хоча характер і швидкість змін, а іноді й межі розвитку, визначаються фізичним середовищем [6].

З огляду на особливості техногенних новоутворень сірчаних родовищ процес формування і подальший розвиток рослинного покриву розглядається як первинні сукцесії, котрі за своєю природою є сингенетичними та

ендоєкогенетичними водночас. Сингенетичні сукцесії зумовлюються заселенням рослин та їх розмноженням і не супроводжуються істотними змінами екологічної ситуації. На відміну від ендоекогенетичних сукцесій, для розвитку яких потрібна наявність сформованого фітоценозу, сингенез може відбуватися на субстратах, позбавлених рослинного покриву. Незважаючи на те, що ці два типи сукцесій різняться за своєю природою, вони здебільшого реалізуються паралельно, хоча і з деяким відставанням ендоекогенезу. Мало того, ендоекогенетичні сукцесії у більшості випадків є неможливі без проникнення у ценоз видів рослин, відмінних за стратегією від своїх попередників [4, 9]. Тривалість реалізації вказаних типів сукцесій є різна. Для сингенезу властивий порівняно короткий період — у межах десятиліть. Ендоекогенетичні зміни звичайно тривають набагато довше. З огляду на інтенсивність та характер змін рівня організації фітоценозів при заростанні відвалоутворюючих порід такі сукцесії слід класифікувати також як зміни розвитку [1]. При таких змінах відбувається не кардинальна перебудова поточного врівноваженого стану системи, а поступовий його розвиток відповідно до змін екологоценотичної ситуації, котрий завершується формуванням термінального угруповання. Водночас, таке угруповання не слід розглядати як абсолютно стабільне, а лише як фазу сповільненого розвитку фітоценозу.

Залежно від їх природи, зміни рослинних угруповань реалізуються згідно з певними закономірностями, які, своєю чергою, відображають механіку сукцесії. До найважливіших характеристик останньої, поряд із моделлю сукцесії, належать типи екологоценотичних стратегій видів рослин (ЕЦС). Типи стратегій відображають здатність популяції протистояти конкуренції та захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору ніш, переживати стреси, викликані біотичними чи абіотичними факторами і відображають позицію виду у фітоценозі, характер його взаємовідношень з іншими компонентами. Тип ЕЦС являє собою генотипічний адаптаційний комплекс, який формується геномом популяції. Норми реакції і варіації типу ЕЦС можуть значно змінюватися залежно від біологічних особливостей виду й умов середовища.

Зміни структурно-функціональної організації фітоценозу під час реалізації сукцесії безпосередньо пов'язані з динамічними процесами всередині популяції рослин. Формування та подальша поступова перебудова в ценозі взаємних стосунків між популяціями в ході сукцесії знаходить своє відображення у змінах параметрів і ознак популяцій. Найбільш показовими є групові ознаки: щільність, розміщення, вікова структура, характер онтогенезу, насіннева продуктивність, тип розмноження.

Відсутність рослинних зачатків у неогенових відкладах, які залягають на великих глибинах, а також у багатьох випадках і в антропогенових відкладах, унеможливило розвиток на них рослинного покриву без проникнення діаспор із-за меж техногенного субстрату. Відповідно, такі сукцесії включають міграцію діаспор, закріплення рослин, формування і послідовні зміни фітоценозів.

Поступовість змін дозволяє виділити у їх розвитку декілька послідовних етапів [8, 10], стадій [11] або серій [1], котрі формують генетичні [3] або сукцесійні [8] ряди. Однак аналіз та оцінка особливостей процесів формування рослинного покриву на техногенних новоутвореннях іноді потребують більшої деталізації цього процесу та запровадження відпові-

дних підрівнів. Заростання третинних мергелистих глин, четвертинних суглинків й піщаних відкладів доцільно розділити на декілька послідовних етапів та стадій розвитку рослинних угруповань, відмінних за видовим складом, продуктивністю та структурно-функціональною організацією. Етапи сукцесії виділялись за участю видів рослин певної життєвої форми, котрі формували ядро фітоценозу. Стадії виділялися в межах етапів сукцесій на основі конкретного домінанта угруповання.

