

ЕКОЛОГІЧНА БОТАНІКА

УДК 581.524:502.72 (477.62)

В.С. Ткаченко, А.П. Генів¹, Л.Ф. Генова¹, Л.В. Шупранова

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ВИДОВОЇ РІЗНОМАНІТНОСТІ НА ПІЗНІХ СТАДІЯХ САМОРОЗВИТКУ ФІТОСИСТЕМ ХОМУТОВСЬКОГО СТЕПУ

*Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
¹Український степовий природний заповідник НАН України*

У багаторічних спостереженнях змін видового складу рослинних угруповань «абсолютно» заповідного степу визначалися види «зникаючі», що зменшують рясність, флуктуючі, постійні, що збільшують рясність і що «з'являються» у ході автогенної сукцесії. Відзначено значні коливання видової насиченості угруповань у різні роки, у складі яких завжди переважали флуктуючі і постійні фітокомпоненти. Представлено інтерпретацію сутності таких змін, що мають коливальний характер і що визначені як періодичні і циклічні

Ключові слова: «абсолютно» заповідний степ, зміни рясності, флористичне багатство, видова насиченість, автогенна сукцесія, флуктуації, коливальний режим, періодичність.

V.S. Tkachenko, A.P. Genov¹, L.F. Genova¹, L.V. Shupranova

*M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
¹Ukrainian Steppe Nature Reserve*

FEATURES OF CREATION OF SPECIFIC VARIETY AT SEROTINAL STAGES OF SELF-DEVELOPMENT PHITOSYSTEM STEPPE OF KHOMUTOVSKAYA

Many years observation of changes of species composition of plant communities of «strictly» protected steppe was carried out. Species behaviour was recorded according to the following categories: extincting, exhibiting declining abundance, fluctuating, stable, exhibiting increasing abundance, and those which appeared in the course of autogenic succession. Considerable fluctuations of species numbers in plant communities were noted different years. Fluctuating and stable species predominate in such communities. The changes are of oscillatory nature and can be defined as periodical and cyclical. Interpretation of the essence of these changes is presented.

Key words: «strictly» protected steppe, changes of abundance, floristic richness, species diversity, autogenic succession, fluctuation, oscillatory regime, periodicity.

Видова різноманітність є один із найважливіших параметрів рослинних угруповань, який характеризує рівень їх організації, флористичну і ценотичну повночленність, ресурсну ємність екотопу і прямо чи опосередковано свідчить про умови співіснування видів, характер конкурентних взаємовідносин між ними, особливості синценогенезу при формуванні стійкої цілісності й еколого-ценотичної замкнутості фітоценозу. Останнім часом увага до вивчення видового різноманіття екосистем значно посилилась, бо з'ясувалась провідна його роль у стабілізації екосистем і біоценотичного покриву в цілому. З позицій вивчення резерватних сукцесій степових екосистем важливо, що цей параметр фітоценозів визначає диференціацію екологічних ніш в сингенетичному процесі автогенезу. Значний інтерес являють дослідження структурогенезу угруповань та механізмів становлення функціонально ефективних, стійких і врівноважених з оточуючим середовищем фітоценозів.

Для оцінки багаторічних змін видової різноманітності в автогенетичній сукцесії ксеротичного варіанту різнотравно-типчакового степу ми здійснили аналіз тривалого ряду однотипових геоботанічних описів п'яти стаціонарних ділянок загальною площею 100 м² (№ 2, 5, 6, 7, 11), розташованих на вододільному плато та на дуже пологому західному схилі до р. Грузький Єланчик заповідного Хомутовського степу (Приазов'я). Ці ділянки були закладені у 1981 році для вивчення фенології за програмою «Літопис природи». Більшість з них розташована в межах експериментально невикористаного, так званого «абсолютно» заповідного степу (АЗС). Ця ділянка АЗС вважається однією з найстаріших, оскільки режим невтручання в неї утримується понад 75 років. За даними фітоценологічного моніторингу (Білик, Ткаченко, 1971; Ткаченко, 1992а, 1992б, 1993, 2000; Ткаченко, Генів, 1988, 1999), тут у найзагальніших рисах у ході резерватної сукцесії дерново-злакові

© Ткаченко В.С., Генів А.П., Генова Л.Ф., Шупранова Л.В., 2003

угруповання змінилися на кореневищно-злакові (в середині 1950-х років), а останні – на злаково-різнотравні (наприкінці 1980-х років), а тепер з'явилась добре виражена тенденція трансформування певної частини різнотравних і злаково-різнотравних угруповань в чагарниково-степові за участю *Amygdalus nana* L. Диференціація переважаючих тепер на АЗС угруповань з едифікаторним значенням *Poa angustifolia* L., *Inula germanica* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Amygdalus nana* та слабкою експансією *Rhamnus cathartica* L. є вираз сутності сучасного процесу становлення складних клімаксових фітоценокомплексів (Ткаченко, 2000).

Серед всіх стаціонарних ділянок тільки ділянка № 2 (далі – Д 2) помітно відрізняється за складом і характером динаміки, оскільки вона розташована поза межами АЗС, на трасі давньої ґрунтової дороги, що пролягала по вододілу між Грузьким та Сухим Єланчиком від Азовського моря до річкового броду через Грузький Єланчик в околицях сучасного с. Самсоново Тельманівського району Донецької області. Вивітрювання і струменевий змив зумовили тут підвищену карбонатність чорнозему звичайного середньопотужного малогумусового на лесовому суглинку. Саме давнім порушенням поверхні ґрунту на цій вододільній ділянці та випадковим занесенням насінневих початків *Glycyrrhiza glabra* L. з приазовського узбережжя була зумовлена поява, тривале існування і повільне розростання кількох плям з її домінуванням у травостоях. Цей евритопний солонцювато-лісо-степово-лучний багаторічний кореневищно-стрижневокореневий і коренепаростковий гало-ксеромезофіт та фреатофіт характеризується доброю пристосованістю до степових умов існування завдяки складній кореневій системі, яка забезпечує ефективне добування вологи як з поверхневих, так і з глибинних горизонтів ґрунтової товщі (Список основных растений..., 1961; Липатова, 1980; Сохадзе, 1977).

