

Теоретичні та прикладні питання

Автогенні зміни рослинності долини річки Інгул

ДЕНИС СЕРГІЙОВИЧ ВІНОКУРОВ

VYNOUKUROV D.S. (2018). **Autogenetic changes of vegetation in the Ingul River Valley.** *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (2): 108–123. doi: 10.14255/2308-9628/18.142/1

Autogenetic changes of vegetation in the Ingul River Valley have been investigated. We located 12 transverse ecological gradients among different climatic conditions. We analyzed features of the natural dynamics of vegetation in the Ingul River Valley based on its serial development. We highlight 8 series of vegetation which are combined into 3 groups based on the type of humidification conditions – xerosere, mesosere and hydrosere. The first one is the most widespread in the Ingul River Valley, its communities occupy 80% of the total area. In this group four pioneer stages were detected: on carbonates in the downstream of the river (lithosere), on silicates in the middle part of the river (lithosere), on sands (psammosere) and on loesses (xerogeosere). Each of them can be considered as a separate alliance of vegetation – *Potentillo arenariae-Linion czerniaevii* (vegetation on limestone outcrops), *Poo bulbosae-Stipion graniticolae* (vegetation on granitic outcrops), *Festucion beckeri* (psammophilic vegetation), *Tanaceto millefolii-Galatellion villosae* (true steppe vegetation). Mesosere communities have less distribution (not more than 5% of total area). Two initial stages were detected: alluvial mesosere and hygrolithosere. The first one combines alluvial shrub vegetation of the *Salicetea purpureae* class, that are common on the upper part of the river. The second one includes chasmophytic vegetation on the granitic outcrops of the Ukrainian crystal shield. Communities of hydrarch changes (hydrosere) are common along the riversides. These coenoses allocate 15% of the total area. They are represented by eutrophic hydrosere and halosere. Pioneer stage of the eutrophic hydrosere is a true aquatic vegetation of *Lemnetea* and *Potametea* classes. Halosere is represented by two pioneer stages – communities of *Salicornietum prostratae* and *Crypsietum aculeatae*.

Keywords: syndynamics, succession, communities, series, autogenesis, endogenetic changes

ВІНОКУРОВ Д.С. (2018). **Автогенні зміни рослинності долини річки Інгул.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **14** (2): 108–123. doi: 10.14255/2308-9628/18.142/1

Досліджено автогенну динаміку рослинності долини річки Інгул. Для цього закладено 12 поперечних еколого-ценотичних профілів, що охоплювали найбільш різноманітні екотопи. На основі градієнту певного екологічного фактору виділялися просторові еколого-генетичні ряди рослинності, які поєднувалися у сукцесійні ряди. Ми виділяємо 8 динамічних серій, за умовами зволоження об'єднаних у 3 групи – ксеросерію, мезосерію та гідросерію. Перша має найбільше поширення в долині, її угруповання займають близько 80% території. У цій групі виявлено чотири піонерні стадії: на карбонатних породах у нижній частині долини річки (літосерія), на кристалічних – у середній (літосерія), на піщаних виходах в нижній (псамосерія), а також – на лесах (ксерогеосерія). Кожна з них у синтаксономічному відношенні може розглядатися як окремий союз рослинності – *Potentillo arenariae-Linion czerniaevii*, *Poo bulbosae-Stipion graniticolae*, *Festucion beckeri*, *Tanaceto millefolii-Galatellion villosae*. Мезосерія досить слабо представлена у долині р. Інгул, її угруповання займають не більше 5% досліджуваної території. Виявлено дві ініціальні стадії цієї групи – алювіальна мезосерія та гігролітосерія. Перша охоплює заплавні чагарникові угруповання класу *Salicetea purpureae*, поширені переважно у верхній течії річки. Друга охоплює хазмофітні угруповання *Asplenietea trichomanis* на відслоненнях Українського кристалічного щита. Угруповання, що задіяні у гідрархних змінах (гідросерії) поширені уздовж русла річки Інгул. Ценози цієї серії займають близько

15% досліджуваної території. Вони представлені двома варіантами – евтрофною гідросерією та галосерією. Сукцесійний ряд евтрофної гідросерії розпочинається угрупованнями справжньої водної рослинності (*Lemnetea* та *Potametea*). Галосерія представлена двома піонерними стадіями – угрупованнями *Salicornietum prostratae* та *Crypsietum aculeatae*.

Ключові слова: синдинаміка, сукцесія, угруповання, еколого-генетичні ряди, автогенез, ендеогенетичні зміни

ВИНОКУРОВ Д.С. (2018). Автогенные изменения растительности долины реки Ингул. *Черноморськ. бот. ж.*, 14 (2): 108–123. doi: 10.14255/2308-9628/18.142/1

Исследована автогенная динамика растительности долины реки Ингул. Для этого заложено 12 поперечных эколого-ценотических профилей, которые охватывали наиболее разнообразные экотопы. На основе градиента определенного экологического фактора выделялись пространственные эколого-генетические ряды растительности, которые объединялись в сукцессионные ряды. По условиям увлажнения мы выделяем 8 динамических серий, объединенных в 3 группы – ксеросерию, мезосерию и гигросерию. Первая является наиболее распространенной в долине, ее сообщества занимают около 80% территории. В этой группе выявлено четыре пионерные стадии: на карбонатных породах в нижнем течении долины реки (литосерия), на кристаллических – в средней (литосерия), на песчаных выходах в нижней (псаммосерия), а также – на лессах (ксерогеосерия). Каждая из них в синтаксономическом отношении может рассматриваться в качестве отдельных союзов растительности – *Potentillo arenariae-Linion czerniaevii*, *Poo bulbosae-Stipion graniticolae*, *Festucion beckeri*, *Tanaceto millefolii-Galatellion villosae*. Мезосерия достаточно слабо представлена в долине реки Ингул. Ее сообщества занимают не более 5% исследованной территории. Обнаружено две инициальные стадии этой группы – аллювиальная мезосерия и гигролитосерия. Первая охватывает пойменные кустарниковые сообщества класса *Salicetea purpureae*, распространенные преимущественно в верхнем течении реки. Вторая охватывает хазмофитные сообщества *Asplenietea trichomanis* на обнажениях Украинского кристаллического щита. Сообщества, которые задействованы в гидрархных изменениях (гидросерии), распространены вдоль русла реки Ингул. Ценозы серии занимают около 15% исследованной территории. Они представлены двумя вариантами – эвтрофной гидросерией и галосерией. Сукцессионный ряд эвтрофной гидросерии начинается сообществами настоящей водной растительности (*Lemnetea* та *Potametea*). Галосерия представлена двумя пионерными стадиями – сообществами *Salicornietum prostratae* и *Crypsietum aculeatae*.

Ключевые слова: синдинамизация, сукцессия, сообщества, эколого-генетические ряды, автогенез, эндогенетические изменения

За всю історію досліджень динаміки рослинності наведено чимало варіантів їх класифікації з різною логічною основою – за походженням, швидкістю, масштабом часу, зворотністю тощо. Класичним для американської та західноєвропейської шкіл ще з часів Ф. Клементса [CLEMENTS, 1916] залишається приділення більшої уваги автогенним сукцесіям. Зокрема поширеним є поділ сукцесій за ступенем обводнення на початкових стадіях на ксерархні, мезархні та гідрархні (або ксеросерії, мезосерії, гідросерії) [LÜDI, 1932; BRAUN-BLANQUET, 1951; SHIMWELL, 1971; MITSCH, GOSSELINK, 1986; GOSSELINK, MALTBY, 1990; RICKLEFS, 1990; JOHNSON, MIYANISHI, 2008]. Цей підхід у радянській ботанічній літературі за деякими винятками [RAZUMOVSKIY, 1981] не був прийнятий. Основною ідеєю цього поділу є виокремлення різних механізмів перебігу сукцесії в напрямку від енергетично незбалансованого угруповання до ентропійно стабільного. Зокрема, гідрархні зміни або гідросерії йдуть в напрямку мезофітизації гіперзволожених екотопів. Ксерархні зміни (ксеросерії) також ідуть у напрямку формування більш енергетично стабільних мезофітних угруповань. При цьому і в першому і в другому випадках відбувається зміна та формування ґрунтового покриву

[DANSEREAU, 1957]. Мезосерії відбуваються в нормальних умовах зволоження, але в них також відбувається формування енергетично збалансованого ґрунту. Для радянської школи, починаючи з робіт В.М. Сукачова [SUKACHEV, 1954], характерною рисою було приділення більшої уваги алогенним сукцесіям. Зокрема, автори наводять гейтогенетичні, гологенетичні, екзокогенетичні, антропогенні зміни тощо [SUKACHEV, 1954; YAROSHENKO, 1961; ALEKSANDROVA, 1964; SHENNIKOV, 1964; VASILEVICH, 1983; MIRKIN, NAUMOVA, 2012]. Оскільки кожна з двох шкіл містить як позитивні, так і негативні боки, ми здійснили спробу поєднати ці класифікації при розробці схеми динамічних процесів у рослинному покриві долини річки Інгул.