Початок формування рослинного покриву розглядається нами як піонерний етап заростання. Рослинні агрегації цього етапу вирізняються високою динамічністю видового складу, нестабільністю, короткотривалістю та просторовою обмеженістю. Фрагментарність та розрідженість рослинного покриву на цьому етапі, а відповідно і відсутність взаємовпливу між популяціями, ускладнюють виділення ярусности та ценотипів у квазіценозі. Існуюча просторова і популяційна структура агрегацій визначається переважно екологічною ситуацією, а не фітоценотичним відбором. Неоднорідність рослинного покриву „молодих” відвалів спостерігається уже з моменту міграції та приживання рослин. Інвазія рослин на техногенні новоутворення здійснюється паралельно з формуванням ценозів і найуспішнішою є у периферійних зонах, мікропониженнях та по берегах водоймищ, що виникають на них. Змив діаспор на схилах зумовлює значну різницю у швидкості заростання різних елементів рельєфу. Проростання та розвиток проростків на вершинах відвалів чи окремих пагорбів стримується також надмірним пересиханням глинистих порід, несприятливим вітровим режимом, підвищеною інсоляцією та перегрівом субстрату. Аналіз флори 2—4-літніх відвалів свідчить про існування кількох паралельних шляхів міграції. Найпоширенішими на початкових етапах заростання є анемохори, частка яких у складі флори сягає 31 %. При тому значну перевагу мають види, у котрих поєднується кілька можливих способів поширення. Нерівномірність поширення діаспор на різних елементах рельєфу позначається на мозаїчності рослинного покриву, його комплексности. Рослинні агрегації виникають насамперед біля підніжжя відвалів, похилих схилах та навколо мікрОВОДОЙМИЩ. При загальному проективному покритті 10—20 % у таких місцях воно може сягати 60 %.

На ініціальному етапі заростання техногенного субстрату чисельність популяцій піонерних рослин зазнає значних коливань, зумовлених несприятливими погодними умовами року. В окремі роки значна частина рослин не утворює повноцінного насіння узагалі, а рівень смертності проростків та ювенільних особин сягає 75—100 %. Певну перевагу на початкових етапах заростання мають види з коротким циклом розвитку — це переважно малолітні монокарпіки з родин *Chenopodiaceae* та *Brassicaceae*, які визначають структуру рослинних агрегацій власне піонерного етапу сукцесії. Загалом у складі піонерних угруповань на ново-сформованих техногенних елементах ландшафту найширше представлені монокарпічні стрижнекореневі трави. Серед них однорічники становлять 76 %, дворічники — 10 %. Частка багаторічних полікарпічних трав не перевищує 14 %. Високий ступінь залежності генеративного розмноження малолітніх видів від погодних умов за відсутності вегетативного самопідтримання визначає нестабільність та короткотривалість домінування популяцій видів даного типу біоморф.

