

Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів

ОЛЕКСАНДР ЄВГЕНОВИЧ ХОДОСОВЦЕВ

МИХАЙЛО ФЕДОСІЙОВИЧ БОЙКО

ОЛЬГА ВОЛОДИМИРІВНА НАДСІНА

ЮЛІЯ АНАТОЛІВНА ХОДОСОВЦЕВА

Ходосовцев О.Є., Бойко М.Ф., Надсіна О.В., Ходосовцева Ю.А., 2011: **Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів.** *Чорноморськ. бот. ж.*, Т.7, № 1: 44-66.

Обговорюється незалежність та відокремленість мохових та лишайникових угруповань від угруповань судинних рослин. Продромус псамофітних угруповань Нижньодніпровських арен складається з чотирьох лишайникових асоціацій – *Cladonietum alcicornis* Klement (1953), *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev ass. nova, *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev ass. nova, *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev ass. nova, які належать до союзу *Cladonion sylvaticae* Klement (1950) порядку *Peltigeretalia* Klement (1950) та однієї мохової асоціації – *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev ass. nova союзу *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschm. (1967) порядку *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschm. (1975). Усі угруповання об'єднуються у клас *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* Mohan (1978). Лишайникові угруповання є індикаторами інтенсивності дефляційних процесів на нижньодніпровських аренах. За градієнтом зменшення сили дефляції вони утворюють такий ряд: 1) *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* (інтенсивні процеси дефляції); 2) *Cladonietum subulato-fimbriatae* (помірні процеси дефляції); 3) *Xanthoparmelietum pokornyi* (рівновага між дефляційно-демутаційними процесами); 4) *Cladonietum alcicornis* (інтенсивні процеси демутації). Пірамідальні та коржикоподібні морфоструктури лишайника *Placynthiella uliginosa*, які утворюються на пісках, також є біоіндикаторними показниками інтенсивності дефляційних процесів. Робота ілюстрована 6 фітоценотичними таблицями та рисунками.

Ключові слова: *Cladonion sylvaticae*, *Ceratodonto-Polytrichion*, лишайники, мохоподібні, асоціації, синтаксономічні таблиці, дюни, Україна

KHODOSOVTSSEV O.YE., BOIKO M.F., NADYEINA O.V., KHODOSOVTSEVA YU. A., 2011: **Lichen and bryophyte associations on the lower Dnieper sand dunes: syntaxonomy and weathering indication.** *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 7, № 1: 44-66.

Differences between spatial and functional positions of lichen and bryophyte associations vs. higher plant communities are shown. We recognized four lichen associations in the lower Dnieper sand dunes: *Cladonietum alcicornis* Klement (1953), *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev ass. nova, *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev ass. nova, *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev ass. nova; all belonging to the union *Cladonion sylvaticae* Klement (1950) from the order *Peltigeretalia* Klement (1950). One bryophyte association, *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev ass. nova, was recognized; it belongs to the union *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschm. (1967) from the order *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschm. (1975). We consider the stage of stabilization of the substrate as the leading factor in succession of terricolous lichen and moss communities on sand dunes at lower Dnieper. With increasing of stabilization of weathering, lichen and bryophyte communities alternate in the following order: (1) *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei*; (2) *Cladonietum subulato-fimbriatae*; (3) *Xanthoparmelietum pokornyi*; (4). *Placynthiella uliginosa* growing on sand dunes forms pyramid-forming or pancake-forming microrelief, which indicate intensities of weathering vs. stabilization.

Keywords: *Cladonion sylvaticae, Ceratodonto-Polytrichion, lichens, bryophytes, associations, relevés, sand dunes, Ukraine*

ХОДОСОВЦЕВ А.Е., БОЙКО М.Ф., НАДЕИНА О.В., ХОДОСОВЦЕВА Ю.А., 2011: **Лишайниковые и моховые сообщества нижнеднепровских арен: синтаксономия и индикация дефляционных процессов.** *Черноморск. бот. ж.*, Т. 7, № 1: 44-66.

Показано независимость моховых и лишайниковых сообществ от сообществ сосудистых растений. Протромпус псаммофитных сообществ нижнеднепровских арен состоит из четырёх лишайниковых ассоциаций *Cladonietum alcicornis* Klement (1953), *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev ass. nova, *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev ass. nova, *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev ass. nova, которые принадлежат союзу *Cladonion sylvaticae* Klement (1950) порядка *Peltigeretalia* Klement (1950), и одной моховой ассоциации *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev ass. nova союзу *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschm. (1967) порядка *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschm. (1975). Все сообщества объединяются в класс *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* Mohan (1978). Формирование эпигейных лишайниковых сообществ на нижнеднепровских аренах зависит от интенсивности дефляционных процессов. По уменьшению силы дефляционных процессов, их можна расположить в ряд: 1) *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* (интенсивные процессы дефляции); 2) *Cladonietum subulato-fimbriatae* (умеренные процессы дефляции); 3) *Xanthoparmelietum pokornyi* (равновесие между дефляционно-демутационными процессами); 4) *Cladonietum alcicornis* (интенсивные процессы демутации). Пирамидальные и коржиковидные морфоструктуры лишайника *Placynthiella uliginosa*, которые образуются на песках, также являются биоиндикаторными показателями интенсивности дефляционных процессов. Работа проиллюстрирована 6 фитоценологическими таблицами и рисунками.

Ключевые слова: *Cladonion sylvaticae, Ceratodonto-Polytrichion, лишайники, мохообразные, ассоциации, синтаксономические таблицы, дюны, Украина*

Лишайникові та мохові угруповання у фітоценології

У фітоценології однією з тенденцій є включення до описів рослинних угруповань разом з судинними рослинами також мохоподібних, водоростей, лишайників і навіть грибів, незважаючи на гетеротрофну природу останніх двох груп організмів. Фітоценоз характеризується взаємодією компонентів, певною структурованістю та виконанням ряду функцій в екосистемі [ШЕЛЯГ-СОСОНКО та ін., 1991]. Лишайникові та мохові угруповання підпорядковуються кодексу фітосоціологічної номенклатури, хоча не завжди відповідають фітоценозам [ВЕБЕР и др., 2005]. Енергетичні та функціональні характеристики спорових та судинних рослин суттєво відрізняються. В першу чергу це пов'язано з різним водним режимом, інтенсивністю біохімічних процесів та віддачі первинної продукції компонентам гетеротрофного блоку. Завдяки пойкилогібридності, порівняно слабшій інтенсивності біохімічних процесів та перерозподілу первинної продукції лишайники та мохоподібні відрізняються від решти автотрофів екосистеми, складеного перш за все вищими судинними рослинами.

Стосовно лишайників виникає також проблема їх місця у фітоценозі. З таксономічної точки зору це гриби, які мають усі характерні пристосування до гетеротрофного живлення, і тому угруповання лишайників близькі до мікоценозів. З іншого боку лишайник це біологічна система, в якій присутній автотрофний компонент. Логічно, що фітоценоз будуть складати лише симбіотичні водорості. Однак, з практичної точки зору, відокремлювати автотрофну складову з лишайників та розглядати окремо було б абсурдно і не логічно. Лишайники займають специфічне положення між автотрофним та гетеротрофним блоками екосистем.

Стосовно мохоподібних, треба відзначити, що їх угруповання в значній мірі автономні, мало залежать від угруповань судинних рослин. Це пояснюється тим, що займаючи свої еконіші, мохоподібні без особливих змін можуть переживати дію

декумбачії, тобто заміну ярусів деревної або трав'янистої рослинності верхніх ярусів [Бойко, 1992]. Вони розвиваються своїм шляхом, за своїми специфічними законами. Мохоподібні можуть витримувати великі перерви у водозабезпеченні, перебувати весь цей час у стані повного висихання, здатні переносити зневоднення до повітряно-сухого стану. На піщаних аренах, де лімітуючим екологічним фактором є вологість місцезростання, усі домінуючі види пойкилоксерофіти, що здатні переносити повне зневоднення без шкоди для себе і переходити при цьому до стану криптобіозу. Для цих видів часте сильне зневоднення до повітряно-сухого стану є нормою реакції.

Встановлення ієрархії фітоценозів, незалежно від методології, майже завжди відбувається на основі наявності автотрофних макрооб'єктів на вибраній ділянці опису. Дослідники, які володіють знаннями в галузі систематики судинних рослин, завжди помічають тільки свої об'єкти. З іншого боку, для надання угрупованню "цілісності" інші дослідники намагаються включати у описи лишайники та мохоподібні. При обробці валових таблиць останні включаються до діагностичних видів синтаксонів. Так, діагностичними видами класу *Juncetea trifidi*, що поширений в субальпійських та альпійських луках, є *Thamnia vermicularis*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis* та *C. succullata*. Для союзу *Cladonio-Pinetum*, що об'єднує угруповання хвойних бореальних лісів з розвинутим лишайниковим покривом, діагностичними видами є *Cladonia mitis* та *C. rangiferina* [Миркин и др., 2001]. Інші автори обмежуються встановленням дрібніших варіантів асоціацій з мохами або лишайниками, наприклад *Inulo-sabuletori-Rumicetum acetoselliae* var. *Cladonia furcata* [УМАНЕЦЬ, СОЛОМАХА, 1999]. Грунтові водорості взагалі ніколи не беруться до уваги фітоценологами, однак окремі альгоугруповання вже досліджуються спеціалістами альгологами [ЛЕВАНЕЦЬ, СОЛОМАХА, 1996].

З формальної точки зору, для об'єктивного опису фітоценозу необхідно включати увесь автотрофний комплекс. Однак, при логічній послідовності операцій виділення синтаксонів, більшість лишайників, водоростей та мохоподібних повинні попадати в діагностичні види найвищих синтаксонів. Це цілком зрозуміло, тому що: 1) останні часто займають досить великі простори, непридатні для заселення вищими рослинами, тобто де вищі рослини не трапляються або трапляються обмежено; 2) ареали організмів «криптогамного блоку» набагато ширші за ареали судинних рослин. Отже, якщо формально дотримуватися методології описів фітоценозів, можна дійти до ситуації екстремального хаосу в системах рослинності.

Небезпідставно в ботаніці виділились напрямки дослідження окремих автотрофних груп організмів, які мають оригінальну будову, специфічні фізіологічні процеси, а також зв'язки з абіотичними компонентами в екосистемах. Таким чином, епілітні, епіфітні та епігейні угруповання «криптогамного блоку» суттєво розрізняються щодо функціонування в екосистемі, інтенсивності енергетичного обміну, та ін., що дає підставу розрізнити їх в ранзі незалежних синтаксономічних одиниць [ХОДОСОВЦЕВ, 2006]. Згідно з А. АНТІ, D. OKSANEN [1990], виділення епіфітних, епіксилічних та епілітних угруповань лишайників не викликає сумніву і вони легко класифікуються завдяки переважанню їх саме на цих субстратах (мінімальний ареал у цьому випадку може сягати кількох сантиметрів). На відміну від цих угруповань, епігейні угруповання характеризуються значною сумішшю лишайників, мохів, водоростей та судинних рослин.

Як відмічає P.L. NIMIS [1990], включення всіх автотрофних компонентів до одного фітоценозу не є простим рішенням проблеми, тому що виникає інша проблема: вичерпний опис локального фітоценозу веде до неможливості класифікації фітоценозів. Виникають труднощі у порівнянні подібних стацій протягом всього ареалу. Оскільки криптогамні рослини, порівняно із вищими судинними рослинами мають ширші ареали, тому подібні лишайникові та мохові угруповання можуть зустрічатися на великій відстані, проте разом з ними будуть зростати зовсім інші види судинних

рослин. Виділення угруповань криптогамів – лишайників та мохоподібних, як своєрідних типів фітоценозів, є більше виправданим, чим їх урахування у синтаксонах вищих рослин.

