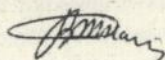


АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г.ХОЛОДНОГО

На правах рукопису



ТКАЧЕНКО ВАСИЛЬ СЕМЕНОВИЧ

АВТОГЕНЕЗ СТЕПІВ УКРАЇНИ

03.00.05 - Ботаніка

Д и с е р т а ц і я
на здобуття вченого ступеня доктора біологічних наук
у формі наукової доповіді

Київ - 1992

Робота виконана у відділі екології фітосистем
Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного АН України

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук,
професор Ю.А.Злобін
доктор біологічних наук,
професор С.М.Стойко
доктор біологічних наук
Р.І.Бурда

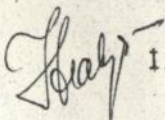
Провідна установа - Дніпропетровський державний
університет

Захист відбудеться " 17 " лютого 1993 р.
о " 10 " годині на засіданні спеціалізованої ради
Д.016.52.01 в Інституті ботаніки ім. М.Г.Холодного
АН України за адресою: 252601, Київ - МСП - 1,
вул. Терещенківська, 2

Із дисертацією у формі наукової доповіді і опу-
блікованими роботами можна ознайомитися в бібліотеці
Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного АН України
/м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28 /

Дисертація у формі наукової доповіді розіслана
" 22 " грудня 1992 р.

Вчений секретар
спеціалізованої ради,
кандидат біологічних наук



І.Л.Навроцька

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00825769 (.)

ЛНБ ім. В. Стефаніка
АН УРСР

Актуальність теми. Неухильна деградація степової біоти і загострення екологічної ситуації в багатьох степових регіонах з новою силою ставлять запізнілі питання про природу степів. Тепер на грань повного зникнення став цілий зональний тип екосистем /42/. Різні типологічні варіанти степів України охороняються на загальній площі 85 тис. га /50/. Проте на самих природоохоронних об'єктах після введення заповідних режимів виникли нові, досі не вирішені проблеми, пов'язані з резерватними змінами рослинного покриву. Піднята нами проблема актуальна в плані моніторингу оточуючого середовища, розв'язання основного питання степознавства - фітоценотичної сутності домінування степових фітокомпонентів, вікових змін фітобіоти, керування екосистемами та розробки рекомендацій в аспектах раціонального природокористування.

Цілі і завдання досліджень. Основна ціль роботи - виявити закономірності саморозвитку степових фітоценозів, розкрити особливості просторової і часової організації їх в повній сукцесії, створити базу для наукового прогнозування і керування степовими екосистемами в умовах заповідників.

Виходячи з цього, були поставлені такі завдання:

- закласти основу системи тривалих спостережень на базі природно-зонального макропрофілю степових заповідних ділянок України;
- створити банк різночасових крупномасштабних геоботанічних карт;
- розробити методи аналізу картометричної інформації, які дозволяють розкрити загальні і регіональні особливості і механізми саморозвитку степових екосистем;
- проаналізувати хроноряди саморозвитку різних типологічних відмін степів з метою виходу на науково обгрунтовані ретроспекції та прогнози;
- виявити основні стадії розвитку степових фітоценокомплексів в повній сукцесії і розкрити механізми динаміки просторових співвідношень в провідних групах фітоценозів;
- пояснити еволюційну сутність критичного періоду автогенезу степів і на основі виявлених закономірностей сформулювати теоретичні положення про керування степовими екосистемами.

Об'єкт і методи досліджень. Об'єктами досліджень були 9 заповідних степових ділянок, репрезентуючих основні типологічні відміни степів України /від північних лучних до пустельних злаково-полинових/. Це відділення Українського державного степового

заповідника /УДСЗ; "Михайлівська цілина" на Сумщині, "Крейдяна флора", "Хомутовський степ" і "Кам'яні Могили" в Донецькій області/, Луганського державного заповідника /ЛДЗ; "Стрільцівський степ" і "Провальський степ" на Луганщині/, ділянка "Північна" державного біосферного заповідника Асканія-Нова, ділянки "Солоноозерна" і "Потіївська" Чорноморського біосферного заповідника /ЧБДЗ; Херсонська область/. Поглибленню уявлень про типологічні і регіональні особливості структури і динаміки степів України сприяли роботи, проведені нами спільно з співробітниками Інституту ботаніки ім. М.Г.Холодного в різний час в Північно-Західному Причорномор'ї /25,30,32,33,42/, в Північному Приазов'ї /34,42/, в Криму /13,19/, в Донбасі /12,14/ та на лівобережжі Сіверського Дінця /42,43/. В дослідженнях широко застосовувався метод періодичного крупномасштабного геоботанічного картування названих 9 опорних ділянок фітоценологічного моніторингу, який проводився нами протягом 25 років /1967-1992 рр./. Первинна інвентаризація п'яти заповідних ділянок здійснювалася під керівництвом і з участю Г.І.Білика та В.В.Осичюка /1,2,4,5,8,15,16,18/. У всіх випадках польову зйомку і цикл картоскладальних робіт проводив автор /масштаби 1 : 2 500 - 1 : 10 000/. Для подовження хроноряду і відтворення ретроспективних станів рослинності ми скористалися схематичними картами рослинності "Кам'яних Могили", складеними Л.С.Пановою /1972, 1976, 1983/. Картування опорних об'єктів супроводжувалося формуванням масивів стандартних геоботанічних ділянок площею 100 м² /всього понад 4 тис. описів, з яких близько 1200 були зроблені Г.І.Біликом, В.В.Осичюком та Н.О.Парахонською/. Аналіз, узагальнення і порівняння картометричних даних проводилися по розробленій нами графічній моделі сукцесії. В побудові прогнозних сценаріїв використовувався метод екстраполяції закономірностей, виявлених при аналізі інформаційних масивів. Застосовувався також табличний спосіб статистичного опрацювання масивів геоботанічних описів.

Наукова новизна роботи. 1. Закладена основа перспективної системи збору багатопільової біотичної інформації на базі субмеридіального макропрофілю в степовій зоні України, придатної для екологічного моніторингу.

2. Встановлені основні стадії автогенезу та з'ясовані механізми змін фітоценоструктури степів.

3. Розроблена концепція повної сукцесії степової рослинності.

4. Вияснена роль і еволюційна сутність критичного періоду /"сукцесійного колапсу"/ в саморозвитку степових фітосистем.

5. З'ясована роль лігнозних біоморф в стабілізації резерватних ценокомплексів, а встановленим явищем укорочення стадій в автогенезі типологічних зональних і регіональних відмін степу по-новому висвітлюється місце, роль і рівень автогенної квоти лісу в степу.

6. Розкрито фітоценологічну сутність степових фітоценозів.

7. Вперше побудована серія різнострокових прогнозів степової рослинності заповідних ділянок.

8. Доведена здатність заповідних степових екосистем до прогресивного саморозвитку, саморегулювання і самостабілізації в умовах заповідників.

9. Висловлені теоретичні міркування щодо керування екосистемами, які ґрунтуються на активності прогнозів і націлюють на збереження всіх рівнів динамічної і ценотичної організації фітосистем.

Положення, які виносяться на захист. 1. Високий сукцесійний потенціал "типових" зональних степових фітоценоструктур є проявом тривалого пригнічення автогенних механізмів самоадаптації та зруження каналів саморегуляції при втраті певної частини ресурсу екосистеми. В першому випадку рослинність перебуває в стані біотичного субклімаксу, а в другому - в проміжних клімаксових станах /едафічному, діаспоричному та ін./.

2. Резерватні сукцесії характеризують критичний період автогенезу напередодні якісних змін. Цей період є проявом конвергентної стадії саморозвитку, яка змінюється на дивергентну за умови наявності в ній фітоморф інших життєвих стратегій відповідно ряду віолентності.

3. Еволюційна сутність "сукцесійного колапсу" полягає в адаптогенезі, механізм якого включає постійний контроль відповідності морфофункціональних структур фітоценозів загальним змінам в оточуючому середовищі /"блукаючий колапс"/. Цей механізм адаптивної саморегуляції в повній мірі розкривається тільки в автогенезі і на антропогенному етапі розвитку степів він не проявляється.

4. Сукцесії степової рослинності в повному виразі включають такі детерміновані в автогенезі стадії як різнотравна, чагарникова та лісова. Явище укорочування числа стадій в зональному профілі з півночі на південь пояснює біогеографічну обумовленість ти-

пологічних фітоценоструктур та ендегенну квоту лісу в степу.

Теоретичне і практичне значення роботи. Опубліковані автором роботи є важливим вкладом в розвиток степознавства і динамічної фітоценології. Розв'язане ним питання про еколого-пенотичну і еволюційну сутність нового типу послідовних змін степової рослинності - резерватогенних мають виключне значення для теорії і практики формування природоохоронних комплексів в степовій зоні України і є значним досягненням у вивченні трав'яних екосистем земної кулі. Для України як степової держави вивчення зникаючих степових екосистем має особливе значення. Обґрунтовані автором висновки значно поглиблюють теоретичні основи степознавства і сприяють науковому обґрунтуванню принципів керування степовими екосистемами. Ряд розробок автора /положення про біотичний субкліматс "типових" дернинно-злакових зональних степів, встановлення стадій саморозвитку, виявлення природності і закономірності проявів резерватних перетворень на абсолютно заповідних степах /АЗС/, обґрунтування можливості саморегулювання степових фітосистем в автогенезі і шляхів становлення потенціальних фітоценокомплексів та ін./ покладені в основу формування режимів охорони на заповідних ділянках степів України /10, 28, 48, 53, 56, 57, 60, 62/. Вони сприяють краще усвідомленим підходам до питань охорони флори і степової рослинності, оптимізації степових ландшафтів та раціоналізації використання природних ресурсів степової зони. Автор в різні роки здійснив обстеження і запропонував оптимізаційні заходи ряду регіонів степової зони України /12, 14, 19, 25, 33/. За участю автора була обґрунтована необхідність заповідання "Провальського степу" /6/, "Крейдяної флори" /40/, Кальміуської ділянки петрофітних степів /34/ та інших цілинних решток /39, 42, 43/. Результати 25-річної роботи та сума методологічних підходів /фітоценологічна і картографічна реінвентаризація, трендовий аналіз, графічні моделі, прогнозування, фітоіндикація тощо/ можуть стати перспективною основою для проведення робіт по програмах екологічного моніторингу.

Апробація роботи. Основні результати досліджень апробовані на У /Київ, 1973/ і УП /Донецьк, 1983/ з'їздах Всесоюзного ботанічного товариства; на У /Жгород, 1972/, УП /Київ, 1982/, УШ /Івано-Франківськ, 1987/ і ІХ /Дніпропетровськ, 1992/ з'їздах Українського ботанічного товариства; на раді всесоюзних нарад і

конференції по охороні, моніторингу та основах керування заповідними екосистемами/Асканія-Нова, 1984; Воронеж, 1986; Москва, 1986; Фрунзе, 1990; Новгород, 1990/; на робочих нарадах і семінарах по обговоренню природоохоронних режимів /с. Хомутово Донецької області, 1990; Миколаїв, 1992; Асканія-Нова, 1992/; на міжнародному симпозіумі по проблемах охорони і обстеження заповідних територій /Белград, 1989/ та на засіданні секції Українського ботанічного товариства /1976/.

Публікації результатів досліджень. Матеріали досліджень опубліковані автором в 7 колективних монографіях, 42 наукових статтях і 14 тезах доповідей.