Освоєння первинного техногенного субстрату багаторічниками, в яких поєднуються насінневе й вегетативне розмноження, означає початок нового етапу сингенетичної сукцесії — багаторічних вегетативно рухливих експлерентів. Цьому частково сприяє певна стабілізація екологічної ситуації — послаблення ерозійних процесів, поступова стабілізація гідрологічного режиму, нагромадження біогенних елементів у субстраті. В умовах сірковидобувних підприємств Передкарпаття типовим експлерентом є *Tussilago farfara* L. Протягом 2—4 років цей довгокореневищний вид поширюється практично на всіх відвалах неогенових та більшості антропогенових гірських порід. Завдяки цьому виду відбувається перехід до складного зімкнутого рослинного покриву і витіснення окремих рудеральних видів. Менша залежність від погодних умов і стану субстрату сприяє інтенсивному освоєнню техногенних територій *Tussilago farfara* та формуванню на 3—5-річних відвалах зімкнутого монодомінантного рослинного покриву. В цей період *Tussilago farfara* формує майже 90 % запасу надземної фітомаси. Різке зростання проективного покриття — у середньому по відвалу з 10—20 % до 60—75 %, а в мікропониженнях — до 100 %, супроводжується зниженням чисельності ценофобних видів. Ценотичне положення *Tussilago farfara* в угрупованнях дає змогу розглядати цей вид як едифікаторний, а відповідний відтинок сукцесії як стадію *Tussilago farfara* кореневищного етапу заростання. Інші компоненти фітоценозів цього етапу сукцесії можна розділити на дві групи. Першу формують популяції ценофобних видів, відносна участь котрих у рослинному покриві поступово зменшується. При тому зниження їх ценотичної ролі не обов'язково супроводжується зниженням щільності й видової розмаїтості. Навпаки, сукупність змін, котрі відбуваються у ценозі і техногенному субстраті, в окремих випадках може сприяти проникненню нових ценофобних і рудеральних видів рослин, котрі володіють певною ценотичною патентністю. У їх складі як малолітні монокарпіки, так і багаторічники. Характер поширення видів цієї групи та участь у покриві протягом сезону визначаються особливостями розвитку *Tussilago farfara*. В часовому просторі ценофоби пов'язані з періодами до і після максимального розвитку едифікатора, оскільки висока щільність останнього перешкоджає зростанню чисельності типових ценофобів у пізньовесняний та літній періоди. В цей час ценофоби здебільшого присутні в ценозі лише насінням і проростками. На території відвалів види цієї групи витісняються на вершини пагорбів та стрімкі еродовані схили. Інша група видів комплектується паралельно з поширенням *Tussilago farfara* та посиленням ценотичної ролі цього виду. На відміну від ценофобів та рудералів, у ході сукцесії відбувається поступове зростання їх представництва в ценозі. Їхня частка в рослинному покриві зростає до 42 %. У складі даної групи переважають багаторічники поліцентричні за типом біоморфи, в яких поєднуються два типи розмноження і котрі однаково успішно проникають у розріджені агрегації ценофобів та в парцели едифікатора. Тривалість домінування *Tussilago farfara* протягом кореневищного етапу сукцесії та властивий для цієї стадії склад фітоценозу значно варіює залежно від типу техногенного субстрату, його вологості, рельєфу. Доволі скоро — протягом 8—10 років, зміни рослинності відбуваються на вирівняних, помірно зволжених площах. У цьому випадку сукцесія спрямова-

на на поступове зменшення ценотичної ролі *Tussilago farfara* через руйнування суцільного фітогенного поля даного виду за рахунок розселення *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Серед причин, що сприяють поступовій елімінації *Tussilago farfara* на важких глинистих субстратах третинного походження, також є їх самоущільнення, що негативно впливає на вегетативне розмноження виду. *Tussilago farfara* значно довше утримує свої домінуючі позиції на рухомих нестабільних схилах, де когезія глинистих порід відсутня. Починаючи з 10—15-літнього віку, на порівняно стабільних техногенних субстратах роль едификатора поступово переходить до *Calamagrostis epigeios*. При тому за рахунок збільшення загальної щільності в покриві до мінімуму зменшується частка типових рудералів. Представництво малолітніх видів рослин знижується до 31 % від загального їх числа, що є значно менше, ніж на піонерному етапі. В рослинному покриві зростає чисельність видів, які у складі природної рослинності розглядаються як ценотичні патієнти. З'являються види ценотичного ядра наступного етапу заростання — нещільнокущові злаки *Festuca pratensis* Huds., *F. pseudovina* L. Hack. ex Wiesb., *Poa pratensis* L., *P. compressa* L., *Lolium perenne* L. та інші. Сукупність таких змін знаменує початок стадії *Calamagrostis epigeios*, яку, враховуючи екоморфний склад фітоценозу, відносимо до кореневищного етапу сукцесії. У рослинному покриві переважають багаторічники — 68 % від загального числа видів, у тому числі 36 % вегетативно рухливих. На долю останніх припадає близько 93 % запасів надземної фітомаси. Загалом зростання ролі вегетативно рухливих видів в умовах зімкнутого складного угруповання на 10—15-літніх техногенних новоутвореннях є закономірним етапом розвитку рослинного покриву і свідчить про поступове вивільнення ценотичного простору видами відповідної життєвої стратегії — віолентами та патієнтами. Опосередкованим підтвердженням того є зменшення чисельності анемохорних рослин, до яких належить більшість експлерентів. Ценотичне становище багатьох справжніх анемохорів, котрі домінують у перші роки сукцесії, знижується до рівня асектаторів, а окремі з них зникають цілком. На стадії *Calamagrostis epigeios* кореневищного етапу сукцесії здатність до анемохорії, як і продукування великої кількості насіння, не є визначальною. Що стосується домінування *Calamagrostis epigeios*, котрий теж належить до анемохорів, то на цій стадії рівень едификатора досягається ним лише за рахунок вегетативного розмноження.