На перший погляд здається, що при описі локального фітоценозу лишайники та інші організми криптогамного блоку потрапляють у межі виділеної ділянки і тому повинні входити у даний фітоценоз. Елементи фітоценозу мають діаметрально протилежні властивості, з одного боку фітоценоз континуальний, а з іншого – дискретний. Всі компоненти фітоценозу знаходяться на певній відстані один від одного і мають мозаїчне розташування. Для логічних операцій опису та подальшої класифікації фітоценозів необхідно виділити на місцевості його пробні ділянки. Для степової рослинності на плакорі це можуть бути ділянки 10 x 10 м. Для опису лишайникових та мохових епігейних угруповань достатньо 1 x 1 м, а іноді ще менших ділянок, що займають міждернинні проміжки серед степових рослин. Методика опису угруповання не означає, що саме ця, конкретна пробна ділянка зайнята певним фітоценозом. Лишайникові та мохові угруповання, сітчасто займаючи вільні міждернинні проміжки, можуть утворювати власні, незалежні угруповання між угрупованнями вищих судинних рослин. Тобто, територіально ці угруповання не перетинаються. Крім того, криптогамні угруповання можуть існувати без зміни діагностичних видів при повному оновленні рослинного фітоценозу.

В структурі фітоценозу лишайники розглядали як певні синузії [Бязров, 1969, 1970]. Це простежується навіть в працях, де для лишайників обґрунтовано виділення окремих ліхеноценозів [Григора, Соломаха, 1990]. Під синузією розуміють яруси, які сформовані рослинами різних життєвих форм [Миркин и др., 2001]. Функціональна, енергетична, екологічна та просторова відмінність лишайникових та мохових угруповань від угруповань судинних рослин не дозволяє розглядати їх у ранзі синузій угруповань цих рослин.

У мохових угрупованнях синузії виділяються на основі відмін життєвих форм (форм росту) мохоподібних: дернисті синузії з *Atrichum undulatum*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* та ін., подушкові синузії з *Leucobryum glaucum*, видів *Orthotrichum* та ін., килимові синузії з *Leucodon sciuroides*, *Pylaisia polyantha*, *Hypnum pallescens* та ін., плетивні синузії з *Brachythecium albicans*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* тощо [Бойко, 1978].

В лишайникових угрупованнях чітко виділяються окремі ліхеносинузії, наприклад у степових ландшафтах: синузія кущистих вільноіснуючих *Cetraria steppae*, *Cladonia subrangiformis*, синузія лускатих та накипних прикріплених до ґрунту *Placidium squamulosum*, *Endocarpon pusillum* та ін. [Ходосовцев, 2006].

В публікаціях останніх років лишайникові синтаксони розглядають як мікроугруповання [BÜLTMANN, DANIELS, 2009]. Приймаючи таке тлумачення, ми повинні усвідомлювати наявність макроугруповань, тобто угруповань судинних рослин та наноугруповань – угруповань ґрунтових або епігейних водоростей. В екстремальних умовах середовища, макро- та мікроугруповання можуть кардинально змінюватися. В тундрах та пустелях лишайникові угруповання можуть конкурувати як за біомасою, так і за розмірами ярусів з угрупованнями судинних рослин. В пустелях Намібії висота ярусів лишайників в епігейних угрупованнях *Teloschistes capensis* сягає 20 см заввишки [LORIS et al., 2009], що є більшим за ефемерні судинні рослини, які там з'являються у вологі сезони року.

Отже, своєрідність функціонування, енергетичні характеристики, хорологічні особливості, просторова диференціація, розподіл первинної продукції та своєрідність екології дає підстави вважати угруповання лишайників та мохоподібних синтаксономічно окресленими та відокремленими від угруповань судинних рослин.

Угруповання криптогамів можуть дати додаткову інформацію щодо впливу факторів навколишнього середовища на екосистеми та показати їй певні сукцесійні

стадії. Особливо це стосується наземних екосистем холодних та жарких пустель та напівпустель, степів, рухливих пісків та лясів.

Представлені нижче результати мали за мету опис епігейних угруповань лишайників та мохоподібних на території нижньодніпровських арен, порівняння їх з асоціаціями судинних рослин, які були описані на цій території раніше, та виявлення біоіндикаторних властивостей виділених асоціацій та їх компонентів.

Природні умови

Від Нової Каховки до Кінбурнської коси (Херсонська та Миколаївська області) понад заплавою Дніпра і Дніпровським лиманом на протязі 150 км розташовані 7 великих піщаних масивів – арен, відокремлених одна від одної вузькими супіщано-суглинковими зниженнями [ПРИРОДА ..., 1998]. До заплави Дніпра безпосередньо прилягають п'ять з них – Каховська, Козачелазерська, Олешківська, Збур'ївська та Іванівська. На південний схід від Олешківського масиву на відстані 15 – 20 км від заплави Дніпра розташована Чалбаська арена. Ще один масив розташований на Кінбурнському півострові. Загальна площа арен становить 161 тис. га. Абсолютна висота арен становить від 0 до 45 м н.р.м.

Показники сонячної радіації коливаються в межах 115 – 120 ккал/см²/рік з річним обсягом радіаційного балансу 50 – 55 ккал/см²/рік. Середньорічна температура повітря на піщаних аренах становить +9,8°C. Самими жаркими місяцями є липень і серпень. Середня температура у липні +22,7°C. Максимум температури повітря в серпні дорівнює +40°C. Температура на поверхні голого піску в ясний безвітряний день о 13 годині у травні сягає +40°C, а у середині вересня +44°C. Максимальна температура піску у червні зафіксована на межі +62°C [ГОРДІЄНКО, 1969]. Середній мінімум температури припадає на січень і дорівнює –6,2°C. Абсолютний мінімум буває у лютому –33°C.

За рік на Олешківських пісках у середньому випадає 368 мм опадів. Дві третини опадів випадає впродовж семи теплих місяців (квітень-жовтень), інша третина – в холодний період. Сніговий покрив лежить в середньому 38 днів [АТЛАС..., 1987]. Відносна вологість повітря о 13 год. в літні місяці не перевищує 49-43%, в жовтні і березні цей показник доходить до 60%. Відносна вологість повітря, як відомо, впливає на інтенсивність випаровування вологи з поверхні простору. Відповідно великі величини її свідчать про значне випаровування вологи. Середнє фізичне випаровування 0,3-0,7 мм/добу. Влітку у дні після дощів воно збільшується до 2-3 мм/добу, а в період довгої відсутності опадів зменшується до 0,15-0,2 мм/добу.

Переважають вітри північно-східного (17,3%), східного (13,1%) і північного (10,1%) румбів. Найменша кількість вітрів зареєстрована для південно-східного (5,5%) і південного (7,2%) напрямків. Штиль буває у 14,7% випадків. Середньорічна швидкість вітру дорівнює 5,4 м/сек, у січні і лютому – 6 м/сек. Дрібні піщинки починають рухатись при швидкості вітру близько 4 м/сек [ГОРДІЄНКО, 1969].

Дефляційні процеси на нижньодніпровських аренах

Фактори дефляції поділяються на облігатні та факультативні [ГОРДІЄНКО, 1969]. До облігатних належать ґрунти та клімат, а до факультативних – вплив людини та тварин. Деструктивний вплив останніх на ґрунти легкого механічного складу у посушливому кліматі з частими та сильними вітрами звичайно і представляє дефляцію. Аридний клімат нижньодніпровських арен та переважання піщаних ґрунтів створюють передумови для їх дефляції з часів пізнього голоцену.

Рух піщаних дюн відбувається у авегетаційний для судинних рослин період, з листопада по квітень, північно-східними та східними вітрами, коли вітри відповідних румбів відзначаються найбільшою швидкістю. Як вважає І.І.ГОРДІЄНКО [1969] швидкість вітрів відіграє важливу роль у формуванні горбистого рельєфу Олешківських пісків. Типові горбисті піски мають таку структуру: поле дефляції,

дефляційно-аккумуляційне поле, аккумулятивний вал, котловина видування та базис дефляції. Баланс дефляційно-аккумуляційного процесу зводиться до видування піску з поля дефляції і до накопичення його на аккумулятивному валу тієї самої кучугури, перетворення котловини у дрібно-горбисте аккумулятивне поле. Найінтенсивніше пісок видувається з поля дефляції. За рік виноситься у середньому шар товщиною до 20 см, тому поля дефляції представляють найгірші умови для рослин. У різні відрізки часу роздування пісків посилюється або сповільнюється, піски оголюються або заростають.

Рослинність та стадійність дефляційно-демутаційних процесів

Рослинність нижньодніпровських арен досліджується починаючи з початку ХХ століття [Пачоский, 1904]. Майже протягом усього ХХ ст. рослинність описували за доміантною системою [Пачоский, 1915, 1922, 1923, 1927; Климентов, 1926; Лавренко, Прянишников, 1926; Лавренко, 1927; Лавренко, Порецкий, 1928; Косець, 1936; Афанасьев и др., 1952; Алексеенко, 1954; Блик, 1956; Гордєнко, 1969; Рослинність УРСР, 1973; Тимошенко, 1997, 1999; Ткаченко, Лисенко, 1998] і тільки у відносно недавніх публікаціях [Уманець, Соломаха, 1999; Карнатовська, 2006] – за флористичною класифікацією на основі школи Браун-Бланке. Причому у першій праці до комплексних асоціацій з судинними рослинами включено лишайники та мохоподібні.

Зміна рослинності на Олешківських пісках у процесі дефляції під впливом пасквальної дигресії була описана Є.М. Лавренком [1927, 1940], який встановив чотири стадії пасквальної дигресії: 1) дерновинних злаків; 2) стрижнекорених дводольних; 3) кореневищних рослин та 4) голих пісків з куртинами зіноваті дніпровської. Пізніше він виділяв уже п'ять стадій [Лавренко, 1940]: 1) голі піски; 2) слабо зарослі піски (5-25% проективного покриття); 3) середньо-зарослі (25-50% проективного покриття); 4) добре зарослі (50-80% проективного покриття); 5) вторинний степ. Першою стадією процесу відновлення Лавренко [1940] називає стадію «голых песков с разбросанными на них кое-где одиночными экземплярами некоторых псаммофитов». І.І.Гордєнко [1969], застосовуючи комплексний підхід та використовуючи дані про тваринний світ, геологічну діяльність і ценотичні умови, першою стадією називає «житняково-раakitниковую на очень разбитых, развеваемых песках», а другою – «раakitниково-житнякову на бугристых песках с изреженным растительным покровом».

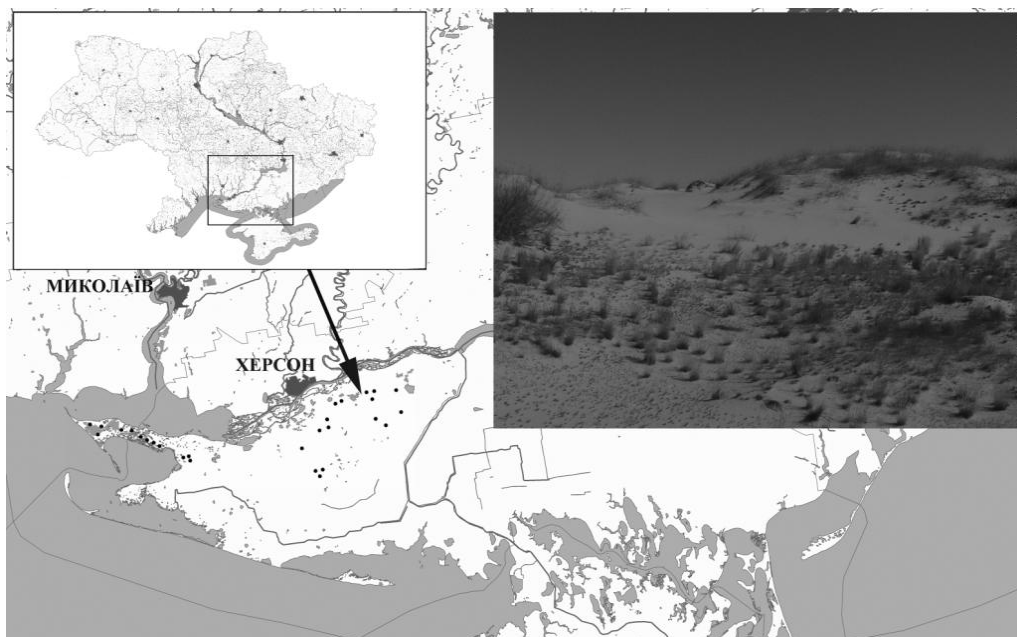


Рис. 1. Локалітети лишайникових та мохових угруповань на території нижньодніпровських арен.