1. ФІТОЦЕНОЛОГІЧНИЙ МОНІТОРИНГ ЗАПОВІДНИХ СТЕПІВ УКРАЇНИ

Реалізація програм моніторингу оточуючого середовища нині зазнає значних труднощів переважно методологічного і матеріально-технічного характеру. Проте є певні ключові ланки, які дозволяють з достатньою повнотою і на сучасному рівні здійснювати моніторингові дослідження, не втрачаючи основної їх якості - формування якомога тривалішого і нерозривного хроноряду спостережень. Такою ключовою ланкою ми вважаємо періодичне геоботанічне картування еталонних ділянок природи /заповідників/. Великі і багатогранні інформаційні можливості картування заповідників обумовлюються особливостями карт як засобу фіксації, накопичення, систематизації і збереження інформації та оптимальною пристосованістю заповідників для здійснення різних режимних спостережень /Салищев, 1982; Исаченко, 1980; Грибова и др., 1976; Карамышева, Федорова, 1990; Берлянт, 1978, 1985, 1986 та багато ін./.. Специфіка проведених нами з 1967 р. по 1992 р. досліджень рослинності степових заповідників України полягала в формуванні хроноряду однотипових обстежень методом крупномасштабного геоботанічного картування і створення своєрідного банку карт. За рядом якісних характеристик матеріали періодичного картування наближаються до таких, що можуть бути отримані тільки при тривалих напівстаціонарних дослідженнях, а в комплексі з масивом геоботанічних описів, фіксованих на місцевості профілів і трансект, врахуванням всесторонніх відомостей про режими та фізико-географічні процеси в регіонах картографічний метод цілком задовольняє потреби програм регіонального екологічного моніторингу /Соколов и др., 1983/. Важливою особливістю організації фітоценологічного моніторингу бу-

ла широка зональна і регіональна репрезентативність типологічних відмін степів України. Це обумовлено тим, що всі 9 ділянок утворюють каркас своєрідного природно-зонального макропрофілю від північних лучних до густельних злаково-полинових степів. Цей макропрофіль орієнтований в субмеридіональному напрямку з розсіюванням в широтному напрямку на 8° , а в меридіональному на $3^{\circ}36'$. Насьогодні картографічні матеріали на даних об'єктах нараховують понад 40 різночасових, різних за масштабами і мірами докладності змісту карт рослинності, з яких 27 цілком придатні для геофотометричних досліджень, порівнянь і співставлень. Це є одним з важливих наслідків проведеної нами роботи ще й тому, що тепер важко передбачити всі можливі в майбутньому шляхи і способи використання названих карт і супроводжуваних їх масивів геоботанічних описів, придатних для різносторонньої інтерпретації іншими дослідниками з інших позицій та на основі інших концепцій. Подальше нарощування банку карт рослинності ми вважаємо важливим в підтриманні пріоритетних напрямків досліджень в комплексних програмах моніторингу.

2. ОСОБЛИВОСТІ АВТОГЕНЕЗУ ОСНОВНИХ ТИПОЛОГІЧНИХ ВІДМІН СТЕПІВ УКРАЇНИ ТА ЇХ ПРОГНОСТИЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ

2.1. Лучні степи. На Україні є тільки одна невелика /202 га/ ділянка заповідних лучних степів - філіал УДСЗ "Михайлівська цілина". В перші 23 роки з часу проголошення заповідника /1928 р./ тривало посилення антропогенної деградації рослинності, і тільки після передачі "Михайлівської цілини" у відання АН України /1951р./ тут розпочалися демутативні процеси, які змінилися в 60-і роки поглиблюваними понині ендеокогенетичними змінами /Харкевич, 1956; Білик, 1957; Саричева, 1966; 25, 26, 55, 103, 105/. Наявний 35-річний ряд прямих спостережень методом картування рослинності /зіомки проводилися в 1956, 1971, 1981 і 1991 рр./ сприяв поглибленню уявлень про характер цих змін /8, 9, 17, 18, 27, 31, 38/.

Дигресивні угруповання з домінуванням дернинних злаків і осоки /Лавренко, Зоз, 1928/ за 5 років після припинення випасу на чверті площ змінилися на кореневищно-злакові /*Bromopsideta inermis*, *Calamagrostideta epigeioris*, *Elytrigieta repentis*/. Наступні порівняльні картометричні дані, отримані через 15 років /8, 9, 17, 18/, фіксували панування на заповідній ділянці резерватних фітоценозів лучного степу, серед яких переважали угруповання *Bromopsideta inermis*. Значного поширення набули також угруповання *Calamagrostideta epigeioris*. Середні темпи розрос-

тання обох названих формацій складало + 2,9 га/рік¹, що зумовило збільшення площі під ними з 52 га /в 1956 р./ до 95,9 га /в 1971 р./. Корінні і фенісекціальні дернинно-злакові фітоценози за той же час скоротилися з 101,0 га до 33,1 га. В цілому період з 1956 р. по 1971 р. характеризувався нарощуванням темпів резерватних перетворень, які торкалися переважно змін домінування названих двох ІГФ /фітоценози з домінуванням *Carex humilis* Leys. Leys. на той час відмічалися вже тільки на пасовищах схоронної зони; 39/. Аналіз матеріалів наступних двох геоботанічних зйомок, проведених з проміжками у часі через 10 років /1981 і 1991 рр./, показав, що в процес поступово включаються нові групи ценозів, освоюючих новостворювані адаптивні зони. Тривало неухильне скорочення лучно-степових фітоценозів /33,1 га в 1971 р. проти 8-9 га - в 1981 р./. Але й кореневищно-злакові фітоценози, максимум поширення яких прийшовся на кінець 70-х років, також скорочувались в 1971-1981 рр. з 65,5 % до 44 % площі заповідного масиву. В подальшому вони трансформувались в чагарникові степи з участю *Chaetochytrium ruthenicum* /Fisch. ex Woloszcz./ Klaskova /27,29, 31/, які в 1991 р. займали 40 % площі періодично викошуваного степу /ПВС/, але майже зникли на АЗС. Останнім часом добре проявилася одна з тривалих і пізніх стадій резерватної сукцесії - різнотравна. В складі різнотравних і злаково-різнотравних угруповань домінують *Urtica dioica* L., *Cirsium arvense* /L./ Scop., *Euphorbia semivillosa* Prokh. та деякі інші фітокомпоненти, які раніше траплялися спорадично /в 1971 р. вони займали 2,2 %; в 1981 р. - 6,2 % і в 1991 р. - 15,8 % загальної площі/. На невідповідність прояву цієї стадії вказує її наявність в "Стрілецькому степу" під Курськом /Петрова, 1990/. Ці фітоценозоструктури є передвісником нових ценотичних перетворень в серії пізньорезерватних угруповань, схильних до ширшого залучення лігнозних біоморф. Останнє характеризує експоненціальна крива темпів зміни щільності дерев в часі на ПВС і АЗС: в 1971 р. відповідно 1,0 і 1,2 шт./га; в 1981 р. - 2,0 і 2,4 шт./га та в 1991 р. - 3,0 і 3,4 шт./га/.

Структурний дрейф фітоценозоструктур лучного степу супроводжується глибокими змінами екологічних характеристик місцезрос-

¹ Тут і далі знак тренду "-" позначає зменшення, а "+" - збільшення площ, які займають певні фітоценози та ізореагентні групи фітоценозів /ІГФ/.

тань, які визначалися нами непрямими методами оцінки факторів середовища - фітоіндикаційними. Загальний діапазон змін в аналізованому хроноряді /1927-1991 рр./ досягав 0,5 балу по загальному терморезиму, 1,68 балу по вологості ґрунту, 1,08 балу по багатству ґрунту азотом і 1,14 балу по кислотності ґрунту. Сіножатєва ротація зміщала показники відносно наявних на АЗС за останні 20 років відповідно на 0,32; 0,25; 0,12 та 0,49 балу. Виявилось, що всі зміщення так званих "ординаційних полів" /Утехин и др., 1990/ спрямовані до дібровних типів місцезростань. Важливо, що відмічалось постійне розширення "ординаційних полів" у всьому 64-річному ряду спостережень, вказуюче на зростання ресурсів екоотпу в ході сукцесії. В межах досяжності екоотпічних характеристик дібров олинилось немало угруповань різнотравної стадії автогенезу.

Науково обґрунтовані уявлення про майбутні стани рослинного покриву розроблялися на основі екстраполяції на майбутнє сучасних тенденцій та закономірностей /28/. В графічну модель сукцесії, поєднуючу 30 років ретроспекції, 35 років спостережуваних змін і 65 років прогностичних перетворень, нами були введені корективи методом врахування помилок та додаткових даних, отриманих в останніх дослідженнях. В цілому була побудована графічна модель розвитку лучно-стєпових фітоценозів. Серед найважливіших моментів, які впливають з аналізу цієї моделі, є такі: зміна знаку тренду в динаміці екоотпічних характеристик після припинення випасу на стєпу; значні розходження темпів трансформації екоотпічних показників на різнорезимних ділянках /АЗС і ПБС/; загальне зростання ширини діапазонів провідних факторів та асинхронність їх змін в ході сукцесії /наприклад, випередження в змінах терморезиму і запізнення показників кислотності ґрунтів і гідрорезиму в досягненні тих значень, які характеризують дібровні місцезростання/. Останнє зумовлює екоотпічну і фітоценоструктурну дисгармонію екосистем в загальному прогресивному саморозвитку.

Отже, рослинність "Михайлівської цілини", яка досягла на АЗС за 45 років сукцесійного часу різнотравної стадії саморозвитку, знаходиться в критичному періоді /"сукцесійному колапсі"/.

2.2. Надгігротичний варіант різнотравно-типчакково-ковилкових стєпів. Ділянки цієї відміни стєпів охороняються з 1975 р. в "Провальському стєпу" - філіалі ЛДЗ /587,5 га/, розташованому на піднятій частині Донецького кряжу, поблизу східної межі з Росією.

Вихідний стан рослинності був зафіксований тут в дослідженнях 1977 р., коли фактично ще не сталося помітної демутації степу /20,21,22/. В той час на степу майже третину всієї площі займали дигресивні угруповання *Festuceta valesiacaе* /152 га/, але близько 10 % території масиву лишалося під ковиловими угрупованнями /47,6 га/. Досить поширеними були чагарникові степи переважно з участю *Saragana frutex* /L./ С.Koch. /понад 40 га/ та структурно ксерофітизовані фітоценози *Poeta angustifoliae* /близько 55 га/. Загальна лісистість заповідника з врахуванням штучних лісосадовок складала 15,2 % /близько 90 га/. Кореневищно-злакові угруповання були мало поширеними /близько 10 га/.

Маючи досить повний об'єм відомостей про рослинність "Провальського степу" /6,20/ та керуючись уявленнями про відновлювальні процеси, ми розробили варіант попереднього прогнозу стану рослинності на найближчі 15-20 років /23/. Фактично була здійснена передпрогнозна орієнтація демутаційних і резерватних змін донбаських степів.

Після повторного картування через 8 років /в 1985 р./ виявилися несподівано великі кількісні і якісні зміни. Як і передбачалося, *Festuceta valesiacaе* продовжувала займати панівний стан. Помітними були зміни ценотичної структури заповідника через значне розширення угруповань *Stipeta capillatae*, *Stipeta tirsae*, *Bromopsideta inermis*, *Elytrigieta trichophorae*, *Gariceta praescosis*, *Vicieta tenuifoliae*, чагарникових степів з участю *Amygdalus nana* L. і багатьох різнотравних фітокомбінацій, які раніше траплялися зрідка. У всіх фітоценозах відбувся ускладнення будови і значно зросло видове багатство.

