

УДК 581.524:911.2: 591

В.С. Ткаченко

ФІТОІНДИКАЦІЯ ФЛУКТУАЦІЙНОГО МЕХАНІЗМУ ФОРМУВАННЯ ВИДОВОЇ РІЗНОМАНІТНОСТІ В САМОРОЗВИТКУ СТЕПОВИХ ФІТОЦЕНОЗІВ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

Методом комп'ютерної синфітоіндикації багаторічної мінливості екологічних факторів на стаціонарних ділянках невикористаного понад 70 років плакорного степу (Приазов'я, Україна) були відмічені слабкі, недостатні для структурних перебудов флуктуаційні коливання. Ординація ряду екофакторів візуалізує різнорічні флуктуації у межах характерних «флуктуаційних екопросторів» («нішових полів»), де вдається простежити три цикли тривалістю переважно 4–5 років. Зіставлення спрямованих зміщень параметрів деяких факторів із структурними змінами в угрупованнях часом висвітлювали каузальний бік послідовності домінування і виїзності ряду фітокомпонентів.

Ключові слова: резерватна сукцесія, моніторинг, синфітоіндикація, ординація факторів, різнорічні флуктуації, циклічність, структурні кореляції.

V.S. Tkachenko

Institute of Botany named after M.G. Kholodny, National Academy of Sciences of Ukraine

PHYTOINDICATION OF FLUCTUATION MECHANISM OF FORMING OF SPECIES' VARIETY IN SELF-DEVELOPMENT OF STEPPE PHYTOCENOSIS

As a result of computer synphytoindication of variation of ecological factors during many years at stationary steppe plots (Transazov, Ukraine) we noted fluctuations. An ordination of some ecological factors reflects perennial fluctuation in limits of so called characteristic fluctuation ecological spaces («niche fields»), within which it is possible to observe three cycles of 4–5 year duration. As a result of comparison of directed dislocations of some factors and structure changing within communities a casual side of sequences of domination or violency of some phytocomponents sometimes becomes apparent.

Key words: reserve succession, monitoring, synphytoindication, factor ordination, perennial fluctuation, recurrence, structure correlations.

Аналіз різнорічної мінливості складу степових угруповань показує, що ця мінливість значна і проявляється, зокрема, у флуктуаціях рясності різної тривалості, що свідчить про функціонування фітосистем пізніх стадій саморозвитку у коливальному режимі. Різнорічні зміни більшості фітокомпонентів настільки глибокі, що тільки асинхронність і різнотривалість ритмів, циклів і періодів перешкоджає формуванню за короткі строки дуже відмінних у структурному відношенні фітоценозів. Переважання флуктуацій над векторизованими змінами є характерна риса резерватної внутрішньоценотичної мінливості степових угруповань, яка у порівнянні з демутативною, очевидно, матиме інші співвідношення динамічних категорій у складі фітоценозів. Маловиразні і вдавано безнаслідкові зміни у співвідношеннях прийнятих динамічних категорій поведінки – види, що «зникали», зменшували свою ценотичну роль, флуктуювали, були постійними, зменшували ценотичне значення в угрупованнях та «з'являлися» (Особливості процесу ..., 2003), є відображення взаємовідносин між компонентами у фітосистемах, тому ці співвідношення згаданих категорій поведінки свідчать про специфіку сукцесії і є показник стану популяції і типу стратегії багатьох видів, а також наслідків конкурентних взаємовідносин. Крім того, у коливальному режимі існування вид буває присутнім і рясним не тільки внаслідок результату конкурентних взаємовідносин та поєднання перебігу сприятливих екологічних змін, але й внаслідок збігання в часі певної фази його життєвого циклу (Работнов, 1983).

Для повнішого з'ясування причинності спостережуваних у сукцесіях змін структури фітоценозів, динамічних категорій та виявлення можливої супровідної мінливості екологічних характеристик місцезростань ми дещо розширили коло з'ясування причинно-наслідкових зв'язків шляхом синфітоіндикації динаміки провідних екофакторів на кожній

© Ткаченко В.С., 2003

із стаціонарних ділянок Хомутовського степу. Для цього був використаний новітній метод комп'ютерної синфітоіндикації за уніфікованими шкалами (Дідух, Плюта, 1994). Динамічності картині змін екологічних характеристик місцезростань надала наявність багаторічного ряду однотипних фіксацій структури угруповань на стаціонарних ділянках, що сприяє також обґрунтуванню вірогідніших інтерпретацій взаємообумовленості чи залежності цих змін від структурних зміщень в угрупованнях.

Розгортка в часі ряду провідних факторів (вологості ґрунту – *Hd*, термічного режиму – *Tm*, континентальності клімату – *Kn*, кислотності ґрунту – *Rc*, вмісту в ґрунті азоту – *Nt*, кальцію – *Ca* та загального вмісту солей – *Tr*) представлена на рис. 1 у вигляді ламаних кривих зміни по роках абсолютних показників (в балах фітоіндикації) для кожної стаціонарної ділянки та згладженої кривої усереднених значень екофактора (потовщена лінія). Як видно зі шкал, подані до графіків коливань навколо середніх 18-річних даних («норми») діапазони коливань екофакторів у цілому були незначними (*Rc* – 0,2, *Ca* – 0,3, *Tr* – 0,4, *Nt* – 0,6, *Hd* – 0,7, *Tm* – 0,8 і *Kn* – 1,1 бала). Це може свідчити як про стабільність екофактора і складу угруповань, так і про добру припасованість (розведеність еконіші) структурних компонентів на даних стадіях саморозвитку степових екоценозів. В окремих випадках величини відхилень були на межі чутливості методу, хоча це не свідчить про відсутність певних екологічних змін. Найменші амплітуди коливань згладженої кривої усереднених значень екофактора відносно «норми» були властиві едафічним показникам *Nt*, *Ca*, *Rc* та *Tr*. Серед всіх стаціонарних ділянок тільки ділянка № 11 (далі – Д 11) помітно відрізнялася від інших підвищеним умістом карбонатів, лужнішими та дещо біднішими на азот ґрунтами.