Fig. 1. The Lichen and moss communities on sand dunes at the lower Dnieper.

Однак при цьому, обидва автори зовсім не враховували участь несудинних рослин та лишайників у процесах формування або відновлення рослинного покриву пісків. Тобто, пропускалися піонерні, ініціальні стадії утворення фітоценозу. Згідно з нашими дослідженнями [Бойко, 1982, 1984; Бойко та ін., 1984] першою стадією заростання голих пісків є бактеріальна стадія. Другою, яка помітна неозброєним оком, є водоростева стадія. Водорості місцями утворюють товсту кірку, до 2 см завтовшки, яка являє собою щільно переплетені і склеєні сланями водоростей піщинки. Водоростева кірка може витіснятися мохами або довго співіснувати з проростаючими через неї судинними рослинами. Третьою стадією, нерідко паралельною з водоростевою, є мохово-лишайникова. Між мохами і лишайниками відбуваються певні взаємодії. У більш ксеричних умовах мохи витісняються лишайниками, але у більш вологих (у зниженнях рельєфу) переважають мохи, лишайники можуть взагалі бути відсутні. Тому на піщаних аренах третьою стадією є загальна мохово-лишайникова стадія [Бойко, 1982, 1984]. Враховуючи матеріали досліджень [Лавренко, 1940; Гордієнко, 1969; Бойко, 1982, 1984; Бойко и др., 1984] маємо таку послідовність стадій процесу демутації нижньодніпровських пісків: 1) бактеріальна, 2) водоростева, 3) мохово-лишайникова, 4) житняково-зіноватева, 5) зіноватево-житнякова, 6) різнотравно-злакова, 7) злаково-полинова, 8) полинова.

Матеріали та методи

Матеріалами для роботи стали описи лишайникових та мохових угруповань на відкритих ділянках нижньодніпровських арен (Рис. 1). Епігейні угруповання мохоподібних природних гайків нами не аналізувалися. Всього було виконано 140 фітоценотичних описів, з яких біля 50% було вибракувано після первинної обробки. Лишайники та мохоподібні описувалися на пробних ділянках 1 x 1 м незалежно. Судинні рослини відмічалися, але аналізувалися окремо. Кожний опис, крім видового складу, включав дані щодо загального проективного покриття лишайників, мохоподібних, судинних рослин, піску, висоти лишайникового покриву, експозицію схилу дюни, нахил поверхні та кількість видів у описі. В описах була використана шкала рясності Й. Браун-Бланке [Миркин и др., 2001]: г – вид дуже рідкісний, покриття незначне; + – вид рідкісний, має мале проективне покриття до 1%; 1 – проективне покриття 1-4%; 2 – проективне покриття 5-25%; 3 – проективне покриття 25-50%; 4 – проективне покриття 50-75%; 5 – проективне покриття більше 75%. Класи постійності: I – менше 20%, II – 21-40%, III – 41-60%, IV – 61-80%, V-81-100%. Обробка описів проводилася шляхом перетворення фітоценотичних таблиць вручну відповідно до принципів школи Й. Браун-Бланке у форматі таблиць Excel. Як константні нами розглядаються види, що мають в асоціаціях постійність вище 60% (IV та V класів), як домінантні – види, що мають проективне покриття вище 20% (рясність – 2-3). Опис нових лишайникових та мохових угруповань проводився згідно рекомендацій фітоценотичного кодексу номенклатури [Вебер и др., 2005]. Номенклатура назв мохоподібних наведена за чеклістом мохоподібних України [Бойко, 2008], а лишайників – за електронним ресурсом Index fungorum. Результати синтаксономічної обробки наведені у таблицях. Блоки діагностичних видів асоціацій виділені рамками. Деякі таксономічно проблемні види лишайників, зокрема *Cetraria steppae* та *Xanthoparmelia pokornyi*, були спеціально досліджені з використанням стандартних морфолого-анатомічних [Оксер, 1974] та хімічних [Orange et al., 2001] методів.

Результати досліджень

Асоціація *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev ass. nova
(табл. 1, рис. 1Б).

Діагностичні види: *Xanthoparmelia pokornyi*, *Cetraria steppae*

Константні види: *Cladonia foliacea*, *Cl. rangiformis*, *Xanthoparmelia pokornyi*

Домінантні види: *Cetraria steppae*, *Cladonia arbuscula*, *Cl. foliacea*, *Cl. rangiformis*, *Xanthoparmelia pokornyi*

ГОЛОТИП: опис N 8 (табл. 1, рис. 1): Україна, Херсонська область, Голопристанський район, Чорноморський біосферний заповідник, Івано-Рибальчанська ділянка, біля південного кордону, слабо-бугристий рельєф, корд. N46°26.227 E32°05.376, 2.05.2010, вик. О. Ходосовцев.

СИНХОРОЛОГІЯ: нижньодніпровські ацени півдня степової зони України (Козачелазерська, Олешківська, Івано-Рибальчанська, Чалбаська, Збур'ївська, Кінбурнська коса).

СИНЕКОЛОГІЯ: ксерофітні, ацидофільні угруповання піщаних масивів нижньодніпровських арен. Вони приурочені до слабо закріплених вершин піщаних дюн у бугристому або слабо-хвилястому рельєфах або схилів незначної (близько 5°) крутизни, а також займають підвищені ділянки на плакорних ділянках псамофітного степу. Одним з головних факторів, який впливає на склад цього угруповання є помірна інтенсивність дефляційних процесів. Дане угруповання лишайників формується внаслідок рівноваги між процесами дефляції та демутації піщаних масивів.

СИНМОРФОЛОГІЯ: Угруповання маловидові, асоціація включає всього 8 видів лишайників. Їх проєктивне покриття 30-70 %. Ділянки вільного від рослин піску займають близько 20-30%. Угруповання мозаїчно займають проміжки між псамофітними рослинами, які мають проєктивне покриття від 10 до 40%, з мінімальним ареалом близько 20 см у діаметрі. Висота лишайникового покриву сягає 3 см. Серед життєвих форм представлені домінуючі листуваті види: *Xanthoparmelia pokornyi*, *Cladonia foliacea*, куцисті *Cladonia rangiformis*, *Cl. mitis*, *Cl. rei*, *Cetraria steppae*, накипні: *Placynthiella uliginosa* та *Diploschistes muscorum*, які в асоціації є рідкісними.

ВНУТРІШНЯ ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ: На закріплених західних аренах (Івано-Рибальчанська, Чалбаська, Кінбурнська коса) в асоціації з високою константністю присутній *Cladonia sylvatica*, тоді як на східних аренах (Олешківська, Козачелазерська) цей вид повністю випадає з асоціації.

Зв'язок з іншими угрупованнями: На дюнах у бугристому типі рельєфу межують з лишайниковими угрупованнями *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei*, які виражені по краях котловин видування. Угруповання судинних рослин *Centaureo brevicepsis-Festucetum beckeri* Vicherek (1972) мають близьку синекологію та територіальне розташування.

Особливо слід відмітити субасоціацію *Centaureo brevicepsis-Festucetum beckeri cerastiosum pseudobulgarici* Umanets et Solomacha (1999), яка представляє угруповання, характерні для піщаного степу Лівобережжя Нижнього Дніпра, приурочені до ділянок з первинним алювіальним рівнинним рельєфом з середніми та слабо-розвинутими піщаними ґрунтами [УМАНЕЦЬ, СОЛОМАХА, 1999]. Ще одна асоціація, яка знаходиться у близькому синекологічному просторі, є асоціація судинних рослин *Secalo-Stipetum botysthenicae* (Korzh. 1987) ex Dubyna, Neuhauslova et Shelyag (1995), що характерні для територій піщаного степу і які знаходяться під впливом випасу.

Xanthoparmelia pokornyi, як характерний вид, також входить до складу угруповання *Parmelietum hypoclistae* Klem. 1930, описаного з відкритих аридних територій центральної Європи [KLEMENT, 1955]. До цього ж угруповання, яке представлено 11 видами, входить як характерний *Xanthoparmelia sublaevis* (Nyl.) Hale (= *Parmelia hypoclista* (Nyl.) Klement. Останній вид відсутній в Україні. Крім того до складу асоціації входить *Collema tenax* та *Cetraria islandica*, які також відсутні на території нижньодніпровських арен і є діагностичними видами зовсім різних класів лишайникових синтаксонів. Крім того, *Cetraria islandica* не зустрічається у степовій зоні України в цілому. Наявність видів *Cladonia foliacea* та *C. rangiformis* з високою константністю зближує нову асоціацію з *Cladonietum alcornis* Klem. (1955). Однак, ця асоціація, яка в оригінальному описі складається з 14 видів, не містить *Xanthoparmelia pokornyi* і включає майже усі види, які діагностують високі синтаксони. Отже, представлена асоціація *Xanthoparmelietum pokornyi* є оригінальною та має свої синекологічні, синморфологічні та синхорологічні відмінності.

Таблиця 1

Описи асоціації *Xanthoparmelietum pokornyi*

Table 1

Relevés of <i>Xanthoparmelietum pokornyi</i>																		
Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	C
Номер опису авторський	5	6	27	30	31	32	33	34	28(20)	20	18	21	26	29	21(10)	24(13)	64-10	
Абсолютна висота, м	7	6	6	6	5	5	6	8	34	-1	2	-1	3	4	15	15	10	
Проективне покриття лишайників, %	50	50	40	50	50	70	50	40	30	60	35	50	50	50	10	5	40	
Проективне покриття мохоподібних, %	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	+	
Проективне покриття судинних рослин, %	30	30	40	30	30	20	30	20	10	20	35	30	25	30	30	15	25	
Проективне покриття піску, %	20	20	20	20	20	10	20	40	60	20	30	20	25	20	60	65	35	
Висота лишайникового покриву, см	3	3	2	3	2	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	2	
Експозиція схилу дюни	-	-	-	-	S	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	S	-	
Нахил поверхні, градусів	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15	-	
Кількість видів лишайників в описі	4	4	5	5	3	5	5	5	6	4	4	4	4	4	5	4	4	
D.s. ass. <i>Xanthoparmelietum pokornyi</i>																		
<i>Xanthoparmelia pokornyi</i>	+																	V ^{r-2}
<i>Cetraria steppae</i>	+																	V ^{r-2}
D.s. all. <i>Cladonion sylvatica</i>																		
<i>Cladonia arbuscula ssp. mitis</i>	2	2	2	2	3	3	2	1	+									III ⁺³
D.s. ass. <i>Cladonietum alcornis</i>																		
<i>Cladonia foliacea</i>	2	2	1	1	r	2	3	2	2	2	2	3	2	2	1	1	2	V ^{r-3}
<i>Cladonia rangiformis</i>	3	3	2	3	2	2	3	2	2	2	2	2	2	3	+	+		V ⁺³
D.s. ass. <i>Placynthiellum (uliginoso)-Cladonietum (rei)</i>																		
<i>Placynthiella uliginosa</i>	r																	I ^{r-1}
<i>Cladonia rei</i>	1																	I ⁺¹
Інші види лишайників:																		
<i>Diploschistes muscorum</i>																		I ⁺
<i>Cladonia furcata</i>																		I ¹
<i>Xanthoparmelia camtschadalis</i>																		I ¹