Подальший етап формування рослинного покриву техногенних новоутворень пов'язаний з поступовим поширенням нещільнокущових злаків. Їх видовий склад значною мірою зумовлений характером поточного антропогенного навантаження на самих відвалах та видом господарської діяльності на прилеглих територіях. Однак причини, що зумовлюють згасання кореневищного і початок дерновинного етапу заростання, закладені в самому біогеоценозі. Визначальною при тому є більша конкурентна спроможність кущових злаків у зімкнутих трав'яних угрупованнях.

Водночас до розряду надзвичайно важливих факторів, котрі суттєво впливають на інтенсивність переходу до дерновинного процесу, слід віднести властивості та поточний стан техногенного субстрату. В зв'язку з цим у техногенних умовах сірчаних родовищ Передкарпаття прослідковується декілька можливих сценаріїв розвитку сингенетичних сукцесій.

Описаний вище базовий варіант заростання може зазнавати змін у разі надмірного ущільнення субстрату. На неогенових глинистих відкладах часто спостерігається повне або часткове випадання із сукцесійного ряду видів піонерного та кореневищного етапів. Формування рослинного покриву здійснюється за рахунок щільнокущового виду *Puccinellia distans* (Jack.) Parl. Монодомінантні угруповання *Puccinellia distans* низько продуктивні, погано структуровані. Період існування таких ценозів визначається рівнем засоленості субстрату. Високий вміст водорозчинних солей у неогенових мергелистих глинах обмежує кількість можливих конкурентів, і такі ценози можуть без істотних змін існувати протягом 10—15 років. В іншому випадку протягом 5—6 років спостерігається поступове проникнення довгокореневищних та нещільнокущових злаків, стрижнекоренових багаторічників, які доволі скоро витісняють *Puccinellia distans* з позиції домінанта. Інший варіант сукцесії спостерігається на нестабільних еродуючих схилах та відвалах із різко пересіченим горбкуватим рельєфом, де можливість приживання нещільнокущових злаків значно обмежені. У цьому випадку сукцесія зупиняється на проміжному кореневищному етапі. Домінантами, залежно від інтенсивності ерозійних процесів та зволоження, є *Tussilago farfara* або *Calamagrostis epigeios*. В умовах надмірного періодичного зволоження субстрату сингенетична сукцесія розвивається у напрямі формування рослинних угруповань із домінуванням *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Залежно від інтенсивності й тривалості перезволоження протягом сезону даний вид досягає рівня едифікатора на 5—10 рік.

При збереженні основних рис базового варіанту первинної сукцесії заростання антропогенових відкладів має свої особливості, зумовлені переважно відмінностями їх фізико-механічного складу. В окремих випадках антропогенні породи можуть містити певний природний банк діаспор — насіння або фрагменти кореневищ рослин, що зумовлює значно вищу швидкість їх заростання.

На відвалах глинистих та суглинистих антропогенових відкладів найменш тривалим є період розімкнутого стану рослинного покриву. Домінування типових ценофобів у складі агрегацій обмежено 2—4 роками внаслідок швидкого розвитку багаторічних експлерентів. Протягом 3—5 років на таких відвалах формується суцільний покрив із *Tussilago farfara* або *Elytrigia repens* (L.) Nevski. Розвиток останнього, його домінантне становище у фітоценозах звичайно має локальний характер і визначається запасом діаспор у відвалоутворюючому субстраті. Водночас обидва варіанти слід розглядати як стадії кореневищного етапу первинної сукцесії. У подальшому на ділянках із домінуванням *Tussilago farfara* зміни здійснюються за рахунок проникнення *Calamagrostis epigeios*. У варіанті з домінуванням *Elytrigia repens* ценогічне становище *Calamagrostis epigeios* звичайно не піднімається до рівня субдомінанта. Наступні зміни рослинного покриву на вирівняних відвалах в обох випадках пов'язані з проникненням нещільнокущових злаків, як і на неогенових глинистих відкладах. На еродованих, перезволожених схилах кореневищний етап може бути пов'язаний з поширенням *Equisetum arvense* L., *Carex hirta* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub.