Порівняння зафіксованих на цьому графіку змін ряду провідних екофакторів з раніше опублікованими даними мінливості видової насиченості угруповань, змін домінантного складу фітоценозів в автогенезі та основних кліматичних показників за час спостережень свідчить про відсутність виразної і достатньо вираженої причинно-наслідкової синхронізації і кореляції між ними, навіть з урахуванням можливого лагу релаксації. Тільки такі тісно взаємообумовлені екофактори, як *Rc*, *Ca* і *Tr*, синхронізувалися в загальних рисах змін більшості років, проте величина цих змін у цілому була дуже малою. Найбільшим розмахом різнорічної мінливості відзначалися кліматичні екофактори: кріоклімату (*Kr*) – 1,4; омброклімату (*Om*) – 1,2; континентальності клімату (*Kn*) – 1,1 і термоклімату (*Tm*) – 1,0 бала, що швидше за все відображає особливості побудови індикаційних шкал. Такий важливий для аридних екосистем екофактор, як *Hd*, характеризувався добре помітними коливаннями, і вони мали відносно вищу частотність, ніж усі інші фактори.

Отже, щорічна неспрямована мінливість екофакторів має місце в старих сформованих фітоценозах, але параметри змін у цілому незначні, вони не акумулюються в екосистемі і є недостатні для здійснення істотних структурних змін в угрупованнях. Тому можна припустити, що на тлі флуктуаційної мінливості екофакторів структурні зміни спричиняються адитивними, випадково синхронізованими впливами внутрішньоценотичних (переважно конкурентних) відносин.

Щоб з'ясувати характер і роль мінливості екофакторів у зв'язку зі структурогенезом угруповань та відображенням нею процесів саморозвитку і деяких функціональних особливостей пізньорезерватних угруповань, ми вдалися до ординації різнорічних станів стаціонарних ділянок у системі координат певних екофакторів. Простір ординаційного поля, що окреслюється довільною кривою по крайніх точках ординованих факторів, має для кожної ділянки специфічні обриси та розташування на координатному полі, і ми називаємо його «флуктуаційним екопростором», або «нішовим полем». В їх межах щорічні стани позначаються пуансонами (цифра поряд – порядковий номер року спостережень, указаний у табл. 1), а спрямлені траєкторії зміщень згідно мінливості екофактора позначені відповідним кожній ділянці типом пунктирної лінії. Щоб уникнути надмірного ускладнення рисунків з «флуктуаційними просторами», що накладаються, частина цих деталей для спрощення випускається. Місце середніх багаторічних значень ординованих екофакторів кожної стаціонарної ділянки подано хрестоподібними засічками.

На ординаційному полі екофакторів *Tm/Hd* «флуктуаційні екопростори» Д 5, Д 6 і Д 7 виявилися дуже близькими між собою, тому вони наклалися із збіганням точок середніх багаторічних значень *Hd* 8,45 бала та розсіюванням їх за *Tm* у межах 8,8–9,0 бала (рис. 2). Екопростори інших ділянок облямовують дані екополя, виявляючи дещо більші