Порівнюючи різночасові просторові співвідношення основних типів фітоценозів, ми співставили дійсний хід демутації з прогнозним та уточнили останній, побудувавши графічну модель сукцесії, яка включала 8 років спостережуваних змін та 25 років прогнозного попередження /49/. В складі пануючої групи дернинно-злакових фітоценозів за минулі 8 років встановився баланс між дигресивними /37,7 га/ і квазікорінними типчатниками /34,8 га/. В оснві спостережуваних змін переважали демутативні процеси, внаслідок яких зростання площ під кореневищно-злаковими і лучно-степовими /+ 8,92 га/рік/ та ковиловими угрупованнями /+ 1,28 га/рік/ відбувалося за рахунок приблизно таких же просторових скорочень дигресивних типчатників /- 9,8 га/рік/. Такі високі темпи змін пояснюються не

тільки надмірною деструкцією рослинності степу в дозоповідний період, але й такими особливостями демутативного процесу, коли він вже на ранніх фазах відновлення супроводжується резерватними перетвореннями. В найближчому майбутньому важливим моментом може стати інверсія між дернинно- та кореневищно-злаковими фітоценозами /на початку 90-х років/. Після цього, не змінюючи знаку тренду, може наступити помітне уповільнення темпів змін аж до вступання в зону резерватного мінімуму γ -різноманіття /"сукцесійний колапс"/. Через надто короткий хроноряд спостережень саморозвитку донбаських степів поки що не можна подовжити прогноз за межі другого тисячоліття, але, керуючись уявленнями про лісостепову їх природу, можна припустити, що після певного максимуму поширення лучно-степових мезоксерофільних кореневищно-злакових і різнотравних угруповань активізуються процеси лісопоновлення. До особливостей становлення ранньоклімаксових фітоценокомплексів, суттєво відрізняючих "Провальський степ" від лучних степів "Михайлівської цілини", можна віднести послідовніший хід змін у напрямку формування лісових і чагарникових фітоценозів у відповідних природно-ландшафтних комплексах.

2.3. Мезотичний варіант різнотравно-типчеково-ковилового степу. Базовим полігоном для вивчення автогенезу цієї відміни степів був "Стрільцівський степ" - філіал ЛДЗ /494 га/. Незважаючи на виключення його в природоохоронну мережу ще в 1931 р., інтенсивне пасовищне використання його припинилося тільки в 1953 р. "Типовий" стан степу характеризувався переважанням на плато і схилах *Stipa capillata* L., *S. zaleskii* Wilensky, *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Festuca valesiaca* Gaud., а на депресіях - *S. tirsae* Stev. /Лавренко, Дохман, 1933; Доброчаєва, 1956/.

Перша геоботанічна зйомка "Стрільцівського степу" була проведена нами в 1969 р. /4/. На цей час тут майже повністю зникли угруповання *Stipeta capillatae*, а панівного значення набули *Stipeta zaleskii* /80 га/, *Stipeta lessingiana* /42 га/, *Festuca valesiaca* /49 га/ та *Stipeta tirsae* /39 га/. В більшості випадків до їх складу входила *Caragana frutex*. На відвертках балок і в мікродепресіях подекуди сформувались лучно-степові ценози формацій *Bromopsideta inermis* /4,5 га/, *Elytrigieta intermediae* /4,5 га/ та *Elytrigieta stipifoliae* /близько 2 га/, які проявляли в умовах сіножатевої ротації тенденцію до розширення. Дуже інтен-

сивно відновлювалися угруповання чагарникового степу з участю *C.frutex*. Загалом демутативні процеси протягом перших 16 років характеризувалися відновленням зонально-регіональних дернинно-злакових домінантів та степового чагарника *C.frutex*. Ендеоекогенетичні зміни відзначалися помірними і слабкими темпами проникнення кореневищних злаків тільки на депресіях.

Повторне картування "Стрільцівського степу", здійснене в 1982 р., виявило помітне поглиблення зазначених раніше змін /47/. Незважаючи на зрослу жорсткість сіножатевого режиму /сінокосіння почали проводити через один рік/, площа дернинно-злакових угруповань скоротилася з 226,9 га в 1969 р. до 177,0 га в 1982 р. На цей час на степу практично не залишилося угруповань *Stipeta lesingiana*. Такі мезоксерофільні види ковилів як *S.tirsa* і *S.dasyphylla* почали виходити з депресії на пологі схили північної і західної експозиції. В групі кореневищно-злакових фітоценозів спостерігалось неухильне збільшення площ з середнім темпом + 3,2 га/рік. Чагарникові степи з участю *C.frutex* скоротились в поширенні з 40 % площі заповідника в 1969 р. до 29,7 4 - в 1982 р. в основному за рахунок трансформації їх в зарості цього виду. Деревна і чагарникова /*Pruneta stepposii*, *Rhamneta cathartica* та ін./ рослинність мала слабкі наступальні темпи /+ 0,14 га/рік/.

Третя в ряду періодичних спостережень геоботанічна карта "Стрільцівського степу" складена в 1992 р. На цей час інтенсивність поширення *C.frutex* на степу помітно послабилась через вичерпання придатних місцезростань. Ускладнилась комплексна горизонтальна структура чагарникових заростей на АЗС. Тут, крім зріджених караганників, появились плями з домінуванням в трав'яному ярусі *Melica transsilvanica* Schur, *Poa angustifolia* L., *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L., *Cirsium arvense* /L./ Scop. та інших різнотравних компонентів, характеризуючих різнотравну стадію автогенезу. Тут появилася також значна кількість дифузно зростаючих лісових чагарників та поодиноких дерев. На переважачих по площі ПВС зміна угруповань відбувається шляхом заміщення ксерофільних видів роду *Stipa* L. мезофільнішими видами того ж роду, внаслідок чого *Stipeta tirsae* стала необмежено панувати на різноманітних місцезростаннях. На основі екстраполяції можна зробити висновки про те, що в найближчі десятиріччя степ набуде ясніше вираженої комплексності, зберігаючи високий динамізм /47/.

Вимальовується перспектива панування на степу полідомінантних лучно-степових угруповань з рясним різнотрав'ям на тлі загально-го панування мезоксерофільних ковилів та стабільною локалізацією чагарникових степів з участю *S.frutex* та *S.ruthenicus*. На АЗС караганові зарості вступають у фазу ще невивчених циклічних змін.

2.4. Ксерстичний варіант різнотравно-типчакково-ковилових степів. Базовим полігоном для досліджень їх послужив філіал УДСЗ "Хомутовський степ". Період пасовищної дигресії цього степу описаний в працях Ю.Д.Клеопова /1927, 1928/. В доповідний час тут абсолютно переважали типчатники. Демутативні процеси розпочалися після оголошення "Хомутовського степу" заповідником /1926 р./, в результаті чого панівне становище зайняли ковилові угруповання /Котов, 1938; Котов, Карнаух, 1950/. Після обмежень господарсько-го використання /з 1952 р./ на степу почалися інтенсивні резерватні зміни, які проявлялися в посиленні ценотичної ролі кореневищних злаків /Тринь, 1956; Осичюк, 1966/.

В 1969 р. нами було проведене геоботанічне картування АЗС та прилеглої до нього щорічно викошуваної протипожежної смуги /Б/. Порівняння просторових співвідношень найпоширеніших тут фітоценозів показало чіткі відмінності різнорежимних станів: дернинно-злакові угруповання і *Bromopsideta ripariae* на АЗС займали 9,6 % площі, а на викошуваній смузі - 54,6 %; фітоценози *Poeta angustifoliae* разом з різнотравними угрупованнями займали відповідно 34,9 і 21,8 %, а кореневищно-злакові фітоценози - 53,5 і 23,1 %.

В 1970 р. була складена геоботанічна карта всього заповідного масиву /1030 га/, яка потім стала основою для отримання цілісних уявлень про просторову структуру рослинності "Хомутовського степу", об'єктивізації і інтерпретації динамічних процесів та планування деяких видів досліджень /16, 17, 18, 22, 37/. Проте, для вивчення автогенних змін і визначення загального тренду резерватної сукцесії подальші дослідження проводилися тільки на АЗС. В 1983 р. було здійснене геоботанічне картування тієї частини АЗС /близько 90 га/, на якій даний режим зберігався понад 60 років. На цей час найбільші видимі зміни сталися в ІГФ з домінуванням різнотравних фітокомпонентів /*Inula germanica* L., *Thalictrum minus* L., *Galatella dracunculoides* /Lam./ Ness., *Vinca herbacea* Waldst. et Kit. тощо/. Вони зайняли близько 30 % площі АЗС /про-

ти 10,3 % в 1969 р./ . Середній темп їх розростання за 14 років /1969-1983 рр./ становив + 1,22 га/рік. Переважаюча в минулому кореневищно-злакова ІГФ змінила знак тренду на зворотний /- 0,16 га/рік/. В автогенезі ці фітоценози трансформувалися в різнотравно-злакові, а останні - в чагарниково-степові. Проте середні темпи розростання чагарників і чагарникових степів лишалися незначними / *Amygdaleta nanae* + 0,09; *Caraganeta fruticis* + 0,05 і *Pruneta spinosii* + 0,03 га/рік/.

Відображення динаміки рослинного покриву після третьої геоботанічної зйомки АЗС в 1989 р. показано на рис. 1. Все різноманіття угруповань об'єднується в певні ІГФ, на основі яких проведено трендовий аналіз послідовних змін, виявлені важливіші моменти сукцесійного процесу, котрі проявляються в інверсіях. Інверсією ІГФ ми називаємо таку зміну просторових співвідношень на певній ділянці, при якій внаслідок сукцесійних перетворень відбувається заміна раніше панівних фітоценозів у другорядні і малопоширені, і навпаки, вихід в панівні недавно ще слабо представлених угруповань. Так, наприклад, інверсія в просторових співвідношеннях між дернинно- і кореневищно-злаковими фітоценозами відбулася в середині 50-х років, після чого кореневищно-злакові угруповання стали переважаючими на АЗС. Чергова інверсія площ між дернинно-злаковими і різнотравними угрупованнями відбулася в другій половині 60-х років. В цей час сформувалися всі умови для подальших змін, кількісні показники яких зафіксовані у відносно короткому хроноряду наших спостережень /5,44,58/. ІГФ чагарникових угруповань за останні 6 років різко активізувалася /середні темпи зросли з + 0,136 до + 1,183 га/рік/. Суттєво важливим моментом було досягнення в 1989 р. балансу площ між кореневищно-злаковими і різнотравними угрупованнями. Можливо, що едифікатори різнотравних угруповань належать до толерантніших видів, аніж це проявляється в життєвій стратегії більшості степових рослин на даній стадії автогенезу. Намічені з другої половини 80-х років зміни темпів обумовили можливість наближення чергової інверсії між різнотравними угрупованнями і фітоценозами *Poeta angustifoliae*.

В прогностичному сценарії найвірогіднішими претендентами на тривале переважання на АЗС лишаються ІГФ *Herbета variaeta Poeta angustifoliae*. Але для останніх можливе трансформування в різнотравні ценози та в чагарникові степи. Дернинно-злакові угрупован-

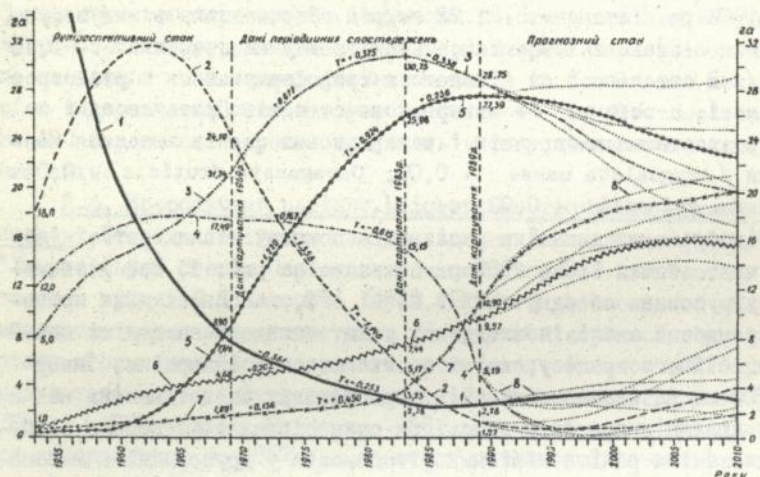


Рис. 1. Графічна модель автогенної сукцесії Хомутовського степу: 1 - група дернинно-злакових фітоценозів / *Festuceta valesiaca*, *Stipeta*/; 2 - група кореневищно-злакових угруповань переважно *Bromopsideta inermis*, рідше - *Calamagrostideta epigeioris*, *Meliceta transsilvanicae*, *Cariceta melanostachya*; 3 - фітоценози з домінуванням *Poa angustifolia*; 4 - фітоценози з переважанням видів роду *Elytrigia* Desv.; 5 - група різнотравних і злаково-різнотравних угруповань з домінуванням *Inula germanica* L., *Thalictrum minus* L., *Galatella rossica* Новорокр. та деяких бур'янів; 6 - група різнотравних угруповань з домінуванням *Vicia tenuifolia* Roth, *Galium aparine* L. та ін.; 7 - група чагарниково-степових фітоценозів / *Amygdaleta napae*, *Saraganeta fruticis*, *Pruneta stepposii*, *Rhamneta catharticae*/; 8 - межі зон розсіювання прогностичних значень величини площі під даною групою фітоценозів на абсолютно заповідній ділянці. Числові значення над кривими позначають збільшення /+/ або зменшення /-/ середньорічних темпів зміни площі за певний час періодичних спостережень та загальні середні темпи /T/ за весь строк спостережень /у га/рік/

ня будуть малопоширеними. Під кінець прогнозного терміну /2010 р./ може настати рівність площ під *Poeta angustifolia* та *Fruticeta*, що поставить степові фїтосистеми на грань нової інверсії, котра разом з іншими перетвореннями може надовго визначити умови розвитку рослинного покриву /58/.