Розрізняємо чотири основних типи динамічних процесів, що відбуваються у рослинному покриві. По-перше, виділяється категорія екзогенних порушень, які по суті не є динамікою рослинності, а є лише причинами, що викликають руйнування екотопу або угруповання (наприклад, розорювання, затоплення заплави під час створення гідрооб'єктів, пожежі, зсуви ґрунту, повне знищення рослинного покриву під впливом інтенсивного пасквального фактору тощо). Другою категорією є видозміни рослинності. Це найбільш швидкі процеси, що відбуваються в межах одного угруповання і не призводять до його заміщення іншим ценозом. Зокрема, такими є добові зміни (динаміка фотосинтезу, ритміка цвітіння тощо), сезонні (чергування аспектів протягом року), варіювання кількісного співвідношення флористичного складу угруповань в різні роки, мікросерії (що виникають внаслідок мікропорушень, які не призводять до руйнування ценозу). Третя категорія охоплює філоценогенетичні перетворення, які спричинені різкою зміною кліматичних умов і призводять до створення еволюційно нових ценозів, які не існували раніше.

Четверта група поєднує власне зміни рослинності, під якими розуміється послідовне заміщення одного угруповання іншим («частные смены» за В.Д. Александровою [ALEKSANDROVA, 1964]). Зміни можуть бути як автогенні або ендегенні (відбуваються внаслідок внутрішніх чинників), так і алогенні або екзогенні (проходять під впливом зовнішніх по відношенню до ценозу факторів). Серед останніх розрізняємо географічні, топографічні і антропогенні. На відміну від екзогенних порушень, екзогенні зміни не ведуть до руйнування середовища та угруповання. Географічні зміни відбуваються внаслідок змін макроклімату, наприклад, глобального потепління, наслідком якого може бути розширення синареалу угруповань. Топографічні зміни проходять під впливом природних факторів, які зупиняють або змінюють природний хід сукцесії. Зокрема, їх прикладом є змивання з гранітних скель ґрунту, який накопичився внаслідок життєдіяльності ценозу. Наслідком цього процесу є деградація угруповання і повернення його на попередню стадію. Антропогенні послідовні зміни діють аналогічним чином. При постійному впливі певного чинника антропогенного походження на ценоз, причому не настільки інтенсивного, щоб зруйнувалася структура угруповання, відбувається або прискорення сукцесії, швидкий перехід до наступної ланки (рапідні зміни), або її регресія (ретрогресія) – повернення до попередньої сукцесійної ланки.

Ми виходимо з положення, що в одному конкретному ботаніко-географічному районі (ареалі конкретної флори за А.І. Толмачовим [TOLMACHEV, 1931]) всі природні динамічні процеси в рослинному покриві поєднані в одну сукцесійну систему [RAZUMOVSKIY, 1981]. Вони супроводжуються, по-перше, мезофітизацією рослинних угруповань (у випадку ксеро- та гідросерій), тобто переходять в більш збалансований енергетичний стан. По-друге, мають місце процеси формування відповідного ґрунтового покриву, так званого педоклімаксу, що характеризується рівновагою балансу органічної речовини [DANSEREAU, 1957]. У випадку галосерії зміни також відбуваються, крім мезофітизації, в напрямку зменшення засоленості екотопу.

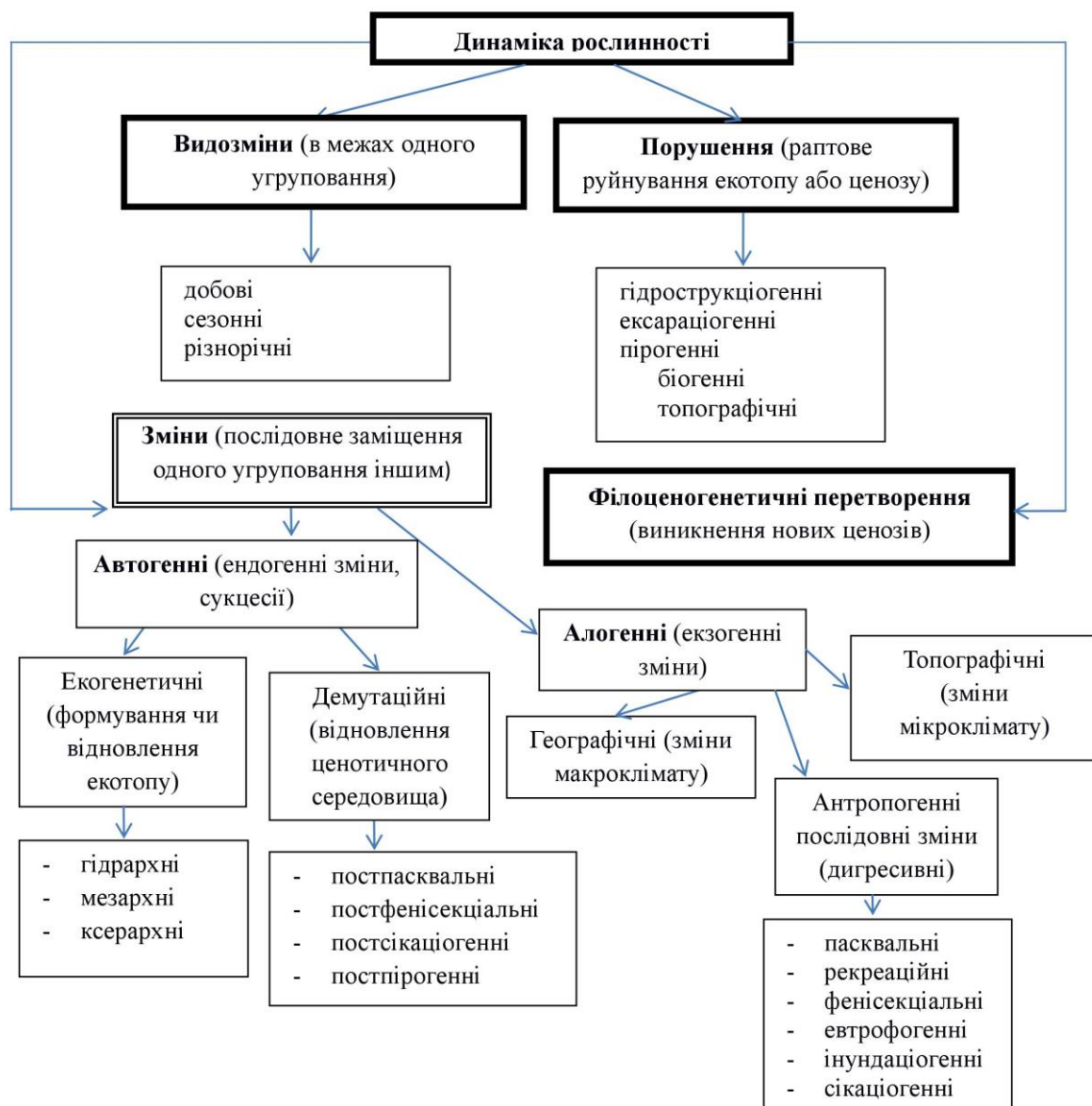


Рис. 1. Класифікація динамічних процесів рослинного покриву в долині річки Інгул.
Fig. 1. Classification of the dynamical processes of the vegetation in the Ingul River Valley

Результатом цих динамічних процесів є розвиток характерного для конкретного району клімаксового рослинного угруповання.

Сукцесійні системи в Голарктиці найбільш повно розвиваються у неморальній та бореальній зонах. В несприятливих умовах, в яких розвиток угруповань лімітується наявністю як тепла (тундра, Арктика, високогірна рослинність), так і вологості (рослинність аридних територій), динамічні процеси гальмуються або повністю зупиняються на певній стадії [ТІКОМІРОВА, RAZUMOVSKIY, 1988]. В такому випадку клімаксові угруповання або малопоширені, або не представлені зовсім, а сукцесійні зміни відбуваються в напрямку утворення так званого субклімаксу [CLEMENTS, 1916] або зонального типу рослинності. Зокрема, у степовій зоні субклімаксом є степи. При цьому виникає таке явище, як циклічність субклімаксових угруповань [RAZUMOVSKIY, 1981]. У степовій зоні фактичними причинами зупинки динамічних процесів є, по-перше, відсутність генетичного матеріалу більш пізніх сукцесійних стадій (зокрема, клімаксу) – діаспоричний субклімакс. По-друге, постійний антропогенний тиск на ці

екосистеми (рецидивний субклімакс), який зупиняє сукцесію на етапі нестабільних степових ценозів.