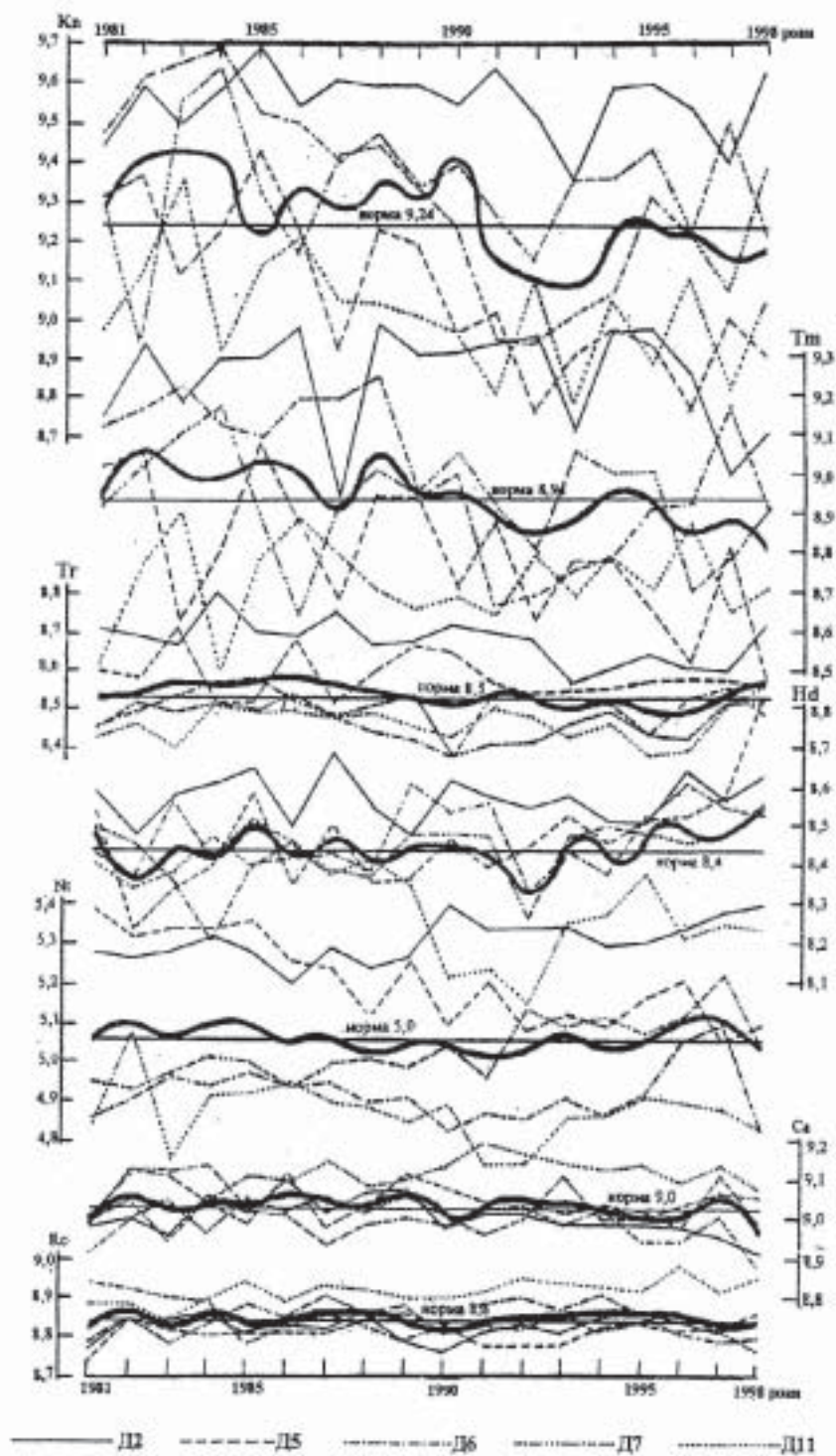


Рис. 1. Розгортка в часі мінливості провідних екологічних факторів на стаціонарних ділянках «абсолютно» заповідної ділянки Хомутовського степу в 1981–1998 рр. Умовні позначення: Д 2, Д 5, Д 6, Д 7, Д 11 – номери стаціонарних ділянок і відповідні їм лінії і пунктири кривих, що позначають мінливість екофакторів (у балах фітоіндикації) та згладженої кривої усереднених багаторічних значень (потовщена лінія) навколо середніх даних за 18 років (норми)

розходження по ординованих екофакторах, а саме: Д 2 виділяється не лише вищими значеннями *Tm*, але водночас і *Hd*, а Д 11 посіла найменші показники *Tm*, маючи значний діапазон значень *Hd*. У межах «флуктуаційного екопростору» Д 2 щорічна мінливість екофакторів відбувалась переважно на тлі загального зростання *Tm* та деякого погіршення *Hd*, що в цілому сприяло зміцненню позицій потужного едифікатора *Glycyrrhiza glabra* L. (табл. 1). На Д 11 сукцесія також супроводжувалася деяким погіршенням показників *Hd*, що, очевидно, знайшло певний вираз у зміні домінуючого довгокореневищного злаку *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub на короткокореневищний *Poa angustifolia* L. на 9-му році спостережень.

У пірійниках Д 5 відбувалося постійне зростання ценотичної ролі *Poa angustifolia*, яка під кінець спостережень стала едифікатором (табл. 1). За даними фітоіндикації ці зміни супроводжувалися широкими флуктуаціями з малопомітною тенденцією до зменшення *Tm* та незначного зростання *Hd*, що не надає впевненості у поясненні причини витіснення пірїю повзучого тонконогом вузьколистим. На Д 6 спонтанний рух ординаційних річних значень *Tm/Hd* не виявляє закономірності змін *Hd* (тільки під кінець спостережень цей показник ледь поліпшився), але відносно високі значення *Tm* на 1–8-му роках і деяке зниження їх на 9–18-му роках можна умовно синхронізувати зі змінами співдомінуючої *Inula germanica* L. на *Artemisia pontica* L. та *Vicia villosa* Roth.

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

Скорочення: 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 особнє проективне покриття (у %).

Послідовне розташування ординаційних точок на «флуктуаційному екопросторі» Д 7 виявляє деяке зменшення *Tm*, і це майже збігається у часі з вторгненням у травостій *Inula germanica*, а під кінець спостережень виявилася слабка тенденція до зростання *Hd*

(а також *Nt* і *Ca*), що позначилось на якісній структурній зміні – посиленні ценотичної ролі степового чагарника *Amygdalus nana* L.

Загалом на різних за розташуванням плакорних стаціонарних ділянках степу тенденції у змінах ординованих екофакторів *Tm/Hd* були слабкими, невиразними і несинхронними, що може свідчити про значну мозаїчність, плямистість степових екотопів щодо цих екофакторів, тенденцій їх мінливості та про неоднаковий ступінь їх впливу на структурні зміни угруповань. Загальний характер змін, безумовно, був флуктуаційним, проте на фоні хаотичних рухів подекуди простежувалися певні ознаки циклічності цих змін та певна спрямованість їх на окремих відтинках ряду спостережень. Зокрема, на початку

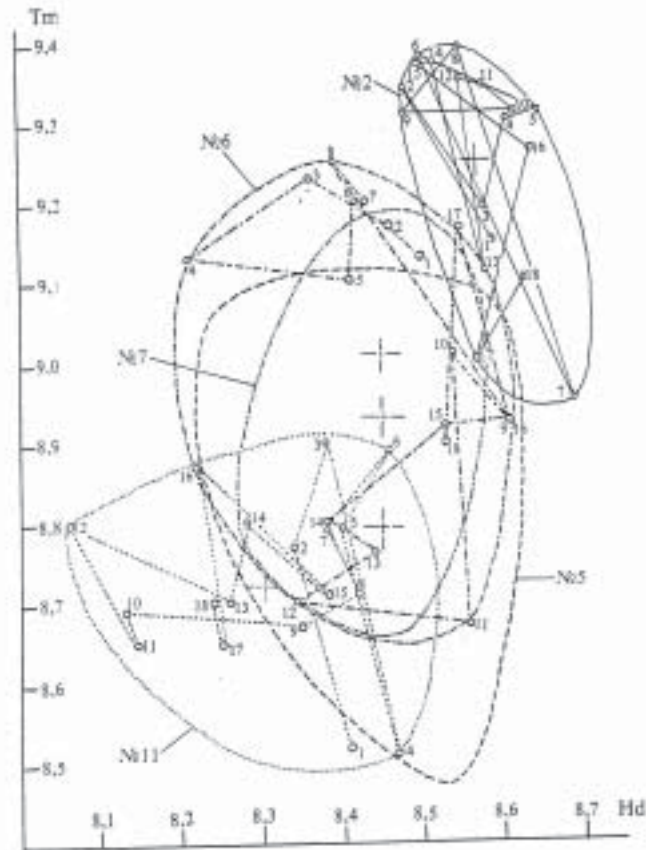


Рис. 2. «Флуктуаційні поля» стаціонарних ділянок Хомутовського степу, отримані за ординації різнорічних показників терморезиму (*Tm*) та вологості ґрунту (*Hd*). Межі екопростору кожної ділянки (номер їх вказується) та траєкторії щорічних змінь ординованих екофакторів (пуансони з порядковим номером року спостережень 1–18) позначені такими самими лініями і пунктирами, що і на рис. 1. Середні багаторічні значення екофакторів кожної ділянки показано хрестоподібними засічками. Для спрощення рисунка екопростори Д 5 і Д 7 не заповнені траєкторіями різнорічної мінливості

