

УДК 501.72:581.526.53(42):581.524.3:504.062.4:57.05:581.555(477.72)

В.С. Ткаченко

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601 Україна
e-mail: ecologia@bigmir.net

САМОРЕГУЛЯЦІЯ АРЕННИХ ФІТОСИСТЕМ ТА ПИТАННЯ ПОТЕНЦІАЛЬНОЇ РОСЛИННОСТІ І ГЕРОДОТОВОЇ ГІЛЕЇ

Заповідний аренний фітоландшафт, саморозвиток, структурна та екологічна мінливість, конкурентні відносини, перебудови, клімакс, стабілізація, поліські аналоги, потенційна рослинність, минулі стани, геродотова гілея

САМОРЕГУЛЯЦІЯ АРЕННИХ ФІТОСИСТЕМ ТА ПИТАННЯ ПОТЕНЦІАЛЬНОЇ РОСЛИННОСТІ І ГЕРОДОТОВОЇ ГІЛЕЇ. В.С. Ткаченко. – На основі даних періодичного картування рослинності і різнорічних реінвентаризаційних обстежень (1982, 1994, 2012 рр.) Солонозерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника НАН України (2293 га) та ключової ділянки (111 га) приморської частини Нижньодніпровських арен подана характеристика саморегуляційних процесів аренних фітоландшафтів та окремих функціональних груп природних фітоценозів. Відзначено конкурентне виключення домінуючого в субклімаксових ценозах дернинного злака *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. і формування злаково-полинових автоклімаксових угруповань з домінуванням в травостоях *Artemisia marschalliana* Spreng. та щільним наземним лишайниковим покривом. На графічній схемі просторової динаміки фітоценоструктур показано зростання ролі у ландшафтних фітоценокомплексах мезоморфної і лігнозної груп фітоценозів. Побудовами синфітоіндикаційних матриць оцінено екологічні зміни на піщаних степах, луках і в лісах, що супроводжували динаміку фітосистем впродовж 30 років спостережень. Оцінюючи потенціальну рослинність Солонозерної ділянки, автор приходить до висновку про обмеженість природної лісистості і відмічає можливість її збільшення за умови сучасної гумідизації клімату. На основі порівнянь ландшафтних екопросторів (ніш) арили і соснових лісів Житомирського Полісся вказується на умови, за яких була можлива геродотова гілея.

САМОРЕГУЛИРОВАНИЕ АРЕННЫХ ФИТОСИСТЕМ И ВОПРОСЫ ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И ГЕРОДОТОВОЙ ГИЛЕИ. В.С. Ткаченко. – На основании данных периодического картирования растительности и многолетних реинвентаризационных исследований (1982, 1994, 2012 гг.) Солонозерного участка Черноморского биосферного заповедника НАН Украины (2293 га) и ключевого участка (111 га) приморской части Нижнеднепровских арен представлена характеристика саморегуляционных процессов аренных фитоландшафтов и отдельных функциональных групп природных фитоценозов. Отмечено конкурентное исключение доминирующего в субклимаксовых сообществах дерновинного злака *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. и формирование злаково-полюнных автоклимаксовых сообществ с доминированием в травостоях *Artemisia marschalliana* Spreng. и плотным наземным лишайниковым покровом. На графической схеме пространственной динамики фитоценоструктур показано возрастание роли в ландшафтных фитоценокомплексах мезоморфной и лигнозной групп фитоценозов. Построением синфитоиндикационных матриц оценены экологические изменения на песчаных степях, луках и в лесах, которые сопровождали динамику фитосистем на протяжении 30 лет наблюдений. Оценивая потенциальную растительность Солонозерного участка, автор приходит к выводу об ограниченности природной лесистости и возможности ее увеличения при условии современной гумидизации климата. На основании сравнений ландшафтных экопространств (ниш) арили и сосновых лесов Житомирского Полесья указывается на условия, при которых была возможна геродотова гилея.

SELF REGULATION OF ARENA PHYTOSYSTEMS AND THE QUESTION'S OF POTENTIAL VEGETATION OF GERODOTE'S GILEA. V.S. Tkachenko. – Basing on the data obtained from regular vegetation mapping and reinventarization from different year surveys (1982, 1994, 2012) of Solonoozerna range of the Black Sea Biosphere Reserve NAS of Ukraine

(2293 ha) and the key coastal area (111 ha) of Lower Dnieper arenas, we provide the characteristics of self-regulatory processes of arena phytolandscapes and individual functional groups of natural phytocenoses. Competitive exclusion of the dominant grass *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. in subclimax sodgrass communities was observed along with the formation of grass-sagebrush and autoclimax communities dominated by *Artemisia marschalliana* Spreng. with dense ground lichen cover. In the flowchart of spatial phytocoenostuctures we show an increase of the role of mesomorphic and ligneous phytocenoses in the landscape phytocoenocomplexes. By building synphytoindication matrices, we have estimated the ecotopic changes in sandy steppes, meadows and forests that have been accompanying the phytosystems dynamics for the last 30 years observations period. Assessing the potential vegetation of Solonoozerna range, the author comes to the conclusion about the limitation of natural forest vegetation and the possibility of its propagation due to the trend of recent climate humidification. Based on the comparison of landscape econiches of arenas and pine forests of Zhytomyr Polissya, author have determined the conditions under which the existence of Gerodote's Gilea would be possible.

Труднощі освоєння аренних просторів Нижньодніпров'я, успіхи та невдачі в цій справі, нестійкість штучних лісових насаджень, нез'ясованість природних меж у формуванні стійких борів на пісках і підверженість уже сформованих великих масивів соснових насаджень спустошливим пожежам зумовлюють неослабний інтерес до природи Нижньодніпровських арен, їх історії та умов формування і спонукають до пошуків і нових поглиблень існуючих розробок, формування нових ідей і гіпотез щодо пізнання цих унікальних ландшафтів. За деякими уявленнями ці арени є найбільшими в Європі пустельними масивами, приреченими за глобального потепління до цілковитого опустелення і втрати народногосподарського значення внаслідок високої чутливості існуючих біосистем до несприятливих змін довкілля. Значний інтерес викликає природничо-історичний аспект генезису і розвитку (Иванова, Крашенинников, 1936; Клоков, 1981 та ін.) Нижньодніпровських арен та ритміка природно-антропогенного процесу функціонування біокомплексів горбисто-піщаного інтразонального лісостепу, в чому провідну роль відіграють фітоландшафти арен. Для їх вивчення ми обрали метод картографічного та фітоценотично-інвентаризаційного моніторингу Солонooзерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника НАН України (ЧБЗ). Ця ділянка площею 2293 га є одним з десяти базових полігонів фітоценотичного моніторингу степів України, який ми здійснюємо впродовж 45 років (1967–2012 рр.), а на даному полігоні всього 30 років (1982–2012 рр.). Вважаємо, що на цій ділянці, заповіданій у 1927 р., ландшафтні фітокомплекси збереглися найкраще, проте ця арена відноситься до приморських найпівденніших і тому трохи нетипових через вплив моря. В основу формування інформаційної бази були покладені різночасові картометричні характеристики рослинності, масиви супровідних описів пробних геоботанічних ділянок, характеристики ландшафтного профілю та кількісні оцінки різнорічної мінливості синфітоіндикаційних даних про різноманітні екотопи. Для орієнтовної аналогізації екотопів далекого минулого були використані синфітоіндикаційні показники борових лісів Житомирщини, люб'язно надані нам Д.М. Якушенком і отримані ним при підготовці дисертації (Якушенко, 2005). Початковий стан рослинності був зафіксований у 1982–1983 рр., і на основі даних цього обстеження була складена геоботанічна карта Солонooзерної ділянки ЧБЗ (М 1:2 500), на якій після значної генералізації лишилися тільки позначення колкових лісів, чагарників, псамофітно-степових ділянок арени, глікофільних та галофільних луків, приморських солончаків та водно-болотних комплексів (Ткаченко, Уманець, 1993). Картометричні дані засвідчили, що значно переважаючим типом рослинності в той час були піщані степи (1034,3 га, або 45,1% площі). Значне місце посідали внутрішні солонководні, часто пересихаючі замкнені та відкриті і з'єднані з морем озера (474,4 га, або 20,7%). Загальна лісистість ділянки становила 7,1% (163,4 га). З них колкові гайки займали 5,3% (121,95 га), а штучні соснові насадження – 1,8% (41,45 га). Чагарникова і чагарниково-степова рослинність розподілялася порівно на загальній площі 154,6 га (6,7%). Решту площ заповідного масиву (466,3 га) займали фітоценози, пов'язані з приозерними та зниженими і рівнинними ділянками: глікофільні (87,4 га) і солончакові луки (134,8 га), солончаки (65,5 га) та водно-болотні (128,6 га) угруповання.