Голосолодкові угруповання (*Glycyrrhiza glabrae*) легко долають ценотичний бар'єр степових угруповань і продовжують розширюватися, вписуючись таким чином у потенціально клімаксові комплекси. Отже, випадкова інвазія ефективної евритопної фітокомпоненти зумовила на Д 2 її постійне ценотичне посилення та стійкість з флуктуаціями співдомінантної рясності аборигенних кореневищнозлакових ценокомпонент.

Стаціонарна ділянка степу Д 5 до 1970 р. була періодично викошуваною і до початку спостережень в «абсолютному» режимі охорони перебувала лише 10 років. Напередодні закладки у 1980 р. з поверхні ґрунту на цій ділянці була видалена мертва підстилка. Перші 12 років спостережень (1981-1992 рр.) у травостой едифікатором був пирій повзучий (*Elytrigietum repentis rugum*), до якого в окремі роки все частіше і рясніше домішувався тонконіг вузьколистий (*ac. E. repens + P. angustifolia*). Під кінець спостережень, на 23-му році невикоснування, *E. repens* поступився у домінуванні перед *P. angustifolia*, внаслідок чого в 1993-1998 рр. тут сформувалися угруповання *ac. P. angustifolia + E. repens*. Отже, угруповання на Д 5 упродовж 18 років перебували на кореневищнозлаковій стадії саморозвитку, але наприкінці спостережень головним едифікатором став стійкіший вид злаку, який на інших стаціонарних ділянках – Д 6 та Д 7 – залишався незмінним едифікатором. Ці ділянки були закладені на найстарішій частині АЗС. На час закладки травостої обох ділянок були майже тотожними і в них на тлі постійного домінування *P. angustifolia* тривалий час (1981-1993 рр.) спонтанно співдомінували різнотравні види – *Inula germanica*, *Artemisia pontica* L., *Convolvulus arvensis* L., зрідка – *E. repens* та *Vicia tenuifolia* Roth. Певної послідовності або наступності серед цих співдомінант не було, проте під кінець спостережень, починаючи з 1994 р., на Д 6 співдомінантну роль почала відігравати *V. tenuifoliae* (*ac. P. angustifolia + V. tenuifolia*), а на Д 7 – степовий чагарник *Amygdalus nana* L. Таким чином, на Д 7 відбулися зміни, які в загальних рисах були властиві всій найдавнішій ділянці АЗС, що не викошується близько 70 років, – формування чагарникового степу *ac. [A. nana] – P. angustifolia*.

Остання з обраних для аналізу пробних ділянок – Д 11 розташована на найвищій частині опуклого вододілу між Брандтівською та Климущанською балками в межах АЗС, не викошуваного з 1974 р. На початку спостережень тут едифікаторну роль відігравав *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, який на 12-му році викошування (у 1986 р.) поступався перед *P. angustifolia*, а потім (у 1990 р.) зовсім перестав домінувати, в результаті чого сформувався вузьколистотонконоговий травостій зі спонтанним співдомінуванням в окремі роки *Phlomis pungens* Willd., *Artemisia austriaca* Jacq., *V. tenuifolia* та деяких інших

видів різнотрав'я. Загальне уявлення про перебіг сукцесії у травостоях стаціонарних пробних ділянок можна отримати з наведеної табл. 1.

Таблиця 1

Зміна домінантів степових угруповань, що сталася протягом 18 років (1981–1998 рр.) на стаціонарних ділянках Хомутовського степу

Порядковий номер року	Рік спостережень	Номери стаціонарних ділянок				
		№ 2	№ 5	№ 6	№ 7	№ 11
1	1981	Er ⁴⁰ Gl ¹⁰	Er ⁸⁰	P ⁵⁰ In ¹⁰	P ⁴⁰ Ap ²⁰	Bin ⁷⁵ P ¹⁰
2	1982	Er ³⁰ Gl ¹⁰	Er ⁷⁰	P ⁴⁰ In ¹⁵	P ³⁰ Ap ²⁰	Bin ⁹⁰
3	1983	Er ⁴⁰ Gl ²⁰	Er ⁹⁵	P ⁷⁰ In ²⁰	P ⁷⁰	Bin ⁷⁰
4	1984	Er ³⁰ Gl ²⁵ P ¹⁰	Er ⁷⁰ P ¹⁰	P ⁵⁰ In ²⁰	P ⁴⁵ Er ⁵ Co ⁵	Bin ⁵⁵ P ²⁰
5	1985	Gl ⁶⁰ P ¹⁰	Er ⁶⁰ P ¹⁵	P ⁶⁰	P ⁵⁰ Er ¹⁰ In ¹⁰	Bin ⁶⁰ P ²⁰
6	1986	Gl ⁵⁰ Er ²⁰	Er ⁸⁰	P ⁵⁰	P ³⁵ In ¹⁰	P ⁴⁰ Bin ²⁵
7	1987	Gl ⁵⁵ P ¹⁰	Er ⁶⁰ P ¹⁵	P ³⁰ In ¹⁰ Co ²⁰	P ⁵⁰ In ¹⁰	P ⁴⁰ Bin ²⁰
8	1988	Gl ⁵⁰	Er ⁸⁰ P ¹⁰	P ⁴⁰	P ⁵⁰	P ⁵⁵ Bin ²⁰
9	1989	Gl ⁵⁰ P ¹⁵	Er ⁷⁵	P ⁷⁰	P ⁷⁵	P ⁴⁵ Bin ¹⁰
10	1990	Gl ⁵⁵ P ¹⁰	Er ⁴⁰ P ³⁰	P ⁴⁰ Ap ¹⁰ Vic ¹⁰	P ⁴⁰ In ¹⁰	P ⁶⁰
11	1991	Gl ⁷⁵	Er ⁶⁵	P ⁵⁰ Ap ³⁰	P ⁴⁰ In ³⁰ Ap ¹⁰	P ⁴⁰ Ap ¹⁰
12	1992	Gl ⁵⁵ P ¹⁰	Er ⁴⁵ P ⁴⁰	P ⁴⁰ Ap ³⁰	P ³⁰ Ap ¹⁰	P ⁵⁰ Ap ⁷
13	1993	Gl ⁵⁰ P ¹⁵ Er ¹⁰	P ⁶⁰ Er ²⁵	P ⁴⁵ Ap ³⁰	Am ⁵ P ⁷⁰	P ⁵⁰ Phl ⁵
14	1994	Gl ⁴⁰	P ³⁰ Er ¹⁰	P ⁴⁰ Vic ¹⁰	Am ⁵ P ⁵⁵ Ap ⁵	P ⁴⁰ Vic ⁵
15	1995	Gl ⁶⁰	Er ⁴⁰ P ³⁰	P ³⁰ Vic ¹⁰	Am ¹⁰ P ⁴⁰	P ⁴⁰ Phl ⁵
16	1996	Gl ⁴⁰ Phl ¹⁰	P ⁴⁰ Er ²⁵	P ²⁵ Vic ⁵	Am ¹⁰ P ²⁰	P ¹⁵ Vic ⁵
17	1997	Gl ⁵⁵ Er ¹⁰	P ⁵⁰ Er ²⁰	P ⁴⁵ Er ¹⁰	Am ⁵ P ⁶⁰	P ⁴⁰ Phl ¹⁵ Au ⁵
18	1998	Gl ⁵⁵ Er ¹⁰	P ⁵⁰ Er ¹⁰	P ⁴⁰ Vic ¹⁵	P ⁵⁵	P ⁴⁵