спостережень значення *Tm* були трохи вищими, а під кінець цього ряду дещо поліпшилися показники *Hd*. За весь час на «флуктуаційних екопросторах» ділянок простежується переважно по три петлі повернень до попереднього стану кожна тривалістю від 4 до 7 (частіше 5) років. Таке «топтання на місці» у вузьких межах «нішових полів» може свідчити про внутрішньофункціональну циклічність степових фітоценозів щодо ординованих екофакторів *Tm/Hd* з середньою тривалістю 4–7 років на даній стадії саморозвитку.

Розташування «флуктуаційних екопросторів» Д 2 та Д 11 в ординаційному просторі екофакторів *Hd/Nt* свідчить про їх крайні положення. З них Д 11 відзначалася найменшим

умістом мінерального азоту в ґрунтах та епізодичним виходом на найнижчі показники *Hd* у порівнянні з іншими стаціонарними ділянками (рис. 3). Як і в попередній ординаційній схемі, на Д 11 після 9-го року спостережень сталося значне зменшення вологості ґрунту (*Hd*), супроводжуване погіршенням показників *Nt*. У структурі угруповання Д 11 саме з цього часу перестав домінувати *Bromopsis inermis*. Під кінець ряду спостережень показники ординованих екофакторів повернулися до середніх значень, підкреслюючи флюктуаційний і циклічний характер цих змін. Інші стаціонарні ділянки зайняли в ординаційному просторі проміжні стани щодо *Hd* і *Nt*, проте фітоіндикаційні дані Д 5 свідчать про коливання *Hd* зі значною амплітудою, яка значно знизилася на 10-му році спостережень, а вміст азоту в ґрунті також зменшився. У структурі фітоценозу цей час збігся з помітним зростанням видової насиченості угруповання та близьким до переломних значень домінуванням *Poa angustifolia*. Можна припустити, що саме погіршення *Nt* було однією з причин втрати домінування *Elytrigia repens* (L.) Nevski і едифікаторного становлення *Poa angustifolia* (табл. 1).

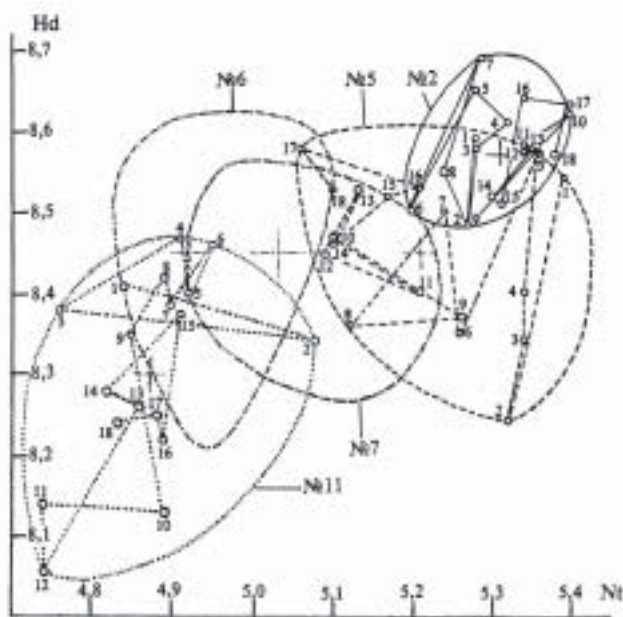


Рис. 3. «Флюктуаційні поля» стаціонарних ділянок Хомутовського степу, отримані за ординації різнорічних показників вологості ґрунту (*Hd*) та багатства його на азот (*Nt*). Див. пояснення до рис. 2. Для спрощення рисунка «флюктуаційні поля» Д 6 і Д 7 не заповнені траєкторіями мінливості екофакторів

За показниками *Nt* Д 6 була близькою до найбіднішої на азот Д 11, проте вона майже завжди мала краще *Hd*, особливо під кінець спостережень, коли серед домінантів у травостоях з'явилася *Vicia villosa* Roth, здатна самозабезпечити себе азотом завдяки симбіозу з нітробактеріями. Загалом на тлі незначного поліпшення *Hd* показники *Nt* майже незмінно лишалися низькими («стоптання» у лівій половині «флюктуаційного поля» Д 6), що могло стати однією з причин структурних змін відповідно до толерантності фітокомпонент до дефіциту азоту, а також послідовності у зміні різнотравних співдомінант: *Inula germanica* → *Artemisia pontica* → *Vicia villosa*.

Ординація багаторічних фітоіндикаційних показників Д 7 свідчить про тривалі флюктуації в рамках дуже низьких показників *Nt* і відносно низьких *Hd*. Проте на 12-му році спостережень (у 1992 р.) сталося стійке зміщення параметрів ординованих екофакторів у бік поліпшення *Nt*, після чого загальний «флюктуаційний екопростір» значно розширився, а серед співдомінантів вузьколисто-тонконогових угруповань з'явилися *Amygdalus*

papa L. та *Artemisia pontica*. Центральне положення Д 7 у системі ординації *Hd/Nt* та типовість перебігу сукцесійного процесу на ній можуть свідчити про загальну специфіку та факторну обумовленість таких змін на «абсолютно» заповідному степу (поліпшення *Nt* на основі симбіозу бобових з азотфіксуючими бактеріями).

Ординацією екофакторів *Hd/Tr* були виявлені «нішові поля» та параметри флуктуацій різнорічних екологічних характеристик стаціонарних ділянок (рис. 4).