Прикладами антропогенних змін є пасквальні, рекреаційні, фенісекціальні (внаслідок сінокосіння), інундаціогенні (при поступовому підтопленні). Прикладом швидких змін є сікаціогенні (спричинені осушувальною меліорацією), що призводять до швидшого переходу від болотної рослинності до лучної, ніж під час природної сукцесії. Автогенні, або ендегенні зміни рослинності поділяємо на сингенетичні, кожна ланка яких призводить до формування нового екотопу, і демуаційні, під час яких не відбувається зміни екотопу, а лише проходить відновлення порушеного ценотичного середовища. Екогенетичні зміни, або сукцесії, поділяємо на гідрархні, мезархні та ксерархні. Загальна схема динамічних процесів рослинного покриву долини річки Інгул наведена на рис. 1. У цій публікації розглядаються лише автогенні зміни, стадії яких формують існуючу сукцесійну систему, які можуть бути використані для автогенного відновлення природної рослинності [WHISENANT et al., 1995].

Природні умови

Річка Інгул розташована у степовій зоні України, в межах Кіровоградської та Миколаївської адміністративних областей. Її довжина складає 354 км. За останньою версією геоботанічного районування України [DIDUKH, SHELIAK-SOSONKO, 2003], територія долини річки Інгул належить до трьох геоботанічних округів. Верхів'я річки знаходиться у Південному Правобережнопридніпровському геоботанічному окрузі дубових лісів та лучних степів. Середня течія лежить у Бузько-Дніпровському геоботанічному окрузі різнотравно-злакових степів, байрачних лісів та рослинності гранітних відслонень. Пониззя річки знаходиться у Бузько-Інгульському геоботанічному окрузі злакових степів, подових лук та рослинності вапнякових відслонень.

Рослинність долини р. Інгул відзначається значним ценотичним різноманіттям. Це пов'язано з різноманітністю екологічних умов, якими характеризується територія. Зокрема тут представлені степові схили, відслонення гранітні, гнейсів, вапняков, лесів та глин, солонці, солончаки та інші різноманітні в едафічному та кліматичному плані екотопи. Найбільш поширеним типом рослинності є степова (справжньостепова, лучно-степова, чагарниково-степова, петрофітно-степова, псамофітно-степова), а також найрізноманітніша у ценотичному відношенні – водно-болотна. Також тут представлена лісова (мезофільні, заплавні, байрачні ліси), чагарникова (заплавні та байрачні чагарники), лучна (справжні, остепнені, болотисті луки), галофітна (солонцева, солончакова, засолено-лучна), піонерна та хазмофітна рослинність.

Матеріали та методи досліджень

Матеріалами для досліджень стали 907 геоботанічних описів, здійснених автором в долині річки Інгул впродовж 2009–2014 років і виконаних відповідно до методики фітосоціологічної школи Ж. Браун-Бланке [WESTHOFF, VAN DER MAAREL, 1973]. Площа описів – від 1 м² (для водної та хазмофітної рослинності) до 100 м² (для лісової та степової). База даних геоботанічних описів була створена за допомогою програмного забезпечення TURBOVEG 2.0 [HENNEKENS, 2009]. Назви синтаксонів подані відповідно до Міжнародного кодексу фітосоціологічної номенклатури [WEBER, 2000].

Для дослідження динаміки рослинності в долині річки Інгул було закладено 12 поперечних еколого-ценотичних профілів, що охоплювали найбільш різноманітні екотопи. На основі градієнту певного екологічного фактору виділялися просторові еколого-генетичні ряди рослинності, які, базуючись на методі умовиводів Ф. Клементса (the method of inference), поєднувалися у сукцесійні ряди. Для визначення стадій

сукцесії також використовувалися методи екологічних реліктів та ініціальних видів [ALEKSANDROVA, 1964]. Назви таксонів подаються на основі чекліста судинних рослин України [MOSYAKIN, FEDORONCHUK, 1999].

Результати досліджень та обговорення

Автогенні або ендеогенні зміни рослинності, включають сингенетичні та ендеокогенетичні. Перші є початковим етапом заселення первинно чи вторинно вільної території [ALEKSANDROVA, 1964]. Другі відбуваються після створення певного середовища і в подальшому змінюються разом з трансформацією екотопу, викликаного життєдіяльністю угруповання [YAROSHENKO, 1969]. Сам автор термінів В.М. Сукачов [SUKACHEV, 1954] зазначає, що у природі ці процеси ніколи не бувають у чистому вигляді. На нашу думку, немає сенсу у виділенні окремої категорії сингенетичних змін, вони є лише першою стадією «ендеокогенетичних» (у розумінні В.М. Сукачова) і паралельно не можуть існувати. Коли перша ланка сукцесії (піонерна або сингенетична стадія) завершується, то відбувається зміна умов середовища і перехід до наступного етапу сукцесії [WALKER, MORAL, 2003]. Оскільки у літературі поняття «сингенетичні» та «ендеокогенетичні» зміни розмежовуються, ми, слідом за С.М. Разумовським, використовуємо об'єднуючу назву «ендеокогенетичні» [RAZUMOVSKIY, 1981]. В окрему підкатегорію автогенних змін слід виділити відновлювальні зміни або демутації. На відміну від ендеогенних змін, в ході демутації екотоп не трансформується. Відбувається лише послідовна зміна угруповань після певного зовнішнього порушення в напрямку стабілізації ценотичного середовища до більш енергетично стабільного.

В долині річки Інгул за особливостями рослинності виділяється три основні частини, які в загальних рисах співпадають з межами геоботанічного районування: верхів'я, що знаходиться у лісостеповій зоні, верхня і середня течія (смуга різнотравно-типчакково-ковилових степів степової зони) та нижня течія (смуга типчакково-ковилових степів). Сукцесійні ряди у цих трьох частинах відрізняються, зокрема у верхів'ї – істотно. Це пояснюється проходженням меж основних частин ареалів деяких ключових у динамічному (ценотичному) аспекті видів, зокрема *Carpinus betulus* L., *Lamium galeobdolon* (L.) L., *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. & Körte, *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., *Teucrium polium* L., *Marrubium praecox* Janka, *Caragana frutex* (L.) K.Koch, *Acer tataricum* L., *Cerasus fruticosa* (Pall.) Woronow та ін., *Stipa ucrainica* P.Smirn. та ін.

Оскільки верхів'я має невелику протяжність і не охоплює всіх можливих екологічних варіантів угруповань лісостепової зони, ми цю частину долини річки не розглядаємо і характеризуємо винятково динамічні серії у двох смугах степової зони. Екологічні профілі, закладені в цих двох смугах, зображені на рис. 2 та 3. За типом початкових стадій сукцесії ми виділяємо 8 серій, за режимом зволоження об'єднаних у 3 групи – гідросерія, ксеросерія та мезосерія:

С. Ксерархні зміни (ксеросерія)

1. Псамосерія
2. Літосерія на карбонатних породах
3. Літосерія на силікатних породах
4. Ксерогеосерія

Д. Мезархні зміни (мезосерія)

1. Алювіальна мезосерія
2. Гіролітосерія

Е. Гідрархні зміни (гідросерія)

1. Евтрофна гідросерія
2. Галосерія

Ксерархні зміни є найбільш поширеним типом сукцесійних змін в долині річки Інгул, що є характерним для території степової зони взагалі. Угруповання цієї серії займають близько 80% досліджуваної території. Виявлено чотири піонерні стадії: на карбонатних породах в нижній частині долини річки (літосерія), на кристалічних – у середній (літосерія), на піщаних виходах в нижній (псамосерія), а також – на лесах (ксерогеосерія). Кожна з них у синтаксономічному відношенні може розглядатися в як окремих союз рослинності (Рис. 4, 5).

Літосерія на карбонатних породах представлена угрупованнями союзу *Potentillo arenariae-Linion czerniaevii* Krasova et Smetana 1999 класу *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947. Найменш сформованими є ценози асоціації *Cephalario uralensis-Pimpinellietum titanophyllae* Vynokurov 2014, які зростають на найбільш відкритих, вільних від ґрунтового покриву ділянках. Вони заміщуються угрупованнями *Lino tenuifolii-Jurineetum brachycephalae* Krasova et Smetana 1999. Загалом ця піонерна стадія поширена у басейнах річок Північного Причорномор'я в межах Причорноморської низовини [KRASOVA, SMETANA, 1999; MOYSIYENKO et al., 2005; KRASOVA, 2013; VYNOKUROV, 2013, 2014].

Літосерія на кристалічних породах репрезентована ценозами союзу *Poa bulbosae-Stipion graniticolae* Vynokurov 2014. Першими в ряді заростання гранітних відслонень є мохово-лишайникові угруповання, в результаті життєдіяльності яких створюються умови для поселення ценозів асоціації *Potentillo incanae-Seselietum pallasii* Vynokurov 2014.