2.5. Петрофітний /на гранітах/ варіант різнотравно-типчакowo-ковилових степів. З часу заповідання відділення УДЭС "Кам'яні Могили" /1927 р./ дослідники з достатньою повнотою і послідовністю вивчали його структурні особливості і динаміку рослинності /Кузнецова, 1956; Білик, Панова, 1959, 1970; Панова, 1964, 1967, 1968, 1972, 1975, 1976, 1983; Осичнюк, Панова, 1973/. Для наших досліджень важливою була наявність зафіксованих різночасових станів рослинності на геоботанічних картах /Кузнецова, 1956; Панова, 1972, 1976, 1983/. В 1990 р. ми здійснили чергову геоботанічну зйомку "Кам'яних Могил", подовживши хроноряд спостережень до 22 років. В цілому ж графічна модель сукцесії рослинності охоплює 90 років, з яких 16 років відносяться до ретроспекцій, 22 роки прямих періодичних спостережень і 51 рік прогнозного попередження /62/.

Демутативні зміни рослинності "Кам'яних Могил" розпочалися з 1952 р. На цей час рослинний покрив зазнав виключно глибоких деструкцій, лишившись багатьох типових степових компонентів /Білик, Панова, 1959/. Демутація почалася із стадії вигопу і супроводжувалася формуванням різнотравно-пирієвих та бур'яново-типчакoвих угруповань. Ковилова стадія демутації встановилася тільки наприкінці 70-х років і характеризувалась абсолютним переважанням *Stipeta capillatae*. Активізація мезоморфної трансформації, яка розпочалася після цього, обумовила розпад ковилових угруповань і витіснення їх на менш потужні кам'янисто-щебенисті ґрунти схилів. Лучно-степовий короткореневищний *Bromopsis girarria* /Rehm./ Holub в середині 70-х років став едифікатором на значних площах, а на початку 80-х років відмічався максимум його поширення. Пирієві угруповання наприкінці 60-х років займали 10,3 га, але до 1976 р. загальна площа під ними збільшилася до 36,7 га, а в 1991 р. - 53,1 га. Експансія *E. repens*, *V. inermis*, *P. angustifolia* триває понині. Це дозволяє характеризувати сучасний етап сукцесії як стадію високої активності кореневищно-злакових угруповань.

Аналіз графічної моделі сукцесії свідчить, що інверсія

площ між дернинно-злаковими і кореневищно-злаковими фітоценозами в середині 80-х років була тим моментом, після якого резерватні зміни стали переважаючими. До наступання його пройшло близько 35 років. Темпи змін в обох названих групах фітоценозів за увесь період спостережень /1968-1990 рр./ були високими і майже взаємокомпенсованими /- 4,5 та + 5,9 га/рік/. Сукцесійні перетворення в інших групах були набагато менше показовими.

В прогнозному варіанті подальших змін можна сподіватися на такі найважливіші події: 1. Інверсія між різнотравними і кореневищно-злаковими угрупованнями на фоні мінімуму поширення дернинно-злакових фітоценозів /десь в середині першого десятиріччя ХХІ ст./. 2. Набрані темпи зростання площ під лучними і лучно-болотними /+ 0,88 га/рік/, чагарниковими і чагарниково-степовими /+ 0,64 га/рік/ та деревно-чагарниковими /+ 0,07 га/рік/ фітоценозами наблизять орієнтовно до 2040 р. час інверсії між лісовими і чагарниковими - з одного, кореневищно-злаковими і різнотравними угрупованнями - з другого боку.

Отже, резерватні сукцесії рослинності "Кам'яних Могил" відбуваються по загальній схемі, характерній для інших типологічних відмін степів України. Проте, через високу інертність в ці зміни майже не включаються агломеративні угруповання кам'янистих відслонень, осипів і слабо розвинених кам'янистих ґрунтів /61/.

Крупномасштабним картуванням і докладними описами новоствореного /в 1988 р./ відділення УДСЗ "Крейдяна флора" /петрофітний, на крейді, варіант різнотравно-типчаково-ковилкових степів; 1137 га; карта в масштабі 1 : 10 000; 260 описів пробних ділянок/ і ділянки "Солоноозерної" ЧДБЗ /самофітний варіант різнотравно-типчаково-ковилкових степів; 2293 га; карта в масштабі 1 : 5 000; 278 описів пробних ділянок/ зафіксовано вихідний стан рослинного покриву. Визначення сучасних тенденцій розвитку фітокомпоненти і аналіз багаторічних змін рослинності стануть можливими після повторних досліджень прийнятими нами методами.

2.6. Типчаково-ковилкові степи. Базовим полігоном для вивчення автогенезу цієї відміни степів були ділянки "Північна" /"Маркіївська" - 2083 га/ і "Успенівська" /2882 га/ всесвітньо відомого державного біосферного заповідника "Асканія-Нова". Складання карт рослинності має тут давні традиції, але різномасштабність, недостатня детальність відображення ценотичної структури, відмінності в цілях картування і в принципах побудування

легенд створюють великі труднощі в їх використанні.

Нашими спостереженнями /1967-1990 рр./ були виявлені високий динамізм і значна своєрідність автогенезу цих степів, що не знаходило пояснень в явищах постпасквальної демутації /1,3,11, 15,22/. Нами було висловлене припущення про те, що на основний /демутативний/ процес накладаються ранні прояви резерватних змін, посилюваних адитивною дією екзогенних факторів /кліматичних, гідрологічних/. Всі процеси реалізуються на фоні високочастотних флуктуацій рясності ряду фітокомпонент. Для прикладу розглянемо хід змін в кварталі 14 ділянки "Північної" /100 га/. Тут темпи розростання кореневищно-злакових фітоценозів змінювалися по роках в межах від + 0,8 до + 0,3 га/рік. Відсутні раніше угруповання *Cariceta praescosis* постійно поширювалися на мілких подах /+ 3,2 га/рік/. Повільно, але неухильно збільшувалася площа під угрупованнями з домінуванням *Leymus ramosus* /Trin./ Tzvel. /+ 0,9 га/рік/. Загальний темп збільшення питомих площ під мезофітними і мезоксерофітними угрупованнями досягав + 4,4 га/рік. Воно відбувалося за рахунок значного скорочення плакорних дернинно-злакових угруповань /до - 4,7 га/рік/. На плакорних місцезростаннях, поряд з диференціацією ковилових угруповань на *Stipeta ucrainicae* і *Stipeta capillatae* відбувалося відносно швидке скорочення переважно останніх /- 1,9 га/рік/. Типчатники навколо подів деградували, утворюючи флуктуаційно нестійкі різнотравні ценокомплекси з переважанням у їх складі *Falcaria vulgaris* Bernh., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Achillea micrantha* Willd. та ін.

Такі ж закономірності сукцесії відмічені і на інших ключових ділянках, але в ряді випадків яскравіше проявлялися галогідрогенні зміни, які на фоні відновлювальних змін були основним проявом динамізму. В наступні 7 років /1972-1979 рр./ в па-нучих на степу різнотравно-типчаккових і ковилово-типчаккових угрупованнях проявилися різні тенденції: площа під першими швидко /- 3,2 га/рік/ скорочувалася внаслідок трансформації їх в фітоценози з домінуванням *C.praescos* і *L.ramosus*, а в других відтворювалися плакорно-зональні /ковилові/ фітоценози. Приблизно в 1973-1974 рр. ці фітоценози зайняли на степу майже однакові площі, а ще раніше /в 1970-1971 рр./ це відмічалось у просторових співвідношеннях між різнотравними і різнотравно-типчакковими угрупованнями з одного боку та групою мезоморфних кореневищно-зла-

кових угруповань - з другого.

В цілому вже через 12-15 років абсолютне панування у вихідному стані дернинних злаків /займали 93 % площі/ змінилося переважанням добре вираженого комплексу кореневищно-злакових, кореневищно-осокових і типчакково-різнотравних угруповань /85 % площі/. Подальші зміни співвідношень між названими групами фітоценозів аж до останніх спостережень в 1990 р. були несуттєвими. В довгострокових прогнозах автогенезу можна передбачити повторну інверсію, коли в фітоценокомплексах належне місце займуть угруповання солонцюватих місцезростань. В короткому ряді таких перестановок ІГФ асканійського степу відбуваються автогенетичні перетворення, спрямовані на формування потенціальної рослинності.

Отже, автогенез асканійського степу включає резерватогенні ланки, які є проявом регенерації солонців. Ефект своєрідної інтерференції від одночасної дії багатьох факторів /ендо- і екзогенних/ зумовлює дуже високий рівень динамізму, стримуваного в звичайних умовах господарським впливом. При тривалому і відносно стабільному рівні іригаційного фону тут може установитись нова і відносно стійка рівновага ґрунтово-рослинних комплексів. Загальна екстремальність умов регіону зумовлює укорочення сукцесійного ряду і обмеження його трав'яними типами екосистем.

2.7. Приморськопопиново-дернинно-злакові пустельні степи.

Вивчення динаміки їх здійснювалося на ділянці "Потіївській" ЧДБЗ /1064 га/, відомій як еталонне місцезростання галофітної рослинності /??. Вихідний стан рослинного покриву був зафіксований на геоботанічній карті в 1968 р. /2/, коли наслідки введення в дію Краснознаменської зрошувальної системи ще не відбилися на стані і розподілі основних формацій. Після повторного обстеження через 19 років /в 1987 р./ були виявлені дуже глибокі постіригаційні зміни рослинності, котрі перевершували за темпами природні зміни приморських ландшафтів. Ці зміни торкнулися, головним чином, фонових галогірофітних угруповань /45,46/. Пустельно-степові фітоценози внаслідок піднятості їх місцезростань над низинними ділянками галофітної рослинності зазнали відносно слабкого впливу відмічених факторів /загальна площа їх скоротилася на 1,6 %/. За характером реакції їх можна умовно розділити на умовно-корініні /*Festuceta valesiacaе*, *Artemisieta santonicae* і *Agropyroneta pectinatae*/ і резерватні /*Elytrigleta repentis*, *Poeta angustifoliae*, *Cariceta praecocis* та ін./ гру-

пи формацій. Перші з них значно скоротилися в поширенні /на 65,6 % від вихідного стану/, а другі розширили займані площі /на 64,9 %/. Найінтенсивніше розросталися пирієйники /+ 1,15 га/рік/, на фоні яких по мікродепресіях починають формуватися багаторізнотравні травостої. В цілому на фоні демутації тут намітилися тільки початкові ланки резерватних змін, до яких ми відносимо також дворазове скорочення площ під угрупованнями *Artemisia ta santonicae*. Це підтверджує здогадки ряду дослідників /Лавренко, 1956; Білик, 1973/ про вторинність полинових угруповань. Демаскований в автогенезі центичний статус *A. santonica* можна порівнювати з місцем видів роду *Stipa L.* в ланках саморозвитку континентальних степів.