Наступне реінвентаризаційне обстеження рослинного покриву Солонooзерної діля-

нки ЧБЗ було проведене у 1994 р. Структурні зміни фітоценокомплексів цієї ділянки були проаналізовані та викладені з позицій динамічної фітоценології та каузальної фітоєкології (Ткаченко та ін., 1997). Аналізували і піддавали власній інтерпретації просторові та структурні зміни основних фітоценозів, що сталися впродовж минулих 12 років (1982–1994 рр.). Згадані раніше типи рослинності і групи окремих формацій були представлені порівняно нечисленними, почасти ендемічними облігатно-псамофітними фітоценозами, які займали більше половини (59%) заповідної ділянки, а ценотично різноманітніші лучні, галофітні, літоральні, болотні та прибережно-водні ценози охоплювали порівняно невеликі площі (20,3%). Приблизно таку ж площу займала водна поверхня озер, заток і протоків (20,7%). Загальні зміни лісистості були непомітними, проте картометричні дані свідчили про тривале збільшення площі лісів на 12% (з 163,4 до 192,6 га) і тепер лісистість досягла 8,3% площі Солонозерної ділянки. З'ясувалося, що в розростанні колкових лісів основна роль належить рідкісним грушевим (*Pruneta communis*) колкам, які відносно швидко захоплюють періодично перезволожені депресивні елементи рельєфу по окраїнах котловин видування, обширних облямівок березових та дубових колок з лучною і лучно-степовою рослинністю. Тут в досить щільних травостоях угруповань *Elytrigieta elongati*, *Calamagrostideta epigeioris*, *Phragmiteta australis* та ін. дифузно поселилися молоді дерева *Pyrus communis* L., які незабаром досягають висоти 3–4 м і зімкнутості крон 0,2–0,4. Це є одна з початкових фаз формування колкових угруповань, які захоплюють лісопридатні ділянки арени в супроводі тернових (*Pruneta stepposae*) заростей і за умови сприятливого перебігу процесу міграції солей в ґрунтах та водопостачання еволюціонують шляхом зміни порід до дубових колок (*Querceta roboris*). Проте у випадках несприятливого розвитку процесів розсолонення відбувається відновлення в центрі колись обводнених котловин солончаків з *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. та ін., внаслідок чого частина грушевих дерев засихає. Умови, сприятливі для проникнення сюди *Betula borysthonica* Klokov, можуть сформуватися лише після тривалої глікофілізації екотопів, але просторово динаміка березових колок була пов'язана переважно з відновленням їх на вторинних місцезростаннях, де ці колки колись були зведені, та на доступних по вологозабезпеченню низинних окраїнах колкових угруповань. Загалом площі березових колок у проміжку між першими двома обстеженнями Солонозерної ділянки зросли майже втричі (8,3 га у 1982 і 23,1 га у 1994 р.). Досить виразною тенденцією до розширення площ відзначалися також дібровні колки (*Querceta roboris*: у 1982 р. вони займали не менше 59,1 га, а за картометричними даними 1994 р. – 71,6 га). В структурі колкових фітоценозів однозначно спрямованих змін не було, а зміни складу трав'яного ярусу без лагу релаксували екстремальні погодні умови останніх посушливих років. На будові деревного та чагарникового ярусів відчутно позначалися також умови досить тривалого періоду сприятливого вологозабезпечення, який сформував загальний демуаційний тренд. Загальне зростання зімкнутості у дубових колках (від 0,4–0,5 до 0,5–0,6) відбувалося переважно за рахунок розростання *Pyrus communis* та *Rhamnus cathartica* L. У березових та осикових колках середні показники зімкнутості не змінилися. Середні значення загального проективного покриття трав'янистого ярусу зменшилися в усіх типах колок, особливо в березових (від 50 до 30%) та осикових (від 55 до 39%). Видова насиченість збільшилася в усіх типах колок: у дубових – з 11 до 25, березових – з 16 до 21, осикових – з 12 до 21 виду на пробній ділянці 25x25 м. Незначне збільшення видового багатства (з 42 до 45 видів) мало місце в осиковій формації, проте в березових колках загальний список рослин скоротився з 75 до 65 видів. Ми вважаємо, що спрямованість на збільшення природної лісистості (на 1,2%) відображає тривалі умови демуації рослинного покриву Солонозерної ділянки, яким сприяли ряд вологих років (1982–1989 рр.), що передували останнім 4–5 посушливим рокам. Найменших втрат від посушливих років зазнала формація *Querceta roboris*, яка виявилася найбільше адаптованою до колкових місцезростань на аренах.

Загальні просторові зміни угідь з домінуванням чагарників у рослинному покриві (*Pruneta stepposae*, *Rhamneta catharticae*, *Saliceta rosmarinifoliae*, *Chamaecytiseta borysthonica*, *Genistheta borysthonica*) були добре помітними (зменшення площ з 154,6 до 100,3 га, або на 35%). Найбільше змінилися угруповання з участю *Salix rosmarinifolia* L., в той

час як дроківники та зіноватники з'явилися спорадично на невеликих ділянках. У цілому чагарникові угруповання виявилися однією з найчутливіших фітокомпонент інтразонального лісостепового ландшафту, однаково спрямовані зміни яких відбувалися в широкому діапазоні – від скорочення площ у кілька разів (як у *Salicetum rosmarinifoliae* з 38,4 до 13,9 га) до майже повного "зникнення" угруповань з участю *Genista borysthena* Kotov та *Chamaecytisus borysthencus* (Grun.) Klaskova. Всі ці досить інтенсивні зміни були малоінерційним індикатором екстремальних умов ряду посушливих років. Їх загальний спад мало вплинув на процес поширення лісових формацій на арені. Поява окремих поодиноких дерев *Betula borysthena* на рівнинно-низинних екотопах з заростями *S. rosmarinifolia*, чи чагарникових степів з участю цієї верби, мабуть, не свідчить про роль її як попередника (форпосту) березових колок.

Псамофітно-степова рослинність не зазнала помітних просторових змін, але сформувалася тенденція до скорочення їх площі (на 5,4% від стартових значень). Проте дуже великими були структурні зміни фітоценозів, зокрема, сильно послабилася ценотична роль *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv., внаслідок чого цей дернинний злак майже на 80% площі, де він виступав едифікатором у 1982 р., випав зі складу травостоїв, або ж він став співдомінантом в угрупованнях з домінуванням *Koeleria sabuletorum* (Domin) Klok. Внаслідок цього на великих площах (421,4 га) сформувався зріджений келерієво-лишайниковий покрив (загальне проективне покриття судинних рослин становить в середньому 32%, лишайників – 60%), який умовно можна віднести до похідних угруповань формації *Koelerieta sabuletorii*. Темно-сірий аспект тут створювали наземні лишайники, панівний стан яких свідчить про те, що їх формування було наслідком не одного лише випасання худоби (навантаження були невеликими, інакше лишайниковий покрив був би порушений), але й впливу ряду посушливих років та змін у гідробалансі на арені. На цей час в угрупованнях *Koelerieta sabuletorii* видове багатство становило 54 види: 10 видів злаків, по 2 види осок і чагарників, 1 вид бобових і 39 видів різнотрав'я. Серед константних видів (трапляння 80–100%) значилися *Koeleria sabuletorum*, *Festuca beckeri*, *Artemisia marschalliana* Spreng. (середнє покриття 10–15%), *Agropyron lavrenkoanum* Prokud. (5–10%), *Stipa borysthena* Klok. ex Prokud. (5–7%), *Helichrysum corymbiforme* Opperman ex Katina (до 2–3%), *Euphorbia seguierana* Neck. (до 2%), *Cerastium pseudobulgaricum* Klok. і *Jurinea laxa* Fisch. ex Пјin (до 1%). Середня видова насиченість становила трохи більше 20 видів на 100 м². Досить щільний, але не суцільний наземний покрив створюють лишайники (покриття 40–60%), які охороняють слабко задерновану травами поверхню від дефляції. В беккерокострицевих угрупованнях (*Festuceta beckerii*) помітно зменшилося видове багатство (з 67 до 52 видів – переважно внаслідок елімінації 13 видів різнотрав'я) і трохи збільшилася видова насиченість (у середньому з 19,6 до 25,0 видів на 100 м²). Зокрема, в списку формації не було відмічено під кінець спостережень звичайних раніше *Jasione montana* L., *Galium ruthenicum* Willd., *Hypericum perforatum* L., *Otites borysthena* (Grun.) Klokov та ін. У формації *Koelerieta sabuletorii* зміни згаданих показників мали протилежні значення: видове багатство зросло (від 32 до 54 видів), видова насиченість зменшувалася (від 25 до 20 видів на 100 м²), а кількість різнотравних компонентів збільшилася з 22 до 39 видів. У структурі обох формацій однаково спрямованість мали тільки зміни проективного покриття лишайників – зросло в середньому на 14–17% і подекуди досягло абсолютних значень 70%. Таким чином, в даній ситуації найсуттєвішою була зміна рясності двох екологічно близьких облігатних псамодомінантів – *Koeleria sabuletorum* та *Festuca beckeri*, за якою приховується автоколивальний, пульсуючий характер режиму самооптимізації та адаптації на рівні панівних дернинно-злакових ценозів, які настають майже безінерційно і синхронно з коливаннями лімітованого ресурсу (Ткаченко та ін., 1997).

На зниженому піщаному степу основні зміни були пов'язані з формацією *Agropyretalavrenkoani* (з 415 до 280 га) та *Festucetarupicola* (з 93,6 до 133,8 га). Контрастно протилежний характер реакції на умови вологозабезпечення свідчить про велику екологічну відмінність між домінантами та усталеним складом цих формацій. Просторові зміни у структурі *Agropyretalavrenkoani* супроводжувалися збільшенням загального проективного покриття (на 2–3%), осібною покриття едифікатора (на 3–5%) та видового багатства

(на 23 види). В угрупованнях *Festuceta rupicolae* ці показники змінювалися неоднозначно, проте в ценозах обох формацій помітно зросли середні показники видової насиченості (на 3–5 видів на 100 м²) та проективне покриття лишайників (на 5–15%). Всі ці зміни відображали пристосованість домінантів до умов тривалого погіршення вологозабезпечення та вразливість облігатного псамофіта *A. lavrenkoanum* у цьому відношенні.

Зміни галофітно- і глікофільно-лучних угруповань були пов'язані з помітними просторовими втратами (на 46,4 га, або на 17,6%). Стартове значення ценотичного різноманіття типових у цьому відношенні угруповань *Puccinelieta brachylepis* змінилося на досить одноманітне співдомінування кермеків (*Limonium mejeri* (Boiss.) O. Kuntze, *L. caspium* (Wiid.) Gams) із помітним зменшенням видового багатства (майже на 20 видів), видового насичення та збільшення щільності травостоїв за рахунок розростання небагатьох галофітів. Тільки угруповання *Elytrigieta elongatae* відзначалися помітним збільшенням площ (від 74,9 до 99,1 га) і в цьому відношенні вони були ближчими до солончакових угруповань, які також інтенсивно поширювалися (з 65,5 до 169,3 га) під впливом ряду останніх посушливих років. Зокрема, значним був вплив на ці показники ранньолітнього висихання замкнених озер, що втратили зв'язок з морем, оскільки їх оголене дно ми віднесли до потенційних солончаків (у 1982 р. таких площ було 9 га, а в 1994 р. – понад 63 га), а загальна площа внутрішніх водойм зменшилася на 64 га. Зменшилися також загальні площі водно-болотних і прибережно-водних угруповань *Phragmiteta australis*, *Bolboschoeneta maritima*, *Tripolieta vulgaris* та інших галогідрофітів (з 128,6 до 87,2 га). З'ясувалося, що одними з найчутливіших до умов тривалої посухи є солончакові угруповання, а в псамофітно-степових ценозах ця чутливість проявляється переважно в структурних перебудовах, які є відображенням функціонування ландшафтного колково-псамофітно-степового комплексу (Гордиенко, 1969). Підсумовуючи структурні зміни в псамофітно-степових фітоценозах на першому етапі обстеження (1982–1994 рр.), ми звернули увагу на крайню обмеженість або й відсутність ендегенних чинників сукцесій у псамофітно-степових угрупованнях, внаслідок чого еколого-ценотичні зв'язки між основними формаціями не завжди мали послідовну зміну домінантів, яка наставала не внаслідок структурної деградації чи погіршення середовища під впливом видів-попередників, а була результатом більшої толерантності рослин наступних стадій, здатності їх забезпечувати більшу незалежність від екстремальних умов і охоплювати ширшу екологічну нішу.