Етикетки описі: 1 – Херсонська область, Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, схил кучугури біля вишки, коорд. N46°27.492 E31°57.475, 1.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 2 – там же, коорд. N46°27.473 E31°57.476, 01.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 3 – там же, Івано-Рибальчанська ділянка, півд. частина, коорд. N46°26.035 E32°04.868, 02.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 4 – там же, 46 26.128 E32 05.463, виконали О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 5 – там же, коорд. N46°26.145 E32°05.468, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 6 – там же, коорд. N46°26.199 E32°05.499, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 7 – там же, коорд. N46°26.213 E32°05.438, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 8 – там же, коорд. N46°26.227 E32°05.376, 02.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 9 – Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, бугристий рельєф, вершина котловини видування, коорд. N46°22'56.5" E 032°47'20.7", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 10 – Миколаївська область, Очаківський район, Кінбурнська коса, РЛП "Кінбурнська коса", орхідне поле, плаский рельєф, 01.05.2010, коорд. N46°28.350 E31°40.483, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 11 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Геройське, озеро Чорне, дорога на Василівку, слабо-бугристий рельєф, вершина кучугури, 01.05.2010, коорд. N46°29.228 E31°50.991, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 12 – Миколаївська область, Очаківський район, Кінбурнська коса, РЛП "Кінбурнська коса", орхідне поле, плаский рельєф, коорд. N46°28.291 E31°40.458, 01.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 13 – Херсонська область, Голопристанський район, Івано-Рибальчанська ділянка, південна межа, біля шлагбауму, коорд. N46°25.999 E32°04.934, 02.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 14 – там же, коорд. N46°26.030 E32°05.011, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 15 – Цюрупинський район, окол. Цюрупинська, ботанічний саказник "Саги", біля дороги на Н. Каховку, неподалік від моста через залізничну колію, коорд. N 46°36'42.9" E 032°51'32.9", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 16 – там же, коорд. N46°36'40.3" E 032°51'32.2", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 17 – Козачелазерська арена, національний природний парк «Олешківські піски», урочище Раків Куточок, хвилястий рельєф, N 46°38'10.6" E 033°01'34.0", 25.04.2011, вик. О.Ходосовцев.

Асоціація *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev ass. nova
(табл. 2, рис. 1А).

ДІАГНОСТИЧНІ ВИДИ: *Placynthiella uliginosa*, *Cladonia rei*.

КОНСТАНТНІ ВИДИ: *Placynthiella uliginosa*, *Cladonia rei*.

ДОМІНАНТНІ ВИДИ: *Placynthiella uliginosa*, *Diploschistes muscorum*.

ГОЛОТИП: Опис N 5 (табл. 1, рис. 1): Україна, Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, бугристий рельєф, навітрений схил, коорд. N46°28.183 E31°40.461, 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев.

СИНХОРОЛОГІЯ: Нижньодніпровські арили півдня степової зони України (Козачелазерська, Олешківська, Чалбаська).

СИНЕКОЛОГІЯ: Ксерофітні, ацидофільні, угруповання піщаних масивів нижньодніпровських арен бугристих форм рельєфу з переважанням дефляційних процесів. Вони приурочені до незакріплених навітрених схилів піщаних дюн південної експозиції середньої крутизни від 5 до 10°, країв котловин видування, міжрядь молодих соснових насаджень серед крутих піщаних дюн. Зрідка такі угруповання зустрічаються на крутих підвітрених схилах північної експозиції, де продовжуються активні процеси седиментації піщинок та спостерігаються початкові стадії закріплення кучугури. Одним з головних факторів, якій впливає на склад цього угруповання є інтенсивна дія дефляційних процесів.

СИНМОРФОЛОГІЯ: Угруповання маловидові, асоціація включає всього 8 видів лишайників, які вкривають 10-40 % площі ділянок. Досить цікавим є те, що судинні рослини можуть взагалі бути відсутніми на пробних ділянках або займають незначне проективне покриття. Це угруповання з найвищою відкритою незакріпленою піщаною поверхнею, яка може сягати 90%. Мінімальний ареал угруповання складає близько 15 см у діаметрі. Висота лишайникового покриву сягає 3 см. Досить цікаво, що така висота притаманна пірамідальним колоніям накипного домінуючого лишайника *Placynthiella uliginosa*, які надають угрупованню характерний вигляд. Іноді спостерігається мозаїчність, яка викликана розростанням паразитичного виду лишайника *Diploschistes muscorum* на сцифах та лусочках *Cladonia rei*. Куцисті *Cetraria steppae*, *Cladonia rangiformis*, *C. foliacea* зустрічаються рідко.

ВНУТРІШНЯ ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ: Асоціація б.м. одноманітна.

ЗВ'ЯЗОК З ІНШИМИ УГРУПОВАННЯМИ: На дюнах у бугристому типі рельєфу межують з лишайниковими угрупованнями *Xanthoparmelietum pokornyi*, які виражені на вершинах дюн. Угруповання судинних рослин *Chamaecitissus borystenicis-Agroproyretum dasyanthi* Karnatovskaya (2006) мають близьке територіальне розташування. Останні угруповання приурочені до котловин видування, особливо на Козачелазерській арені, де еолові процеси настільки інтенсивні, що угруповання лишайників не утворюються.

В Європі відоме угруповання *Biatoletum uliginosae* (Langerfelt 1939) Klement 1955, де одним з діагностичних видів є *Placynthiella uliginosa*. Угруповання асоціації поширені у центральній Європі. Асоціація містить від 12 [KLEMENT, 1955] до 23 видів лишайників [DRENWALD, 1993]. До неї входять *Psynothelia papillaria* Dufour, *Dibaeis baeomyces* (L.fil.) Rambold & Hertel, *Baeomyces rufus* (Huds.) Rabent., *Cladonia uncialis* (L.) F. Weber ex F. H. Wigg., *Cladonia gracilis* (L.) Wild. та інші види, які відсутні в аридних ландшафтах степової зони. Вони є діагностичними видами союзу *Baeomycion rosei*, екстремально ацидофільних угруповань гірських регіонів Європи.

Асоціація *Cladonietum alcicornis* Klement (1953)
(табл. 3, рис. 1В).

ДІАГНОСТИЧНІ ВИДИ: *Cladonia foliacea*, *C. rangiformis*

КОНСТАНТНІ ВИДИ: *Cladonia foliacea*, *C. rangiformis*

ДОМІНАНТНІ ВИДИ: *Cladonia foliacea*, *C. rangiformis*, *Cladonia arbuscula*

Таблиця 2

Описи асоціації *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei*

Table 2

Relevés of *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei*

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	C
Номер опису авторський	33(30)	26(18)	29(22)	30(24)	31(25)	31(26)	18(8)	0(2)	0(4)	18(7)	32(28)	0(7)	53-1	57-5	60-7	
Абсолютна висота, м	33	32	35	31	30	31	18	18	18	20	34	20	7	11	10	
Загальне проективне покриття лишайників, %	10	10	10	10	35	5	40	20	25	30	5	20	35	30	40	
Загальне проективне покриття мохоподібних, %	0	0	0	0	0	5	0	20	10	0	0	0	0	0	0	
Загальне проективне покриття судинних рослин, %	+	+	0	0	15	15	20	30	30	30	+	+	30	15	30	
Проективне покриття піску, %	90	90	90	90	50	65	40	30	35	40	90	80	30	55	30	
Висота лишайникового покриву, см	2	3	1	1	3	1	3	1	1	2	2	2	2	2	1	
Експозиція схилу дюни	S	S	S	S	S	NW	S	-	-	-	S	SW	NW	N	N	
Нахил поверхні, градусів	5	5	5	5	5	40	10	-	-	-	5	5	40	25	30	
Кількість видів лишайників в описі	5	5	4	3	3	3	5	5	2	4	2	3	3	4	2	

D.s. ass. *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei**Placynthiella uliginosa**Cladonia rei*D.s. ass. *Cladonietum alcornis**Cladonia foliacea**Cladonia rangiformis*D.s. ass. *Xanthoparmelietum pokornyi**Cetraria steppae**Xanthoparmelia pokornyi*

Інші види:

*Diploschistes muscorum**Cladonia fimbriata*

1	1	+	+	2	1	2	+	3	2	+	3	2	2	3	V ⁺³
1	+	+	r	1	1	+	+	+	1	+	+	1	+	2	V ^{r-1}
+						+	+						+		III ⁺
+	+					+	+		r						III ^{r+}
+	+	+	+	1	+								+	1	III ⁺¹
	+	+													II ⁺
						+				2		r			III ^{r-2}
							+								I ⁺

Етикетки описів: 1 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, бугристий рельєф, підвітрений схил, коорд. N 46°23'01.2" E 032°47'20.9", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев; 2 – там же, коорд. N 46°22'56.3" E 032°47'24.4", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев; 3 – там же, N 46°22'58.3" E 032°47'16.0", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев; 4 – там же, коорд. N 46°22'57.2" E 032°47'14.8", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев; 5 – там же, коорд. N 46°22'58.2" E 032°47'14.5", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев; 6 – там же, коорд. N 46°22'58.2" E 032°47'14.5", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев; 7 – Цюрупинський район, Олешківська arena, окол. с. Нечаєве, ділянка після пожежи 2007 року, навітрений бік дюни, коорд. N 46°33'27.4" E 032°46'12.7", 10.11.2010 р., вик. О. Ходосовцев; 8 – окол. Цюрупинська, ботанічний саказник "Саги", біля дороги на Н. Каховку, неподалік від моста через залізничні колії, хвилястий рельєф, коорд. N 46°34'08.2" E 032°46'23.1", 17.11.2009; 9 – там же, 17.11.2009, вик. О. Ходосовцев; 10 – Цюрупинський район, Олешківська arena, окол. с. Нечаєве, ділянка після пожежи 2007 року, схил кучугури, коорд. N 46°33'27.4" E 032°46'12.6", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 11 – Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, бугристий рельєф, коорд. N 46°22'59.7" E 032°47'14.8", 10.11.2010 р., вик. О.Є. Ходосовцев; 12 – Цюрупинський район, Олешківська arena, ділянка після пожежи 2007 року, коорд. N 46°33'27.4" E 032°46'12.6", 17.09.2009, вик. О.Є. Ходосовцев; 13 – Козачеллагерська arena, національний природний парк «Олешківські піски», урочище Корнікове, коорд. N 46°38'26.0" E 033°01'49.0", 24.04.2011, вик. О.Є. Ходосовцев; 14 – Козачеллагерська arena, національний природний парк «Олешківські піски», урочище Корнікове, коорд. N 46°38'22.2" E 033°01'58.9", 24.04.2011, вик. О.Є. Ходосовцев; 15 – Козачеллагерська arena, національний природний парк «Олешківські піски», урочище Корнікове, коорд. N 46°38'17.9" E 033°02'01.3", 24.04.2011, вик. О.Є. Ходосовцев.