На даному етапі досліджень ще важко здійснити достовірні прогностичні екстраполяції, бо минуле 19-річчя припало на стадію нафактивнішого формування підпору підземних вод. Орієнтовні зміни на найближчі 20 років можуть характеризуватися повною трансформацією пустельно-степових фітоценозів в угруповання глікофільного типу тощо /46,48/. Відносна стабілізація фітокомпоненти приморського ландшафту може відбутися на зовсім новому рівні функціонування фітосистем.

3. ОСНОВНІ ЗАКОНОМІРНОСТІ САМОРОЗВИТКУ СТЕПОВИХ ФІТОСИСТЕМ

3.1. Загальні закономірності автогенезу. Сутність автогенезу важко зрозуміти, не вдаючись до узагальнень розвитку усього різноманіття фітоценозів та аналізу поведінки ІГФ в змінах. Тому поряд з просторовою моделлю рослинного покриву - геоботанічною картою значне місце посідає графічна модель сукцесії. В такому випадку стає можливим проведення трендового аналізу послідовних змін, виявлення важливих моментів та стадій, визначення їх тривалості, поведінки окремих ІГФ та ряд інших характеристик процесу саморегулювання степових фітоценозів. Поєднання в моделях різнопричинних і різностадійних змін дає можливість порівняти в одному масштабі просторові перебудови в часі. Картографічний і класичний описовий методи досліджень на широкій географічній основі з наступним застосуванням згаданих прийомів аналізу матеріалів дозволили нам виявити ряд закономірностей саморозвитку степових екосистем, розкрити природу "типових" зональних структур степу та пояснити сутність спостережуваних стадій автогенезу.

Названі аспекти в значній мірі відносяться до основного питання степознавства, сформульованого видатними вітчизняними дослідниками степів П.К.Пачоським /1917/ та Є.М.Лавренком /1941/: зрозуміти рослинні угруповання степу в цілому з метою керування ними, або питання про фітоценологічну сутність степових фітоценозів.

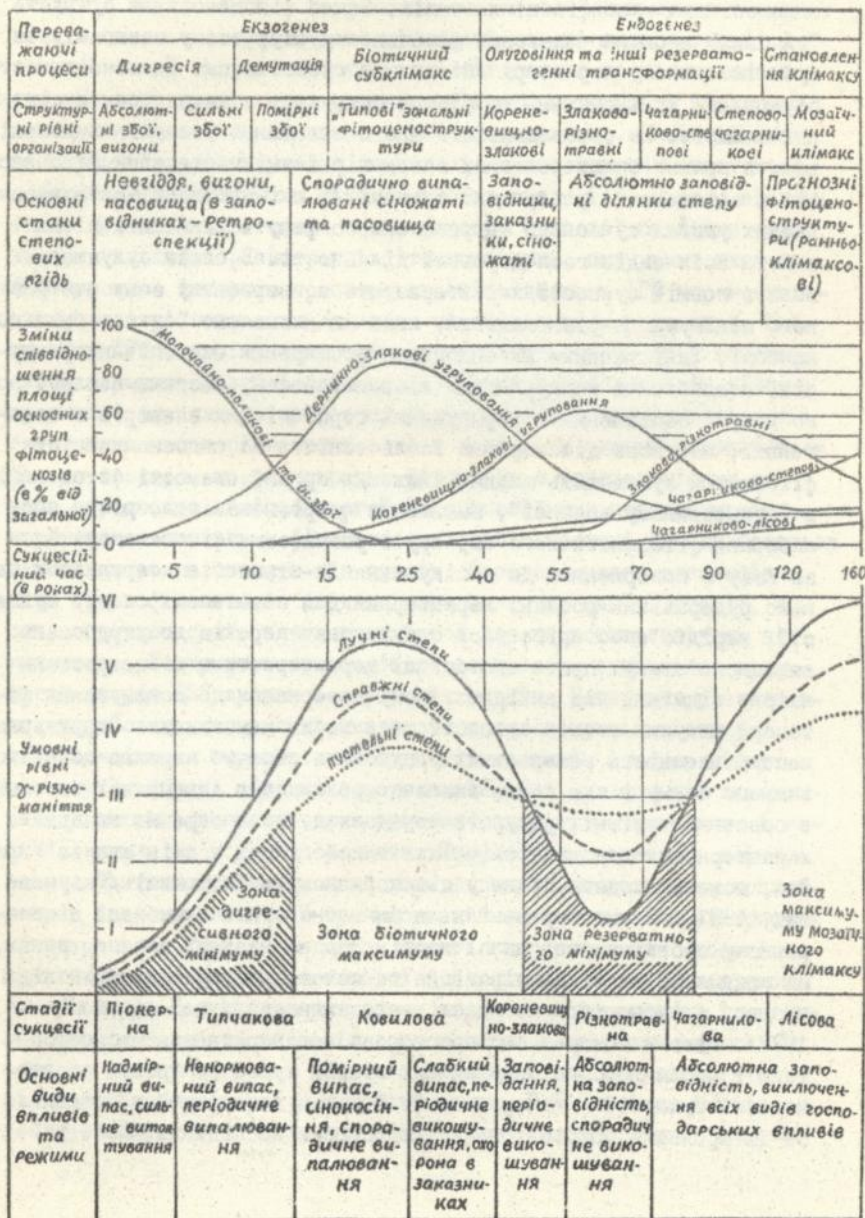
Фактична однотипність автогенетичних змін у різних типологічних відмінах степів України дають підстави для тверджень про їх природність, достатньо жорстку детермінованість і прогресивну спрямованість. Ранішими дослідженнями було виявлено багато якісних і кількісних характеристик початкових стадій резерватних змін, ініційованих диспропорцією в продукційно-деструктивних процесах /Осичнюк, 1973; Семенова-Тян-Шанская, 1977; Титлянова, Базилевич, Снытко, 1988 та ін./ . До зовнішніх проявів механізму цих змін можна віднести виявлені нами ряд послідовних інверсій, здійснюваних у ході ценотичних перетворень. Проте, крім зовнішньої сторони послідовних змін домінування, в інверсіях ми вбачаємо ще й моменти переключання динамічної системи в якісно новий стан, наступарий тільки після певного етапу кількісного накопичення нових властивостей. Функціональна сутність інверсій заключається в підборі видів іншої екології, ритміки і життєвої стратегії, які в цілому визначають адаптивні характеристики нових ІГФ, котрі включаються в процес слідом за ендогенними змінами екотопів. В тривалих і монотонних змінах кожна інверсія є актом, чи етапом, на які розчленовується однорідний в своїй основі процес автогенезу. В послідовному ряду кількох інверсій степові фітоценози набувають добре виражених якісних перебудовних характеристик, що знаходять вираз у відмінностях ценоструктур сукцесійних стадій при порівняннях їх з демулативними та "типовими" фітоценозами. Крім диференціації видів за факторами середовища, причиною інверсій може бути еколого-адаптивна гетерогенність степової рослинності. Вона виявляється в екологічній і динамічній нецільності генетичних складових фітоценозів, внаслідок чого в автогенезі синузії та інші адаптивно поєднані групи видів мають різні траєкторії і тренди змін. Розпад цільної системи в динаміці на складові /частіше окремі ІГФ/ з незалежними шляхами перетворень на заключних стадіях автогенезу призводять до виходу частини їх за межі інваріанту трав'яних екосистем. Здавалося б, що це є проявом нестійкості, проте ознаки останньої зникають при розгляді систем на вищих рівнях цілісності. Взагалі процес само-

стабілізації степових ґітосистем в автогенезі лишається непоміченим на ценотичному рівні і лише після переходу на вищі ранги організації він проявляється у врівноважених ландшафтних ґітосеніокомплексах. Трендовий аналіз виявляє кількісні відмінності в часових інтервалах і у величинах змінюваних просторових співвідношень певних Іґґ для різних типологічних відмін степу. Ці показники мають ступінчастий характер в природно-зональних рядах. У всіх випадках сукцесійні тренди і їх знаки зберігаються до появи нових екобіоморфологічних ценоструктур, які досі були відсутні. Це суттєво впливає на послідовні стадії автогенезу і пов'язується із зміною життєвих стратегій в сукцесії, що стає важливим елементом в самоорганізації степових екосистем.

В умовах забезпечення саморозвитку /заповідний режим/ квазі-стабільні дернинно-злакові ґітосеніози "типового" стану степової рослинності виявляють високий динамізм і вже через 12-15 років внаслідок ендеоекогенетичних змін екологічних умов місцезростань втрачають таку важливу адаптивну властивість як "ефемерність" домінуючих дернинних злаків. Остання за визначенням Є.М.Лавренка /1941/ є проявом адаптації до нестійкого водного режиму і виявляється в скороченості періоду вегетації більшості степових дернинних злаків /видів роду *Stipa* L., *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* /L./ Pers. та ін./ . Позбувшись згаданих переваг адаптації перед кореневищними злаками і різнотравними ґітосеніокомпонентами, дернинні злаки на трансформованих екоценозах мікродепресій, а потім і на плато, швидко поступаються місцем перед ними. Таким чином, вже на ранніх стадіях автогенезу степові ґітосеніози неухильно втрачають важливі екобіоморфологічні ґітосеніокомпоненти. Звичайно, значні пасовищні навантаження, сінокосіння і пали гальмують розвиток монодомінантних кореневищно-злакових угруповань, які найчастіше виступають ланками ранніх стадій резерватних змін. Це вказує на обумовленість дернинно-злакового /"типового"/ стану степових ґітосистем комплексом екзогенних впливів, які за сучасними уявленнями в доісторичні часи забезпечувалися повноценозовою зоокомпонентою екосистем, а в антропогенний період існування степів поступово витіснилися численними видами господарського впливу /випас, сінокосіння, пали/. Виходячи з цього, виникає достатньо мотивована позиція щодо штучності умов, які викликають резерватні сукцесії. Але високі темпи цих змін і однотипність векторизованого розвитку у всіх відмінах степів вказують на спе-

цифічну природну обумовленість резерватних сукцесій і на наявність загальнодинамічних закономірностей в їх розгортанні. Прямі спостереження подальших процесів самоорганізації резерватних фітоценоструктур свідчать про високу пружність або гнучкість степових екосистем в аспекті виявлення іманентної властивості їх долати збурюючі ендогенні фактори для збереження і відтворення виробленого у філогенетичному процесі формування цільного і стійкого природного утвору. Така ж висока резистентність проявляється ними і в звичайніших для нас компенсуваннях екзогенних впливів за умов антропогенних видів втручання та при наявності достатньо повноцінної зоокомпоненти. На відміну від змін у останньому із згаданих випадків всі резерватні зміни ми відносимо до специфічного і складного етапу формування таких фітоценоструктур і в таких кількісних співвідношеннях площ, якісні характеристики яких краще відповідають комплексу сучасних біокліматичних умов, ніж ті, які існували до цього часу і обумовлювали високий сукцесійний потенціал рослинного покриву. Степові фітосистеми в саморозвитку "струшують" з себе привнесені багатовіковими впливами елементи біотичних структур на тлі поглиблення ендогенетичних змін середовища. Найбільші узагальнення динаміки степових фітоценозів, які ґрунтуються на прямих спостереженнях змін, ретроспекціях та екстраполяційних прогнозах, виражаються в концепції повної сукцесії, графічна схема якої представлена на рис. 2. Сутність цієї концепції полягає в тому, що сукцесійно пов'язані між собою демутативні, резерватні і клімаксові фази розвитку степової рослинності включають як мінімум дві фази клімаксових станів з добре вираженими максимумами біотичного різноманіття, розділених в часі двома зонами мінімуму γ -різноманіття. Перший мінімум /перважно дигресивний/ зумовлюється дизруптивними екзогенними впливами. На стадіях вигону, молочайно-полинових, бульбисто-тонконогових та інших збоїв не може забезпечуватися стійкий стан, бо це в кінцевому результаті призводить до деградації ґрунтового покриву, а отже, до втрати ресурсів екосистеми. За певних умов /наприклад, оголення підстиляючих кам'янистих порід/ тут можуть формуватися квазікорінні угруповання /Сочава, 1970/. Не викликає сумніву, що дернинно-злакова структура степів і в доісторичні часи забезпечувалася рядом природних екзогенних впливів, зокрема, коадаптивними компонентами стадних копитних, епізодичними пожежами тощо. Цей стан характеризується власним максимумом біотич-