Зважаючи на технічні труднощі реалізації програми реінвентаризаційного обстеження всього Солонхоозерного масиву, у 2012 р. ми провели збір необхідної інформації на ключовій ділянці площею 111 га (квартал 14) та на поперечному профілі-трансекті, втретє прокладеній вздовж квартальної лінії з півночі на південь з пересіченням озер Грузьке і Грязне та острова Орлова (протяжність 3100 м). На основі зібраних у 2012 р. картометричних і статистично-табличних даних про структуру і поширення фітоценозів на ключовій ділянці впродовж всього часу періодичних спостережень у кв. 14, ми здійснили певні узагальнення про перебіг сукцесійного процесу. Візуалізація його відображена на представлений графічній схемі (рис. 1). На графіку з виразною послідовністю простежується зміна групи степових ценокомпонентів, об'єднаних за ознакою ксерофітності їх едифікаторів (1), які стали "деградувати" під інтегральним впливом ряду факторів (кліматичних, гідрологічних, автогенетичних та антропогенних). Інтенсивність цих просторових змін синхронізувалася зі структурною перебудовою псамофітно-степових угруповань на фоні фітоценози ass. *Koeleria sabuletorum* + *Artemisia marschalliana* (6), яка тепер стала панівною на території ключового полігону та й загалом усієї Солонхоозерної ділянки ЧБЗ. В цій групі ксерофітних фітоценозів специфічністю поведінки в сукцесійному процесі з поміж інших виділяються типові в умовах помірних пасовищних навантажень найпоширеніші на псамофітних степах в недавньому минулому, фактично ще на початку періодичних обстежень, угруповання з домінуванням облігатного стенотопного псамофіта *Festuca beckeri* (Nack.) Trautv. (4). Послаблення ценотичної ролі цього дернинного злака зумовило різкий занепад злакової основи степу та "зникнення" беккерокострицевих угруповань більшості площ Солонхоозерної ділянки, а на нашій ключовій ділянці ці угруповання фактично не фіксувалися вже під час другого інвентаризаційного обстеження у 1994 р.

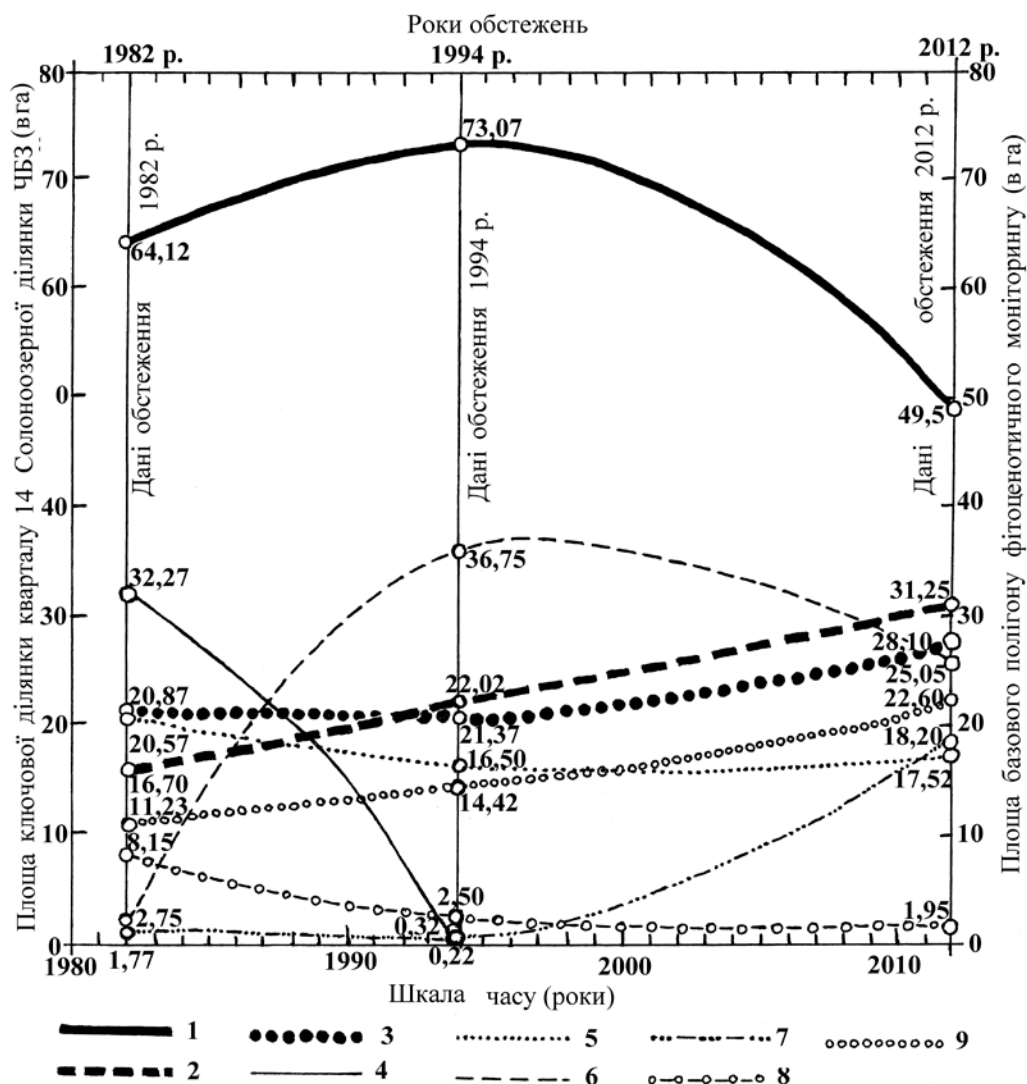


Рис. 1. Графічна схема просторових змін в рослинному покриві кварталу 14 Солонозерної ділянки ЧБЗ НАН України впродовж 30 років (1982–2012 рр.)

Умовні позначення: 1 – ксерофітна псамофітно-степова складова фітоценокомплексів (X); 2 – мезофітна лучно-степова складова (M); 3 – лігнозна складова ландшафтних фітоценосистем (L); 4 – угруповання формації *Festuceta beckerii*; 5 – *Agropyreta lavrenkoani*; 6 – угруповання з домінуванням у травостоях *Koeleria sabuletorum* (Domin) Klok. та *Artemisia marschalliana* Spreng.; 7 – *Calamagrostideta epigeioris*; 8 – чагарникові зарості та чагарникові степи з участю *Salix rosmarinifolia* L., *Genista borysthenea* Kotov та *Chamaecytisus borysthenicus* (Grun.) Klaskova; 9 – колкві ліси (*Querceta roboris*, *Betuleta borysthenea*, *Populeta tremulae*, *Pyreta communis*).

(займали близько 0,32 га). З аналізу графічної схеми сукцесії (рис. 1) можна зробити висновок про те, що ця втрата досі лишається стійкою і вона цілком компенсувалася таким же інтенсивним зростанням площі степу з домінуванням у травостоях *Koeleria sabuletorum* (Domin.) Klok. та *Artemisia marschalliana* Spreng. (6). Саме угруповання з домінуванням цих двох видів формували основне тло псамофітних степів під час обстеження ключової ділянки у 2012 р. Важливою структурною особливістю їх є загальна агломеративність травостоїв і слабка внутрішня зв'язність (загальне проективне покриття квітковими рослинами становить в середньому 35–40%), загальний сіро- або сизозелений аспект травостою від рясного *A. marschalliana* на щільному темно-сірому тлі рясних наземних лишайників (покриття до 70%) та постійно високе трапляння фреатофітів (*Euphorbia seguierana* Neck., *Jurinea laxa* Fisch. ex Iljin, *Tragopogon borysthenicus* Artemcz., *Senecio borysthenicus* (DC.) Andr. ex Czern. та ін.). Участь *Artemisia marschalliana* у травостоях впродовж часу спостережень поволі наростала (6). Це відповідало положенням концепції фо-

рмування "полинового клімаксу" (Ткаченко, Лисенко, 1998), або "піщаного перелогу" (Пачоский, 1922), за якими всі динамічні прояви останніх років і супровідні перебудови псамофітно-степових угруповань слід віднести до резерватогенних. Нами була встановлено, що резерватогенні сукцесії в автогенезі чорноземних степів відбуваються на сприятливому едафічному тлі і відзначаються великою специфікою несподіваних перебудов, для яких найхарактернішим є критичний період дестабілізації і "демонтажу" попередніх структур, що отримав назву "сукцесійного колапсу" (Ткаченко, 1992). В цей час відбувається вибір подальшого шляху саморозвитку фітоценоструктур, який проявляється на вищому рівні їх організації (ландшафтному). Для псамофітно-степових фітосистем, фітоландшафти яких характеризуються як горбисто-піщаний інтразональний Лісостеп (Гордиенко, 1969), специфіка автогенетичних перетворень ускладнюється наявністю основних конкуруючих на ландшафтному рівні лісових (колкових) та степових угруповань за один і той же спільний ресурс – водозабезпечення. Ці взаємовідносини розгортаються на несприятливому едафічному тлі дуже бідних на поживні речовини пісків, схильних до фізичної рухливості. Вкрай спрощуючи загальний механізм функціонування приморсько-аренних фітоценокомплексів, ми концентруємо увагу саме на цих визначальних типах рослинності, взаємовідносини між якими дуже непрості і не вивчені до кінця, лишаючи осторонь фітосистеми лучно-галофільної, прибережно-водної і літоральної рослинності. Ми вважаємо, що серед інших факторів, що формують високий рівень екстремальності псамофітних степів на аренах, провідним завжди лишається режим водозабезпечення. Гідрологічні особливості піщаного субстрату дають можливість порівняно просто вирішити основну проблему водного дефіциту шляхом проникнення і подальшого насичення в ценоструктурах згаданих фреатофітів, але серед них дуже мало або немає дернинних злаків, тому псамофітні степи втрачають типові степові ознаки – вони стають різнотравними, переважно полиновими і черпають вологу з глибоких водоносних горизонтів, з яких живляться також колки. Конку rentне виключення одного з дерниннозлакових фітокомпонентів у саморозвитку цих степів очевидно не дуже позначається на функціональних особливостях фітосистем, які, таким чином, майже урівноважуються у водозабезпеченні з колковими фітоценозами. Вища інтенсивність десукції лісами призводить до того, що в подальшому водні ресурси арен споживаються переважно колковими гайками, а корективи водопостачання ценоструктур псамофітно-степових фітосистем призводять до формування лишайниково-злаково-полинових ценозів, насичених фреатофітами, споживання води якими врівноважує баланс цих витрат. В обох випадках в автогенезі чорноземних і піщаних степів визначальною є конкуренція за один і той же ресурс – водозабезпечення, яке в значній мірі ускладнюється на пісках гострим дефіцитом доступних форм азоту, забезпеченням певних рівнів карбонатності і кислотності екоотопів та впливом надлишку солей.