СИНХОРОЛОГІЯ: Асоціація поширена в континентальних умовах середньої Європи. **СИНЕКОЛОГІЯ:** Ксерофітні, ацидофільні, угруповання на закріплених піщаних масивах. В умовах нижньодніпровських арен зустрічається у зниженнях між згладженими дюнами, по периферії березових гайків, на галявинах у штучних соснових лісах. Одним з головних факторів, який впливає на формування цього угруповання є майже відсутня дія дефляційних та інтенсивність демуаційних, стабілізуючих процесів.

СИНМОРФОЛОГІЯ: Угруповання маловидові, асоціація включає всього 7 видів лишайників, які вкривають 20-70 % площі ділянок. Угруповання розташовані у вільних від судинних рослин місцях. Відсоток вільного піску коливається від 0 до 30%. Іноді при вторинних антропогенних порушеннях цей відсоток може сягати майже 50%. Мінімальний ареал угруповання складає близько 20 см у діаметрі. Висота лишайникового покриву сягає 7 см. Угруповання представлене кущистими – *Cladonia rangiformis*, *C. sylvatica*, *Cetraria aculeata* та листуватими – *C. foliacea* лишайниками. Рідше в угруповання попадають шилоподібні та сцифоподібні *Cladonia fimbriata*, *C. subulata* та накипний *Diploschistes scruposus*.

ВНУТРІШНЯ ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ: У плоскіших формах рельєфу кількість видів значно зменшується і залишаються лише *Cladonia rangiformis* та *C. foliacea*, які витримують конкуренцію навіть з вищими судинними рослинами.

Зв'язок з іншими угрупованнями: В слабо хвилястому рельєфі межують з лишайниковими угрупованнями *Xanthoparmelietum pokornyi*, які займають підвищені ділянки згладжених дюн. У бугристому типі рельєфу та у штучних соснових насадженнях, угруповання утворюють континуум до угруповання *Cladonietum subulato-fimbriatae*, яке формується на б.-м. зволжених схилах дюн, що знаходяться у стадії демуації. Серед угруповань судинних рослин нижньодніпровських арен, які близькі територіально слід відмітити *Inulo sabuletori-Rumicetum acetoselliae* Umanets et Solomacha (1999), яка характерна для знижених ділянок нижньодніпровських арен з дерново-лучними ґрунтами [УМАНЕЦЬ, СОЛОМАХА, 1999]. Для нижньодніпровських арен не розроблена схема штучних соснових насаджень класу *Robinietaea* з яким також тісно пов'язано угруповання лишайників *Cladonietum alcicornis*.

У протокозі опису угруповання *Cladonietum alcicornis* [КЛЕМЕНТ, 1955] до його складу було включено всього 14 видів лишайників. Половина з них представлена у нашому, південно-європейському збідненому варіанті. Серед не представлених у описах видів нами протягом різних років дослідження саме в цих угрупованнях був двічі знайдений вид *Peltigera rufescens*, який характерний для порядку *Peltigeretalia*, до якого відноситься представлене угруповання. Отже, аналізуючи видовий склад угруповання і не знайшовши достатніх аргументів щодо виділення нової асоціації, ми включили наші описи до *Cladonietum alcicornis*.

Асоціація *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev ass. nova

(табл. 4, рис. 1Г).

ДІАГНОСТИЧНІ ВИДИ: *Cladonia subulata*, *Cl. fimbriata*

КОНСТАНТНІ ВИДИ: *Cladonia subulata*, *Cladonia fimbriata*, *Placynthiella uliginosa*, *Cladonia rei*, *C. foliacea*, *Cetraria steppae*

ДОМІНАНТНІ ВИДИ: *Cladonia subulata*, *Cl. rei*, *C. foliacea*, *Cetraria steppae*, *Placynthiella uliginosa*, *Diploschistes muscorum*

ГОЛОТИП: Опис N 6 (табл. 1, рис. 1): Україна, Херсонська область, Голопристанський р-н, окоп. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, бугристий рельєф, підвітрений схил, коорд. N46°22'56.5" E032°47'20.7", 10.11.2010, вик. О.Є. Ходосовцев.

СИНХОРОЛОГІЯ: Нижньодніпровські арени півдня степової зони України (Козачеллагерська, Олешківська, Чалбаська).

Таблиця 3

Описи асоціації *Cladonietum alpicornis* Klement (1953)

Table 3

Relevés of <i>Cladonietum alpicornis</i> Klement (1953)																
Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	C
Номер опису авторський	4	9	12	13	22	15	16	28	14	11	7	17(1)	17	10	19	
Абсолютна висота, м	4	2	1	1	0	2	2	3	1	1	2	18	1	0	1	
Загальне проективне покриття лишайників, %	50	70	40	75	65	15	20	45	60	40	40	80	20	50	10	
Загальне проективне покриття мохоподібних, %	+	0	0	5	0	20	0	5	+	0	5	0	5	0	5	
Загальне проективне покриття судинних рослин, %	30	30	60	20	20	10	30	30	30	50	30	10	25	30	35	
Проективне покриття піску, %	20	0	0	0	15	0	50	20	10	10	25	10	50	20	50	
Висота лишайникового покриву, см	6	5	5	7	2	2	3	5	5	5	5	4	4	6	4	
Експозиція схилу дюни	N	W	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	W	-	
Нахил поверхні, градусів	5	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	
Кількість видів лишайників в описі	2	2	2	2	2	3	3	2	3	4	2	3	4	4	4	

D.s. ass. *Cladonietum alpicornis**Cladonia foliacea**Cladonia rangiformis*D.s. all. *Cladonion sylvatica**Cladonia arbuscula* ssp. *mitis*

Інші види лишайників:

*Cetraria steppae**Cladonia fimbriata**Cladonia subulata**Diploschistes muscorum*

2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	1	V ¹⁻³
3	4	3	4	3	2	2	3	4	3	3	3	3	2	3	1	V ¹⁻⁴
									+	r				2		II ^{r-2}
						r	r				+	+	r		1	II ^{r+}
								r							1	I ^r
								r							1	I ^{r-1}
									r			r	+			I ^{r-1}

Етикетки описів: 1 – Херсонська область, Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, схил кучугури біля вишки, коорд. N46°27.516 E31°57.459, 01.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю. А. Ходосовцева; 2 – там же, коорд. N46° 27.508 E31°57.400, 1.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю. А. Ходосовцева; 3 – там же, зниження з домінуванням вищої рослинності, N46°27.668 E31°57.180, вик. О.С. Ходосовцев, Ю. А. Ходосовцева; 4 – там же, зниження з домінуванням лишайників, коорд. N46°27.658 E31° 57.208, вик. О.С.Ходосовцев, Ю. А. Ходосовцева; 5 – Миколаївська область, Очаківський район, Кінбурнська коса, РЛП "Кінбурнська коса", орхідне поле, зниження, коорд. N46°28.183 E31°40.461, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 6 – Херсонська область, Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, буферна зона, плаский рельєф, сосновий ліс біля озера, коорд. N46°29.572 E31°54.715, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 7 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Геройське, озеро Чорне, дорога на Василівку, кучугури, зниження, N46°29.169 E31°49.187, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 8 – там же, Чорноморський біосферний заповідник, Івано-Рибальчанська ділянка, південна частина, незначне зниження біля березового гайка, N46°26.020 E32°05.000, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 9 – Херсонська область, Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, зниження, коорд. N46°28.244 E31°57.072, 01.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 10 – там же, слабо-хвилястий рельєф, зниження між двома озерами, коорд. N46°27.651 E31°57.179, 1.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 11 – там же, слабо-хвилястий рельєф, схил кучугури біля вишки, коорд. N46°27.523 E31°57.435, 1.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 12 – Цюрупинський район, Олешківська арена, ділянка між двома рядами зрізаних сосен, коорд. N 46°34'08.2" E 032°46'23.1", 10.11.2010, вик. О.С. Ходосовцев; 13 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Геройське, озеро Чорне, дорога на Василівку, кучугури, коорд. N46°29.237 E31°51.023, 1.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю. А. Ходосовцева; 14 – Херсонська область, Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, біля вишки, N46°27.486 E31°57.379, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева; 15 – Голопристанський р-н, окол. с. Геройське, озеро Чорне, дорога на Василівку, N46°29.169 E31°49.187, 01.05.2010, вик. О.С. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева.

СИНЕКОЛОГІЯ: Ксеромезофітні, ацидофільні угруповання піщаних масивів нижньодніпровських арен бугристих форм рельєфу з переважанням демутаційних процесів. Вони приурочені до підвітрених схилів піщаних дюн північної експозиції середньої крутизни до 45°, міжрядь молодих соснових насаджень. На формування цього угруповання впливає суттєве зменшення виносу еолового матеріалу на підвітряні схили дюн та більший час утримання ґрунтом вологи, яка конденсується з атмосферної пари на схилах переважно північної експозиції. В штучних насадженнях, особливо у міжряддях молодих сосен, також формуються подібні угруповання.

СИНМОРФОЛОГІЯ: Угруповання включають до 10 видів лишайників. Серед інших лишайникових угруповань нижньодніпровських арен, вони мають найбільше ценотичне різноманіття. Асоціація чітко фізіономічно відрізняється за наявністю значної кількості домінуючих видів роду *Cladonia* із шиловидними та сцифоїдними подеціями.

ВНУТРІШНЯ ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ: Асоціація б.м. одноманітна.

Зв'язок з іншими угрупованнями: По суті це проміжне угруповання між *Cladonietum alcicornis* та *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei*, тому в ньому присутні елементи від цих двох асоціацій. Серед близьких асоціацій судинних рослин нещодавно описана асоціація *Euphorbio seguiranae-Achilleetum micrantaе* Karnatovska (2006), [КАРНАТОВСЬКА, 2006], яка включає флористично бідні, відносно розріджені рослинні угруповання ксероморфних облігатних геліофітів, які зустрічаються на схилах бугрів північно-західної експозиції і приурочені до слабо сформованих піщаних ґрунтів, які отримують вологу винятково за рахунок рідких атмосферних опадів.

Описане угруповання за синморфологією досить близьке до центрально-європейського мезофільного *Cladonietum cenotea* Frey (1927). Це угруповання багатше на лишайники, містить 20 видів. Характерні для цієї асоціації види – *Cladonia digitata*, *C. macilenta*, *Cladonia polydactyla*, *Cl. carneola*, *C. botrytis* [КЛЕМЕНТ, 1955], невідомі для нижньодніпровських арен, а деякі навіть не зростають у межах степової зони. Виходячи з оригінальності комбінації видового складу за участю аридного виду *Cetraria steppae*, чіткої синекологічної прив'язки до елементів рельєфу, ми запропонували виділити нову асоціацію *Cladonietum subulato-fimbriataе*.

Асоціація *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev ass. nova
(табл. 5).

ДІАГНОСТИЧНІ ВИДИ: *Syntrichia ruraliformis*, *Ceratodon purpureus*

КОНСТАНТНІ ВИДИ: *Syntrichia ruraliformis*, *Ceratodon purpureus*

ДОМІНАНТНІ ВИДИ: *Syntrichia ruraliformis*, *Ceratodon purpureus*

ГОЛОТИП: Опис N 8 (табл. 5): Україна, Херсонська область, Цюрупинський р-н, окол. Цюрупинська, ботанічний саказник "Саги", біля дороги на Н. Каховку, неподалік від шляхопроводу через залізничну колію, N 46°34'08.2" E 032°46'23.1", 17.11.2009, вик. М. Бойко.

СИНХОРОЛОГІЯ: Нижньодніпровські арени півдня степової зони України (Козачеллагерська, Олешківська, Чалбаська, Кінбурнська коса).

СИНЕКОЛОГІЯ: Ксеромезофітні, ацидофільні угруповання піщаних масивів нижньодніпровських арен природно або антропогенно порушених б.-м. плоских форм мікрорельєфу. Формування цих угруповань не пов'язані з дефляційними процесами. Повночленні фітоценози асоціації приурочені до країв польових доріг, старих викидів піску від діяльності *Spalax arenarius*, ділянок після пожеж та ін.