Рис. 2. Схема сукцесії степової рослинності



ного різноманіття, є дуже стійким /толерантним/ і необмеженим в своїй тривалості, внаслідок чого він знайшов своє відображення в типологічних класифікаціях степів. Отже, фітоценотична сутність "типових" дернинно-злакових фітоценоструктур степу полягає у їх субклімаксовому характері /біотичний субклімакс/. Їх стабільність обумовлена урівноваженістю фітоценоструктур з комплексом екзогенних впливів. На справедливність цього положення вказують виявлені нами в прямих спостереженнях закономірні зміни степових фітоценозів в автогенезі /резерватні сукцесії/, які проявляються в незвичайних умовах сучасного антропогенного фону і виникають після зняття всіх видів господарської діяльності. В своїй сукупності вони в повній сукцесії характеризують конвергентну зону резерватного мінімуму γ -різноманіття, який ми називаємо "сукцесійним колапсом". Такі чинники як ендогенне розширення екологічних ресурсів, послаблення конкурентних взаємовідносин, нестача екологічного часу і запізнення в коригуванні стратегічних спектрів в ценогенезі, часткова діаспорична ізольованість та неповночленність фітосистем зумовлюють видиме зниження організованості фітоценозів в "сукцесійному колапсі", зменшення γ -різноманіття, різке послаблення фітоценотичного бар'єру і розмикання фітоценозів. У зв'язку з поверненням до домінування R-стратегів, серед яких немало рудеральних рослин, характерних для початкових стадій сукцесії, нерідко спостерігається структурний перехід до угруповань вихідного стану. Проте екологічні характеристики місцезростань якісно відмінні від вихідних, тому повернення до домінування фітоморф минулих стадій сукцесії стає майже неможливим. Структурна неповночленність резерватних угруповань стримує перехід до рівноважного стану і тим самим визначає релаксацію динамічної системи в освоєнні новітніх ресурсів середовища, що в окремих випадках, характерніших для найпівнічніших типологічних відмін степів України, може знаходити прояв у діаспоричному субклімаксі /Разумовський, 1981/. В спостереженнях не виявлено ознак властивої діаспоричному субклімаксові циклічності. Згідно наявних на тепер даних, ми приймаємо як більш вірогідне те положення, що подальший хід процесу здійснюється по моделі толерантності /Connell, Slatyer, 1977/. Цілком можливо, що просторова неоднорідність місцезростань і рослинного покриву лучних степів зумовлює прояви різних моделей сукцесії - толерантності і гальмування, але в степенях за їх проявами потрібні триваліші строки досліджень. Саме таке

поєднання схем сукцесії проявлялося при відновленні перелогів американських прерій / Reichhardt, 1962/ і злаковників Нової Зеландії / West, 1980/. В принципі для остепнених луків і лучних степів повинна існувати межа дієвості моделі толерантності і вступу в силу моделі гальмування в автогенезі трав'яних екосистем. На нашу думку, вона може проходити десь поблизу південної межі мішаних лісів, де степи є екстразональними. Панівний стан R-стратегів, досягнутий в сингенезі, в послідовних стадіях ослаблюється проникненням фітоценотичних патієнтів. В ряду віолентності такими стратегами в резерватній сукцесії очевидно слід визнати численні різнотравні фітокомпоненти, втручання яких на АЗС зумовлює інверсію просторових співвідношень ІГФ кореневищно-злакових і різнотравних /злаково-різнотравних/ угруповань. Найчастіше ІГФ з домінуванням різнотравних мезоксерофітів наявної флори формують колишні асептатори. Просторовий розподіл різнотравних і злаково-різнотравних угруповань очевидно пов'язаний з ґрунтовими неоднорідностями, які в ході змін значно підсилюються. Цілком можливо, що різнотравні фітоморфи є толерантнішими до умов середовища, "зіпсованого" їх сукцесійними попередниками - кореневищно-злаковими фітоценозами, хоч патієнтні ознаки багатьох складових можна ставити під сумнів. Спостережувана експансія цієї групи фітоценозів свідчить про появу ще однієї стадії, досить короткочасної, але закономірної для всіх типологічних відмін степу. Тепер вона спостерігається лише на сукцесійно просушених старих АЗС лучних і справжніх степів. Поширення різнотравних угруповань напевне характеризує лише незначні зміщення в співвідношеннях стратегічних сукцесійних типів і через відсутність у їх складі сильних середовищевірних компонентів ценокомплекси лишаються настільки ж неповночленними, розікнутими і нестабільними, як і їх попередники. Тому вони продовжують перебувати в критичному стані, який характеризується подальшим поглибленням ендеоекогенетичної трансформації екологічних характеристик місцезростань. Останні з часом стають придатними для екологічно пластичніших в ряду віолентності і ценотично потужніших лігнозних біоморф. Наступне коригування стратегічного спектру і життєвих форм призводить до повільного зростання γ -різноманіття. В цей час достатньо появи відносно невеликої домішки лігнозних біоморф /"арборифлори" О.М.Красніцького, Г.П.Сошніна, 1984/, щоб здійснити певні зрушення в структурно-енергетичному балансі

системи. Тому участі формації чагарникових степів і заростей степових і лісових чагарників ми надаємо вирішального значення як перспективним елементам рослинного покриву, зумовлюючим вихід його з критичного стану розвитку. З посиленням вертикальної диференціації угруповань в подальшому ході змін починає зростати роль таких факторів, які ніколи не були визначальними в степових фітоценозах /наприклад, тіневитривалість/. Поява нової ІІФ в автогенезі запобігає подальшому функціонуванню по моделі гальмування сукцесії, розряджаючи критичний стан. Очевидно зі стадії розростання чагарників починається перебудовчий період локальних ценоструктурних комплексів передклімаксового типу. На деяких відмінах степів поява чагарникової життєвої форми мабуть не може вважатися попередником лісових угруповань і є тимчасовою фазою існування фенісекціальних лучно-степових і степово-лучних угруповань, яка в автогенезі через кілька років фактично зникає. В інших випадках прихованочагарникові степи вже на перших відновлювальних етапах захоплювали всю площу абсолютно заповідної ділянки /"Стрільцівський степ" на Луганщині/, або її частину /"Хомутовський степ"/. В обох останніх випадках відмічається квазікорінна природа цих заростей. Після вичерпування всіх екоотопів, придатних для зростання дерезняків, з'являється тенденція до стабілізації і локалізації ареалу *S. frutex*, де вона може існувати дуже тривалий час, включаючись в невизначені цикли самозрідження і повторного заростання. Чагарникова стадія розвитку степових екосистем має найбільшу видиму непослідовність прояву у часі, адже степові чагарники поширені на пасовищах і невикореними в структурі так званих "прихованочагарникових" степових угруповань. "Своєчасність" появи чагарникової стадії в автогенезі забезпечується лише на повнопрофільних і генетично зрілих ґрунтах зонального типу. Ранні прояви чагарникової стадії в "прихованочагарникових" фітоценоструктурах позначають певні стійкі і рівноважні угруповання клімаксового типу, що формуються аллогенним шляхом, суттєвою складовою якого є педогенез. Чагарникова стадія розвитку степових екосистем згасає в природно-зональному профілі. На чагарниковій та почасти різнотравній стадіях автогенезу відмічається поступове зростання видового різноманіття, якому багато дослідників надають важливого значення, як ознаці стабільніших угруповань. Зокрема, десятирічні спостереження на стаціонарних ділянках АЗС "Хомутовського степу" /1981-1991 рр./ показують, що

середній темп загального приросту кількості видів на цих пізньорезерватних стадіях саморозвитку зріє з 0,5 до 1,2 видів на рік. В загальному списку рослин на п'яти ділянках за цей час появилось понад 30 видів, які були відсутні на початку спостережень /переважно рудерали/. Але основний внесок в γ -різноманіття здійснює, мабуть, не видова, а ценотична різноманітність, добре помітна в комплексній горизонтальній структурі рослинного покриву. Отже, ці попередні спостереження підтверджують тезис про збільшення різноманітності на заключних фазах автогенезу.

Триває наростання невідповідності структури, організації і функціональних особливостей фітокомплексів з участю чагарників, поглиблюване ендегенетичними змінами середовища, з часом викликає необхідність влючення додаткових, пластичніших фітокомпонентів, якими для деяких колишніх степових місцезростань виявляються дерева /віоленти, потужні середовищетвірні життєві форми/. Лише при певному співвідношенні екстразональних /деревно-чагарникових, лучних, агломеративних квазікорінних/ і зональних /степових, чагарниково-степових/ фітоценозів може сформуватися складний фітокомплекс рівноважних, відносно стабільних ценоструктур заключних стадій сукцесії /клімакс-мозаїка/. Таке співвідношення напевне зумовить добре помітну фізіономічну фітоландшафтну відмінність клімаксових степів від сучасних, особливо, від "типових" природно-зональних ценоструктур біотичного субклімаксу, між якими є велика сукцесійна відстань. Певний рівень участі лігнозних біоморф в степових фітосистемах є, таким чином, умовою стабілізації і цілісності постклімаксових ценоструктур в комплексах клімакс-мозаїки. Тільки завдяки їм фітосистеми отримують здатність до виходу з критичного стану розвитку навіть тепер, при вкрай занепалій зоокомпоненті екосистем, з якими тісно пов'язана еволюція "типових" фітоценоструктур степу. Але за цих умов міра участі лігнозних біоморф безперечно буде значно відрізнятися від тієї, якою вона була в доісторичні часи. Такий кількісний перегин в питомих співвідношеннях названих біоморф є даниною тим незворотним змінам в повночленності біогеоценотичного покриву степових ландшафтів, яких вони почали зазнавати ще за часів кочового тваринництва. Ці зміни характеризуються поступовою деградацією консументного складу зооценозів, ліквідацією механізмів зворотних зв'язків між рослинами і тваринами /Абатуров, 1975, 1985/ та активізацією ерозійних процесів. Таким чином,

отримані нами емпіричні дані про багаторічну динаміку рослинності в степових заповідниках України характеризують резерватні сукцесії як процес зростання функціональної ефективності структурної організації рослинного покриву на фоні ендогенних змін умов середовища. В основі цього процесу лежить адаптаційний структурогенез, охоплюючий всі взаємодіючі компоненти екосистем, що призводить в кінцевому результаті до суттєвих перетворень їх і в широкому розумінні може трактуватися як самовідновлювальний процес. В автогенезі відбувається відмічена раніше постійна диференціація фітоценоструктур, цілісність яких проявляється лише на рівні ландшафту та урочища, а фітокомплекси клімакс-мозаїки включають широкий спектр рослинних типів /рис. 2/. Така диференціація фітокомпоненти ландшафту очевидно забезпечує гомеостаз в умовах більшої відповідності сучасним біокліматичним показникам регіону. Хід цієї диференціації простежується в механізмі згаданих раніше інверсій і досить умовно може розчленовуватися на запрограмовані в сукцесії стадії саморозвитку. Кількість їх залежить від зональних та регіональних особливостей степів і в певних умовах досягає семи /59/. З них перші три відносяться до демутативних /сингенетичних/, котрі характеризують порушені фітоценози та формування їх на первинному субстраті. Сюди відносяться піонерна /включно фаза збою - вигони/, типчакова та ковилова стадії демутації. Ковилова стадія характеризує "типові" зональні структури біотичного субклімаксу. Ці три стадії добре відомі і широко розповсюджені на сучасних степових цілинних рештках. Четверта і п'ята стадії відносяться до типу резерватних і характеризують так звані "сукцесійний колапс" степових фітоценозів в умовах заповідання. Це кореневищно-злакова і різнотравна стадії автогенної сукцесії. Нарешті, останні дві стадії характеризують передклімаксові фітоценоструктури та клімакс-мозаїку і умовно можуть бути названі лігнозними. З них шоста стадія /чагарникова/ відзначається інтенсивним формуванням чагарникових степів і чагарникових заростей. Заключну стадію умовно можна назвати лісовою, оскільки в фітоландшафтах справжніх та лучних степів в цей час певні питомі площі можуть займати лісові угруповання. Варто зауважити, що подана закономірна послідовність стадій сукцесії у часі належить до узагальненої, трохи ідеалізованої схеми їх прояву в ряду відновлювального процесу. Релаксація структурогенезу, різні форми структурної неповночлен-