Формування лісового клімаксу аренних екосистем гальмується майже постійним дефіцитом вологи і топічно обмежується тільки котловинами видування. Колки в субклімаксових ландшафтних комплексах охоплюють ряд екоотопічних оптимумів і не позбавлені різких епізодичних обмежень водозабезпечення з екстремальними та сублетальними його рівнями. В облямівках колкових масивів вони дистанціюються від степів вузькими смужками ксеромезофітних угруповань з домінуванням *Salix rosmarinifolia*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst. та інших видів з мезоморфними ознаками. Обмежені просторово і орографічно колки, як структурно більш довершені форми ценогенезу, ніж степові, лишаються дуже залежними від клімату, рівнів ґрунтових вод, їх хімізму та загального стану рослинного покриву псамофітного степу. Проте вони в значній мірі здатні формувати і утримувати свій екоотопічний простір. Гіпотетичний за сучасних умов "сосновий" клімакс з вкрапленнями піщаного степу, з навколоозерними смугами гідрофільної рослинності та літораліями на узбережжях міг мати місце за інших гідрологічних, кліматичних та едафічних умов.

Для з'ясування загального характеру спричинених змінами довкілля багаторічних просторових змін основних еколого-ценотичних груп фітоценозів були побудовані ординаційні схеми, на яких синфітоіндикаційні фактори (Дідух, Плюта, 1994) вологозабезпечення (Hd) на осі абсцис поєднувалися (співставлялися на осі ординат) з такими провід-

ними екофакторами, як вміст карбонатів у ґрунтах (Ca), кислотність ґрунтів (Rc), загальний сольовий режим (Tr), багатство ґрунтів і субстратів на доступні рослинам азотні сполуки (Nt) та деякими кліматичними факторами – континентальність (Kn), терморезим (Tm) та кріоклімат (Cr).

Аренні екотопи чітко диференційовані на ординаційній матриці (CaHd) (рис. 2) на ксероморфні (X) степові фітоценози, що локалізуються невеликими компактними ординаційними полями (нішами) на найменше водозабезпечуваному краю Hd-шкали та на ме-

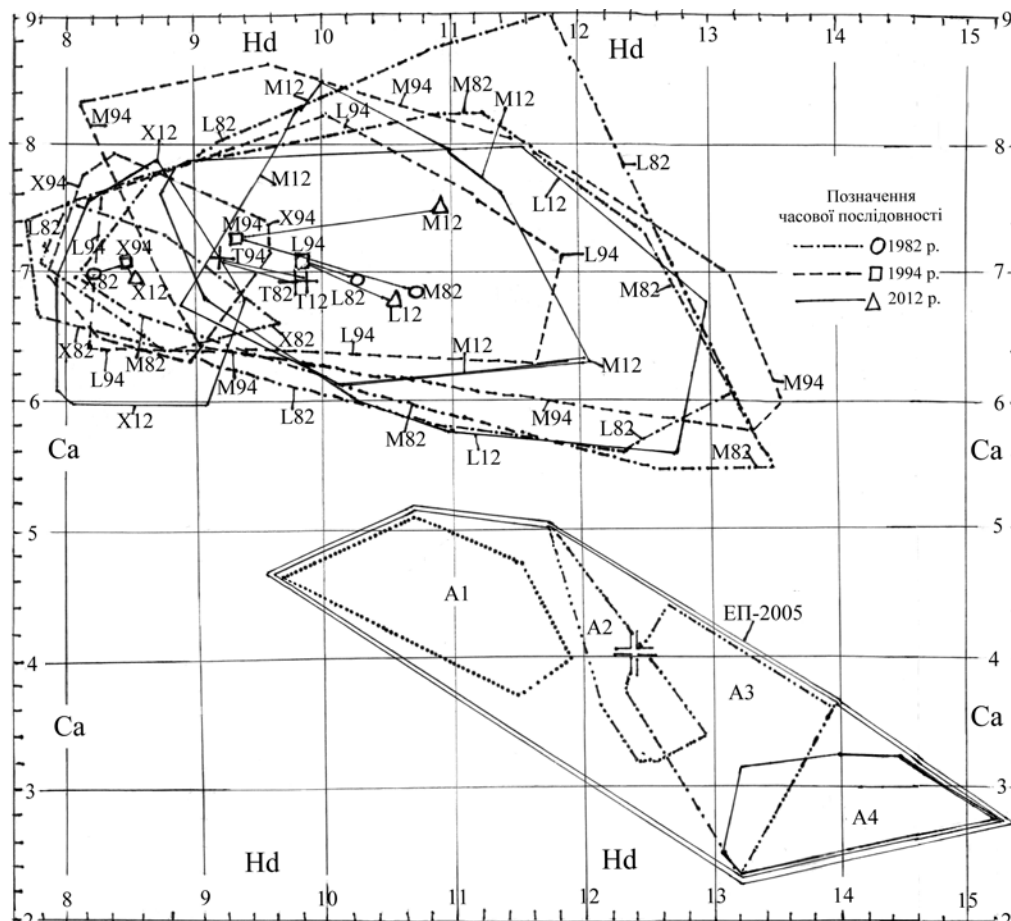


Рис. 2. Ординаційна схема динаміки екоотічних характеристик основних екологоценотичних груп фітоценозів (X – ксероморфних піщано-степових, М – мезоморфних лучно-степових та L – лігнозних, чагарникових і колкових) Солончаківської ділянки ЧБЗ у 1982, 1994 та 2012 роках в координатах вологості ґрунтів (Hd) і вмісту в них карбонатів (Ca) та порівняльне розташування на тому ж ординаційному полі ландшафтної ніші борових лісів Житомирщини.

Прийняті тут та на рис. 2–6 скорочення: А1 – сухі бори, А2 – свіжі бори, А3 – вогкі бори, А4 – сирі бори, поєднанні в спільний ландшафтний екопростір 2005 р. (ЕП 2005); X – ксероморфна (піщано-степова), М – мезоморфна (лучно-степова) та L – лігнозна екологоценотичні групи фітоценозів. Цифри біля цих позначень вказують рік обстежень заповідної ділянки (1982, 1994, 2012 рр.); Т – загальні (тотальні) середні значення ординованих екофакторів. Середні екоотічні значення ландшафтного екопростору Солончаківської ділянки ЧБЗ позначені одинарними засічками, ландшафтного екопростору соснових лісів Житомирщини – подвійною засічкою.

зоморфні (М) і лігнозні (L) ніші, які значно перекриваються взаємно між собою і відзначаються відносно добрим водозабезпеченням у порівнянні зі степами (фітоіндикаційне значення Hd-фактора сягає у них понад 13 балів), а по шкалі карбонатності субстратів розмах їх флуктуацій становить близько 3,5 бала. Загалом увесь діапазон карбонатності екоотіпів на Солончаківській ділянці доволі вузький, що характеризує їх як карбонатобоні, почасти гемікарбонатofilні. Перевіювані та слабко зарослі кварцеві піски в цілому дуже бідні на глинисті фракції, які можуть бути носіями карбонатів, проте дерново-лучні піщані і супіщані ґрунти закріплених лучних і лучносолончакових місцезростань досить

багаті на карбонати. Загалом група лігнозних та мезоморфних фітоценозів в різнорічних флуктуаціях характеризується значним вмістом карбонатів. Впродовж 30 років (1982–2012 рр.) середні значення карбонатності екотопів мезоморфних угруповань (М) зрост – від 6,8 до 7,5 бала, хоча за режимом водозабезпечення (Hd) ці показники під час посушливих років зміщалися в бік ксерофітних екотопів на 1,5 бала. У групі лігнозних угруповань за трохи нижчих середніх значень карбонатності екотопів (Ca=6,8–7,2 бали) зміщення Hd-фактора було меншим. Псамофітно-стєпова ксероморфна (X) ніша змінювалася незначно, хоча загальне середнє поліпшення Hd-фактора було помітним (рис. 2). Порівняно з в цілому тотожними чорноземними і темнокаштановими ґрунтами новоасканійських степів Ca-фактор на пісках виявляється значно нижчим. Екопростір псамофітних степів у 2012 р. (X-12) незначно перекривається з екотопічно віддаленим лігнозним екопростором (L-12), але екопростір мезоморфних угруповань (M-12) охоплює велику ділянку ландшафтної ніші X-12, поєднуючи обидва лісостєпові ценокомплекси. В короткому ряду спостережень важко визначити напевне тенденції зміщень ординованих екофакторів (рис. 2 – T-82, T-94, T-12), але повернення до вихідних середніх значень свідчить про значний діапазон коливань у багаторічних флуктуаціях.

На відміну від екотопів Солонозерної ділянки екотопи соснових лісів Житомирщини, наведених на спільному ординаційному полі як приблизний, орієнтовний аналог, є карбонатобними та гіперкарбонатобними (Ca=2,0–5,0 балів) і на них чіткіше виражена негативна кореляція (оберненопропорційна залежність Ca від Hd), вони також на два бали "вологіші" від аренних, а режим вологозабезпечення є вологолісолучним і досягає сиролісолучного типу (Hd=15 балів). Це зумовлює значну "екотопічну прірву" між сосновими лісами Житомирщини (особливо чорницево-молінієвих та довгомошних борів) та аренами на Нижньодніпрів'ї. Можна припустити, що ці відмінності поліських сосняків забезпечують їм певну стійкість і стабільність існування, яка була втрачена на аренах за зміни гідрологічних умов. Сучасні екотопи у флуктуаціях не сягають такого розмаху, щоб наблизитися до поліських значень, а можливим це стало за загального обводнення широкої дельти Пра-Дніпра за іншої гідрогеологічної обстановки, бо за сучасних умов підтоплення арен може призвести не лише до збільшення площ колкових лісів, але й до зростання галофітності піскових екотопів.