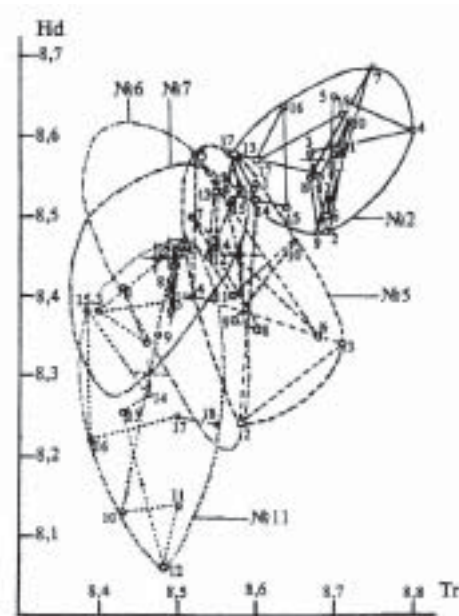


Рис. 4. Ординація різнорічних показників вологості ґрунту (*Hd*) та загального сольового режиму (*Tr*) на стаціонарних ділянках Хомутовського степу. Див. пояснення до рис. 2. Для спрощення рисунка «нішові поля» Д 6 і Д 7 не заповнені траекторіями різнорічної мінливості ординованих екофакторів

всіх стаціонарних ділянках виразніше простежувалася обернено пропорційна залежність між ординованими екофакторами. Параметри *Ca* охоплювали лише 1/10 частину діапазону цього екофактора у Хомутовському степу (Сиротенко, Ткаченко, 2000), займаючи переважно вищі його значення. Зіставлення змін екофакторів і структури фітоценозів показують, що на Д 2 домінування *Elytrigia repens* мало місце за низьких значень *Ca*, а формування *Glycyrrhizetum glabrae purum* приходиться на час максимальних значень цього екофактора. Втручання нових співдомінант на Д 2 під кінець спостережень можна пов'язати зі зменшенням показників *Ca* на тлі широких флуктуацій параметрів *Hd*. На Д 5 флуктуації *Ca* були незначними і відбувалися переважно в межах нижчих його значень навіть під кінець ряду спостережень, коли сталося помітне поліпшення *Hd*. Тому втручання *Poa angustifolia* до складу пірійників можна пов'язувати з деяким поліпшенням *Hd*, *Nt* та зменшенням параметрів *Tm*, *Ca* і *Rc*. Зменшення параметрів *Ca* спостерігалось на Д 6, особливо під кінець спостережень, коли в угрупованнях почала співдомінувати *Vicia villosa*. Параметри *Ca* на Д 7 сильно флуктували в межах 8,9–9,1 бала, тому тут нелегко встановити кореляцію цього екофактора з видимими структурними змінами в угрупованні. Д 11 помітно виділяється з-поміж інших стаціонарних ділянок відносно високою карбонатністю ґрунтів та низькими показниками *Hd*. Відмічене раніше погіршення *Hd* супроводжу-

Аналіз спрямованості більшості різнорічних змін приводить до висновку, що екологічні параметри по ординованих екофакторах *Hd/Tr* через 4–5 років поверталися до початкових значень, завершивши за час спостережень 3–4 повні цикли мінливості тривалістю від 3 до 6 (частіше 4) років. Усі «флуктуаційні поля» стаціонарних ділянок тісно згрупувалися на ординаційному просторі внаслідок зауженості параметрів *Tr*. Крайні значення *Tr* охоплювали «нішове поле» Д 2, на якій простежується певна тенденція до зменшення параметрів цього екофактора, та Д 11, де вони лишалися весь час спостережень відносно низькими. Найбільші розсіювання щорічних показників ординованих екофакторів були зумовлені зміною градієнта *Hd*, від якого *Tr* не виявляв на більшості ділянок помітної залежності. Тільки на Д 5 і Д 6 розширення діапазону *Hd* поєднувалося з тенденціями до посилення вилугуваності ґрунту, тому ми вважаємо за можливе встановлення тут потускулярного промивного режиму ґрунту. Якісні структурні зміни на Д 7 (поява співдомінуючого *Amygdalus papa*) сталися за надто слабких змищень у різнорічних співвідношеннях ординованих екофакторів, з яких *Hd* мала деяке поліпшення, а *Tr* – зниження вмісту солей.

Тісне згуртування ординаційних полів було характерним також для ординаційної схеми екофакторів *Hd/Ca* (рис. 5), але тут на

валося деяким збільшенням вмісту карбонатів, що могло впливати на згадані вище особливості сукцесійного процесу (Ткаченко, Генів та ін., 2003). У цілому підвищення карбонатності ґрунтів (*Ca*) супроводжувалося не лише погіршенням вологозабезпечення (*Hd*), але й інтенсифікацією флуктуацій у межах «ординаційних полів».

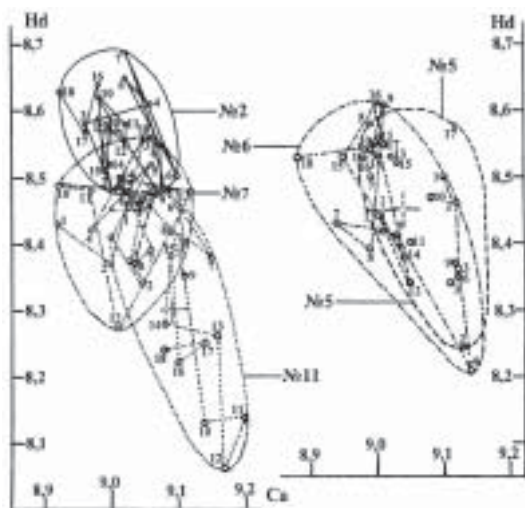
Оскільки кислотність ґрунтів (*Rc*) тісно пов'язана з їх карбонатністю (*Ca*), то «флуктуаційні поля» стаціонарних ділянок в ординаційній схемі *Hd/Rc* розташовуються таким же чином, як і за ординації *Hd/Ca*. Усі разом вони займають вузьку смугу, орієнтовану в ординаційному просторі згідно зі зворотною залежністю між екофакторами *Hd* та *Rc*. Основне спрямування флуктуацій, які тут абсолютно переважають над іншими формами мінливості, і найбільша їх амплітуда були пов'язані з уже відомою різнорічною мінливістю *Hd* (уверх і вниз уздовж ординати), тим часом як коливання *Rc* були вкрай малими. За час спостережень на ділянках було завершено по три цикли флуктуаційних змін тривалістю від 4 до 6 (частіше 6) років і в ряді випадків розпочато новий (четвертий незавершений) цикл.