ності угруповань, різноманіття екологічних характеристик в мікрокомплексах, регуляційні впливи заповідних режимів та різноякісність стартових станів зумовлюють значні зміщення і гетерохронність настання названих стадій в автогенезі. Зародження і становлення фітоценоструктур кожної наступної стадії на тлі панування попередньої проявляється в абсолютній шкалі часу саморозвитку в десятиріччях /рис. 2/. Через зональну редукцію числа стадій /власне β -різноманіття/ з півночі на південь найбільша їх кількість характеризує лучні степи, в той час як в південних /асканийських/ мобільно-рівноважний стан досягається обмеженим числом серій резерватної сукцесії. Відсутність лігнозних стадій в останньому випадку характеризує межу сукцесійного потенціалу фітосистем на рівні формування трав'яних комплексів з домішкою галофітних напівчагарничків та одвічне безлісся степів даного регіону /33/. Ми допускаємо велику вірогідність специфіки усиченості серій в еколого-генетичних рядах вздовж градієнти континентальності, слабкі прояви якої відмічаються в особливостях автогенезу найсхіднішого полігону наших спостережень - "Стрільцівському степу" на Луганщині. Тут, як згадувалося, резерватний мінімум γ -різноманіття характеризується послабленою активністю кореневищних злаків і обумовлюється заміною численних дернинно-злакових ксерофітних домінантів на один або кілька мезофільніших видів тієї ж екобіоморфи. Торкаючись якісних характеристик мозаїчного і біотичного клімаксів /автоклімаксу і природного клімаксів; Мордкович, 1982/, можна відмітити рівноцінну природність їх як виразу високої пружності степових екосистем за широких масштабів екзогенних впливів та значно більшу глибину розкриття фітокомпоненти ландшафтів в автогенній сукцесії за умови пригнічення консументних елементів зооценозу.

За схемою повної сукцесії в певній мірі можна висловити судження про сукцесійне минуле степової рослинності, яке допускає існування в доантропогенних ландшафтних степових комплексах не тільки значної участі лігнозних біоморф, але й помітну долю мезоксерофільних кореневищно-злакових угруповань /24,26/. Просторові співвідношення їх та дернинно-злакових фітоморф колись хоч і залежали в основному від коливань вікових кліматичних циклів, але в значній мірі обумовлювалися ендодинамічними та історичними факторами. Серед них деякі кореневищно-злакові та злаково-різнотравні синузії, які тепер в критичній фазі резерватної

сукцесії відособлюються в окремі ценотичні елементи рослинного комплексу, мабуть раніше відігравали роль триваліших стадій та переважали в комплексах. В той же час, згідно з уявленнями П.Д.Ярошенка /1946/, тепер їх можна вважати рештками давньоминулих саваноїдних і прерійних фітоценозів перед степів і в цьому розумінні характеризувати як реліктові структури, пригнічені на антропогенному етапі розвитку степової рослинності /26/ та оживлявані в автогенезі. Таким чином, просторове згасання клімаксових прерійно-степових кореневищно-злакових угруповань в історичному аспекті виразилося в переході їх до стану сукцесійної стадії біотично субклімаксових дернинно-злакових степів. Іншим прикладом реліктових фітокомпонентів може бути *Artemisia santonica* L., зростання якої на схилах подів свідчить про минулу солончакову стадію розвитку асканійських степів /Клепов, 1935/. З погляду на подальший розвиток і антропогенез степової рослинності варто зауважити, що природні шляхи еволюції можливі, очевидно, за умови наявності зрілих, структурно цільних і сукцесійно пов'язаних стадій, для яких характерною є наявність динамічно рівноважних систем і сукцесійно вичерпних фітоценоструктур. Фактичне позбавлення степових екосистем елементів саморозвитку зумовлює обмеження їх вузькими рамками антропогенного розвитку, що на фоні синантропізації флори та зростання залежності систем від різних проявів господарської діяльності людини можна розцінювати як регресивний процес.

3.2. Критичний період в саморозвитку степових фітосистем.

Стадії автогенезу, які характеризують "сукцесійний колапс", є найспецифічнішою фазою резерватної сукцесії степових фітоценозів. Зниження рівня організованості резерватних фітоценозів на цих стадіях саморозвитку викликає згадувані раніше послаблення фітоценотичного бар'єру та розмикання угруповань, що є однією з найбільших несподіванок, оскільки виявляється вдавана суперечність процесу самоорганізації в ході сингенезу та упаковки ніш. Проте, таке спрощення структури фітоценозів супроводжується формуванням нових якісних характеристик екоотопів і в цілому прогресивна спрямованість саморозвитку екосистем зберігається. Тут важливо і те, що місцезростання за показниками екоотопічних характеристик стають преадаптованими до формування якісно нових морфофункціональних структур та сприйнятливими до включення додаткових фітоценокомпонент в процесі самоорганізації та оптимізації внутріш-

ніх і зовнішніх взаємовідносин. Взагалі конвергенція в sukcesіях не переважає /Василевич, 1983/, а в даному випадку є окремим специфічним етапом, характеризуючим критичний стан саморозвитку фітосистем. В формуванні передклімаксових та ранньоклімаксових ценокомплексів конвергенція змінюється на дивергенцію, що обумовлює значне зростання різноманіття у системах вищого рівня цілісності.

Уявлення про критичні стани, принципи самоорганізації та самостабілізації систем останнім часом значно розвинулися завдяки теоретичним, філософським і методологічним дослідженням в цій галузі /Моисеев, 1987, 1990; Марков, 1990; Жирмунский, Кузьмин, 1990; Армаңд, 1989; Залетаев, 1989; Василевич, 1983; Шеляг-Сосонко, Крисаченко, Мовчан, 1991 та багато ін./. В розвинутій таким чином теорії систем і тесрії організації їх виявлена універсальність і єдність природних процесів розвитку. В функціонуванні систем різного рівня, організації і інтеграції спостерігається закономірна зміна періодів алометричного росту короткими за тривалістю перебудовами. Така неоднорідність розвитку системи допускає розчленування його на окремі етапи, на кожному з яких визначальну роль відіграють різні фактори. Перехідна стадія між двома періодами розвитку, на якій параметри її не зростають, а зменшуються, називається критичним періодом, або фазою перебудови /Жирмунский, Кузьмин, 1990/. Отже, між еволюційною /пов'язаною з поступовими кількісними змінами/ і революційною /характеризуючою якісні зміни структур/ формами розвитку через певні проміжки часу відбувається злом, збій та зміна ритму. Починаючи з певного моменту саморозвитку виникають потреби змін в структурі системи і в характері регуляцій, спрямованих на пристосування до нових умов розвитку /Эшби, 1962/. На наявність переломних моментів в ході sukcesії вказують багато дослідників /Василевич, 1971, 1983; Ниценко, 1971; Williams et al., 1969 та ін./. А.Д.Армаңд /1989/ пояснює їх появу перевищенням толерантності, або критичною величиною накопичуваних впливів певного типу, які нейтралізуються процесами, діючими по принципу зворотного зв'язку. "Сукцесійний колапс" можна розглядати в механізмах розвитку фітосистем як критичний стан напередодні якісних /біфуркаційних; Моисеев, 1987/ змін. Як вказує Д.Г.Марков /1991/, тут ми маємо справу з своєрідним відбором, коли під впливом факторів середовища реалізується лише одна з альтернативних можливостей подальшого ходу

розвитку. Подальша перебудова повинна зняти накопичені невідповідності в структурі і функції резерватних фітоценозів, чому сприяє "демонтаж" тих з них, які найменше відповідають новоствореним умовам і були зумовлені тривалими екзогенними впливами. Розмикання угруповань і зниження ценотичного бар'єру відкриває шлях до сприйняття нових структурних елементів /фітоморф/ та до формування нових рівнів γ -різноманіття в ранньоклімаксових комплексах та в мозаїчному клімаксі. При всій невизначеності кінцевого результату біфуркаційний механізм виходу з "сукцесійного колапсу" не виключає принципу спадковості, оскільки відбір і формування нових ценоструктур відбувається з уже наявних форм, підготовлених попереднім ходом еволюційного розвитку рослинності даного регіону. Це стає запорукою збереження прогресивних здобутків фітосистем у відносно стійких, стабільних і краще відповідаючих умовам географічної обстановки клімаксових ценокомплексів. Свавільні ценокомбінації і ценотичні химери як наслідок стихійного підбору фітоморф методом проб і помилок в повночлених і допорогово порушених екосистемах з часом зникають. Повна, часткова чи тимчасова відсутність спадкових ценоструктур /острівний ефект/, неадекватне втручання людини /режимна сіножатева ротація/ та кліматичні флуктуації /перетворення гідробалансу тощо/ справляють сильний гальмівний ефект на всіх етапах перетворень критичного періоду саморозвитку заповідно-степових екосистем: на етапі "демонтажу" резерватних фітоценозів, вибору шляху подальшого розвитку та формування заключних структур. Надто тривала штучна затримка на етапі критичних перетворень може призвести до значного зубожіння заповідних ценокомплексів та до втрати ними еталонних якостей. Оскільки описаний механізм є закономірним і має універсальний характер в автогенезі степових екосистем, то він, напевне, проявлявся в повній мірі на доісторичному та на ранньоантропогеновому етапах розвитку степової рослинності. Прояви "сукцесійного колапсу" в минулому могли мати місце за умови пригнічення консументного комплексу екосистем внаслідок масових епізоотій серед копитних, порушень міграційних шляхів та деяких інших факторів ізоляції окремих масивів степів, які в цілому тоді були набагато мезофільнішими, а, отже, структурно ближчими до сучасних стадій резерватної сукцесії і містили в своїх комплексах ендо- і екзогенну квоту лігнозних угруповань. На "ізольованих" таким чином ділянках певний час могли в повній

мірі проявлятися пристосовні властивості екосистем, в основі яких лежать механізми адаптації до ендегенних змін екологічних градієнтів місцезростань. Адаптаціогенез, зумовлений динамічними властивостями екосистем, відігравав в локальних "сукцесійних колапсах" на неозорих просторах степів роль своєрідної системи стеження адекватності загальним змінам природного середовища. Якщо виникають потреби і можливості переходу на вищі рівні організації, викликані найменшими змінами в ритмах і циклах клімату та інших характеристик регіону, автогенні локалітети, перебираючи всі ступені самооптимізації і здійснюючи активний "пошук" нових можливостей в структурогенезі, могли забезпечувати інші степові масиви сформованими прогресивними елементами. Таким чином, даний механізм був одним з тих, які набували стратегічного значення в досягненні стійкості і різноманіття структур шляхом постійного контролю адекватності їх умовам середовища та вилучуванням новітнім змінам його. Повсюдність дії цього механізму могла здійснюватися неперинним і постійним перемішуванням локалітетів з проявами критичного стану розвитку на необмежених просторах, що характеризує дане явище як "блукаючий колапс". Рискання динамічного стану забезпечувало "зчитування" мінливої екологічної інформації і було основою механізму стабілізації фітоценозів, які через постійну змінність провідних факторів і виражену в такий спосіб активність фітосистем могли відбивати найменші зміни адекватними реакціями структурогенезу. Отже, в автогенезі відбувається складні послідовні перетворення адаптивного типу, які в минулому мали певний еволюційний смисл. Тому "сукцесійний колапс" можна розглядати як еволюційне надбання степових екосистем в процесі саморозвитку і самостабілізації. Він став невідомим і прихованим в антропогенній фазі формування степів, хоч на доісторичному, значно тривалішому етапі, його прояви могли бути досить звичайним явищем. Здійснення в часі послідовних якісних змін шляхом адаптивного підбирання просторових елементів /складових ценокомплексів/ очевидно були основним механізмом саморозвитку. Важливо, що "блукання" адаптивного контролю середовища та поперемінне чергування його з екзодинамічними /фоновими/ станами забезпечували поступальні перебудови на значних просторах. Появлялася можливість охопити перебудовчими процесами всі більш-менш тривалі періоди змін природного середовища. В сучасних процесах ці обставини також слід враховувати.