Слабко зарослі та розвіювані піски мають настільки низьку родючість, що не можуть бути віднесені до ґрунтів борового ряду, який є найбіднішим типом умов зростання за українською типологією, тому цей трофотоп І.І. Гордієнко (1969) назвав первинними борами – протоборами. Проте закріплені піски, дерново-лучні супіщані ґрунти, зокрема, на злаково-полиновій стадії саморозвитку псамофітних степів є досить родючими і мають гумусовий горизонт завтовшки до 25 см і більше. По фітоіндикаційній шкалі багатства ґрунтів на доступні форми азоту піски Солонозерної ділянки ЧБЗ поділяються умовно на дуже бідні (Nt=3 бали) і бідні (Nt=6 балів) і лише невелика частина екотопів сягає 7 балів і більше, що позначає досить забезпечені азотом ґрунти. На ординаційній схемі NtHd динаміки екотопічних характеристик основних екобіоморфологічних груп фітоценозів Солонозерної ділянки впродовж 30 років (1982–2012 рр.) в координатах вологості ґрунтів (Hd) і вмісту в них доступних форм азоту (Nt) чітко простежується прямопропорційна залежність між ординованими факторами (рис. 3). З них група ксероморфних (X), степових фітоценозів формувала досить вузькі ландшафтні ніші з незначними однобічними зміщеннями їх (на 0,3–0,4 бала) і переважно у бік поліпшення режиму водозабезпечення. Ця група фітоценозів функціонувала незалежно від інших (мезоморфної – М та лігнозної – L), хоча контакт з екопростором X-групи мав місце у найксерофітнішій (отже, найбіднішій щодо Nt) частині екопростору М і L. Навіть впродовж короткого відтинку часу спостережень (30 років) видно, що М і L змінювалися за ритмікою кліматичних показників переважно посушливішого (1982–1994 рр.) та відносно вологішого (1994–2012 рр.) періодів, пульсуючи в параметрах ніш і зміщаючись в бік ксерофітності та реверсивно повертаючись назад на стартову позицію, або з незначним поліпшенням показників Nt, що видно по зміщенню середніх екотопічних значень ландшафтних ніш (рис. 3). Середні загальні ("тотальні") значення ординованих екофакторів також формують злам і реверс траєкторії їх руху в часі (T82–T94–T12). На заключному етапі спостережень було

помітне значне збільшення ландшафтної ніші лігнозної групи фітоценозів (L) і таке ж за

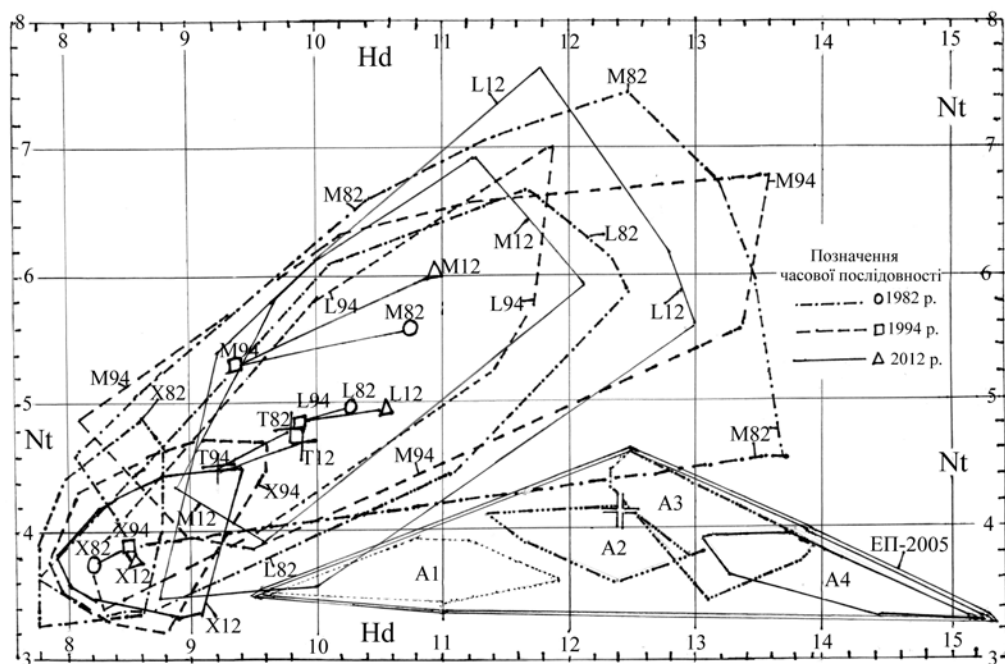


Рис. 3. Ординаційна схема динаміки екоотічних характеристик основних екологоценотичних груп фітоценозів (X – ксероморфних, М – мезоморфних та L – лігнозних) на Солончозерній ділянці ЧЗ у 1982, 1994 та 2012 рр. в координатах вологості ґрунтів (Hd) і вмісту в них доступних форм азоту (Nt) та порівняльне розташування на тому ж ординаційному полі ландшафтної ніші борових лісів Житомирщини.

Прийняті скорочення та умовні позначення як у поясненнях до рис. 2.

обсягом зменшення екопростору М-групи. Обидві групи мали перекриті ландшафтні ніші, що може свідчити про вірогідність загострення між ними конкурентних відносин і переважання в них L-групи, тобто, про обліснення М-просторів. За ритмічних зміщень екофакторів і динаміки ландшафтних ніш виникає можливість ефективнішого виживання сосни та підсаджування її на певні частини екопросторів М- і L-груп фітоценозів (низинний степ, слабо хвилястий мезорельєф, добре закріплені задерновані піски з рівнем ґрунтових вод 2–3 м, обширні котловини та приозерні території).

Борові ліси Житомирщини мають багато спільного з боровими трюфотопами аренних місцезростань, а саме: їх ландшафтні ніші такі ж бідні на доступні форми азоту, як псамофітні степи арен (групи X), і в цьому відношенні вони недосяжні до екопросторів М- і L-груп на арені. Проте вони позбавлені таких ксерофітизованих екоотів, які властиві аренним степам X-групи (8,0–9,5 балів), по Hd-фактору значень понад 15 балів. Зважаючи на позитивну кореляцію між ординованими екофакторами, можна було б сподіватися на більшу біоінтрофікацію добре зволжених поліських борових екоотів, проте синфітоіндикацією це не підтверджується. Можливо, що підвищена кислотність гальмує бактеріальну активність поліських субстратів. На Солончозерній ділянці параметри Nt-фактора не заперечують зростання *Pinus sylvestris* L. на багатьох екотопах М- і L-груп фітоценозів, але процес гальмується засоленням вод і глибинних шарів піску, проявами дефляції на порушених пісках, слабкою здатністю сосни до самопоновлення, надто частими нищівними пожежами тощо. В цілому, як видно з ординаційної матриці (рис. 3), по Nt-фактору між порівнюваними регіонами та ландшафтними нішами соснових лісів "екотопічної прірви" немає, але аренні степи значно ксерофітніші, ніж поліські бори (різниця по середніх екоотічних засічках ландшафтних ніш від 8,2 до 12,4 бала Hd-фактора). Крім того, існують загально географічні, природно-зональні, едафічні, історичні, флористичні та інші відмінності, які перешкоджають залісненню сучасних арен.

Ординацією екофактора трюфності ґрунту, або його родючості, чи загального сольового режиму (Tr) з вологістю ґрунту (Hd) формуються екопростори зі слабо ви-

раженою кореляцією між ними. Компактні, малорухливі у багаторічних змінах еконіші псамофітних степів мали постійне незначне зміщення, спрямоване у бік мезофітизації, що помітно по часовій послідовності руху екологічних центрів в різночасових станах

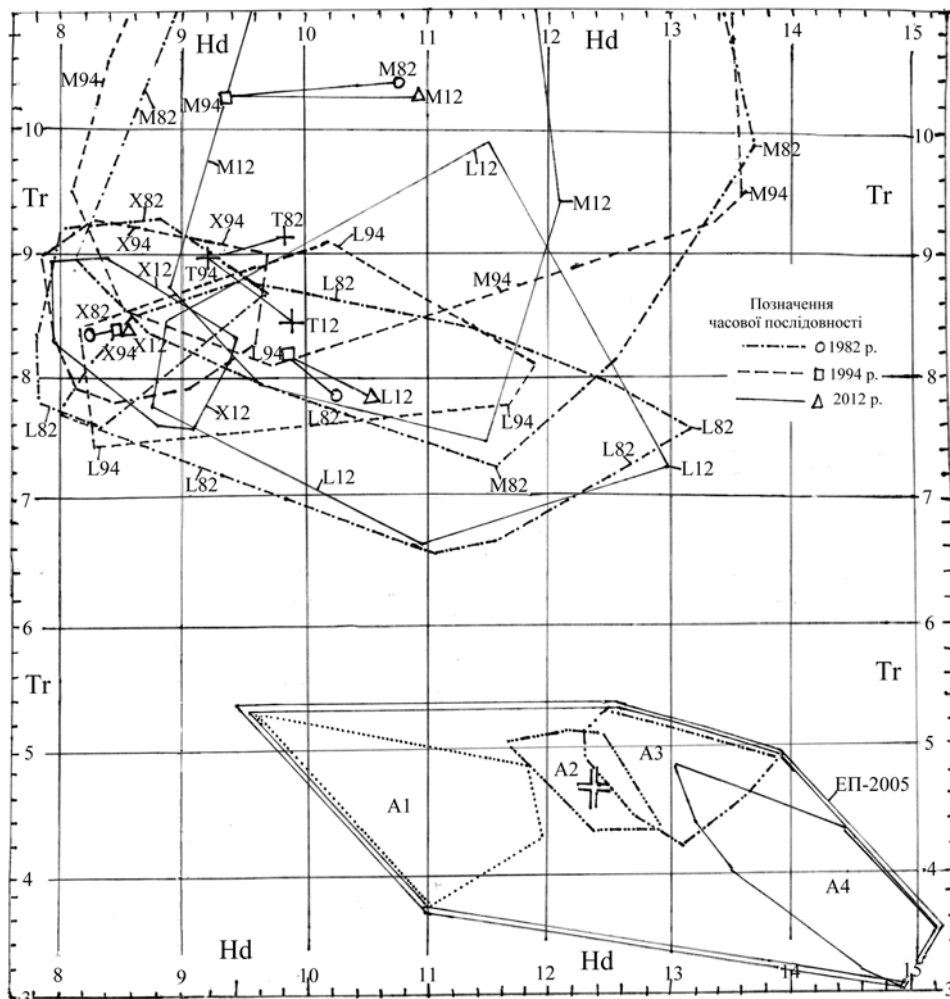


Рис. 4. Ординаційна схема динаміки екологічних характеристик основних екологоценотичних груп фітоценозів (X – ксероморфних, M – мезоморфних та L – лігнозних) на Солончакській ділянці ЧБЗ у 1982, 1994 та 2012 рр. в координатах вологості ґрунтів (Hd) і загального сольового режиму (трофності – Tr) та порівняльне розташування на тому ж ординаційному полі ландшафтної ніші борових лісів Житомирщини.