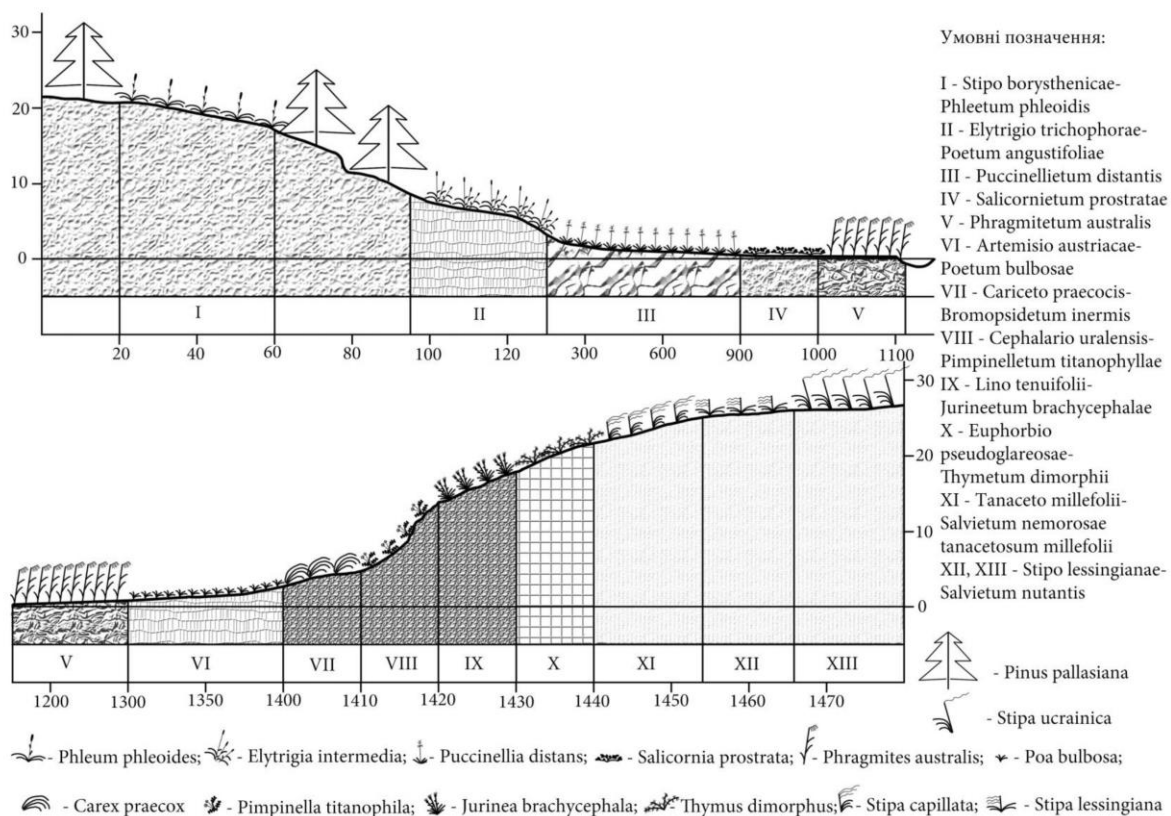


Рис. 2. Еколого-ценотичний профіль в нижній течії долини річки Інгул (окол. с. Михайло-Ларине, Миколаївська область).

Fig. 2. Ecological gradient in the downstream of the Ingul River Valley (in the vicinity of the Mykhailo-Laryne village, Mykolaivska region).

Вони відзначаються найбільш розрідженою структурою зі слабкими ценотичними зв'язками в порівнянні з іншими одиницями союзу. Далі в процесі заростання формуються угруповання *Ephedro distachii-Stipetum graniticolae* Vynokurov 2014 та *Achilleo ochroleucae-Poetum bulbosae* Vynokurov 2014. Угруповання цієї стадії поширені у степовій частині Придніпровської височини та в подібних екотопах в межах Приазовської височини.

Псамосерія поширена на піщаних виходах другої тераси у пониззі річки. Її угруповання в долині річки Інгул знаходяться під значною загрозою, оскільки характерні для них екотопи повністю трансформовані внаслідок насадження *Pinus pallasiana* D.Don та *P. sylvestris* L. Рештки псамофітної рослинності трапляються винятково на протипожежних смугах та галявинах. Це зумовлює низьку ценотичну різноманітність цієї серії, яка репрезентована лише однією асоціацією *Stipo borysthensicae-Phleetum phleoidis* ass. nov. prov. (союз *Festucion beckeri* Vicherek 1972 класу *Festucetea vaginatae* Soó ex Vicherek 1972).

Останнім варіантом ксеросерії є ксерогеосерія. Її угруповання є піонерними в процесі заростання лесових відслонень. За нашими спостереженнями, першими на подібних екотопах з'являються угруповання з домінуванням *Agropyron pectinatum* (M.Vieb.) P.Beauv. та *Kochia prostrata* (L.) Schrad., які поширені у південній частині степової зони (Миколаївська та Херсонська обл.). Вони генетично споріднені з наступною ланкою ксерогеосерії, яку формують ценози *Artemisio austriacae-Poetum bulbosae* I. Pop 1970. В долині річки Інгул представлена тільки друга стадія, оскільки відсутні характерні для першої екотопи.

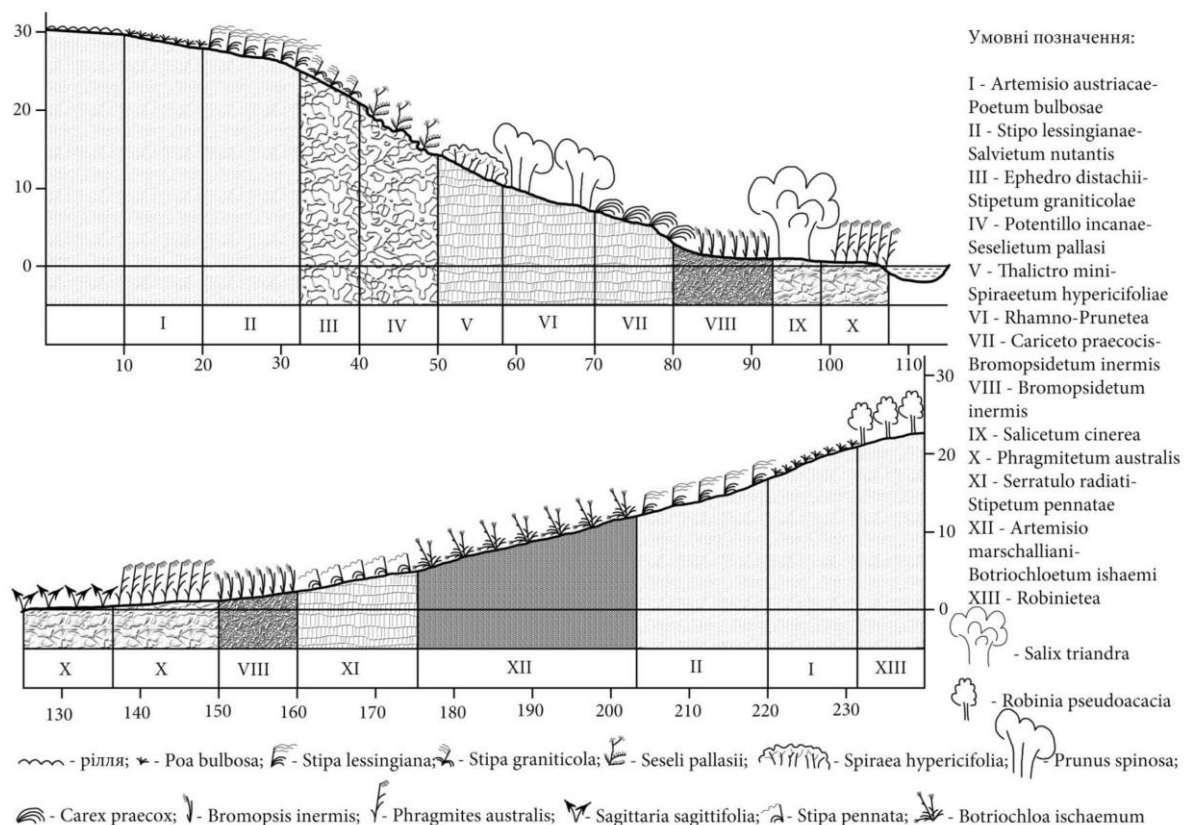


Рис. 3. Еколого-ценотичний профіль в середній течії долини річки Інгул (окол. с. Лаврівка, Кіровоградська область).

Fig. 3. Ecological gradient in the middle part of the Ingul River Valley (in the vicinity of the Lavrivka village, Kirovogradska region).

Угруповання *Artemisio austriacae-Poetum bulbosae* досить поширені в долині, оскільки до цієї ланки відновлюються більш пізні сукцесійні стадії внаслідок регулярного впливу пасовищного навантаження. При відсутності зовнішнього антропогенного чинника відбувається демутація і відновлення справжньої степової рослинності.