СИНМОРФОЛОГІЯ: Маловидові угруповання включають від 2 до 4 видів мохоподібних. Розташовані мозаїчно, іноді вкривають ділянки до кількох квадратних метрів. Асоціація чітко фізіономічно відрізняється за наявністю домінуючого виду *Syntrichia ruraliformis*.

Таблиця 4

Table 4

Описи асоціації *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev

Relevés of <i>Cladonietum subulato-fimbriatae</i> Khodosovtsev													
Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	C
Номер опису авторський	25 (15)	32 (27)	33 (29)	27 (19)	17 (2)	28 (21)	30 (23)	0 (8)	34 (31)	26 (17)	55- 3	61- 8	
Абсолютна висота, м	32	33	32	28	18	32	30	20	30	30	10		
Загальне проективне покриття лишайників, %	70	50	50	60	50	25	40	50	40	30	60	40	
Загальне проективне покриття мохоподібних, %	+	5	-	+	20	+	15	10	20	40	5	+	
Загальне проективне покриття судинних рослин, %	15	50	15	-	30	+	20	+	20	15	0	0	
Проективне покриття піску, %	15	20	35	40	-	75	25	40	20	15	35	60	
Висота лишайникового покриву, см	5	4	3	3	3	3	4	4	4	5	3	3	
Експозиція схилу дюни	N	NE	N	N	-	N	N	-	N	N	NW	N	
Нахил поверхні, градусів	30	30	20	15	0	30	30	-	20	40	5	35	
Кількість видів лишайників в описі	9	8	10	7	6	7	7	6	8	7	4	4	
D.s. ass. <i>Cladonietum subulato-fimbriatum</i>													
<i>Cladonia subulata</i>	1	2	+	+	2	1	2	1	+	2	3	2	V ⁺³
<i>Cladonia fimbriata</i>	+	r	1	+	+	1	+	+	r				IV ⁺¹
<i>Cetraria steppae</i>	+	2	1	+	+	2	+	2	2	2	2	+	V ⁺²
D.s. ass. <i>Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei</i>													
<i>Placynthiella uliginosa</i>	+	2	+	3	+	2	1		1	1		1	V ⁺³
<i>Cladonia rei</i>		2	1	2	+	1	+		+				IV ⁺²
D. s. ass. <i>Cladonietum alaicornis</i>													
<i>Cladonia foliacea</i>	+	2	2			+	2	1	2	2	1		V ⁺²
<i>Cladonia rangiformis</i>	2		1	+	1			3	+	+			IV ⁺³
D.s. all. <i>Cladonion sylvatica</i>													
<i>Cladonia arbuscula ssp. mitis</i>	3	+	+						+				II ⁺¹
<i>Cladonia furcata</i>	2									1	2		I ¹⁻²
Інші види													
<i>Diploschistes muscorum</i>	+	+	+	2		2	2		1	+		1	V ⁺²

Етикетки описів: 1 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, коорд. N 46°22'57.1" E 032°47'25.9", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 2 – там же, коорд. N 46°22'59.7" E 032°47'14.8", вик. О. Ходосовцев; 3 – там же, коорд. N 46°23'01.2" E 032°47'20.9", вик. О. Ходосовцев; 4 – там же, коорд. N 46°22'56.3" E 032°47'21.8", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 5 – Цюрупинський район, Олешківська арена, ділянка між двома рядами зрізаних сосен, коорд. N 46°34'08.2" E 032°46'23.1", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 6 – Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, коорд. N 46°22'56.5" E 032°47'20.7", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 7 – Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, коорд. N 46°22'57.2" E 032°47'14.8", 10.11.2010, вик. О. Ходосовцев; 8 – Цюрупинський район, Олешківська арена, збережена ділянка після пожежи 2007 року, вершина кучугури, коорд. N 46°33'27.4" E 032°46'12.6", 17.11.2009, вик. О. Ходосовцев; 9 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, біля дороги на с. Промінь, коорд. N 46°22'59.9" E 032°47' 24.6", 10.11.2011, вик. О. Ходосовцев; 10 – там же, коорд. N 46°22'56.3" E 032°47'24.4", 10.11.2011, вик. О. Ходосовцев; 11 – Цюрупинський р-н, Козачелазерська арена, національний природний парк «Олешківські піски», урочище Корнікове, коорд. N 46°38'24.7" E 033°01' 54.5", 25.04.2011, вик. О. Ходосовцев; 12 – там же, N 46 38 14.0 E 033 02 01.9, 25.04.2011, вик. О. Ходосовцев.

ВНУТРІШНЯ ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ: Асоціація б.м. одноманітна. Часто утворюються одновидові популяції *Syntrichia ruraliformis* або *Ceratodon purpureus*.

Зв'язок з іншими угрупованнями: Угруповання за територіальним розташуванням близьке до лишайникового *Xanthoparmelietum pokornyi* та до асоціацій судинних рослин *Centaureo brevicepsis-Festucetum beckeri* Vicherek (1972), *Euphorbio seguiranae-Achilleetum micrantaе* Karnatovska (2006). Однак завдяки різній синекології, вони можуть формуватися в екотонних ділянках навіть більшої кількості угруповань.

Нове угруповання мохоподібних серед діагностичних видів містить дуже поширений вид *Ceratodon purpureus*, який разом з *Cephalosiella divaricata*, є діагностичними видами союзу *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* [HÜBSCHMANN, 1986; MARSTALLER, 2004, 2006]. Разом з цим, в угрупованні представлений *Syntrichia ruraliformis*, який рідко зустрічається серед діагностичних видів в описах таких же середньоєвропейських угруповань. Одним з таких угруповань є *Racomitrium ericoides* Loeske (1930). *Syntrichia ruraliformis* тут діагностичним видом в комбінації з *Racomitrium ericoides*, який в Україні відзначений лише в Карпатах. Крім того в асоціації присутні *Racomitrium canescens*, *Syntrichia ruralis*, *Hypnum cupressiforme*, *Bryum capillare*, *B. argenteum*, які відсутні в наших описах.

Список мохових асоціацій відкритих псамофітних ділянок нижньодніпровських арен ще не завершений. За недостатньої кількості описів мохових угруповань ми не показали асоціації за участю представників роду *Polytrichum*, що розвиваються на вологих підвітрених схилах кучугур переважно північної експозиції, а також піонерних стадій заростання піску після пожеж за участю родів *Funaria* та *Bryum*.

Обговорення

Продромус псамофітних угруповань лишайників та мохоподібних складається з чотирьох лишайникових та однієї мохової асоціації, які належать до одного класу, двох порядків та двох союзів (табл. 6):

Cl. *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* Mohan (1978)

Ord. *Peltigeretalia* Klement (1950)

All. *Cladonion sylvaticae* Klement (1950)

Ass. *Cladonietum alcicornis* Klement (1953)

Ass. *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev

Ass. *Placynthiellum (uliginoso)-Cladonietum (rei)* Khodosovtsev

Ass. *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev

Ord. *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschm. (1975)

All. *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschm. (1967)

Ass. *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev

За результатами досліджень встановлено, що формування епігейних лишайникових угруповань на нижньодніпровських аренах залежить від інтенсивності дефляційних процесів. За зменшенням сили дефляційних процесів їх можна розставити у такий ряд: 1) *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* (інтенсивні процеси дефляції); 2) *Cladonietum subulato-fimbriatae* (помірні процеси дефляції); 3) *Xanthoparmelietum pokornyi* (рівновага між дефляційно-демутаційними процесами); 4) *Cladonietum alcicornis* (інтенсивні процеси демутації).

На ділянках з інтенсивними дефляційними процесами, якими є поля дефляції, котловини видування, переважно південної експозиції, а також міжряддя молодих соснових насаджень, формуються маловидові лишайникові угруповання *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* з низьким проективним покриттям (5-10%).

Таблиця 5

Table 5

Описи асоціації *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et KhodosovtsevRelevés of *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	C
Номер опису авторський	17	13	20 (9)	21 (10)	22 (11)	23 (12)	0 (2)	0 (3)	7	14	62-9	64-11	
Абсолютна висота, м	2	2	12	15	17	15	18	18	2	20	6	3	
Загальне проективне покриття лишайників, %	20	70	10	10	40	5	20	15	40	10	50	-	
Загальне проективне покриття мохоподібних, %	5	5	30	20	10	40	20	10	10	30	20	40	
Загальне проективне покриття судинних рослин, %	25	25	60	30	20	20	30	30	30	20	30	50	
Проективне покриття піску, %	30	-	-	25	30	20	30	30	20	40	-	10	
Висота мохового покриву, см	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Експозиція схилу дони	-	-	-	-	NNE	-	-	-	-	-	-	-	
Нахил поверхні, градусів	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	
Кількість видів мохоподібних в описі	2	2	3	-	2	-	2	4	-	3	3	2	
D.s. ass. <i>Syntrichietum ruraliformis</i>													
<i>Ceratodon purpureus</i>	r	r	+	2	2	3		+	+	+	2	3	V ⁺³
<i>Syntrichia ruraliformis</i>	1	1	2	+	+	+	2	1	+	2	3	+	V ⁺³
D.s. all. <i>Ceratodonto-Polytrichetea piliferi</i>													
<i>Cephalosiella divaricata</i>			+					3		2	r		III-3
Інші види													
<i>Bryum caespiticium</i>							+	+					I ⁺

Етикетки описів: 1 – Херсонська область, Голопристанський р-н, окоп. с. Геройське, озеро Чорне, дорога на Василівку, кучугури, коорд. N 46°29.237 E 31°51.023, 1.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 2 – Херсонська область, Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, коорд. N 46°27.658 E 31° 57.208, 01.05.2010, вик. О.Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 3 – Цюрупинський р-н, окоп. Цюрупинська, ботанічний саказник "Саги", біля дороги на Н. Каховку, неподалік від мосту через залізничні колії, коорд. N 46°36'41.4" E 032°51'42.4", 10.10.2010, вик. М. Бойко; 4 – там же, коорд. N 46°36'42.9" E 032°51'32.9", 10.10.2010, вик. М. Бойко; 5 – там же, N 46°36'42.8" E 032°51'34.0", 10.10.2010, вик. М. Бойко; 6 – там же, коорд. N 46°36'41.1" E 032°51'32.6", 10.10.2010, вик. М. Бойко; 7 – там же, коорд. N 46°34'08.2" E 032°46'23.1", 17.11.2009; 8 – там же, коорд. N 46°34'08.2" E 032°46'23.1", 17.11.2009, вик. М. Бойко; 9 – Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, схил кучугури біля вишки, коорд. N 46°27.523 E 31°57.435, 1.05.2010, вик. О. Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 10 – там же, Солонозерна ділянка, слабо-хвилястий рельєф, зниження, коорд. N 46°28.244 E 31°57.072, 1.05.2010, вик. О.Ходосовцев, Ю. Ходосовцева; 11 – Цюрупинський р-н, національний природний парк «Олешківські піски», Козачелагерська арена, урочище Раків Куточок, степ, коорд. N 46°38'12.2" E 033°01'43.1", 25.04.2011, вик. М. Бойко, О. Ходосовцев; 12 – там же, коорд. N 46°38'10.6" E 033°01'34.0", 25.04.2011, вик. М. Бойко, О. Ходосовцев.