Прийняті скорочення та умовні позначення як у поясненнях до рис. 2.

степових фітоценозів (X82, X94, X12) (рис. 4). Проте ця спрямованість затухла з часом і сучасний екопростір X-12 є найвужчим за час спостережень. Отже, екстремальність ординованих екофакторів на піщаних степах була постійною і діапазон їх був досить стабільним. Ландшафтна ніша мезоморфних угруповань (M-група) мала зміщення середнього екологічного центру в бік ксеризації, що супроводжувалося зростанням засоленості багатьох екологічних центрів, внаслідок чого ця ніша дуже розширилася по Tr-параметру і повернулася до вихідного стану під кінець спостережень, що видно по траєкторії руху на ординаційному полі середніх екологічних значень (M-82, M-94, M-12). Розміри ординаційного поля групи мезоморфних угруповань (M) пульсували, синхронізуючись з різнорічними особливостями клімату. Специфіка екологічних змін у групі лігнозних фітоценозів (L) також була тісно пов'язана з кліматом, гідрологічним режимом екологічних центрів та з великими змінами параметрів ландшафтних ніш, а саме – вони були найменшими після ряду посушливих років (L-94) та значно розширювалися під кінець спостережень (L-12; рис. 4). Такі зміщення екологічних характеристик у всіх екоморфологічних групах (X, M, L) були кліматично синхронізовані і узагальнюються в траєкторії тотальних значень складного ланд-

шафту заповідної ділянки як коливальний режим по Hd-фактору за досить сталої тропності місцезростань. "Екотопічна прірва" між ландшафтними нішами Солонозерної ділянки ЧБЗ і соснових лісів Житомирщини є досить великою, середня різниця щодо Tr- фактора становить 3,6 бала (рис. 4). Трофність екотопів в поліських борах характеризується глікофільністю та сильною вилугованістю ґрунтів (Tr від 3,0 до небагатих на солі підзолистих ґрунтів 5,2 бала). По градієнту вологості поліські борові екотопи позбавлені найксерофітніших екотопів аренних степів і досягають значень Hd=15,2 бала проти 13,2 бала в загальноландшафтних показниках Солонозерної ділянки.

Кварцеві піски як основа аренних ґрунтів є кислим субстратом, але всі псамофітні степи Солонозерної ділянки перебувають в межах від слабко кислих (Rc=7 балів) до нейтральних (Rc=9 балів) ґрунтів і з цих рамок вони не виходили за увесь час спостережень, під кінець яких, коли в автоклімаксових ценозах запанувала *Artemisia marschalliana*, еконіша степів трохи змістилася в бік слабко кислих ґрунтів (див. траєкторію руху екотопічних центрів групи X; рис. 5). В цей екопростір лише почасти втручалися різночасові ландшафтні ніші лігнозної групи фітоценозів (L-82, L-94, L-12). Загалом

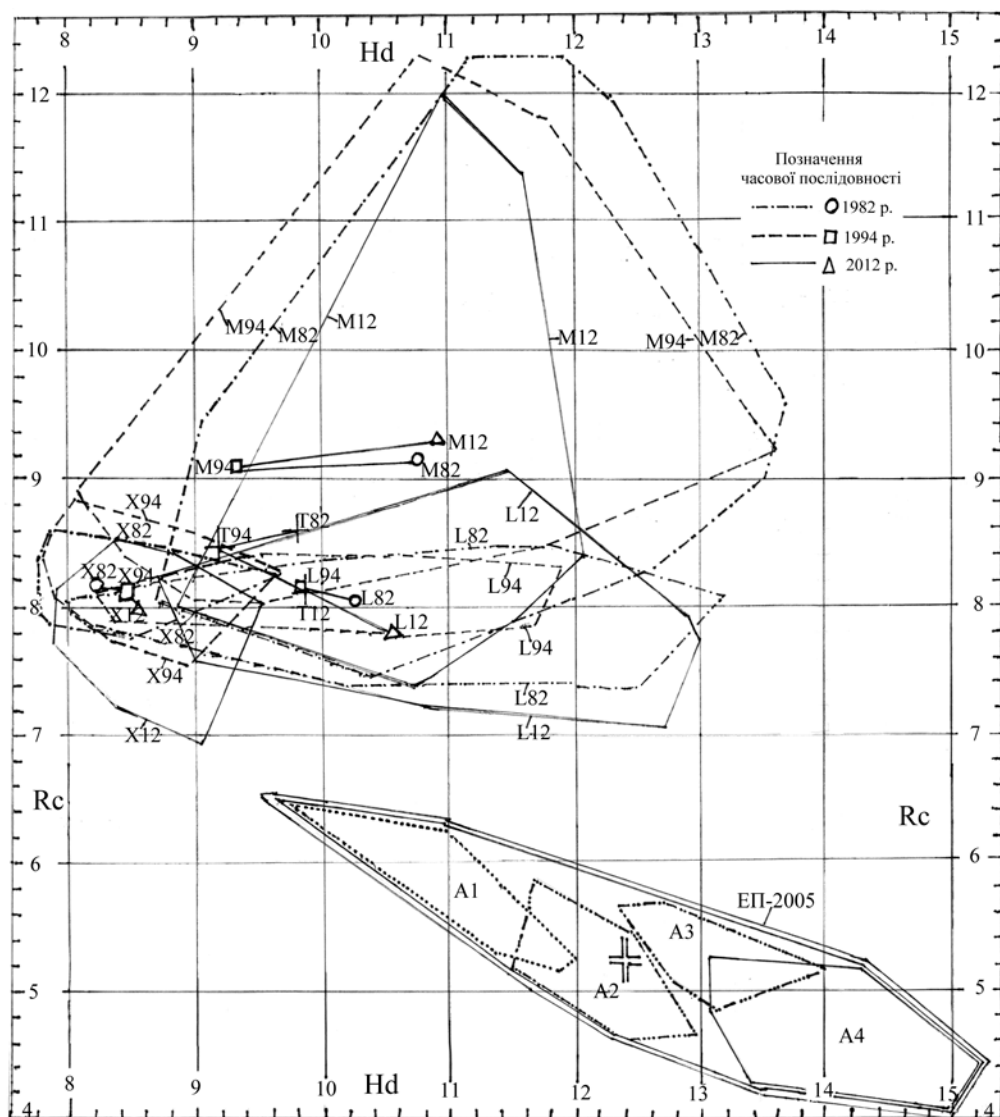


Рис. 5. Ординаційна схема динаміки екотопічних характеристик основних екологоценотичних груп фітоценозів (X – ксероморфних, М – мезоморфних та L – лігнозних) на Солонозерній ділянці ЧБЗ у 1982, 1994 та 2012 рр. в координатах вологості ґрунтів (Hd) і їх кислотності (Rc) та порівняльне розташування на тому ж ординаційному полі ландшафтної ніші борових лісів Житомирщини.

Прийняті скорочення та умовні позначення як у поясненнях до рис. 2.

останні мали відносно великі багаторічні флуктуації по Hd-фактору, який досягав 13,2 бала, та почасти по параметру Rc (від 7,0 до 8,5 бала під кінець спостережень). Псамофітні степи були найменш мобільною і найстійкішою групою фітоценозів, які переживали зміни екологічних характеристик субстратів шляхом внутрішніх перебудов і розвитку конкурентних взаємовідносин. Наймобільнішими були екологічні параметри лучностепових та лучногалофітних мезоморфних угруповань (М), хоча траєкторія руху їх середніх екологічних показників під кінець спостережень повернулася майже до вихідного стану. Колкові ценози (L) були досить стабільними, мабуть, внаслідок формування власного фітосередовища. Жодна ценокомпонента в групі ценозів L не була витіснена за час спостережень внаслідок внутрішніх взаємовідносин, але мали місце випадки локального засихання осикових та грушових деревостанів у колках внаслідок зміни галогідрогенної ситуації і підйому рівня ґрунтових вод. На псамофітних степах проявилися ознаки гострої конкуренції, а на рівнинно-низинних ділянках лучних степів і галофітних луків лишалося чимало вільних місцезростань, придатних до заселення глікофільними та солестійкими видами, кількість яких у місцевій флорі обмежена. Це може свідчити про потенційну можливість експансії L-ценокомпонентів на М-екотопи за сприятливих умов.

Між ландшафтною нішою лігнозної групи Солонозерної ділянки і нішою борових лісів Житомирщини існує значна просторова відстань, оскільки їх середні тотальні показники віддалені за Hd- і Rc-параметрами не менше, ніж на 3 бали. Житомирські сосняки зростають на кислих ґрунтах, а аренні ценози Солонозерної ділянки характеризуються нейтральними, почасти нейтрально-слабокислими едафотопами (рис. 5). Ландшафтні ніші аренних фітосистем розташовані на значно зміщених в бік ксерофітності екотопах у порівнянні з нішами поліських соснових лісів, внаслідок чого найвищі значення гігротопів там досягають понад 15 балів. Отже, поліські бори формуються на значно кисліших і вологіших екотопах, ніж ті, що мають формуватися на аренах Солонозерної ділянки ЧБЗ.