Характерною особливістю піонерних стадій є наявність у складі їх угруповань облігатних видів, приурочених тільки до цих екоотопів. Оскільки початкові ланки сукцесії є найбільш вразливими, вони можуть зазнавати сильної трансформації, і часто такі види є рідкісними і охороняються на різних рівнях. Зокрема, для літосерії на карбонатних породах такими є *Chamaecytisus graniticus* (Rehmann) Rothm., *Scutellaria verna* Besser, *Genista scythica* Pacz., *Gypsophila collina* Steven ex Ser., *Linum linearifolium* Jáv. тощо; для літосерії на силікатних породах характерні *Stipa granitcola* Klokov, *Seseli pallasii* Besser, *Gagea bohémica* (Zauschn.) Schult. & Schult.f. та ін.; для псамосерії – *Stipa borysthénica* Klokov ex Prokudin, *Centaurea margaritacea* Ten., *Goniolimon graminifolium* (Aiton) Boiss., *Senecio borysthénicus* (DC.) Andr. ex Czern., *Tragopogon borysthénicus* Artemcz., *Jurinea paczoskiana* Pjin та ін.

Після заростання відкритих субстратів і формування відповідного едафотопу створюються умови для розвитку угруповань наступної сукцесійної ланки – степової рослинності. У смузі типчакowo-ковилових степів і смузі різнотравно-типчакowo-ковилових степів ця стадія відбувається різними шляхами. У першому випадку вона представлена угрупованнями союзу *Tanacetum millefolii-Galatellion villosae* Vynokurov in Kolomiychuk et Vynokurov 2016.

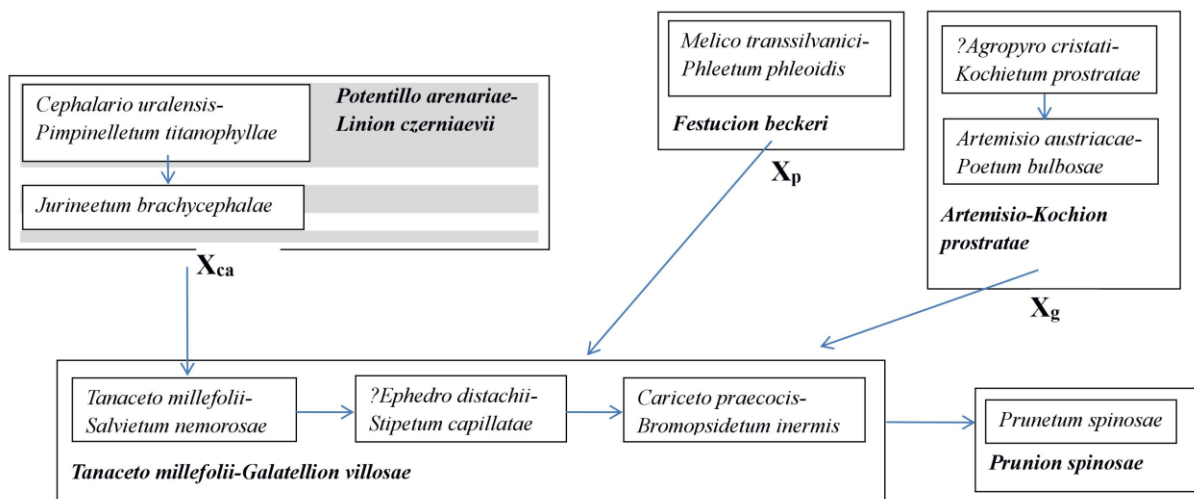


Рис. 5. Схема ксерархних змін у смузі типчакowo-ковилових степів: X_{ca} – літосерія на карбонатних породах; X_p – псамосерія; X_g – ксерогеосерія.
 Fig. 5. Scheme of the xerarch succession in the strip of bunchgrass steppes: X_{ca} – lithosere on carbonates; X_p – psammose; X_g – xerogeosere.

Цей союз об'єднує степові ценози південної частини степової зони і характеризується відсутністю або значно меншою участю видів різнотрав'я, які є характерними для *Stipo lessingiana-Salvion nutantis* Vynokurov 2014. В долині р. Інгул представлена тільки одна асоціація цього союзу – *Tanacetum millefolii-Salvietum nemorosae* Krasova et Smetana 1999. Вона поширена в пониззі річки і охоплює угруповання з домінуванням *Festuca valesiaca* aggr., *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. & Rupr., *Tanacetum millefolium* (L.) Tzvelev, *Koeleria cristata* (L.) Pers.

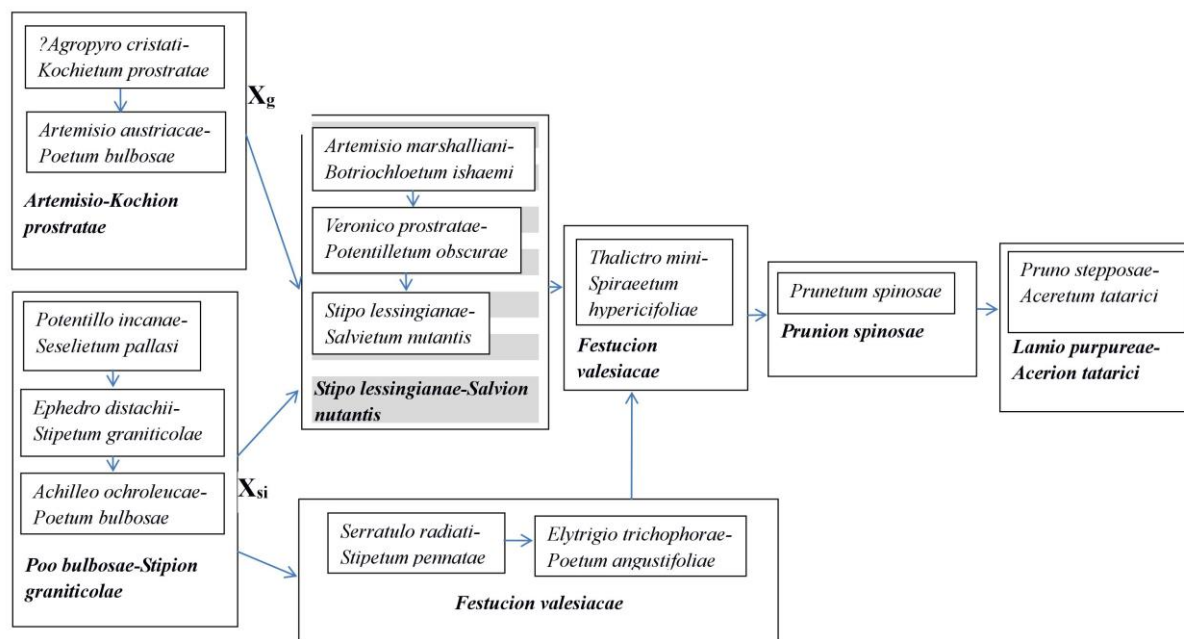


Рис. 6. Схема ксерархних змін у смузі різнотравно-типчакково-ковилових степів: X_{si} – літосерія на силікатних породах; X_g – ксерогеосерія.

Fig. 6. Scheme of the xerarch succession in the strip of forb-bunchgrass steppes: X_{si} – lithosere on silicates; X_g – xerogeosere.

Оскільки нечисленні степові ділянки на цій території знаходяться під перманентним пасквальним пресингом, тут не виявлено слабо трансформованих степових ценозів наступної ланки – асоціації *Ephedro distachii-Stipetum capillatae* Kolomiychuk et Vynokurov 2016, які гіпотетично можуть з'явитися при зменшенні впливу цього чиннику. Далі внаслідок мезофітизації умов формуються лучно-степові угруповання *Cariceto praecocis-Bromopsidetum inermis* Vynokurov 2014 союзу *Stipo lessingiana-Salvion nutantis*. Домінантами можуть виступати *Carex praecox* Schreb., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Stipa capillata*. Ініціальними видами наступної стадії сукцесії є степові чагарники, зокрема *Caragana frutex* (L.) K.Koch, *C. mollis* (M.Bieb.) Besser, *C. scythica* (Kom.) Pojark., а також види роду *Rosa* L. та *Crataegus* L. Останньою виявленою в долині р. Інгул ланкою ксеросерії в цій смузі є чагарникові угруповання *Prunetum spinosae* R. Tüxen 1952 (союз *Prunion spinosae* Soó (1931) 1940)).