На всіх ділянках ґрунти були нейтральними ($Rc = 8,7-9,0$ балів), з поліпшенням *Hd* їх вилугуваність повинна зростати, проте у флуктуаціях не вдається виявити загальну тенденцію у багаторічних змінах або простежити явну залежність будь-яких структурних змін від екологічних.

Для з'ясування залежності між багаторічними змінами екофакторів *Nt* і *Ca* та зв'язків їх зі структурними трансформаціями угруповань розглянемо їх ординаційну схему (рис. 6). Загальне розташування екопросторів стаціонарних ділянок свідчить про відсутність тісного взаємозв'язку між *Nt* і *Ca*. Диференціація ділянок визначалася головним чином за *Nt* (діапазон досягав 0,7 бала), оскільки показники *Ca* для них характеризувалися надто вузькими межами (діапазон 0,3 бала). Мінливість екофакторів за час спостережень вкладається в три цикли тривалістю 3–5 (частіше 4) роки кожен.

На Д 2 відмічалася поліпшення *Nt* за одночасного зменшення *Ca*, а починаючи з 10-го (1990-го) року, коли *Ca* був обмежений мінімальними рівнями, *Nt* досягало вищих значень. Цей злам на 10-му році спостережень був помітним також на Д 5, де на тлі флуктуюючих параметрів *Ca* показники *Nt* зменшувалися. У загальних рисах це можна пов'язати з втручанням у пірийні угруповання *Poa angustifolia* і наступним домінуванням цього виду в травості на Д 5 (табл. 1).

Рис. 5. Ординація різнорічних показників вологості ґрунту (*Hd*) та вмісту карбонатних сполук у ґрунті (*Ca*) на стаціонарних ділянках Хомутовського степу. Див. пояснення до рис. 2. Для спрощення рисунка на осі абсцис одна й та сама шкала *Ca* подається двічі, а на «флуктуаційному просторі» Д 5 відсутня пунктирна крива між різнорічними пунсонами



За даними ординації, на початку ряду спостережень (1981–1986 рр.) на Д 6 були відносно високі показники *Ca* на незмінно низькому фоні *Nt*, але потім у флуктуаціях сформувалася тенденція до зниження параметрів обох цих факторів, що могло сприяти стабільності домінування *Poa angustifolia*. Таким чином, одна із загадкових особливостей цього злаку, яка могла сприяти його стійкості і повсюдному домінуванню в ранньоклімаксових угрупованнях «абсолютно» запевідної ділянки Хомутовського степу, є його оліготрофність (низькі рівні *Nt*) у порівнянні з іншими кореневищними домінантами резерватогенних угруповань. Домінування *Poa angustifolia* обумовлене його толерантністю щодо *Nt*.

На Д 7 ординацією екофакторів *Nt/Ca* виявлено загальне зростання їх параметрів. Важливо, що протягом перших 12 років (1981–1992 рр.) екосистема функціонувала за низьких значень *Nt* (усі річні позначки їх «осіли» на нижньому краї «нішового поля»), що збіглося в часі з домінуванням *Poa angustifolia*, а під кінець спостережень рівень *Nt* за малозмінної *Ca* помітно піднявся (див. також рис. 3), що супроводжувалося розростанням *Amygdalus nana* та переходом цього чагарника до групи домінуючих фітокомпонентів. Ця залежність наводить на думку про те, що вища віолентність *Amygdalus nana* на пізніх стадіях саморозвитку степових екосистем обумовлена його відносною нітрофільністю в порівнянні з деякими різнотравними попередниками в автогенній сукцесії.

На Д 11 було помітним звуження діапазону коливань показників *Nt* та його загальне зменшення відносно початкового стану та середнього значення (центральної засічки в екопросторі), що в сукцесії можна пов'язати зі зміною домінування нітрофільного *Bromopsis inermis* на оліготрофніший *Poa angustifolia*.

Таким чином, ординація ряду екофакторів у часовій розгортці їх змін на тлі структурної мінливості угруповань розкриває деякі сторони екологічної сутності стратегії домінантів, причинності послідовної стадійності саморозвитку і домінування видів у сукцесійному ланцюгу (Білик, Ткаченко, 1971) та тривалості стійкості угруповань *Poa angustifoliae*.

Ординація кліматичних екофакторів *Om/Kn* виявила яскраво виражену пряму залежність між ними та загальну тенденцію до одночасного зменшення їх у ході сукцесії (рис. 7). За 18 років на кожній стаціонарній ділянці було завершено три цикли змін тривалістю 4–6 (частіше 5) років кожна. На відміну від інших ординованих пар екофакторів тут трапляються також 8–9-річні цикли. Загальна тенденція до послаблення контрастності режиму й аридності клімату була слабкою і мало виразною, вірогідно, забезпечуваною власним фітомеліоративним впливом на мікроклімат резерватних угруповань.