Ординаційна схема екофакторів терморезиму (Tm) та вологості (Hd) має однопланову подібність до ряду вже розглянутих матриць, оскільки на ній група ксероморфних псамофітно-степових фітоценозів (X) лишається компактно розташованою на найксерофітнішому кінці Hd-градієнта, а інші групи мали порівняно обширні ландшафтні ніші з мінімальними значеннями Tm – 8 балів і максимальні значення Hd-фактора – 13,6 бала. Траєкторії руху середніх значень на ординаційному полі свідчать про вкрай малозмінні ніші X-групи (степів) і досить великі зміщення цих центрів на екопросторах М (лучностепових, лучних) та L (лігнозних) груп фітоценозів майже цілковитим поверненням їх назад до початкового стану (рис. 6). В кінцевому результаті ценози всіх ландшафтних груп (X, М, L) лишилися на позиції неморальної термозони, суттєво зміщуючись тільки в

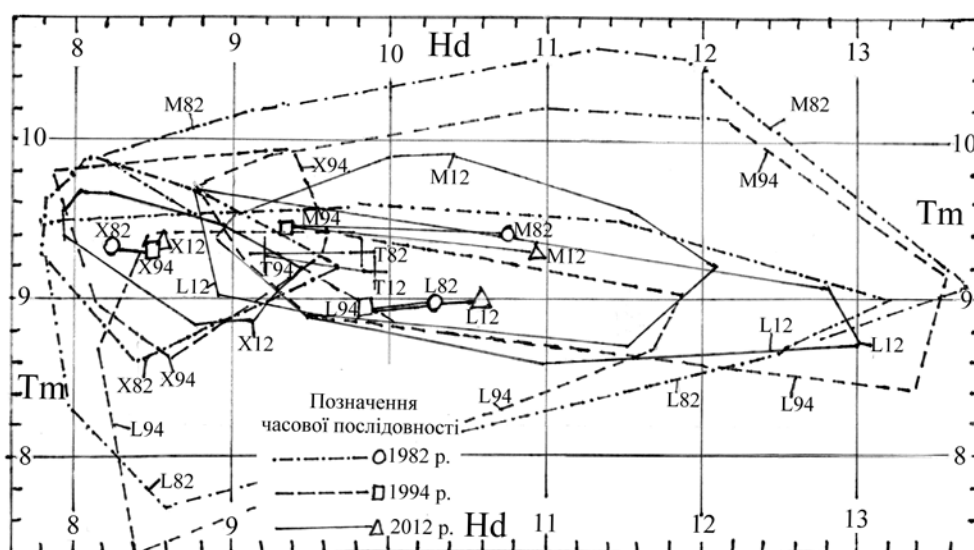


Рис. 6. Ординаційна схема динаміки екологічних характеристик основних екологоценотичних груп фітоценозів (X – ксероморфних, М – мезоморфних та L – лігнозних) на Солонозерній ділянці ЧБЗ у 1982, 1994 та 2012 рр. в координатах вологості ґрунтів (Hd) та терморезиму (Tm). Прийняті скорочення та умовні позначення як у поясненні до рис. 2.

межах Hd-градієнта, майже непомітно поліпшивши його під кінець спостережень (в середньому 0,2 бала Hd). Отже, терморезим хоча й мав певні зміщення (в середньому не більше 0,12 Тм) за 30 років, але результати їх не стали надбанням ландшафтних фітоценоструктур і майже не відображали сутності загальних змін.

На ординаційній схемі кліматичного екофактора континентальності клімату (Кп) і вологості ґрунту (Hd) проявляється розподіл фітоландшафту Солонозерної ділянки на екобіоморфологічні і функціональні складові X, M, L та слабо виражена, переважно в змінах площі і обрисів ландшафтних ніш, загальна тенденція до послаблення контрасторежиму. Як і на інших ординаційних схемах, зберігався характерний екоотічний злам і синхронне зміщення по трьох часових реперах (1982, 1994, 2012 рр.), головним чином по градієнту Hd-фактора траєкторії руху кожної конгломератної складової піщаного інтразонального лісостепового ландшафту. Ці досить різкі зміни наставали за значних кліматичних відмінностей ряду років, але з часом екотопи поверталися до вихідного стану (схема не представлена). Так само зміщалося траєкторія руху загальноландшафтних ("тотальних") значень ординованих екофакторів.

На ординаційній схемі екофакторів кріорежиму (Cr) і вологості ґрунту (Hd) для всіх груп фітоценозів були властиві типи зим від помірних (Cr=7 балів) до м'яких (Cr=9 балів), внаслідок чого формувався досить вузький діапазон кріорежиму за дуже широких меж Hd-фактора (від степового до сиролісолучного типів зволоження, Hd=8–14 балів). Злами у траєкторіях руху екоотічних центрів екобіоморфологічних груп були відгуком на кліматичні особливості ряду років як екзогенний чинник, показники якого незабаром поверталися назад до стартових значень або з незначним зміщенням в бік пом'якшення зим у M-групі та до помірної морозності екоотів L-групи (схема не представлена). Загалом постійні зміщення екоотів у часі є властивими для горбисто-піщаного інтразонального лісостепу арен.

Узагальнюючи результати екоотічних характеристик аренних фітоценокомплексів, слід відзначити, що на всіх ординаційних схемах чітко виділяються основні екобіоморфологічні групи фітоценозів (X – ксеро-, M – мезоморфні, L – лігнозні), з яких у двох останніх екопростори (ландшафтні ніші) дуже перекриваються між собою і відзначаються значно кращим водозабезпеченням, часто значним засоленням ґрунтів, їх нейтральністю та відносно кращою забезпеченістю на доступні форми азоту. Екоотічно завжди цілком відособлено і компактно розташовуються на ординаційних полях малозмінні, екстремальні по ресурсному забезпеченню ландшафтні ніші псамофітно-степових екоотів (X). Монотонна однотипність динаміки екоотічних характеристик на всіх ординаційних матрицях свідчить про сталість взаємозв'язків та взаємовідносин, які незначно змінюються в часі, "ковзаючи" поблизу певних значень провідних екофакторів, що в цілому характерно для фітосистем на спрощених субстратах (псамофітних, петрофітних) і обумовлені дуже тривалими (багатовіковими) циклами процесу педогенезу, формуванням "зрілого" ґрунтового профілю. За нашими уявленнями такі екотопи мають "вдавану зрілість" та високу сприйнятливості до лігнозних екобіоморф (дерев, чагарників), багаторічні флуктуації яких навколо певних показників екофакторів в кінцевому вираженні формують достатньо повнопрофільний ґрунт зонального типу. Сформований таким чином інформаційний ресурс обумовлює певну траєкторію (шлях) подальшого розвитку (гомеорез) як алгоритм спонтанного еволюційного процесу поєднання фітоценокомпонентів у функціонально (ресурсно, енергетично) ефективні структури зонального типу (Ткаченко, 1992). Такий же однотипний злам і повернення до вихідних станів мали траєкторії руху середніх значень ландшафтних ординаційних просторів у групах M- і L-фітоценозів, які завжди пульсували вслід за ритмікою кліматичних показників останніх 30 років спостережень. Крім того, коливальний режим всіх екофакторів може свідчити про постійний контроль фітосистемами довкілля і безперервне очікування можливостей структурно оптимізувати фітоценоструктури. Проте, майже повна відсутність спрямованих змін і згаданий тип флуктуацій як обмежень мінливості їх параметрів засвідчують функціональну різнорідність екобіоморфологічних груп і постійне більше чи менше перекривання їх ландшафтних еконіш, що породжує загострення внутрішніх взаємовідносин та повільне зростання лісистості ари за сучасного гумідного потепління клімату (Ткаченко, 2011).

В основу нашого вибору аналога аренних фітосистем поліських борів Житомирщини були покладені численні вказівки про те, що на понижених рівнинних ділянках арен та в депресіях до цих пір трапляється багато спільних для нижньодніпровських арен та пісків Полісся видів рослин, які свідчать про поширення в минулому природних борових угруповань, колкових гаїв, вільхових та вербових перелісків, що зростали поряд з псамофітними степами. На поширення соснових лісів на аренах вказують дані споро-пилкового аналізу торфових покладів Кардашинського болота (Лавренко, Ізвєкова, 1936; Артюшенко, Бачурина, 1958; Артюшенко, 1970 та ін.), численні знаходження наземних грибів-макрофітів (Гринь, 1954; Гордиенко, 1969), знахідки соснової кори, деревини, насіння та вугілля з сосни з розкопок Ольвії (Погребняк, 1961). В сучасному рослинному покриві виявляються численні лісові трав'янисті рослини, чагарники та дерева, серед яких багато ендеміків, що свідчить про древність та самобутність лісової рослинності Нижньодніпровських арен. Крім того, є історичні свідчення лісопокритості цих арен, оскільки давньогрецький історик Геродот (484–425 рр. до н.е.) відвідав Північне Причорномор'я і описав природу, ріки, побут місцевого населення – скіфів, які перемогли могутню армію персів Дарія (Геродот, 2009). Геродот кілька разів вказує на землю, яку він називає гілеєю, оскільки вона вся була покрита густим різноманітним лісом. Про приуроченість гілеї до нижньодніпровських арен може свідчити епізод з вбивством одного з семи відомих мудреців – скіфа Анахарсіса, яке сталося в густому лісі поблизу Ахіллового Бігу (Тендрівської коси). Загалом можна стверджувати, що наявність соснових лісів на нижньодніпровських аренах в минулому є доведеною. Проте, присутність у флорі псамофітних степів характерних ендемів, що зростають на відкритих, безлісних ділянках арен (Гринь, 1954), та рослин-піонерів заростання розвіюваних пісків (Гордиенко, 1969) безперечно свідчать про комплексний характер рослинного покриву, коли розвіювані піски, піщані степи, колкові гайки в котловинах видування і навколо внутрішніх озер і боліт зростали поряд з глікофільними і галофільними луками та солончаками на місці пересихаючих водойм. Такий ландшафт називається горбисто-піщаним інтразональним лісостепом (Гордиенко, 1969). Екотопічне порівняння ландшафтних ніш цього лісостепу з едафічно обумовленими борами Житомирського Полісся, незважаючи на значні відмінності цих фітоландшафтів (ботаніко-географічні, флористичні, кліматичні, історичні, едафічні та ін.), може в певній мірі наблизити наші уявлення про тепер вже гіпотетичні гілеї Геродота з переважанням в деревостанах *Pinus sylvestris* L. Крім численних знахідок і фактів, що підтверджують облісненість арен в минулому, важливо використовувати відомі наукові розробки концепцій та об'єктивних закономірностей і узагальнюючих визначень сутності аренних фітоландшафтів і специфіки їх біомного функціонування. Насамперед слід підкреслити важливість визначення лісостепової природи аренних фітоландшафтів (Гордиенко, 1969), що означає відсутність цілісності "змішаного" типу енергообміну і обумовлює подвійну, двоблочну систему функціонування – лісу і степу (Банникова, 1992). Внаслідок цього степ лишається зі своїм типом енергообміну, а ліс – зі своїм. Системна цілісність зберігається тут тільки в загальноландшафтному аспекті. За таких умов перехід до лісу, який досягається в саморозвитку степових фітосистем, розглядається як тяжіння до формування енергетично ефективніших ценоструктур та "небажання" степових фітоценозів функціонувати в режимі високих швидкостей круговороту речовин і енергії. Селектоценогенез в сукцесійному механізмі псамофітно-степових фітосистем спрямовується на таку структурну самооптимізацію, за якої конкуренцією за воду поступово охоплюються все глибші ділянки педосфери, чим досягається зміщення і розведення в просторі і часі еконіш домінантів (Ткаченко, 1999). В цілому клімакс на аренах лісовий, в тому числі з лісами такого оліготрофного ксерофіта як сосна, але дефіцит водопостачання сильно гальмує його формування, обмежуючи просторово депресіями. В ландшафтних фітоценоструктурах псамофітно-степовий "полиновий" субклімакс представляється як неповні за складом та будовою, недовершені у можливостях розвитку, ресурсно дуже обмежені, вторинні чи похідні за ретрогресійного спрямування саморозвитку і очікуючі сприятливих змін довкілля ценоструктури. Ліси тут представлені як структурно досконаліша лігноструктура та форма ценогенезу, залежна від клімату, рівня ґрунтових вод і їх засоленості, стану рослинного покриву відкритих пісків як акумуляторів води, обмежена орографічно, в певній мірі