Ксеросерія в смузі різнотравно-типчакково-ковилових степів після піонерних стадій представлена угрупованнями союзу *Stipo lessingiana-Salvion nutantis* Vynokurov 2014. Першою в цьому еколого-генетичному ряді є асоціація *Artemisio marshalliani-Botriochloetum ishaemi* Vynokurov 2014. Вона охоплює угруповання на слабо- та середньоеродованих неглибоких ґрунтах. Крім того, що її угруповання просторово пов'язані з ценозами союзу *Poo bulbosae-Stipion graniticolae*, додатковим свідченням їх генетичної спорідненості є наявність екологічних реліктів (*Artemisia marschalliana* Spreng., *Eremogone rigida* (M.Bieb.) Fenzl, *Jurinea granitica* Klokov, *Minuartia leiosperma* Klokov та ін.). Далі розвиток рослинності йде в напрямку формування угруповань справжніх різнотравно-типчакково-ковилових степів *Stipo lessingiana-Salvietum nutantis* Vynokurov 2014 через проміжну ланку – асоціацію *Veronico prostratae-Potentilletum obscurae* Smetana et Derpoliuk 1999. Оскільки в наш час спостерігається надмірне пасовищне навантаження на степові екосистеми, в долині річки Інгул більш поширені ценози останньої. До цієї ланки відновлюються більш пізні сукцесійні стадії внаслідок регулярного впливу пасквального фактору. При більшому антропогенному тиску відбувається дигресія в бік утворення ценозів *Artemisio austriacae-Poetum bulbosae*, при меншому – проходить демуація і відновлення ковилових степів асоціації *Stipo*

lessingiana-*Salvietum nutantis*. Наступною ланкою є формування угруповань чагарникових степів за участю *Spiraea hypericifolia* L., *Caragana frutex*, *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link, *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woł.) Klásk., *Amygdalus nana* L. Вони є проміжними між степовою рослинністю союзу *Stipo lessingiana*-*Salvion nutantis* та чагарниковою *Prunion spinosae*. Ці угруповання створюють більш затінені умови і сприяють проникненню мезофітних видів, не характерних для степових ценозів – *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Euonymus europaea* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop., *Rosa spinosissima* L. та ін. Наступною ланкою є чагарникова рослинність, представлена асоціацією *Prunetum spinosae* (союз *Prunion spinosae*), що об'єднує маловидові монодомінантні теренові зарості, і асоціацією *Pruno stepposae*-*Aceretum tatarici* Fitsailo 2007 (союз *Lamio purpureae*-*Acerion tatarici* Fitsailo 2007), яка охоплює татарсько-кленові деревно-чагарникові ценози. Останні відзначаються більшою α -різноманітністю. У чагарниковому ярусі таких угруповань едифікатором є *Acer tataricum*, також високою константністю відзначаються *Viburnum lantana* L., *Ulmus minor* Mill., *Prunus spinosa* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz. В ювенільному стані часто присутній *Quercus robur* L., який вірогідно є ініціальним видом наступної стадії сукцесії, ймовірно – клімаксової, відсутньої на досліджуваній території.

Мезосерія досить слабо представлена у долині р. Інгул, її угруповання займають не більше 5% досліджуваної території. Виявлено дві ініціальні стадії. Алювіальна мезосерія поширена у заплаві на алювіальних наносах і представлена ценозами класу *Salicetea purpureae* Moog 1958. Ценози гігrolітосерії, що формуються на вологих кам'янистих субстратах, поширені на виходах кристалічних порід у середній течії річки (хазмофітна рослинність класу *Asplenieta trichomanis* (Braun-Blanquet in Meier et Braun-Blanquet 1934) Oberdorfer 1977). Для детальнішого дослідження мезосерії необхідне більш повне дослідження її угруповань не тільки в межах долини, де вони займають невелику площу, але і за її межами.

Угруповання, що задіяні у гідрархних змінах (гідросерії), поширені уздовж русла річки Інгул. Ценози цієї серії займають близько 15% досліджуваної території. Гідросерія представлена двома варіантами – евтрофною гідросерією та галосерією. Остання характерна лише для смуги типчаково-ковилових степів. У долині річки Інгул виявлено дві піонерні стадії, характерних для галосерії. Перша є більш поширеною і представлена ценозами солончакової рослинності асоціації *Salicornietum prostratae* Soó 1927 (союз *Salicornion prostratae* Géhu 1992). Це маловидові (2–5 видів на 25 м²) угруповання, що зростають в умовах сильного засолення. Також розпочинають ряд галосерії ценози *Crypsietum aculeatae* Wenzl 1934 (союз *Cypero-Spergularion salinae* Slavnić 1948), які зростають на нещодавно звільнених від затоплення, а також сильно збитих випасом ділянках. Вони змінюються солонцевими ценозами союзу *Puccinellion limosae* Soó 1933, що представлений асоціацією *Puccinellietum distantis* (Rapaics 1927) Soó 1930. В долині річки Інгул вони мають більше поширення і також відзначаються флористичним багатством (до 16 видів на 25 м²). На наступній ланці галосерії відбувається розвиток угруповань *Artemisio santonicae*-*Elytrigietum elongatae* Dubyna et al. in Dubyna et Neuhäuslová 2000 (союз *Plantagini salsae*-*Artemision santonici* Lysenko et Mucina in Lysenko et al. 2011), що корелює зі зменшенням фактору засолення екоотопу. Вони також займають більші площі порівняно з піонерними стадіями. На наступній ланці розвиваються вологі засолені луки асоціації *Festucetum regeliana* Solomakha et Shelyag-Sosonko in Golub et al. 2003 (*Juncion gerardii* Wendelberger 1943). В умовах підтоплення (зокрема, внаслідок повені чи зміни русла) вони змінюються угрупованнями *Scorzonero parviflorae*-*Juncetum gerardii* (Wenzl 1934) Wendelberger 1943. При відновленні умов зволоження відбувається демуація до їх вихідного стану. Угруповання союзу *Juncion gerardii* утворюють єдиний демуаційний комплекс. Далі

сукцесія відбувається в напрямку меншого засолення – на наступній стадії формуються угруповання *Festuco pratensis-regeliana* Kuzemko 2012 (*Festucion pratensis* Sipaylova et al. 1985), які характеризуються наявністю блоку діагностичних типових лучних видів класу *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937: *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L. *Daucus carota* L., *Taraxacum officinale* Wigg. aggr., *Lotus corniculatus* L., *Potentilla anserina* L. та ін. Внаслідок надмірної трансформації долини нижньої течії річки Інгул, наступних ланок галосерії (як і евтрофної гідросерії) тут не виявлено. У зв'язку з відсутністю рослинності більш пізніх стадій сукцесії відбувається проникнення адвентивних видів з близькою еконішею у природні ценози. Зокрема, таким є *Elaeagnus angustifolia* L., який інтенсивно поширюється у нижній частині долини.

Евтрофна гідросерія має певні відмінності у двох смугах – типчаково-ковилових та різнотравно-типчаково-ковилових степів, оскільки в першій проявляється значний вплив засолення. Сукцесійний ряд розпочинається угрупованнями справжньої водної рослинності, вільноплаваючої (клас *Lemnetea* O. De Bolòs et Masclans 1955) і прикріпленої (*Potametea* Klika in Klika et Novák 1941).

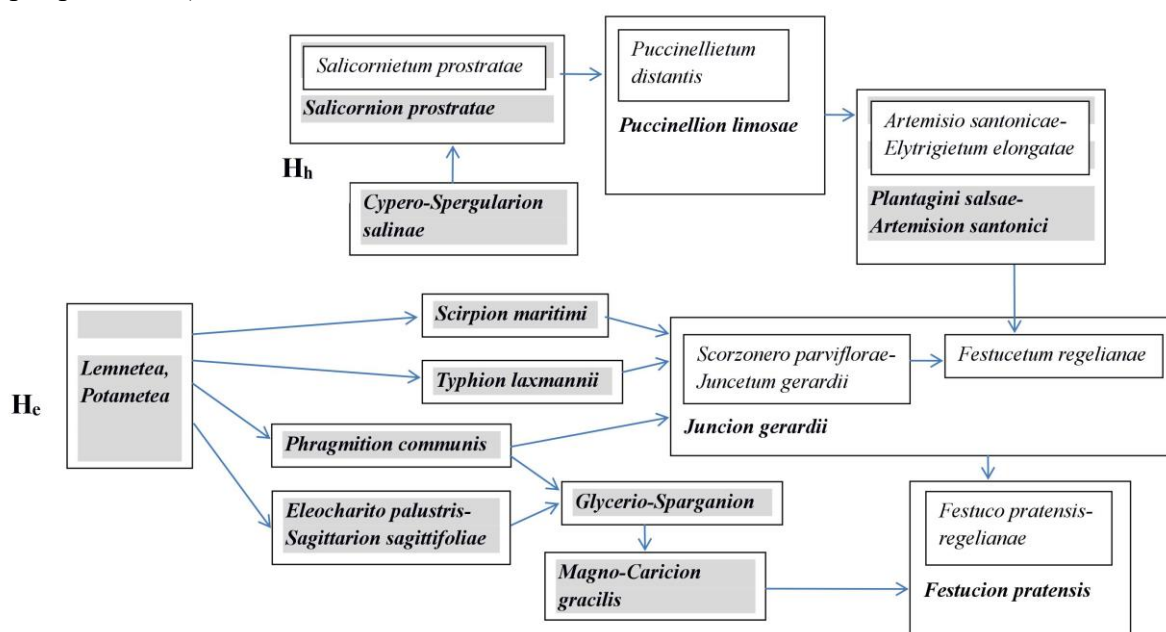


Рис. 7. Схема гідрархних змін у смугі типчаково-ковилових степів: He – евтрофна гідросерія; Hh – галосерія.