Примітка. Am – *Amygdalus nana* L., Ap – *Artemisia pontica* L., Au – *Artemisia austriaca* Jacq., Bin – *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, Co – *Convolvulus arvensis* L., Er – *Elytrigia repens* (L.) Nevski, Gl – *Glycyrrhiza glabra* L., In – *Inula germanica* L., P – *Poa angustifolia* L., Phl – *Phlomis pungens* Willd., Vic – *Vicia tenuifolia* Roth. Цифри біля скорочених назв домінантів позначають осібне проективне покриття (в %).

Час зміни домінування видів на більшості стаціонарних ділянок не синхронізувався зі змінами основних кліматичних характеристик (рис. 1). Увесь період спостережень (1981–1998 рр.) за цими характеристиками можна розділити на відносно сухий і прохолодніший відтинки (1981–1988 рр.) та переважно теплий з постійно зростаючою гумідністю (1989–1998 рр.). Помітні кліматичні відхилення сталися лише наприкінці ряду спостережень, коли норма середньорічної кількості опадів чотири роки підряд була перевищеною, а в 1997 р. річна сума опадів вдвічі перевищила норму. Післядія цього відхилення могла позначитися на показниках видового багатства на стаціонарних ділянках. Вона виявляла обернену залежність видової насиченості від середньорічної кількості опадів, внаслідок чого порівняно невеликі зниження кількості опадів відносно багаторічного середнього значення (норми) майже завжди супроводжувалися помітним зростанням видової насиченості (1983–1991 рр.; рис. 1). І навпаки, різке збільшення середньорічних об'ємів опадів під кінець спостережень (у 1997 р. – 843,8 мм/рік) супроводжувалося зменшенням видового насичення, абсолютні значення якого виявилися трохи нижчими від вихідних.

У складі угруповань на початку спостережень (1981 р.) нараховувалося від 30 до 45 (в середньому 38,6) видів, а під кінець спостережень видове насичення коливалося в

межах від 28 до 47 (в середньому 38,0) видів на 100 м². Проте це не свідчить про стабілізацію видової різноманітності за 18-річний відтинок часу, оскільки видова насиченість на різних стаціонарних ділянках зазнавала значних змін, які в сукупності визначали хід сукцесії фітоценозів (рис.1, табл.1).

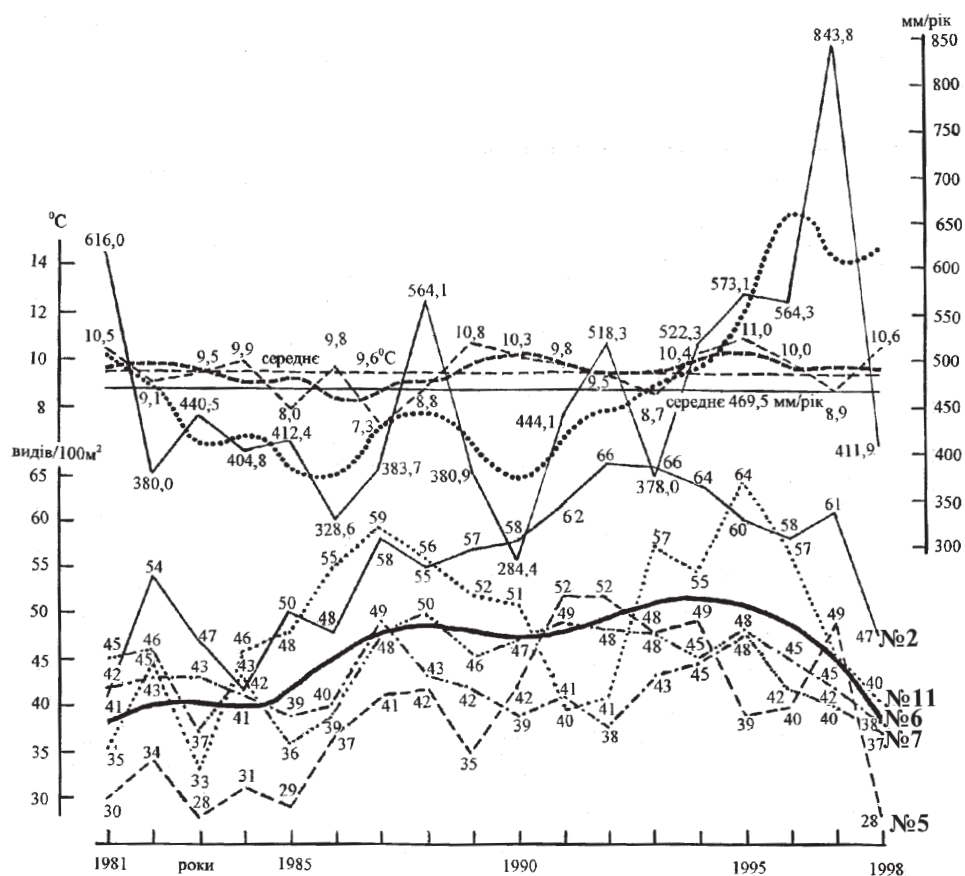


Рис. 1. Зіставлення коливань основних кліматичних показників (сум різнорічних опадів – суцільна тонка лінія; середьорічних температур – пунктир) в Хомутовському степу в 1981-1998 рр. (зверху) та динаміки видової насиченості на п'яти стаціонарних ділянках того ж степу і в той же час (внизу). № 2–11 – номери стаціонарних ділянок. Цифри поряд з кривими на графіках – абсолютні значення показників. Середні згладжені показники подані потовщеними лініями