Таким чином, фітоіндикація мінливості екологічних характеристик ранньоклімаксових угруповань «абсолютно» заповідного степу в багаторічному ряду спостережень свідчить про відсутність значних спрямованих змін провідних екофакторів. Переважали короточасні різнорічні

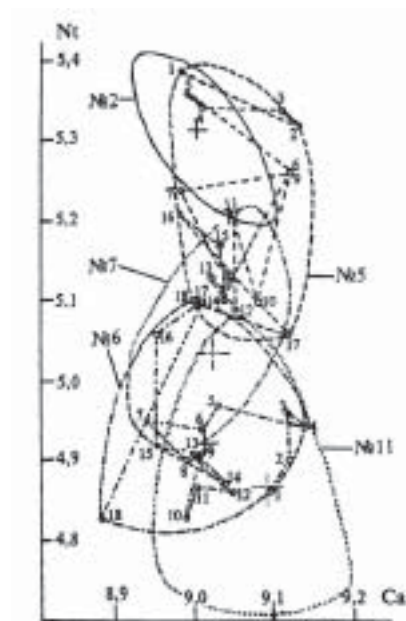


Рис. 6. Ординація різнорічних показників багатства ґрунту на азот (*Nt*) та вмісту в ньому карбонатних сполук (*Ca*) на п'яти стаціонарних ділянках Хомутовського степу. Див. пояснення до рис. 2. Для спрощення рисунка «флукуаційні поля» Д 2, Д 7, Д 11 позбавлені траєкторії різнорічної мінливості ординованих факторів

флукуації екофакторів навколо середніх значень, параметри яких через кілька років фактично поверталися до вихідних рівнів, породжуючи безліч асинхронних циклів. За 18 років спостережень в ординації мінливих екофакторів було відмічено по три цикли загальною тривалістю від 3 до 7 (значно частіше 4–5) років. Флукуації за параметрами були невеликими, особливо малим розмахом відзначалися едафічні екофактори, серед яких *Rc* і *Ca* можна вважати практично сталими. Деякі більшими були зміни кліматичних екофакторів. У цілому за весь час спостережень ці показники змінювалися в межах, як показано в табл. 2.

Діапазон флукуацій більшості екофакторів був таким, що достовірна кореляція їх зі структурними змінами в угрупованнях не відмічалася. Не виключено, що такі відносно малі амплітуди флукуацій свідчать про певний ступінь зрілості й усталеності екосистем (Гиляров, 1990). Проте дані ординації екофакторів на пізніх стадіях саморозвитку степових екосистем свідчать, що флукуаціями моделюється дрейфовий вектор, який зумовлює

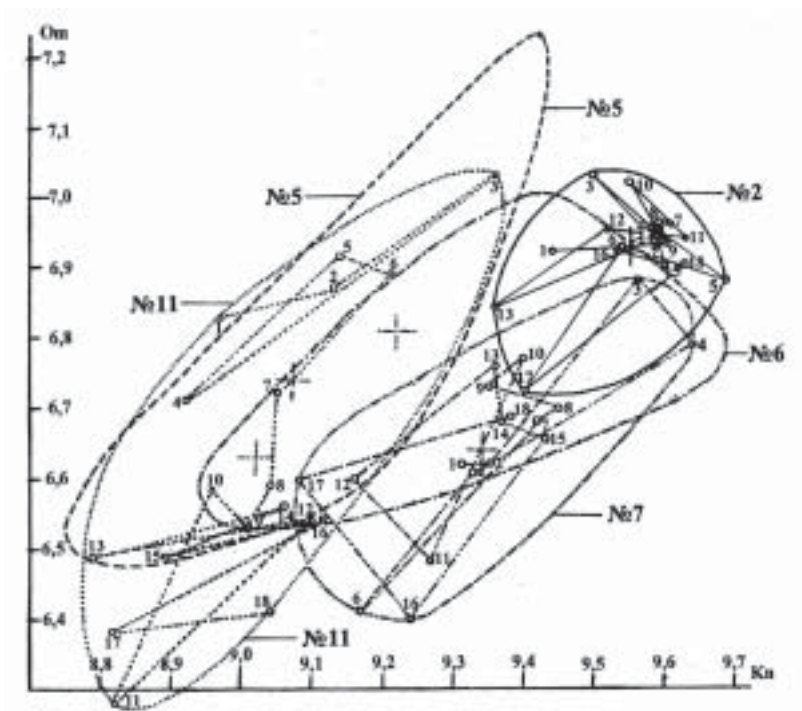


Рис. 7. «Флуктуаційні поля» п'яти стаціонарних ділянок Хомутовського степу, отримані за ординації кліматичних екофакторів – омброклімату (*Om*) та континентальності (*Kn*) в 1981–1998 рр. Див. пояснення до рис. 2. Для спрощення рисунка у «флуктуаційних екопросторах» Д 5 і Д 6 не подані траєкторії мінливості ординованих екофакторів

Таблиця 2

Показники мінливості екофакторів на стаціонарних ділянках Хомутовського степу у 1981–1998 рр. (у балах фітоіндикації)

№ з/п	Екофактор	Символ	Показники		Амплітуда мінливості	Середня мінливість за час спостережень
			max	min		
1	Карбонатність ґрунту	Ca	9,2	8,88	0,32	9,03
2	Кислотність ґрунту	Rc	8,92	8,74	0,18	8,84
3	Сольовий режим	Tr	8,8	8,38	0,42	8,53
4	Уміст азоту	Nt	5,4	4,83	0,57	5,06
5	Вологість ґрунту	Hd	8,83	8,06	0,77	8,44
6	Терморезим	Tm	9,39	8,47	0,92	8,94
7	Континентальність	Kn	9,69	8,57	1,12	9,24
8	Кріорежим	Cr	8,43	7,00	1,43	7,81
9	Омброклімат	Om	7,76	6,28	1,48	6,74

структурну мінливість угруповань. Крім того, наявність взаємообумовлених змін в екофакторній і структурній сферах наводить на думку про випадковий характер ефективних змін екофакторів за умови такого ж випадкового збігання їх спрямованості, збігу та накладання екзогенних впливів і життєвих ритмів окремих істотних фітокомпонентів.

Так, зокрема, незначний «злам» ряду фітоіндикаційних показників на всіх стаціонарних ділянках настав на межі 1990 і 1991 рр., що структурно позначилося на Д 2 на втручання *Poa angustifolia*, *Phlomis pungens* Willd. і остаточному переході *Elytrigia repens* на роль співдомінанти; на Д 5 приблизно в цей же час з'явився серед домінантів і остаточно став едифікатором тонконіг вузьколистий; на Д 6 сталася зміна різнотравних компонентів: *Inula germanica* на *Artemisia pontica* та *Vicia villosa*; на Д 7 відбулося насичення тонконогових травостоїв різнотравними компонентами та степовим чагарником *Amygdalus nana*; на Д 11 – остаточна втрата домінантного значення *Bromopsis inermis* і перехід до співдомінування різнотравних компонентів. Але чіткої кореляції між числом видів на ділянках з жодним окремо взятим екофактором не виявлено, що можна пояснити переважанням ендогенної обумовленості цього параметру угруповань. Сумарний же вплив кількох екофакторів міг справляти певний структурний ефект, про що свідчать відповідні кореляції парно ординованих екофакторів та флуктуаційних циклів.