Fig. 7. Scheme of hydrarch succession in the strip of bunchgrass steppes: He – eutrophic hydrosere; Hh – halosere.

Далі по мірі накопичення детриту та підняття рельєфу дна формуються умови для розвитку угруповань повітряно-водної рослинності. Зокрема спільними для обох геоботанічних смуг є ценози союзів *Phragmition communis* Koch 1926 та *Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae* Passarge 1964 класу *Phragmito-Magno-Caricetea* Klika in Klika et Novák 1941. При інтенсифікації процесів заболочування вони заміщуються угрупованнями болотної рослинності союзу *Magno-Caricion gracilis* Géhu 1961. Більш детально відстежити автогенні зміни вищої водної рослинності в природних умовах не можливо, оскільки цей тип організації найбільш чутливий до змін навколишнього середовища, зокрема, до хімічного складу води, освітлення, і особливо коливання рівня води та швидкості течії [BORNETTE, PUJALON, 2011]. Відповідно неможливо відокремити аlogenні та автогенні зміни.

Наступною ланкою є утворення справжніх лучних ценозів *Festucetum pratensis* Soó 1938. За умови впливу процесів засолення в смугі типчаково-ковилових степів на

цій стадії формуються лучні угруповання, проте зі значною участю більш галофітних видів, які об'єднуються в асоціацію *Festuco pratensis-regelianaе*. У пониззі річки в умовах більшого засолення розвиваються угруповання класу *Bolboschoenetea maritimi* Vicherek et Tx. ex Tx. et Hülbusch 1971, союзів *Scirpion maritimi* Dahl et Hadač 1941 і *Typhion laxmannii* Nedelcu 1968. Наступною ланкою сукцесії є формування ценозів *Juncion gerardii*. На цьому етапі цей ряд гідросерії поєднується з галосерією, відбувається «сходження сукцесій» за С.М. Разумовським [RAZUMOVSKIY, 1981]. На наступній стадії гідросерії відбувається заростання лучних ценозів чагарниковою рослинністю асоціації *Prunetum spinosae* Tx. 1952.

Демутаційні зміни пов'язані з відновленням стабільного ценотичного середовища, зміненого внаслідок впливу зовнішнього фактору (шляхом екзогенного порушення або алогенних змін). При цьому цей зовнішній фактор має бути не достатньо сильним, щоб зруйнувати екотоп.

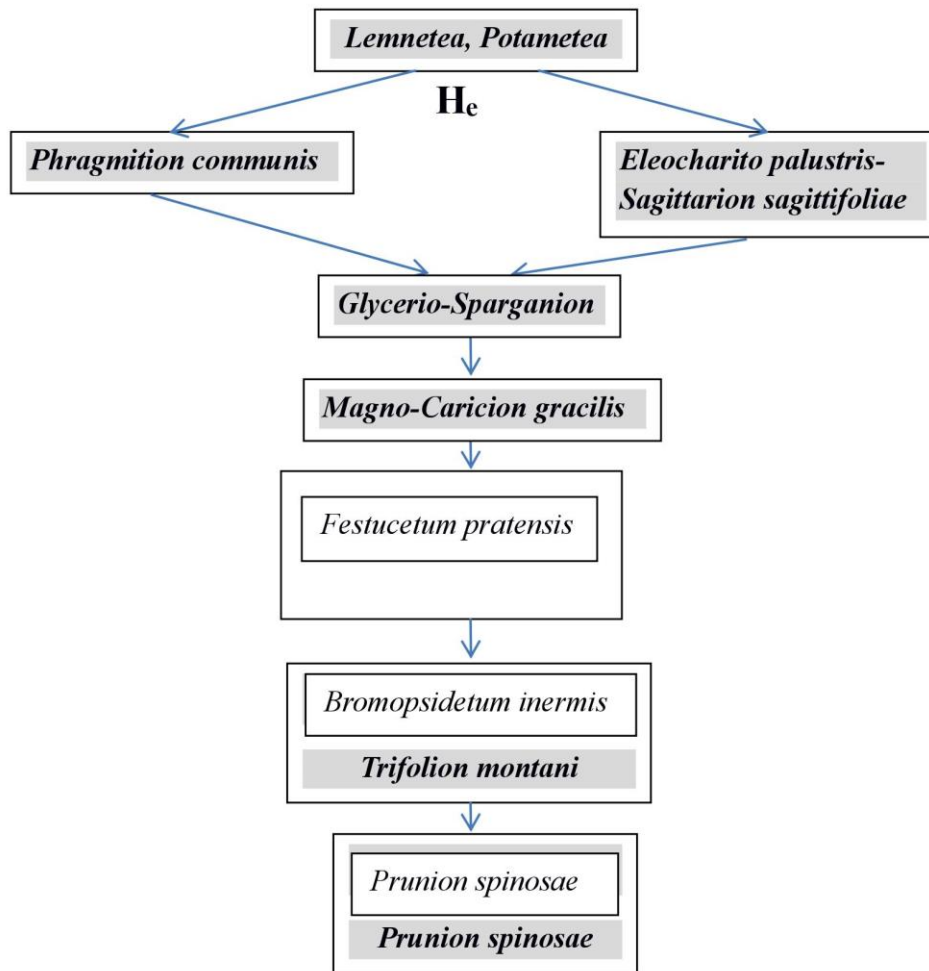


Рис. 8. Схема гідрархних змін у смузі різнотравно-типчакково-ковилових степів: He – евтрофна гідросерія.

Fig. 8. Scheme of the hydrarch succession in the strip of forb-bunchgrass steppes: He – eutrophic hydrosere.

В останньому випадку сукцесія зміщується на кілька етапів у зворотному напрямку. Отримують розвиток зміни, наслідком яких є формування екотопу [RAZUMOVSKIY, 1981].

Виявлено, що кожен демуаційний комплекс (демуаційна серія) поєднує угруповання в межах одного союзу рослинності. За умови надмірних екзогенних порушень відбувається руйнування екотопу і повернення сукцесії до попередніх стадій, які представлені угрупованнями інших союзів рослинності.

У долині річки Інгул виявлені постпірогенні, постпасквальні, постфенісекціальні, постінундаціогенні демуаційні зміни. Найбільш поширеним типом є постпасквальні. Вони відбуваються внаслідок відновлення ділянок, які зазнали впливу випасання. Демуаційні постпасквальні зміни поширюються внаслідок зменшення поголів'я великої рогатої худоби на територіях випасання. У долині річки Інгул такими є степові, а також рідше – засолено-лучні та лучні ділянки. На піонерних стадіях сукцесії випас майже не поширений. Деградовані внаслідок надмірного випасання різнотравно-типчакково-ковилові степи асоціації *Artemisio marshalliani-Botriochloetum ishaemi*, при меншому пасквальному навантаженні змінюються більш сформованими угрупованнями *Veronico prostratae-Potentilletum obscurae*. Останні відновлюються до ценозів *Stipo lessingiana-Salvietum nutantis*.

Змінені випасанням типчакково-ковилові степи асоціації *Tanaceto millefolii-Salvietum nemorosae*, що поширені у нижній частині долини річки, відновлюються за умови зняття впливу до угруповань *Ephedro distachii-Stipetum capillatae*, які на теперішній час в долині річки не представлені внаслідок надмірного впливу пасквального фактору.

Аналогічним чином відбуваються демуаційні зміни внаслідок впливу інших факторів. Угруповання, змінене внаслідок зовнішнього (природного чи антропогенного) чинника, відновлюється до більш стабільного. На рис. 4–7 блоки з демуаційними комплексами зафарбовані у сірий колір. Зокрема демуації виявлені на початкових стадіях сукцесії внаслідок ерозії (у межах союзів *Potentillo arenariae-Linion czerniaevii* та *Poo bulbosae-Stipion graniticolae*), в результаті підтоплення (*Juncion gerardii*) тощо.