Таблиця 6

Синоптична таблиця епігейних лишайникових та мохових асоціацій Нижньодніпровських арен

Table 6

Synoptical table of lichen and moss associations on sand dunes at the lower Dnieper

Кількість описів	Номери асоціацій	1	2	3	4	5
1.D.s. ass. <i>Cladonietum alcicornis</i>						
<i>Cladonia foliacea</i>		V ¹⁻³	V ⁺²	III ⁺	V ^{r-3}	
<i>Cladonia rangiformis</i>		V ¹⁻⁴	IV ⁺³	III ^{r+}	V ⁺³	
2.D.s. ass. <i>Cladonietum subulato-fimbriatae</i>						
<i>Cladonia subulata</i>		I ^{r-1}	V ⁺²			
<i>Cladonia fimbriata</i>		I ^r	IV ^{r-1}	I ⁺		
3.D.s. ass. <i>Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei</i>						
<i>Placynthiella uliginosa</i>			V ⁺³	V ⁺³	I ^{r-1}	
<i>Cladonia rei</i>			IV ⁺²	V ^{r-1}	I ^{r-1}	
4.D.s. ass. <i>Xantoparmelietum pokornyi</i>						
<i>Xanthoparmelia pokornyi</i>				II ⁺	V ^{r-2}	
<i>Cetraria steppae</i>		II ^{r+}	V ⁺³	III ⁺¹	V ^{r-2}	
D.s. all. <i>Cladonion sylvaticae</i>						
<i>Cladonia arbuscula ssp. mitis</i>		II ^{r-2}	II ⁺¹		III ⁺³	
<i>Cladonia furcata</i>			I ¹⁻²		I ¹	
Інші види лишайників:						
<i>Diploschistes muscorum</i>		I ^{r-1}	V ⁺²	III ^{r-2}	I ⁺	
<i>Xanthoparmelia camtschadalis</i>					I ¹	
5. D.s. ass. <i>Syntrichietum ruraliformis</i>						
<i>Ceratodon purpureus</i>						V ⁺³
<i>Syntrichia ruraliformis</i>						V ⁺³
D.s. all. <i>Ceratodonto-Polytrichetea piliferi</i>						
<i>Cephalosiella divaricata</i>						II ^{r-3}
Інші види мохоподібних						
<i>Bryum caespiticium</i>						I ⁺

На інтенсивність дефляційних процесів вказують також специфічні пірамідальні (2-7 см заввишки, 1-3 см завширшки) морфоскульптури, які утворює *Placynthiella uliginosa* (рис. 2А). Такі форми лишайник утворює внаслідок наростання нових ареол на місце видутих піщинок у базальній частині слані, тобто рух наростання ареол слані відбувається зверху до низу. Ці ж види можуть бути і піонерами при демутації ділянок на нижньодніпровських аренах, але свідченням стабілізаційних процесів можуть бути специфічні плоскі морфоскульптури *Placynthiella uliginosa* (0,5-1 см заввишки, 5-20 см завширшки), які утворюються при горизонтальному наростанні слані. Останнє може відбуватися, коли немає руху піщинок у периферійних частинах слані (рис. 2Б).

Поля акумуляції, які формуються на підвітрених схилах піщаних дюн північної експозиції середньої крутизни, стабілізуються елементами асоціації *Cladonietum subulato-fimbriatae*. Подібні угруповання також утворюються під покривом соснових монокультур, особливо на ділянках з мінімальною кількістю опадів хвої, та на мікросхилах у міжряддях. Ділянки з більшим запасом вологи можуть замінитися на угруповання мохоподібних за участю представників роду *Polytrichum*.

Стабілізаційні процеси в елементах мікрорельєфу нижньодніпровських арен корелюють із маловидовими угрупованнями листуватих та кущистих лишайників *Cladonietum alcicornis*. Останні утворюються у міжкучугурних зниженнях, особливо на хвилястих елементах рельєфу, рідше на схилах кучугур північної експозиції та у міжряддях соснових насаджень середнього віку (20-30 років).



Рис. 2. Зовнішній вигляд угруповань лишайників на нижньодніпровських аренах: А – *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* з діагностичним видом *Placynthiella uliginosa* на передньому плані; Б – *Xanthoparmelietum pokornyi* з діагностичним видом *Xanthoparmelia pokornyi* на передньому плані; В – *Cladonietum alcicornis* з діагностичним видом *Cladonia foliacea* на передньому плані; Г – *Cladonietum subulato-fimbriatae* – з діагностичним видом *C. subulata* на передньому плані.

Fig. 2. The habitus of lichen communities on sand dunes at the lower Dnieper: А – *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* with diagnostic species *Placynthiella uliginosa*; Б – *Xanthoparmelietum pokornyi* with diagnostic species *Xanthoparmelia pokornyi*; В – *Cladonietum alcicornis* with diagnostic species *Cladonia foliacea*; Г – *Cladonietum subulato-fimbriatae* – with diagnostic species *Cladonia subulata*.

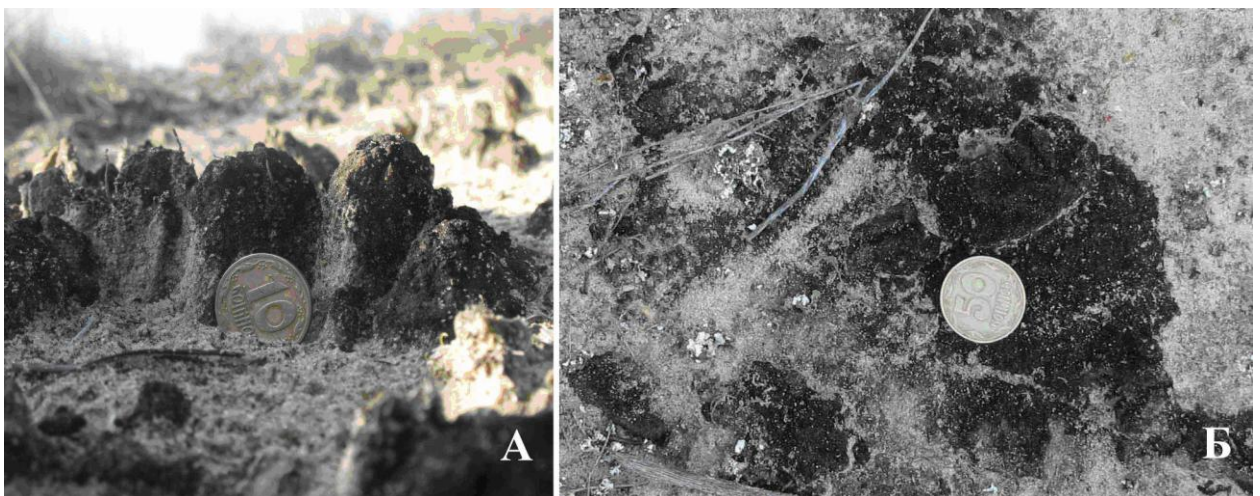


Рис. 3. *Placynthiella uliginosa* – біоіндикатор дефляційних процесів: А – пірамідальні морфоскульптури (інтенсивні процеси дефляції); Б – коржикоподібні морфоскульптури (помірні процеси дефляції).

Fig. 3. *Placynthiella uliginosa* – bioindicator of the deflation process: А – pyramidal microrelief (intensive weathering process); Б – crustose microrelief (temperate weathering process)

Рівновага між дефляційними та демуаційними процесами на нижньодніпровських аренах корелює з максимальним біорізноманттям лишайників в угрупованнях *Xanthoparmelietum pokornyi*. Такі рівноважні системи утворюються на відкритих ділянках арен з бугристим або слабо-хвилястим рельєфом, частіше всього на Козачелагерській та Чалбаській, центральні частини яких знаходиться у межах національного природного парку «Олешківські піски», на Іванівській арені, яка розташована у межах Івано-Рибальчанської ділянки Чорноморського біосферного заповідника, рідше на Олешківській арені та на півострові Кінбурнська коса.

Тимчасові природні та антропогенні порушення у лишайниковій асоціації *Xanthoparmelietum pokornyi*, які не пов'язані з дефляційними процесами (край польової дороги, старі викиди піску від діяльності *Spalax arenarius*, ділянки після пожеж та ін.), ведуть до появи типової для нижньодніпровських арен мохової асоціації *Syntrichietum ruraliformis*. На заповідних ділянках Чорноморського біосферного заповідника ця асоціація зустрічається локально і досить рідко, тоді як на ділянках Олешківської арені, яка найбільш залісена та знаходилася під впливом найбільшої лісової пожежі 2007 року за останні кілька десятиріч, вона досить розповсюджена.

В класичній роботі щодо участі криптогамів в заростанні пісків [Бойко та ін., 1984], йдеться про стадійність цього процесу, де лишайникам і мохоподібним відводиться роль піонерів. Мохово-лишайникова стадія є третьою у демуаційній ланці на дніпровських пісках. Наші спостереження показали, що угруповання за участю мохоподібних та лишайників не завжди є піонерами у закріпленні піску (наприклад, табл. 3). Лише у дві пробні ділянки асоціації *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* не попали судинні рослини, тоді як мохоподібні тут взагалі не були відмічені. У ландшафтах сильно-бугристих пісків (урочище Корнікове, Козачелагерська арена), де інтенсивність дефляційних процесів одна з найвищих, вже і лишайники не були відмічені нами при наявності піонерних судинних рослин *Chamaecytisus borysthencus* (Grun.) Klàsková та адвентивного виду *Coryneforus canescens* (L.) Beauv. Перешкодою дефляційним процесам можуть бути молоді природні гайки за участі *Betula borysthencica*, які починають формуватися у депресивних формах рельєфу, якими частіше за все є базис дефляції. Лише у цьому випадку голі схили полів дефляції та акумуляції можуть вкриватися піонерними угрупованнями *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* без участі судинних рослин. Однак, частіше процес заростання кучугур судинними рослинами та лишайниковими угрупованнями йде паралельно, де лишайники займають вільні ділянки між псамофітами. Подібний, але дуже довгий процес формування лишайникових угруповань відбувається на постпірогенних ділянках. Наші спостереження на моніторингових ділянках протягом останніх 5 років після пожежі 2007 свідчать про повну відсутність сформованих лишайникових угруповань на моніторингових ділянках у міждернинних проміжках майже відновленої псамофітної рослинності та наявності угруповань за участю мохоподібних.

Висновки

1. Псамофітні угруповання відкритих екосистем Нижньодніпровських арен складаються з чотирьох лишайникових асоціацій *Cladonietum alcicornis* Klement (1953), *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev ass. nova, *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev ass. nova, *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev ass. nova, які належать до союзу *Cladonion sylvaticae* Klement (1950) порядку *Peltigeretalia* Klement (1950) та однієї мохової асоціації *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev ass. nova союзу *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschm. (1967) порядку *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschm. (1975). Усі виявлені угруповання об'єднуються у клас *Ceratodonto-Polytrichetea piliferi* Mohan (1978).
2. Формування епігейних лишайникових угруповань на нижньодніпровських аренах залежить від інтенсивності дефляційних процесів. За зменшенням сили дефляційних

- процесів їх можна розставити у такий ряд: 1) *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* (інтенсивні процеси дефляції); 2) *Cladonietum subulato-fimbriatae* (помірні процеси дефляції); 3) *Xanthoparmelietum pockorny* (рівновага між дефляційно-демутаційними процесами); 4) *Cladonietum alcicornis* (інтенсивні процеси демутації).
3. Пірамідальні морфоструктури лишайника *Placynthiella uliginosa*, які утворюються на пісках, свідчать про інтенсивні процеси дефляції, тоді як коржікоподібні – про помірні процеси дефляції.
 4. Угруповання за участю лишайників та мохоподібних можуть бути піонерними у закріпленні складових частин кучугури лише у випадку певної її стабілізації рельєфоутворюючими протидефляційними елементами, якими звичайно є природні лісові гайки, що розвиваються у депресивних формах рельєфу. Звичайно процеси заростання кучугур піонерними угрупованнями судинних рослин, як і піонерними угрупованнями лишайників та мохоподібних відбуваються паралельно. При цьому лишайники та мохоподібні займають вільні ділянки між судинними рослинами.