Щоб охарактеризувати поведінку фітокомпонентів у динаміці, види розподілили на такі основні категорії: 1) «зникаючі»; 2) такі, що зменшують рясність і ценотичну роль в угрупованнях; 3) флуктуючі; 4) постійні; 5) такі, що збільшують ценотичне значення, та 6) такі, що «з'явилися» в ході сукцесії. Проте, як показав аналіз, більшість видів поєднувала ознаки двох або трьох названих категорій, внаслідок чого один і той же вид міг у різній мірі проявляти свою поведінку в ценозі на даній стадії резерватної сукцесії (наприклад, *Euphorbia sequeiriana* Neck. на більшості стаціонарних ділянок мала високий клас постійності, але, флуктуюючи, частіше зменшувала свою рясність у травостоях).

Найвищих значень видової насиченості (від 41 до 66, в середньому 55,2 види на 100 м²) досягали угруповання згаданої вище Д 2. У загальному списку ділянки за 18 років було відмічено 96 видів рослин, серед яких переважали постійні (40 видів). До них належать переважно звичайні степові аскатори (*Adonis wolgensis* Steven, *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronov, *Erysimum diffusum* Ehrh., *Limonium platyphyllum* Lincz., *Seseli*

tortuosum L., Veronica austriaca L. та ін.), почасти доміанти різного порядку (Festuca valesiaca Gaudin, Securigera varia (L.) Lassen, Medicago romanica Prodan, Achillea setacea Waldst. et Kit. та ін.). Значна частина постійних видів флуктуувала різнорічно за рясністю, зменшуючи (Elytrigia repens, Cardaria draba (L.) Desv.) або збільшуючи її (Alcea rugosa Alef., Convolvulus arvensis, Nepeta parviflora M. Bieb., Salvia nemorosa L. та ін.), а іноді поперемінно зменшуючи та збільшуючи її в окремі роки (Poa angustifolia, Marrubium praesox Janka).

Трохи меншою (32 види) групою були на Д 2 флуктуючі види, які постійно змінювали свою рясність, зникаючи або з'являючись в окремі роки (Ajuga chia Schreb., Camelina microcarpa Andrz., Eryngium campestre L., Filipendula vulgaris Moench, Hesperis tristis L. та ін), іноді «зникаючи» (Cephalaria uralensis (Murray) Roem. et Schult., Buglossoides arvensis (L.) I.M. Johnst., Thesium arvense Horv.) або «з'являючись» (Asparagus officinalis L., Salvia austriaca Jacq.). До флуктуючих за рясністю на Д 2 можна віднести також види високої зустріваності (постійні – Elytrigia repens, Poa angustifolia, Cardaria draba). Неухильно збільшували рясність і нарощували своє ценотичне значення в коливальному режимі (у флуктуаціях) Convolvulus arvensis, Marrubium praesox та Consolida paniculata (Host) Schur. До видів, рясність і ценотичне значення яких зростали поступально, належать такі постійні фітокомпоненти, як Glycyrrhiza glabra та Phlomis pungens Willd. За час спостережень на Д 2 «зникли» близько 10 видів. Частина з них уже тривалий час не відмічається в описах (Bromopsis inermis, Linum austriacum L., Otites chersonensis (Zapal.) Klokov, Potentilla humifusa Willd. ex Schlecht.), а в інших «зникнення» супроводжується багаторічними флуктуаціями (Goniolimon tataricum (L.) Boiss., Linum austriacum, Buglossoides arvensis, Thesium arvense, Jurinea arachnoidea Bunge). Водночас на Д 2 «з'явилося» не менше 25 видів, але з достатньою певністю до цієї категорії можна віднести Agropyron pectinatum (M. Bieb.) P.Beauv., Bromopsis riparia (Rehman) Holub, Lathyrus tuberosus L., Salvia austriaca, Serratula bracteifolia (Ljin ex Grossh.) Stank., Thalictrum minus L. та Galatella biflora. У багатьох видів «поява» супроводжувалася флуктуаціями (Asparagus officinalis, Carduus uncinatus M. Bieb., Galium aparine L., Lactuca serriola L., Consolida paniculata), навіть «зникненням» на невизначений час (Koeleria cristata (L.) Pers., Carduus acanthoides L., Stellaria graminea L., Verbascum ovalifolium Donn ex Sims., Allium inaequale Janka). У деяких видів після «появи» спостереження збільшення рясності і ценотичного значення (Elytrigia trichophora (Link) Nevski, Artemisia austriaca Jacq., Rhamnus cathartica).

Таким чином, на стаціонарній Д 2 протягом 18 років кількісно переважали постійні та флуктуючі види за значної кількості рослин, що «з'являлися». Крім того, Д 2 відзначалася найвищими у порівнянні з іншими стаціонарними ділянками показниками видової насиченості та видового багатства у валовому списку. Це можна пояснити тривалим відновлювальним характером багаторічних змін травостоїв, у складі яких завдяки ряду еколого-біоморфологічних особливостей зберігалася едифікаторна роль Glycyrrhiza glabra.

На час закладки стаціонарної Д 5 угруповання, як і на попередній Д 2, було пірійним і репрезентувало кореневищнозлакову стадію саморозвитку АЗС, яка характеризує час мінімальних рівнів біорізноманітності, або «сукцесійний колапс» (Ткаченко, 1992б, 1993). Перші кілька років видова насиченість на Д 5 не перевищувала 40 видів на 100 м², але в 90-х роках минулого століття крива на графіку змін видової насиченості часто досягала 40-52 видів на 100 м² (рис. 1). У цілому на Д 5 ці показники були одними з найнижчих (у середньому 39,2 види на 100 м²), а загальний список видів за весь час спостережень не перевищував 77 видів. У складі угруповань переважали едифікаторофобні флуктуючі види (30 видів – Carduus uncinatus, Crambe tatarica Sebeok, Erysimum diffusum та ін.). Відносно численною (26 видів) була категорія постійних видів (Medicago romanica, Achillea setacea, Adonis wolgensis, Falcaria vulgaris Bernh. та ін.).