Заростання антропогенових піщаних відкладів характеризується коротким періодом домінування ценофобних і рудеральних видів. Рослинний покрив 3—4-річних відвалів формується за рахунок *Tussilago farfara*, що максимально використовує свою здатність до вегетативного розмноження. Роль довгокореневищних *Calamagrostis epigeios* та *Carex hirta* зростає через 3—4 роки. Відсутність значної конкуренції між зазначеними видами зумовлює поступове зростання чисельності й запасів фітомаси всіх трьох видів. При тому між ними зберігається чітке розмежування по вертикальних ярусах. Протягом наступних 8—10 років зміни ценотичного складу угруповання пов'язані з поширенням *Poa pratensis* та *Agrostis tenuis*. Зростання участі в ценозі даних видів знаменує початок довгокореневищного етапу сукцесії. Оскільки при тому чисельність популяцій довгокореневищних видів не зменшується, можна констатувати неповну завершеність кореневищного етапу на піщаних відвалах 15—20-річного віку.

Аналіз популяційної структури едифікаторів послідовних етапів та стадій досліджуваних первинних сукцесій свідчить про їх значну автономність. На момент досягнення видом доміантної позиції у ценозі його популяція не потребує насінневих дотацій ззовні. Самопідтримання і відновлення популяцій едифікаторних видів здійснюється головно за рахунок внутрішніх резервів. При тому визначальним є вегетативне розмноження. Насіннєве розмноження переважає лише в період інвазії та приживання виду на техногенних територіях. В цей час насіннева продуктивність є максимальна для усіх популяцій. Проте вона поступово знижується унаслідок ущільнення ценозу та зростання конкурентних взаємовідносин між видами в ході сукцесії. У вегетативно рухливих видів це частково компенсується за рахунок кількості бруньок поновлення на підземних кореневищах [2].

Отже, на підставі досліджень процесів формування рослинного покриву на техногенних елементах сірчаних родовищ їх можна розглядати як первинні сингенетичні прогресивні сукцесії з поступовим розвитком ознак ендоекогенезу. Вони супроводжуються ускладненням структури рослинного покриву, зростанням стабільності та продуктивності. Існування різних варіантів розвитку сукцесії зумовлене екологічними умовами на техногенних новоутвореннях — властивостями субстрату, зволоженням, рельєфом та поточним антропогенним навантаженням. Зміни екологічної ситуації мають прогресивний характер.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 300—447.
2. Білонога В. М. Насінна продуктивність та вегетативне розмноження доміантних видів регенераційних фітоценозів // Укр. ботан. журн. 1992. 49. № 5. С. 35—39.
3. Малиновський К. А. Біловусові пасовища субальпійського поясу Українських Карпат. К.: Вид-во АН УРСР, 1959. 204 с.

4. Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
5. Миркин Б. М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с.
6. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1986. Т. 1, 2.
7. Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.
8. Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5—49.
9. Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с.
10. Ярошенко П. Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.-Л.: Издво АН СССР, 1961. 474 с.
11. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Wien: Springer Verl., 1951. 631 s.

#### SUMMARY

Volodymyr BILONOHA, Andriy MALYNOWSKY

#### PRIMARY SUCCESSION OF TECHNOGENOUS LANDSCAPES OF SULPHUR DEPOSITS

The investigation results of plant cover formation in technogenous landscapes of the sulphur deposits are given. The main versions of succession development are described. It has been determined that the process of plant cover formation by its nature belongs to the primary syngenetic succession gradually gaining endocogenetic indication. The changes include migration, plant reproduction, formation and further development of interpopulation phytocoenotic connections. The nature of plant cover formation is determined by the complex of ecological factors — peculiarities of technogenous substrate, relief and current anthropogenic pressure. The stages of plant cover formation on the basis of dominant species and types of biomorph edificators have been described.