Ординацією екофакторів були виявлені межі «полігонів топтання» («флуктуаційних екопросторів», або «нішових полів»), у межах яких відбувалися зміни провідних екофакторів протягом 18 років. Саме в цих межах траєкторії різнорічних флуктуацій, незважаючи на хаотичність руху різнорічних ординаційних пунктів, формували своєрідні петлі повернення до початкового стану, позначаючи згадану циклічність, яка, на наш погляд, є одна з прихованих інтегрованих функціональних характеристик степових екосистем. Отже, в «нішових полях» здійснюється візуалізація різнорічної мінливості екофакторів на конкретних ділянках степу. Величина, форма і розташування цих полів кожної стаціонарної ділянки відносно осей ординації були досить специфічними, хоча більшість з них значно перекривалася, накладалася у двомірному просторі, що вказує на близькість екологічних параметрів угруповань степового типу. Тому не лише вид, але й ценоз має свій нішовий простір і центр його щодо ординованих екофакторів, показаний засічками на «флуктуаційних полях», можна вважати центром екологічних пристосувань угруповання. Розміри «нішових полів» ценозу визначаються сумою екофакторних толерантностей усіх особин угруповання, їх внутрішньценотичною взаємодією, взаємовпливами реалізованих ніш, а центр пристосування розташовується поблизу від точки середніх багаторічних значень параметрів ординованих екофакторів. На певній відстані від цієї точки вірогідніші розведені і прилягаючі ніші, зони послабленої конкуренції, а біля центру градієнти ординованих екофакторів часто перекриваються, зростає щільність упаковки осібних ніш видів та напруженість конкурентних взаємовідносин. Тому «поява» нових фітокомпонентів вірогідніша на окраїнах «нішових полів», а серед цих компонентів частіше можуть траплятися нестепові, «чужіші» елементи. Замкнутість угруповань (Куркин, 1973) також може визначатися віддаленістю індивідуальних еконіш від типових, статистично середніх параметрів еконіш видового пулу. Фактично можливі настільки значні амплітуди флуктуацій (відхилень від центру екологічних пристосувань), що спонукають до «зникнення» деяких фітокомпонентів. Визначення ступеня перекривання ніш (Джиллер, 1989) в угрупованні також стає можливим на основі порівняння параметрів «нішових просторів» у однакових за масштабами ординаційних схемах, за приблизно однакової чисельності і щільності видів. Оскільки серед видів, що «з'являються», практично відсутні степові едифікатори, то у них, як у всіх асектаторів, екологічний оптимум зміщений у бік екологічного песимуму домінанта (Куркин, 1973). Поява «клімаксових» видів *Poa angustifolia* і *Amygdalus nana*, які в цілому характеризуються неекстремальними умовами існування, у просторовій структурі «абсолютно» заповідного степу супроводжувалася конвергенцією численних кореневищнозлакових, дерниннозлакових і різнотравнозлакових угруповань. За даними ординації екофакторів, однією з причин таких структурних змін і домінування *Poa angustifolia* є її толерантність щодо *Nt*, тим часом як вища віолентність *Amygdalus nana* обумовлена його відносною нітрофільністю. Однією з причин затухання стадії домінування довгокореневищних злаків могло бути погіршення показників *Nt*. З цієї ж причини відбувалася

послідовна зміна домінування різнотравних фітокомпонентів, серед яких симбіотична нітрофікація за участі *Vicia villosa* могла підготувати умови для експансії *A. nana*.

Така обумовленість резерватної стабільності приховує в собі високу вірогідність багаторічних тривалих (можливо, внутрішньовікових) циклів саморозвитку (циклічної автогенної сукцесії) у майбутньому як наслідку оліготрофізації та наступної нітрофікації степових екотопів навіть за умови досить сталого, провідного для аридних екосистем екофактора *Hd*, тісно і позитивно корелюючого з *Nt*. Проте каузальність таких складних процесів важко пояснити взаємодією лише кількох екофакторів, профільюючих структуру фітоценозів, оскільки в будь-якому угрупованні є багато асинхронно, в флуктуаціях різноспрямовано змінюваних екофакторів, лише часом випадково таких, що збігаються з життєвими циклами видів і багатьма сильними екзогенними впливами, тим часом як для становлення певної стадії саморозвитку потрібна одночасна оптимізація численних екофакторів й екотопічних параметрів місцезростань. Таким чином, з'ясовується, що крім гомеостатичних механізмів стабільності саморозвитку степових екосистем (Ткаченко, 1992) існує його екофакторний (екотопічний, переважно едафічний) супровід, що має флуктуаційно-коливальну природу з модуляцією низькочастотніших зміщень екофакторів і структур. З'ясування принципів його функціонування можливе за умови дослідження угруповань у динаміці, у просторовому і часовому русі, коли види проявляються у взаємодії зі всіма компонентами екосистеми.

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.
- Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990. – 191с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
- Куркин К.А. Эколого-фитоценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов / Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 137-148.
- Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 296 с.
- Сиротенко П.О., Ткаченко В.С. Фітоіндикаційна характеристика «Хомутовського степу» станом на 1970 р. // Укр. ботан. журн. – 2000. – Т. 57, № 5. – С. 489-498.
- Ткаченко В.С. Автогенез степів України: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – К., 1992. – 42 с.
- Особливості процесу формування видової різноманітності на пізніх стадіях саморозвитку фітосистем Хомутовського степу / В.С. Ткаченко, А.П. Генов, Л.Ф. Генова, Л.В. Шупранова // Екологія та ноосферологія. – 2003. – Т. 13, № 1-2. – С. 31-40.

Надійшла до редколегії 20.11.02