Багато постійних фітокомпонентів поступово збільшували рясність і ценотичну роль (Poa angustifolia, Artemisia austriaca, Phlomis pungens, Salvia nemorosa, Stachys recta L.), помітно флуктуували (Convolvulus arvensis, Nepeta parviflora, Tanacetum millefolium (L.) Tzvelev, Veronica austriaca і ін.) або кількісно зменшувалися (Elytrigia repens). Іншою досить численною групою видів були такі, що «з'являлися» в ході резерватної сукцесії (14 видів: Onobrychis tanaitica Spreng., Galium aparine, Galatella biflora (L.) Nees, Tragopogon dasyrhynchus Artemcz. і ін.), хоча «поява» більшості з них напевне була пов'язана з різно-

тривалою періодичністю життєвих циклів, що в спостереженнях знаходить вираз як у «появі», так і в флуктуаціях (*Ranunculus illyricus* L., *Reseda lutea* L., *Linum austriacum* та ін.). Можливо, з тих же причин на Д 5 періодично «зникали», флуктуючи, *Astragalus onobrychis* L., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *G. podolica* Schult. et Schult. fil. і *Verbascum austriacum* Schott ex Roem. et Schult., а такі види, як *Thymus marschallianus* Willd. і *Centaurea adpressa* Ledeb, після «зникнення» на початку спостережень більше не з'являлися до їх кінця. До видів, які зменшували рясність і ценотичну роль у ході саморозвитку, можна віднести *Linaria vulgaris* та *Elytrigia repens* (остання була також постійним фітокомпонентом). Збільшували рясність на Д 5 переважно постійні (*Poa angustifolia*, *Limonium platyphyllum*, *Phlomis pungens*, *Salvia nemorosa*, *Stachys recta*), флуктуючі (*Amygdalus nana*) види та такі, що «з'явилися» під кінець спостережень (*Tragopogon dasyrhynchus*).

Отже, за наявності потужної основи з постійних і флуктуючих видів (66 % видів від усіх наявних категорій) слабо затухаючий динамізм забезпечувався на Д 5 переважно «появою» та зростанням рясності численних степових рослин (24 % від усієї кількості видів, серед яких едифікаторофільні *Poa angustifolia*, *Salvia nemorosa*, *Phlomis pungens*, *Euphorbia stepposa* Zoz ex Ptokh. та ін.), у той час як зменшення рясності і «зникнення» були властиві обмеженій кількості видів (9-10 % видів).

Деякі іншими співвідношеннями названих категорій відзначалися різнорічні стани фітоценозів на Д 6, динамізм видового складу якої характеризувався досить частою зміною співдомінантів (табл. 1). Тут видове насичення в окремі роки змінювалося від 38 до 49 (в середньому 42,2) видів на 100 м². У загальному списку нараховувався 81 вид рослин. Найчисленнішими категоріями на Д 6 були постійні (31 %), флуктуючі (24 %) види та такі, що «з'явилися» в травостої за час наших спостережень (24 %). Серед постійних видів досить типовими були *Festuca valesiaca*, *Achillea setacea*, *Securigera varia*, *Amygdalus nana* та ін. Значна частина їх характеризувалася флуктуаціями щодо рясності (*Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Artemisia pontica*, *Convolvulus arvensis*, *Nepeta parviflora*), зменшенням (*Cardaria draba*) або збільшенням (*Stachys recta*) рясності. Добре вираженими різнорічними флуктуаціями відзначалися численні степові інгредієнти (*Bellevalia sarmatica*, *Carduus acanthoides*, *Lactuca serriola*, *Linum austriacum*, *Veronica steppacea* та ін.), а менше вираженими вони були у *Galium ruthenicum* Willd., *Tanacetum millefolium*, *Trinia hispida* Hoffm. та у деяких степових бур'янів (*Berteroa incana* (L.) DC., *Fumaria vaillantii* Loisel.). Деякі флуктуючі види мали також статус постійних фітокомпонентів (*Elytrigia repens*, *Poa angustifolia*, *Stipa lessingiana* та *Convolvulus arvensis*). Кількісні показники рясності або осібногo проєктивного покриття деяких флуктуючих видів (*Elytrigia repens*, *Artemisia pontica*, *Convolvulus arvensis*) були достатніми для зміни співдомінантних видів в угрупованнях, але недостатніми для порушення конвергентних тенденцій у формуванні угруповань (*Poa angustifoliae*) на АЗС. У групі видів, що «з'явилися» на Д 6, нараховується 22 види, але істотних зміщень у складі угруповань вони не викликали (*Bromopsis inermis*, *Medicago romanica*, *Dianthus lanceolatus* Steven ex Rchb., *Limonium platyphyllum*, *Galatella biflora* та ін.). Істотною можна вважати лише появу *Rhamnus cathartica* (Ткаченко, 2000). Не викликало істотних змін «зникнення» 12 видів: *Crambe tatarica*, *Gonolimon tataricum*, *Seseli tortuosum*, *Stipa capillata* L. та ін., серед яких, флуктуючи, «зникали» *Thesium arvense* та *Erysimum diffusum*. Зменшували рясність за час спостережень *Inula germanica* (перестала бути співдомінантом), *Hesperis tristis* та *Cardaria draba* (остання була також постійним видом). Серед тих, що збільшували рясність, були постійні види (*Vicia tenuifolia* – під кінець спостережень стала співдомінантом, *Stachys recta*) та такі, що здійснювали це після «появи» (*Hypericum elegans* Steph. ex Willd., *Euphorbia stepposa*).

Таким чином, ні «поява», ні «зникнення» значної кількості видів істотно не вплинули на видимий склад угруповань Д6, на якій більше половини видів відносилися до постійних та флуктуючих. Фонова для АЗС рясність *Poa angustifolia* не змінилася тут внаслідок рясності інших, менш численних фітокомпонентів, хоча вони разом з іншими мобільними групами видів (флуктуючими, «зникаючими» та тими, що «з'явилися») певною мірою можуть відображати зміну в часі найменших нативних екофакторних характеристик місцезростань, характеру і напруженості внутрішніх взаємовідносин.