У зв'язку з тим, що в останні десятиріччя частина площ сільськогосподарських угідь була занедбаною, на цих територіях відбуваються процеси демуації (відновлення природної рослинності). В долині річки Інгул виявлено чотири основних стадії демуації: 1) бур'яниста; 2) кореневищно-злакова; 3) дернинно-злакова; 4) стадія вторинної цілини [ROSLYNNIST'..., 1973]. Перша (2–4 роки) відзначається домінуванням в рослинному покриві одно- та дворічних сегетальних та рудеральних бур'янів класу *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950. На початку стадії вони звичайно не поєднані фітоценотичними зв'язками (*Ambrosia artemisiifolia* L., *Chenopodium album* L., *Lactuca serriola* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch.Bip., *Bromus squarrosus* L., *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Iva xanthiifolia* Nutt. та ін.). Стадія завершується утворенням угруповань цього класу. Друга стадія (15–25 років) відзначається переважанням в рослинному покриві ценозів кореневищних злаків. Вони відносяться до класу *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951, порядку *Agropyretalia intermedio-repentis* T. Müller et Görs 1969. На третій стадії (до 40–50 років) слід очікувати поширення угруповань, утворених дернинними злаками (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*), які є діагностичними класу *Festuco-Brometea*. Далі сукцесія проходить в напрямку збільшення синтаксонів, характерних для клімаксового стану рослинного покриву (стадії вторинної цілини), який сформується приблизно за 150–200 років [ROSLYNNIST'..., 1973].

Висновки

На основі еколого-генетичних рядів здійснено спробу відтворення сукцесійних систем рослинності, які мають місце в долині річки Інгул. Ми виділяємо 8 динамічних серій, за умовами зволоження об'єднаних у 3 групи – ксеросерію, мезосерію та гідросерію. Перша група має найбільше поширення в долині, її угруповання займають близько 80% території. Це пов'язано з кліматичними та едафічними умовами, сприятливими для розвитку ксерофітних угруповань. Мезосерія та гідросерія займають відповідно 5 та 15% території і представлені азональними ценозами. На жаль, виявилось неможливим відтворити повну сукцесійну схему, оскільки більшість екоотопів природної рослинності є порушеними внаслідок антропогенної трансформації, що зумовлює випадіння цілих сукцесійних ланок. Також залишається відкритим питання щодо характеру клімаксових угруповань у степовій зоні України. На нашу думку, це можуть бути угруповання союзу *Aceri tatarici-Quercion Zolyomi* et Jakucs 1957 класу *Quercetea pubescenti-petraeae* (Oberdorfer 1948) Jakucs 1960, оскільки діагностичними видами цього союзу є, зокрема, *Quercus robur*, *Acer tataricum*, *Crataegus monogyna* Jacq., *Rosa spinosissima* та ін., які також є характерними для останньої ланки ксеросерії в регіоні – асоціації *Lamio purpureae-Acerion tatarici*.

Referenses

- ALEKSANDROVA V.D. (1964). Dynamic of vegetation. In: *Field Geobotany*, Vol. 3: 300–447. Moscow-Leningrad: Nauka. (in Russian)
- BORNETTE G., PUJALON S. (2011). Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquat. Sci.*, **73**: 1–14. doi: 10.1007/s00027-010-0162-7
- BRAUN-BLANQUET J. (1951). *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde*. 2. Aufl. Wien: Springer-Verlag, 631 p.
- CLEMENTS F.E. (1916). *Plant succession. An analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 512 p.
- DANSEREAU P. (1957). *Biogeography: an ecological perspective*. New York: The Ronald Press Co, 394 p.
- DIDUKH Ya. P., SHELIAG-SOSONKO Yu.R. (2003) Geobotanical zoning of Ukraine and adjusting territories. *Ukr. Bot. J.*, **60** (1): 6–11. (in Ukrainian)
- GOSELINK J.G., MALTBY E. (1990). Wetland losses and gains. In: *Wetlands: A Threatened Landscape*: 296–322. Oxford: Basil Blackwell.
- HENNEKENS S.M. (2009). TURBOVEG for Windows. Version 2. Wageningen: Inst. voor Bos en Natuur, 84 p.
- JOHNSON E.A., MIYANISHI K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, **11**: 419–431. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x.
- KRASOVA O.O. (2013). Mozhyvosti syntaxonomichnyh rishen shchodo karbonatopetrofilnoi roslynnosti Prychornomorya. V *vidkryti zyzd fitobiologiv Prychornomorya – 2013: proceedings of V Meeting of Phytobiologists of Prychornomorya, Kherson, Ukraine, April 25, 2013*: 56. (in Ukrainian)
- KRASOVA O.O., SMETANA M.H. (1999). Steppe vegetation of the Kobylna gully. *Ukr. fitotsen. zb.*, **12–13** (1–2): 21–30. (in Ukrainian)
- LÜDI W. (1932). Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. *Handb. Biol. Arbeitsmethoden*, **5**: 527–728.
- MIRKIN B.M., NAUMOVA L.G. (2012). *Modern state of the main concepts of the vegetation science*. Ufa: Gilem. 488 p. (in Russian)
- MITSCH W.J., GOSELINK J.G. (1986). *Wetlands*. New York: Van Nostrand Reinhold, 539 p.
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. (1999). *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, 345 p.
- MOYSIYENKO I.I., SOLOMAKHA V.A., DRABYNIUK G.V., SOLOMAKHA T.D. (2005). Eco-coenotic peculiarities of *Scutellaria verna* Besser in conditions of the “Elanetskiy step” Nature Reserve (Mykolaiv region, Ukraine). *Chornomorsk. bot. z.*, **1** (2): 83–91. (in Ukrainian)
- RAZUMOVSKIY S.M. (1981). *Zakonomernosti dinamiki biotsenozov*. Moscow: Nauka, 231 p. (in Russian)
- RICKLEFS R. E. (1990). *Ecology*, 3rd edn. New York: W.H. Freeman and Company, 896 p.
- ROSLYNNIST URSS. Stepy, kamyanysti vidslonennia, pisky (1973). Barbarych A.I. (ed.). Kyiv: Naukova dumka, 428 p. (in Ukrainian)
- SHENNIKOV A.P. (1964). *Vvedeniye v geobotaniku*. Leningrad: LGU, 448 p. (in Russian)
- SHIMWELL D.W. (1971). *The description and classification of vegetation*. Seattle, Washington: University of Washington Press, 322 p.

- SUKACHEV V.M. (1954). Nekotoryye obshnye teoreticheskiye voprosy fitotsenologii. *Voprosy botaniki*, **1**: 449–463. (in Russian)
- TANSLEY A.G. (1939). *The British Islands and their vegetation*. Cambridge: The University Press, 930 p.
- TIKHOMIROVA A.L., RAZUMOVSKIY S.M. (1988). Osobennosti funktsionirovaniya suksessiionnyh sistem na Krainem Severe. In: *Biologia pochv Severnoy Yevropy*: 59–68. Moscow: Nauka. (in Russian)
- TOLMACHEV A.I. (1931). K metodike sravnitelno-floristicheskikh issledovaniy. 1. Ponyatiye o flore v sravnitelnoy floristike. *Zhurn. Russk. Bot. ob-va*, **16** (1): 111–124. (in Russian)
- VASILEVICH V.I. (1983). *Ocherki teoreticheskoi fitotsenologii*. Leningrad: Nauka, 247 p. (in Russian)
- VYNOKUROV D.S. (2013). Vegetation of limestone outcrops of the river Ingul valley. In: *Advances in Botany and Ecology – 2013: Proceeding of International Conference of Young Scientists, Scholkine, Ukraine, June 18-22, 2013*: 200–202. (in Ukrainian)
- VYNOKUROV D.S. (2014). Syntaxonomy of xerothermic vegetation of the Ingul River Vallye (class Festuco-Brometea). Part 1. Petrophytic steppe vegetation. *Ukr. Bot. J.*, **71** (2): 142–152. (in Ukrainian)
- WALKER L.R., DEL MORAL R. (2003). *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press, 442 p.
- WEBER H. E., Moravec J., Theurillat J. (2000). *International Code of Phytosociological Nomenclature*. 3rd ed. *J. Veget. Sci.*, **5**: 739–768.
- WESTHOFF V., VAN DER MAAREL E. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: *Handbook of vegetation science. Vol. 5. Ordination and classification of communities*. Hague: 617–726.
- WHISENANT, S.G., THUROW T.L., MARANZ S.G. (1995). Initiating Autogenic Restoration on Shallow Semiarid Sites. *Restoration Ecology*, **3**: 61–67.
- YAROSHENKO P.D. (1961). *Geobotanika. Osnovnyie poniatiiia, napravleniia i metody*. Moscow, Leningrad: AN SSSR, 474 p. (in Russian)
- YAROSHENKO P.D. (1969). *Geobotanika. Posobiie dlia studentov pedvuzov*. Moscow: Prosveshcheniie, 200 p. (in Russian)

Рекомендує до друку
Куземко А.А.

Отримано 16.01.2018

Адреса автора:

Д.С. Винокуров
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
НАН України
вул. Терещенківська, 2
Київ, 01601
Україна
e-mail: phytosocio@ukr.net

Author addresses:

D.S. Vynokurov
M.G. Kholodny Institute of Botany,
National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska str.
Kyiv, 01601
Ukraine
e-mail: phytosocio@ukr.net