здатна самокондиціювати власне фітосередовище і така, що має спільну зі степами ландшафтну базу водопостачання, інтенсивно використовувану внаслідок десукції листяних порід. Останнє часто призводить до періодичних змін у просторових співвідношеннях основних користувачів водного ресурсу – лісів (колок) і степів. Загалом колки – ресурсно обмежені, згасаючі реліктові формації, а супутні їм ценози з участю сосни давно зникли, хоча поєднувалися з котловинами дубово-березовими колками, псамофітними степами, розвіюваними пісками в мозаїчному загальноландшафтному клімаксі (Klimax pattern) як у самовдосконаленій і самовідрегульованій в автогенезі системі розподілу води між її споживачами. Всі керівні сигнали у зворотних зв'язках в фітосистемі зводяться до регулювання рівнів водоспоживання, що забезпечує певну міру біогеоценотичної різноманітності, уникнення конкуренції та досягнення адекватної квоти різного типу екобіоморф (X, M, L). За нинішніх умов докільця повністю відтворити такі давно минулі фітоценозоструктури неможливо навіть у заповіднику, бо злам у їх розвитку (біфуркація) стався дуже давно і практично не лишив від них деяких структурних елементів, а, головне, специфіки колишнього гідрорежиму на аренах. Очевидно, тепер значно змінилися гальмівні посилення природного та антропогенного походження (зміни гідромережі, базису ерозії, гідрологічних і гідрохімічних характеристик території колишньої дельти Дніпра, кліматичні зміни, зміни консументного блоку екосистем, альbedo поверхні пісків та ін.). Проте двоблочна система фітоландшафтів функціонує, оптимізуючи їх на основі компромісу (принцип автотілопта).

Як показали синфітоіндикаційні дослідження мінливості екоотопічних характеристик аренних фітосистем, в їх структурі чітко виділяються три екобіоморфологічні і функціональні фітоландшафтні складові, представлені степами (X), мезоморфними ценозами лучного типу (M) та лігнозними (лісовими і чагарниковими) фітоценозами (L). Серед них ксероморфна псамофітно-степова група фітоценозів відзначається постійним мінімальним водозабезпеченням ($Hd=7,8-9,6$ бала), тоді як діапазон водозабезпечення M і L груп охоплює параметри $Hd=8,2-13,6$ бала. При цьому останні мають ландшафтні еконіші, які значно перекриваються між собою і помітно відрізняються за параметрами забезпеченості ґрунтів на доступні форми азоту (Nt), загального сольового режиму (Tr) та карбонатності пісків (Ca). Різні річні флуктуації цих показників обмежені і не виявляють багаторічної спрямованості за існуючого охоронного режиму заповідника. Проте вони з певним лагом релаксації синхронізуються з кліматичними особливостями певних груп посушливих або дощових років, що свідчить про контроль фітосистемами змін докільця в очікуванні поліпшення структурно-функціональних змін у фітосистемах. Навіть за сучасного гумідного потепління такі зміни не дуже очевидні і виявляються почасти в аналітичних порівняннях ценотичних і екоотопічних зміщень в системах. Синфітоіндикаційні дані борівих лісів Житомирщини свідчать про значні відмінності параметрів їх нішових просторів від групи лігнозних (L) аренних фітосистем, які ми характеризуємо для більшості провідних екофакторів (режиму водозабезпечення – Hd, трофності – Tr, карбонатності ґрунтів – Ca та їх кислотності – Rc) як екоотопічну "прірву", подолання якої могло б забезпечувати формування різноманітніших лісових ценозів з участю та домінуванням у деревостанах сосни (гілеї). Найбільший розрив у показниках Hd-фактора поліських борів і аренних екоотопів сягає 5,32 бала (від 5,6 до 15,26 бала), а по інших названих екофакторах – 2,4–2,6 бала і тільки Nt-фактор має порівняно невелику відмінність (близько 1,53 бала). Отже, провідним екофактором на пісках Полісся і Нижньодніпров'я виступає вологість ґрунту. Проте, за виключенням деяких екоотопічних відхилень, велика частина екопростору Солоноозерної ділянки ЧБЗ лишається доступною для зростання сосни в структурах згаданого ландшафтного мозаїчного клімаксу (Klimax pattern). Гіпотетично на вивченій нами заповідній ділянці пісків Кінбурнської коси сумарна лісистість може сягати 60% з врахуванням сучасної лісистості 7–8% та за умови гідрологічної оптимізації низинного, слабо хвилястого степу, глікофільних луків (*Calamagrostideta epigeioris*, *Synodoneta dactyloni*, *Poeta angustifoliae* тощо, крім засолених луків і солончаків) загальною площею близько 1400 га. Проте, сучасні гідрологічні характеристики цієї місцевості не можуть надійно забезпечити комплексне зростання такого відсотку потенційної лісистості, оскільки відкритих піщаних просторів як акумуляторів вологи лишається близько 900

га. Через неможливість подолання екологічної "прірви", за від'ємного балансу вологи без додаткових джерел зволоження (наприклад, підтоплення арен водами Дніпра), такі фітоценоструктури будуть лишатися нестійкими, а загрози засолення пісків і вод великими. Підтоплення арен в минулому могло бути в окремі епохи цілком природним, поскільки води Дніпра протікали по міжаренних просторах широченної дельти з поступовим зміщенням основного русла на захід. Можливо, що саме тоді формувався основний тип гомеостатичного стану арен у вигляді мозаїчного клімаксу.

- Артюшенко А. Т.* Растительность Лесостепи и Степи Украины в четвертичном периоде (по данным споро-пыльцевого анализа) / А. Т. Артюшенко. – К. : Наук. думка, 1970. – 175 с.
- Артюшенко О. Т.* Нові дані по стратиграфії та споро-пилковому дослідженню Кардашинського торфовища / О. Т. Артюшенко, Г. Ф. Бачурина // Укр. ботан. журн. – 1958. – Т. 15, № 3. – С. 25–30.
- Банникова И. А.* Континентальная Лесостепь Евразии (структура и функция, проблемы природопользования) : автореф. дис. на соиск. учен. степени докт. биол. наук : спец. 11.00.11 / И. А. Банникова. – М., 1992. – 44 с.
- Геродот.* История / Геродот [пер. и примеч. Г. А. Стратановского]. – М. : ООО Изд-во "АСМ Москва", 2009. – 672 с.
- Гордиенко И. И.* Олешские пески и биогеоценологические связи в процессе их зарастания / И. И. Гордиенко. – К. : Наук. думка, 1969. – 242 с.
- Гринь Ф. О.* Про минуле і сучасне лісових гайків на Нижньодніпровських пісках / Ф. О. Гринь // Ботан. журн. АН УРСР. – 1954. – Т. 11, № 1. – С. 45–54.
- Дідух Я. П.* Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К. : Наук. думка, 1994. – 280 с.
- Иванова Н. А.* К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири / Н. А. Иванова, И. М. Крашенинников // Землеведение. – 1934. – Т. 36, вып. 1. – С. 1–28.
- Клоков М. В.* Псаммофитные флористические комплексы на территории УССР (опыт анализа псаммофитона) / М. В. Клоков // Новости системат. высш. и низш. раст. : сб. научн. трудов. – К. : Наук. думка, 1981. – С. 90–150.
- Лавренко С.* До вивчення ландшафтів і стратиграфії Кардашинського болота в межах низу Дніпра / С. Лавренко, З. Извекова // Четвертинний період. – 1936. – Вип. 11. – С. 3–14.
- Пачоский И. К.* По пескам Днепровского уезда / И. К. Пачоский // Известия Гос. степн. заповедн. Аскания-Нова. – Херсон, 1922. – Ч. I, № 1. – С. 1–146.
- Погребняк П. С.* До палеогеографії Олешшя / П. С. Погребняк // Географічний збірник Українського географічного товариства. – К. : Вид-во АН УРСР, 1961. – Вип. 4. – С. 11–25.
- Ткаченко В. С.* Сукцесійний механізм становлення псаммофитностепових фітоценозів Нижньодніпровських арен / В. С. Ткаченко // Укр. ботан. журн. – 1999. – Т. 56, № 3. – С. 247–254.
- Ткаченко В. С.* Автогенез степів України : дис. ... доктора біол. наук у формі наук. доповіді : 03.00.05 "Ботаніка" / Ткаченко Василь Семенович. – К., 1992. – 49 с.
- Ткаченко В. С.* Вплив кліматичних змін на степи України / В. С. Ткаченко // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2011. – Т. 13. – С. 5–21.
- Ткаченко В. С.* Структурні зміни фітоценокомплексів Солонозерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника за даними періодичного картографування / В. С. Ткаченко, Г. М. Лисенко, Г. Б. Маяцький [та ін.] // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 3. – С. 232–239.
- Ткаченко В. С.* Фітоіндикація змін екологічних факторів, що супроводжують сукцесію аренних фітоценокомплексів Нижньодніпров'я / В. С. Ткаченко, Г. М. Лисенко // Укр. ботан. журн. – 1998. – Т. 55, № 3. – С. 234–244.
- Ткаченко В. С.* Фітоценологічна характеристика Солонозерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника (Херсонська область, Україна) / В. С. Ткаченко, О. Ю. Уманець // Укр. ботан. журн. – 1993. – Т. 50, № 2. – С. 14–23.
- Ткаченко В. С.* Структурні зміни фітосистем Солонозерної ділянки Чорноморського біосферного заповідника наприкінці ХХ і на початку ХХІ століть / В. С. Ткаченко, О. Ю. Уманець // Природничий альманах. – Херсон, 2013. – Сер. Біологічні науки, вип. 18. – С. 168–179.
- Якушенко Д. М.* Екосистеми Житомирського Полісся: класифікація, територіальна диференціація, охорона : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 "Екологія" / Д. М. Якушенко. – К., 2005. – 20 с.

Рекомендує до друку
П.М. Устименко