Під час закладання стаціонарних ділянок на плато Д 7 підбиралася як аналог Д 6, і ці ділянки розташовувалися поблизу одна від одної. З часом на обох ділянках не сталося

зміни головної домінанти – *Poa angustifolia*, проте на Д 7 проявилася фоновая тенденція переходу до чагарникового степу за участю *Amygdalus nana*, у той час як на Д 6 цей степовий чагарник лишився малопомітним постійним інгредієнтом, як і *Rhamnus cathartica*, що «з'явився».

У багаторічному списку видів Д 7 нараховувалося 75 видів, а видова насиченість в окремі роки змінювалася від 36 до 50 (в середньому 44,1) видів на 100 м². Основу травостою формували постійні (31) та флуктуючі (27) види. Перші з них за видовим складом були дуже близькими до таких же на Д6, проте серед них були також *Thymus dimorphus* Klok. et Des.-Shost., *Bellevalia sarmatica*, *Ornithogallum kochii* Parl., *Limonium platyphyllum* та ін., а до флуктуючих за рясністю входили: *Erysimum diffusum*, *Marrubium praesox*, *Onosma subtinctoria* Klokow, *Scabiosa ochroleuca* L. та інші численні інгредієнти. Серед флуктуючих постійних і спорадичних домінантів відмічені *Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis*, *Inula germanica*, *Marrubium praesox*, *Salvia nemorosa* та *Vicia villosa* Roth.

Досить численною була група видів, що «з'явилися» (14 видів: *Artemisia absinthium* L., *Cirsium ucrainicum* Besser, *Galatella biflora*, *Thalictrum minus* та ін.), у тому числі зі збільшенням рясності (*Galium aparine*) або з проявами різнорічних флуктуацій (*Lactuca serriola*, *Lavatera thuringiaca* L., *Linum austriacum*).

Чітко виражене «зникнення» на Д 7 сталося з *Ajuga chia*, *Asparagus officinalis*, *Centaurea adpressa*, *Dianthus lanceolatus*, *Stellaria graminea*, *Thesium arvense* та *Vincetoxicum maoticum* (Клеоров) Barbar., неухильно зменшувалися за показниками рясності *Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis* (вони ж були постійними), *Euphorbia stepposa* (флуктуював) та *Tragopogon major* Jacq. Постійно збільшували рясність лише кілька видів (*Amygdalus nana*, *Artemisia pontica*, *Lactuca serriola* та *Galium aparine* – після «появи»). Ценотично найбільш значущі види поєднували в собі дві категорії поведінки, тобто були постійними і флуктували щодо рясності (*Poa angustifolia*, *Inula germanica*), були постійними і неухильно збільшували рясність (*Artemisia pontica*, *Amygdalus nana*) або постійність у них поєднувалась зі зменшенням рясності (осібною проективного покриття – у *Elytrigia repens*).

Таким чином, мінливість рясності завжди є істотною характеристикою існування видів у ценозах і вона не залежить від ценотичної ролі виду в угрупованні, проте для малочисельних, інгредієнтних фітокомпонентів окремі прояви звичайного процесу коливання рясності можуть виявлятися запороговими і тоді вже йдеться про крайні його прояви – «зникнення» та «появу» рослин в ценозі. Стационарна Д 11 на час закладки у 1981 р. мала перериту сліпаками поверхню ґрунту, що могло істотно вплинути на хід автогенетичної сукцесії. У другій половині спостережного періоду тут помітно зросла ценотична роль різнотрав'я, проте видовий склад його досі сильно флуктує за роками. За нашими уявленнями, тут відбувається становлення різнотравної стадії саморозвитку (співдомінування *Artemisia austriaca*, *Phlomis pungens*, *Vicia tenuifolia*). Видове насичення на Д 11 змінювалося в широких межах: від 33 до 64 (у середньому 48,7) видів на 100 м². У загальному багаторічному списку нараховується 93 види. Динамізм угруповань підкреслюється помітним переважанням флуктуючих видів (41) над постійними (31). Разом ці категорії склали 61% видів від загального числа видів. Серед флуктуючих видів (*Koeleria cristata* (L.) Pers., *Bellevalia sarmatica*, *Dianthus lanceolatus*, *Potentilla obscura* Willd., *Viola suavis* M. Bieb. та ін.) трапляються сумнівні флуктуанти з неясно вираженою періодичністю (*Astragalus asper* Jacq., *Alyssum desertorum* Stepf, *Stellaria graminea*, *Elisanthe viscosa* (L.) Rupr. та ін.). Різнорічні флуктуації рясності відмічалися у деяких постійних видів (*Festuca valesiaca*, *Galium octonarium* (Klokow) Soo, *Limonium platyphyllum*, *Onobrychis tanaitica* та *Veronica austriaca*), а також у деяких видів рослин напередодні їх «зникнення» (*Erysimum diffusum*) та після «появи» (*Asparagus officinalis*, *Lactuca serriola*, *Lathyrus tuberosus*, *Lavatera thuringiaca*).

До постійних видів Д 11 належать усі домінанти фітоценозів сукцесійної системи, але вони завжди поєднували свою постійність зі збільшенням рясності (*Poa angustifolia*, *Artemisia austriaca*, *Phlomis pungens*, *Vicia tenuifolia* та ін.) або зменшенням її (*Bromopsis inermis*). До найчисленнішої групи постійних видів входять степові інгредієнти, що переходять в ранг домінантів лише за специфічних умов місцезростання (*Stipa pulcherrima* K. Koch, *Medicago romanica*, *Salvia nutans* L., *Thalictrum minus* та ін.). Група видів, що «з'явилися», нараховує 23 види. Ця ознака чітко проявилася у *Artemisia absinthium*,

Euphorbia sequierana, *Onosma subtinctoria*, *Centaurea diffusa* Lam. і *Thesium arvense*. Інші види «з'явилися», флуктуючи (*Lactuca serriola*, *Lathyrus tuberosus*, *Crambe tataria*, *Scabiosa ochroleuca*) або помітно нарощуючи свою участь у травостоях (*Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia stepposa* та ін.).