Подяки

Автори вдячні В. Корженевському за цінні поради під час написання статті, І. Мойсієнку за допомогу з літературними джерелами, учасникам постійних святотравневих експедицій до Чорноморського біосферного заповідника – І. Костікову, В. Поліщуку, І. Будзанівській, В. Бойко, В. Джаган, О. Сенчилу за дружню підтримку. Особлива вдячність керівництву Чорноморського біосферного заповідника за допомогу в організації експедицій.

Список літератури

- АЛЕКСЕЕНКО М.И. К вопросу о динамике растительности песков Нижнего Днепра в связи с проблемой их закрепления и освоения // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. – М.Л.: Из-во АН СССР, 1954. – С. 155-161.
- АФАНАСЬЕВ Д.Я., БИЛЫК Г.И., КИСТЯКОВСКИЙ А.Б., КОТОВ М.И. Растительный и животный мир юга Украинской ССР и Северного Крыма. – К.: Из-во АН УССР, 1952. – 86 с.
- БЛИК Г.І. Рослинність Нижнього Придніпров'я. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – 300 с.
- БОЙКО М.Ф. Про синузії мохоподібних // Укр. ботан. журн. – 1978. – Т. 35, Т. 1. – С. 87-92.
- БОЙКО М.Ф. Участие мохообразных и других бессосудистых растений в закреплении песков Нижнего Приднепровья // Научн. осн. и практ. меры по повыш. биол. устойч. лесн. насажд. на Нижнедн. песках. – Херсон, 1982. – С. 5-9.
- БОЙКО М.Ф. Инициальные стадии демутации биогеоценозов Нижнеднепровских песков // Тез. совещ. по биогеоценол. // Львов, 1984. – С. 119-120.
- БОЙКО М.Ф., ВОЙТЮК Ю.О., КОНДРАТЮК С. Я., КОСТИКОВ И.Ю. Участие бессосудистых растений в демутации днепровских песков // Пробл. общей и молек. биологии. – 1984, вып.2. – С. 78-82.
- БОЙКО М.Ф. Бриофлора степной зоны Восточно-Европейской равнины и Предкавказья. Дисс... докт. биол. наук. – 03.00.05 – ботаника / Институт ботаники им. М.Г. Холодного АН Украины. – Киев, 1992. – 642 с.
- БОЙКО М.Ф. Чекліст мохоподібних України. – Херсон: Айлант, 2008. – 232 с.
- БЯЗРОВ Л.Г. Синузии эпифитных лишайников в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Ботан. журн. – 1969. – Т. 54, №2. – С. 239-249.
- БЯЗРОВ Л.Г. Эпифитные лишайниковые синузии в лесных биогеоценозах подзоны широколиственно-еловых лесов. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. – ботаника. – Л.: 1970. – 26 с.
- ВЕБЕР Х.Э., МОРАВЕЦ Я., ТЕРИЯ Ж.-П. Международный кодекс фитосоциологической номенклатуры // Растительность России. – 2005. – № 7. – С. 3-38.
- ГРИГОРА І.М., СОЛОМАХА І.В. Основи фітоценології. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 240 с.
- ГОРДИЕНКО И.И. Олешские пески и биогеоценотические связи в процессе их зарастания. – К.: Наук. думка, 1969. – 242 с.
- КАРНАТОВСЬКА М.Ю. Флора та рослинність Нижньодніпровських арен. – Автореф. дис. ... канд. біол. Наук: 03.00.05. – ботаника. – Київ, 2006. – 19 с.
- КЛИМЕНТОВ Л.В. К характеристике растительности Нижнеднепровских песков // Тр. Южной обл. мелиоративной организации. – Одеса, 1926. – Вып. – С. 65-85.
- КОСЕЦЬ М.І. Рослинність Козачо-Лагерської арили Нижньодніпров'я // Журн. Ін-ту ботаніки АН УРСР. – 1936. – Т. 17, № 9. – С. 127-191.
- ЛАВРЕНКО Е. М. Пастбищная дигрессия на Нижнеднепровских песках в связи с задачами работ Алешковской опытной станции // Сельскохозяйственное опытное дело. – 1927. – № 3 (11).
- ЛАВРЕНКО Е.М. Степи СССР. – В кн.. Растительность СССР. – Т. 2. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
- ЛАВРЕНКО Є.М., ПОРЕЦЬКИЙ А.С. Рослинність Чалбаського і Іванівського масивів та Кінбурнської коси Наддніпровських пісків // Мат-ли охорони природи на Україні. – Харків, 1928. – Вип.1. – С. 127-177.

- ЛАВРЕНКО Є., ПРЯНШНИКОВ О. Рослинність Нижньодніпровських (Олешківських) пісків та південного району, що з ним межує // *Мат. по дослідженню ґрунтів України*. – Харків, 1926. – №1 (3). – С.126-221.
- ЛЕВАНЕЦ А.А., СОЛОМАХА І.В. Альгоугруповання ґрунтів лівобережжя України // *Укр. фітоцен. зб.* – 1996. – сер. А. – № 1. – С. 95-104.
- МИРКИН Б.М., НАУМОВА Л.Г., СОЛОМЕЩ А.И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
- ОКСНЕР А.Н. Определитель лишайников СССР (морфология, систематика и географическое распространение). – Вып. 2. – Л.: Наука, 1974. – 283 с.
- ПАЧОСКИЙ И. Очерк растительности Днепропетровского уезда Таврической губернии // *Зап. Новорос. о-ва естествоиспытателей*. – 1904. – Т. 26. – С. 1-160.
- ПАЧОСКИЙ И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Вып. 1. Леса // *Материалы по исследованию почв и ґрунтов Херсонской губернии*. – Херсон, 1915. – 258 с.
- ПАЧОСКИЙ И. По пескам Днепропетровского уезда // *Изв. Гос. степ. запов. «Аскания-Нова»* – 1922. – Вып. 1. – С. 1-146.
- ПАЧОСКИЙ И. По пескам Днепропетровского уезда // *Изв. Гос. степ. запов. «Аскания-Нова»* – 1923. – Вып. 2. – С. 53-96.
- ПАЧОСКИЙ И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Вып. 3. Плавни, пески, солончаки, сорные растения // *Материалы по исследованию почв и ґрунтов Херсонской губернии*. – Херсон, 1927. – 187 с.
- ПРИРОДА Херсонської області (відп. ред. М.Ф. Бойко). – Київ: Фітосоціоцентр, 1998. – 120 с.
- РОСЛИННІСТЬ УРСР. – К.: Наук. думка, 1973. – 433 с.
- СОЛОМАХА В.А. Синтаксономія рослинності України // *Укр. фітоцен. зб.* – Київ, 1996. – Сер. А., вип. 2. – 120 с.
- ТИМОШЕНКО П.А. До класифікації рослинності Нижньодніпровських арен // *Укр. ботан. журн.* – 1997. – Т. 54, №6. – С. 569-574.
- ТИМОШЕНКО П.А. Сучасний стан класифікації рослинності арен півдня України // *Укр. фітоцен. зб.* – К.: Фітосоціоцентр, 1999. – Сер. А. – № 1-2 (12-13). – С. 201-205.
- ТКАЧЕНКО В.С., ЛИСЕНКО Г.М. Фітоіндикація змін екологічних факторів супроводжуючих сукцесію аренних фітоценокомплексів Нижньодніпров'я // *Укр. ботан. журн.* – 1998. – Т. 55, № 3. – С. 234-238.
- ТРАСС Х.Х. К проблеме структурного объема фитоценоза // *Тез. Докл. IV всеес. совещ. по классифик. растит.* (Уфа, сентябрь, 1981 г.) “Флористические критерии при классификации растительности” – Уфа: БФАН, 1981. – С. 7-8.
- ХОДОСОВЦЕВ О.С. Лишайникові угруповання як незалежні системи // *VI міжн. Новорічні біологічні читання. Зб. наук. праць*. – Вип. 6. – Миколаїв: МДУ ім. В.О. Сухомлинського, 2006. – С. 174-176.
- УМАНЕЦЬ О.Ю., СОЛОМАХА В.А. Синтаксономія рослинності Чорноморського біосферного заповідника. III. Ділянка Івано-Рибальчанська // *Укр. фітоцен. зб.* – Київ, 1999. – Сер. А., вип. 3. – С. 84-102.
- ШЕЛЯГ-СОСОНКО Ю.Р., КРИСАЧЕНКО В.С., МОВЧАН Я.И. Методология геоботаники. – К.: Наук. думка, 1991. – 272 с.
- АНТИ Т., OKSANEN J. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions // *Vegetatio*. – 1990. – N 86. – P. 39–70.
- BÜLTMANN H., DANIELS F.J.A. Lichens and vegetation – a case study of *Thamnotietum vermicularis* // *Bibl. Lichenologica*. – 2009. – Vol. 100. – P. 31-47.
- DREHWALD U. Die Pflanzengesellschaften Niedersachsens – Bestandsentwicklung, Gefährdung und Schutzprobleme – Flechtengesellschaften // *Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs.* – Heft 20/10. – S 1-122. 1993.
- HÜBSCHMANN, A. v. Prodrum der Moosgesellschaften Zentraleuropas // *Bryophyt. Biblioth.* – 1986. – B. 32-4138.
- KLEMENT O. Prodrum der mitteleuropaischen Flechtengesellschaften // *Feddes Repertorium Beihefte*. – 1955. – B. 135. – S. 5-194.
- LORIS K., Pfliz M., Erb E., Wirth W., Küppers M. Lichen vegetation in the Central Namib as influenced by geomorphological and edaphic conditions, climate and wind erosion // *Bibl. Lichenologica*. – 2009. – Vol. 100. – P. 369-388.
- MARSTALLER R. Bryosoziologische Studien auf der Rehbach-Schieferhalde bei Schmiedebach (Landkreis Saalfeld-Rudolstadt). 98. Beitrag zur Moosvegetation Thüringens // *Herzogia*. – 2004. – B. 17. – S. 245-267.
- MARSTALLER R. Syntaxonomischer Konspekt der Moosgesellschaften Europas und angrenzen der Gebiete // *Haussknechtia*. – 2006, Beiheft 13. – 192 s.
- ORANGE A., JAMES P.W., WHITE F.J. Microchemical Methods for the Identification of Lichens. British Lichen Society, London, 2001.
- NIMIS P.L. Developments in lichen community studies // *Lichenologist*. – 1990. – Vol. 23, N 3. – P. 215–225.

Рекомендує до друку
В.В. Корженевський

Отримано 25.12.2010 р.

О.С. Ходосовцев, М.Ф. Бойко
Херсонський державний університет
вул. 40 Років Жовтня, 27
Херсон 73000
Україна
e-mail: khodosovtsev@i.ua
bomifed@ksu.ks.ua

A.Ye. Khodosovtsev, M. F. Boiko
Kherson State University
27, 40 Rokiv Zhovtnya str.
Kherson 73000
Ukraine
e-mail: khodosovtsev@i.ua
bomifed@ksu.ks.ua

О.В. Надєїна
Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН
України
Терещенківська, 2
01601, Київ, Україна
e-mail: nadyeina@gmail.com

O.V. Nadyeina
M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine
Tereshenkivska str., 2,
01601, Kyiv, Ukraine
e-mail: nadyeina@gmail.com

Ю.А. Ходосовцева
Херсонський державний аграрний університет
вул. Рози Люксембург, 23
Херсон 73006
Україна
e-mail: geleverya@i.ua

Ju. A. Khodosovtseva
Kherson State Agrarian University
23, Rozy Lyuxemburg str.
Kherson 73006
Ukraine
e-mail: geleverya@i.ua