До категорії рослин, які збільшували участь у ценозах на Д 11, відносяться згадані вище постійні домінанти та деякі види, що «з'явилися» в ході сукцесії (*Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia stepposa*, *Tragopogon dasyrhyinchus*). Серед «зниклих» числиться сім видів (*Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Alcea rugosa*, *Eryngium campestre* та ін.). Група видів, чисельність яких зменшувалася, завжди поєднувала цю ознаку з постійністю (*Bromopsis inermis*, *Linaria vulgaris* Mill.), «зникненням» (*Ornithogalum kochii*) та флуктуаціями (*Seseli tortuosum*).

На наш погляд, співвідношення чисельності видів у складі динамічних категорій свідчить про тривання резерватних перетворень на Д 11, які супроводжуються значними коливаннями видового різноманіття.

Узагальнюючи наведені дані конкретних стаціонарних ділянок, слід відзначити, що за час спостережень (1981-1998 рр.) тут були зафіксовані значні різноманітні коливання видової насиченості (від 28 до 66 видів на 100 м² – рис. 1). З'ясувалося, що згладжена крива середньої кількості видів на стаціонарних ділянках характеризує лише короткий відтинок багаторічного циклу різночасових флуктуацій, який протягом часу спостережень не охоплює, лише наближається до замикання повного періоду коливань. Відсутність спрямованості цих змін більше властива угрупованням клімаксового типу, де навколо середніх значень відмічаються флуктуації числа видів на одиницю площі (Уиттекер, 1980).

Видове багатство всіх стаціонарних ділянок за час спостережень досягло 142 види, що становить близько чверті (23,5 %) від загальної чисельності видів Хомутовського степу (604 види). Проте внаслідок появи більшості видів у двох-трьох згаданих динамічних категоріях загальна кількість «учасників» процесу мінливості угруповань зростала вдвічі і становила 285 видів. Як відзначалося в характеристиці кожної стаціонарної ділянки, найчисельнішими були флуктуючі (95 видів) та постійні (66 видів) рослини. Таке співвідношення цих категорій забезпечує функціонування фітосистем у коливальному режимі. Властивості «флуктуанта» найчастіше проявляли *Belevalia sarmatica*, *Cirsium ucrainicum*, *Galium ruthenicum*, *Hesperis tristis*, *Poa angustifolia*, *Trinia hispida* та ін. Загалом ця найчисленніша група рослин включає переважно види з добре вираженою періодичною мінливістю рясності та участі в травостоях (близько 50 видів) і відносно слабкими проявами періодичності у рясності (понад 30 видів). Серед флуктуючих видів більшість нативних і потенціальних степових едифікаторів (*Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Artemisia pontica*, *Convolvulus arvensis*, *Euphorbia sequierana*, *Salvia nutans* та ін. – всього не менше 20 видів). Природно, що ця група рослин має широкі діапазони пристосувань, що збігаються з такими ж у видів інших категорій поведінки, насамперед з постійними видами, які періодично флуктували за рясністю. Отже, флуктуації є вираз динамічної нестійкості, високої мобільності, граничності стану і належності до процесу зростання функціональної ефективності угруповання, власне – до розвитку у певному спрямуванні. Можливо, цим обумовлюється чисельне переважання флуктуючих видів у фітоценозах, функціонуючих у коливальному режимі. Пороговий, межовий стан цієї групи зумовлює близькість її представників до категорії «зникнення» і «появи», які в межах флуктуючих видів є малочисельні, але важливі, оскільки можуть відображати процеси зміщень структури угруповань, де завжди є «зарезервовані» на випадок змін середовища фітоценокомпоненти.

Група постійних видів (66 видів) на всіх стаціонарних ділянках була завжди багаточисельною як базова у структурі фітоценозів, а її відносна стабільність, рясність і важливий фітоценотичний статус можуть свідчити про більшу екологічну відповідність даним умовам середовища (ресурсним характеристикам еконіш) та специфіку внутрішніх взаємовідносин, що склалися між основними ценокомпонентами на даній стадії саморозвитку. Набір постійних видів може забезпечувати сталість прогресивних здобутків адаптивного добору видів у ценогенезі та спадкоємність у саморозвитку з метою збереження фітосистеми. Як правило, до постійних видів відносяться переважно екологічно пластичні евритопні степанти, представлені різнотравними фітокомпонентами (*Adonis wolgensis*,

Achillea setacea, *Falcaria vulgaris*, *Phlomis pungens* і ін.), зрідка – злаками (*Festuca valesiaca*, *Elytrigia repens*). Безсумнівно, у цій групі є багато високовіолентних видів. Зокрема, тепер такий тип стратегії на АЗС демонструють *Poa angustifolia*, *Amygdalus nana*, *Phlomis pungens* та ін. Проте тут же можна бачити флуктуаційних і сукцесійних експлерентів (*Elytrigia repens*, *Cardaria draba*, *Convolvulus arvensis*, *Consolida paniculata*, *Marrubium praecox* та ін.), частина яких є не тільки постійними, але й досить рясними (домінуючими) видами. Близько половини постійних видів є домінантами або здатними стати ними за певних умов, насамперед після антропогенних втручань.

Групи відносно високостабільних видів, що характеризувалися зменшенням (11 видів) і зростанням (18 видів) ценотичної ролі в ценозах, є малочисельні, малоспецифічні, часто поєднані з усіма іншими типами поведінки (флуктування, «поява», «зникнення», постійність). Серед видів, рясність яких зменшувалась, є чимало домінантів (*Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Inula germanica*, *Stipa capillata*, *Convolvulus arvensis*). Можна припустити, що це види пограничних станів, які час від часу з'являються за межею толерантності і тоді їх пригнічення та витіснення зі складу угруповань має важливі наслідки. Для видів, що збільшували рясність і свою ценотичну роль у травостоях, екологічні умови та внутрішньоценотичні взаємовідносини склалися сприятливо або ж вони постійно поліпшувалися на даній стадії саморозвитку фітосистем. Можливо, що цих видів буває більше на ранніх, «швидких» стадіях демуації. До цієї категорії належать майже всі новітні домінанти резерватогенних угруповань (*Poa angustifolia*, *Amygdalus nana*, *Artemisia pontica* та ін.), хоча деякі види зберігають домінування з минулих стадій саморозвитку (наприклад, зі стадії кореневищних злаків) завдяки ефективності екобіоморфологічних пристосувань (*Elytrigia repens*, *Glycyrrhiza glabra*). Належність того чи іншого компонента фітоценозу до згаданих категорій може бути виразником його стратегії в резерватній сукцесії, незважаючи на те, що зміни у складі є зворотними (тимчасовими, циклічними). Тривале зниження чисельності нерідко призводить до «зникнення» як до своєрідного виходу в резерв на випадок несподіваних змін умов місцезростань. Значна частина «зникаючих» видів фактично є явно флуктуючими (*Astragalus onobrychis*, *Erysimum diffusum*, *Gagea bublifera*, *Goniolimon tataricum*, *Jurinea arachnoidea*, *Linum austriacum* та ін.), у той час як інші види цієї категорії відносяться до приховано флуктуючих або флуктуючих у значно триваліших відтинках часу, ніж тривалість нашого ряду спостережень (*Galatella villosa*, *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Otites chersonensis*, *Vincetoxicum maoticum* (Клеопов) Barbar. та ін.). Усього до категорії «зникаючих» на всіх стаціонарних ділянках було віднесено 31 вид, а тих видів рослин, що «з'являлися», нараховувалося до 64 (45 % від загального списку видів на всіх ділянках за всі роки спостережень). Характерними серед останніх були бур'яни та напівбур'янові фітокомпоненти експлерентної природи (*Lactuca serriola*, *Artemisia absinthium*, *Cirsium ucrainicum*, *Carduus uncinatus*, *Galium aparine*), у меншій мірі – види наступних стадій саморозвитку (*Galatella biflora*, *Thalictrum minus*, *Rhamnus cathartica* і ін.). В інших випадках, мабуть, маємо справу з флуктуаціями тривалої періодичності (*Asparagus officinalis*, *Euphorbia stepposa*, *Lavatera thuringiaca*, *Linum austriacum*, *Scabiosa ochroleuca*, *Tragopogon dasyrhynechus* та ін.). Види, що «з'являлися» на стаціонарних ділянках, лише зрідка ставали домінантними, але вони могли свідчити про спрямованість коригувань функціональної структури фітосистем на даній стадії їх саморозвитку.

Відмічене в нашому повідомленні (Ткаченко, Генів та ін., 1995) поступове збільшення біорізноманітності виявилось висновком з коротшого ряду спостережень (1981-1991 рр.), хоча флуктуаційний і коливальний характер мінливості вже тоді був помітним. Подальша зміна тренду на зменшення видової насиченості могла бути наслідком як флуктуацій навколо середніх значень мінливого середовища, так і циклічної мінливості структур і довкілля невизначеної тривалості. Картина ускладнюється наявністю власної періодичності в життєвій ритміці окремих фітокомпонентів та відсутністю жорсткої детермінованості їх еколого-ценотичної стратегії і поведінкової категорії (стабільні, флуктуючі, «зникаючі» та ін.). За умов стабільного середовища видова різноманітність може знижуватись внаслідок конкуренції в старих угрупованнях (Одум, 1986). Очевидно, що у всіх випадках справедливим слід вважати твердження, що флуктуаційна мінливість є форма стабільності угруповань (Работнов, 1973, 1983), один із найефективніших механізмів самоконтролю відповідності структур умовам оточуючого середовища.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Білик Г.І., Ткаченко В.С. Рослинний покрив абсолютно заповідної ділянки Хомутовського степу // Укр. ботан. журн. – 1971. – Т. 28, № 3. – С. 337-342.
- Список основных растений Северного Казахстана по жизненным формам и эколого-ценотическим группам / И.В. Борисова, Т.И. Исаченко, А.В. Калинина и др. // Тр. ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Геоботаника. Сер. III, вып. 13. Растительность степей Северного Казахстана. – М.; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 487-514.
- Липатова В.В. Растительность пойм / Растительность европейской части СССР. – Ленинград: Наука, 1980. – С. 346-372.
- Одум Ю. Экология: В 2 т. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
- Прядко О.І., Кофман И.Ш., Ткаченко В.С. Структурні особливості охоронної зони Хомутовського степу та вплив на неї забруднення пестицидами // Укр. ботан. журн. – 1991. – Т. 48, № 3. – С. 88-92.
- Работнов Т.А. Факторы устойчивости наземных фитоценозов // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1973. – Т. 78 (4). – С. 67-76.
- Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
- Сохадзе М.Е. Эколого-биологические и ценотические особенности растений бородачевой степи Восточной Грузии. – Тбилиси: Мецниереба, 1977. – 180 с.
- Ткаченко В.С. Графічна модель автогенної сукцесії Хомутовського степу // Укр. ботан. журн. – 1992а. – Т. 49, №2. – С. 16-21.
- Ткаченко В.С. Автогенез степів України: Автореф. дис... д-ра біол. наук. – К., 1992б. – 42 с.
- Ткаченко В.С. Резерватные смены и охранный режим в степных заповедниках Украины // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. – С.-Пб; М.: Ин-т географии РАН, 1993. – С. 77–88.
- Ткаченко В.С. К познанию механизма становления потенциальных фитоценоструктур Хомутовской степи // Вопросы степоведения. – Оренбург, 2000. – С. 82-92.
- Ткаченко В.С., Генов А.П. Резерватні зміни рослинності на абсолютно заповідній ділянці Хомутовського степу (УРСР) // Укр. ботан. журн. – 1988. – Т. 45, № 4. – С. 27-32.
- Ткаченко В.С., Генов А.П. Саморозвиток рослинного покриву Хомутовського степу // Укр. ботан. журн. – 1999. – Т. 56, № 3. – С. 259-266.
- Изменения видового разнообразия фитоценозов Хомутовской степи в ходе сукцессии / В.С. Ткаченко, А.П. Генов, Л.Ф. Генова, Л.В. Шупранова // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов: Материалы Рос.-Укр. науч. конф., посвященной 60-летию Центр.-Чернозем. заповедника, пос. Заповедный, Курская обл., 22-27 мая 1995 г.). – М., 1995. – С. 73 –74.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.

Надійшла до редколегії 09.09.02