Через короткий хроноряд спостережень зараз немає змоги подати достовірну характеристику змін клімату і гідробалансу півдня України. В інтегрованих трендах високої сукцесійної активності степових фітоценозів та постійного дрейфу екоотіпчних характеристик, крім домінуючої біогенної складової, може мати місце природно-антропогенна компонента. В ряді регіонів півдня України та на Лівобережжі нині набрали особливого значення зміни гідробалансу обширних просторів внаслідок гідромеліорації та гідробудівництва /30/. Інтерферентне накладання зміщень показників абіотичного середовища та ендегенних змін екологічних факторів дають сумарний ефект, який знайшов відображення в характері і темпах автогенетичних перетворень степових фітоценозів. Вичлени-ти цей ефект з комплексу діючих факторів надто важко. Проте універсальність закономірних змін в автогенезі зберігається й на таких базових полігонах моніторингу, які не підпадають під вплив антропогенних змін гідробалансу /"Провальський степ" на Донецькому краї, "Кам'яні Могили" на Приазовській височині/. Тут, крім фітоендегенних змін, вірогіднішим лишається лише вплив внутрівікових коливань зволоженості, які останнім часом знаходять прояви на обширній території Російської рівнини і, можливо, в новітніх коливаннях рівня Каспійського моря. Збільшення екзогенних впливів підвищує реактивність степових екосистем до тих пір, поки вони не починають втрачати важливих елементів, необхідних для їх самовідновлення. Тривалі екзогенні впливи, які призводять до значних втрат інформації в екосистемі, не сприяють зростанню сукцесійного потенціалу фітосистеми як окремої підсистеми, оскільки знижують рівень організації, викликають деструкцію і руйнування її. Саме цим ми пояснюємо різні види відхилень в послідовності стадій автогенезу. В цьому аспекті роль зооценозу як підлеглої підсистеми виявляється відносно перебільшеною в розвитку степових фітоценозів, бо тільки в автогенезі фітосистеми розкривають приховані /"дрімаючі"/ механізми адаптивної саморегуляції. Коадаптивна еволюція зоо- і фітоценозів як підсистем забезпечувала необмежене в часі існування біотичного субклімаксу степів з певними самообмеженнями структур обох підсистем, пригніченням автогенних механізмів самоадаптації та звуженням каналів саморегуляції фітосистем. Тому "типові" різнотравнодернинно-злакові фітоценози в автогенезі знімають з себе нашарування багатовікових екзогенних /головним чином, антропогенних/

впливів, виявляючи цілком природний високий динамізм. Глибина екзогенетичної деформації екосистем виявляється настільки великою, що адекватність новим умовам настає тільки після етапу розбалансування, дестабілізації і демонтажу сформованої організації, коли адаптивність системи знижується і в неї можуть проникнути нові елементи /Расницын, 1987/. Грунт як підсистема виявляє тісніші зв'язки з фітосистемою і виступає як функціональний блок екосистеми, профілюючи зонально-регіональні морфофункціональні структури степів під контролем географічного середовища /клімату та ін./. Тільки часткове порушення ресурсної інформації ґрунту, яке знаходить вираз в розорюванні цілинного степу, призводить до того, що в умовах автогенезу перелогові фітоценози "забувають" про стадію дернинних злаків і затримуються невизначено тривалий час на стадії кореневищних злаків /Аврорин, 1934; Камышев, 1956; Осичнюк, 1973/. В цей час вони стають сприйнятливішими до лігнозних біоморф, ніж цілинні ділянки на таких же стадіях резерватної сукцесії /Краснитский, Сошнин, 1982, 1984/. Цей парадокс вдаваного зростання зрілості системи /Marghalef, 1963, 1968/ при порушеннях її ще раз підкреслює особливості фітоценотичної обумовленості дернинних злаків в біотичному субкліматі: вона не наступає без екзогенних впливів /випасу, палів/. Варте уваги пояснення з цих позицій домінування лігнозних біоморф в "прихованочагарникових" та чагарникових степах з участю *Saragana frutex*, про яке згадувалося раніше. Невизначено тривале існування цих ценоструктур пояснюється давньою втратою значної частини тієї інформації /ресурсу/ в системах, яка зберігається в ґрунтовому профілі і є своєрідною "пам'яттю" про передісторію та минулі стани. Після таких втрат траєкторії розвитку фітосистем різко змінюються разом із зменшенням можливостей вибору шляхів, які звичайно мають місце на повнопрофільних ґрунтах. З виходом на плоскі ділянки плато кількість *S. frutex* різко скорочується, або ж вона локалізується в автогенезі у вигляді окремих плям, в місцях неглибокого залягання карбонатної материнської породи. Відслонення крейди в "Крейдовій флорі" тепер заростають *Pinus cretacea* Kalen., проминаючи всі інші стадії автогенезу. Отже, змінені таким чином едафічні умови значно скорочують межі розвитку фітосистем, зупиняючи їх на достатньо стійкій стадії, яку можна визначити як едафічну форму клімаксу /параклімат; Тухен, 1933, 1935; квазікорінні угрупов-

вання; Сочава, 1970/. В автогенезі такі фітосистеми включаються в тривалі цикли невизначеного характеру, мабуть, пов'язані з триваючими процесами педогенезу /47/. На сучасних рештках цілих степів, приурочених, як правило, до елементів гідромережі, і тепер триває тенденція до формування квазікорінних угруповань /32,33/.

4. ТЕОРЕТИЧНІ ОСНОВИ КЕРУВАННЯ СТЕПОВИМИ ЕКОСИСТЕМАМИ

Всяке керування має в своїй основі функціональну природу і вимагає достатніх відомостей про перебіг всіх процесів, дію багатьох механізмів на численних рівнях їх реалізації. У всякому випадку потрібні завбачення про наслідки різних видів штучних впливів. У зв'язку з цим значне місце в наукових основах керування посідають прогнози за умови їх обґрунтованості і вірності прийнятих до уваги установок. Такі основи витікають з принципу активності прогнозу - властивості його бути використаним для прийняття рішень у досягненні певних цілей, а також попереджувати про несприятливі тенденції розвитку систем /Рабочая книга по прогнозированию, 1982; Гражданников, 1988/. При виявленні певних закономірностей і екстраполяції їх на значний строк попередження часто вдається скласти досить мотивоване міркування про стани екосистем в майбутньому та про строки їх настання /23,27,28,30,33,46,47,49,52,54,58/. Розроблені нами прогнози змін рослинності на заповідних ділянках степів України значно вплинули на коригування сучасних регуляційних заходів /7,10,51,56,60,62/. Поповнення знань про сукцесійні стани степової рослинності по своїй суті є також однією з важливих сторін пізнання багатогранної природи степових екосистем, яке в певній мірі наближає нас до вирішення питань керування, але не вичерпує їх повністю. Воно яскравіше висвітлює аспекти прерогатив природних властивостей екосистем в керуванні та окреслює межі можливих коригуючих втручань в процеси саморегулювання і самостабілізації. Обмеженість уявлень про повну сукцесію степової рослинності та упереджене відношення до критичних станів її розвитку /"сукцесійного колапсу"/ нерідко були причиною настійних форм нерационального втручання /наприклад, прополовання "бур'янів" в Центральній-чорноземному заповіднику і т.п./. Теоретичною установкою на застосування регуляційних заходів є зворотність структурних змін фітосистеми з довільного стану за умови тривалих і

адекватних /неруйнуючих/ зовнішніх впливів. До інших теоретичних передумов керування відносяться уявлення про: 1/ втрату біогеоценотичної рівноваги між автотрофім і гетеротрофім блоками екосистем; 2/ гіпотетичну високу щільність диких трав'янистих тварин в доагрикультурних степах; 3/ геосистемну нецілісність малих заповідних ділянок; 4/ деструктивний характер резерватних змін та 5/ нездатність степових екосистем до самостабілізації в процесі саморозвитку. Перші дві з названих передумови справді важливі при спрямуванні регулюючих зусиль на отримання "типових" фітоценоструктур біотичного субклімату. Третя передумова дається взнаки лише на заключних стадіях автогенезу, а дві останні заперечуються нами на основі прямих спостережень автогенетичних змін та прогнозів. Тепер в питаннях керування і стабілізації степових фітосистем на заповідниках фактично має місце певний парадокс: ми безуспішно намагаємося зберегти "типові" зональні фітоструктури на одній з вузлових стадій динамічного ряду, яку можна характеризувати як біотичний субклімат, забезпечуваний на останніх етапах розвитку степів антропогенно підсиленням комплексом всіх видів екзогенних впливів /випасом, сінокосінням, випалюванням, забрудненням тощо/. Зважаючи на вказану здатність степових екосистем до саморегулювання і самостабілізації, можна було б сприяти проявам цієї їх властивості шляхом зняття всіх видів господарського впливу, тим паче, що намагання загальмувати їх саморозвиток таким чужим природі степу, малоефективним і шкідливим методом як сінокосіння не дає бажаного результату. По відношенню до режиму абсолютної заповідності, який в певній мірі також є штучним, сучасне механізоване сінокосіння є набагато неприроднішим заходом, деформуючим і гальмуючим сукцесії рослинного покриву заповідних степів. Останнє є особливо небажаним через зростаючу потребу у виконанні заповідниками сучасного соціального замовлення на моніторингові дослідження, до здійснення яких сучасні високодинамічні заповідно-степові екосистеми практично не готові /36,37/. Проте самостабілізація є тривалим процесом, який в критичних станах супроводжується втратами різноманіття. Тому на раритетних заповідних ділянках впровадження режиму повної охорони можна вважати доцільним лише на обмежених за площею АЗС. Спеціальні дослідження на них відповідають важливим завданням і цілям.

Цілоком природним і ефективним засобом керування стеговими екосистемами є контрольований випас копитних. Цей вид впливу

безсумнівно був одним з провідних на всьому шляху еволюції степових екосистем і тому має невичерпні можливості в регулюванні. Більше того, з історичного погляду на сучасний стан степової біоти можна з певною долею перебільшень стверджувати, що "типові" степові екосистеми нині є реліктовими і глибоко трансформованими в індустріальну епоху розвитку суспільства, а структурний оптимум їх припадає на епоху кочового господарства. Проте випас копитних практично не апробований і експериментально не підтверджений на різних типологічних відмінах степів, а впровадження його як регуляційного заходу на невеликих заповідних ділянках нашоується на значні труднощі. З впливом випасу ми пов'язуємо одну з пропонуєваних нами нових форм заповідання - організації експериментально-заповідних ділянок на базі кінних заводів /63/.

Із всього арсеналу відомих екологам факторів, які профілювали степові екосистеми в їх еволюційному розвитку і формуванні на заповідниках цілком вилученим є пірогенний. Екологи справедливо вважають степи екосистемами вогневого типу, адаптованими до потужного потоку енергії, який проходить через пасовищний кормовий ланцюг /Одум, 1986/. Проте, цей, можливо, найдійовіший природний засіб лишається майже зовсім невивченим. Звичайно, без експериментальних досліджень пірогенного фактора ми не маємо змоги впевнитися в його придатності до регулювання та включати до комплексу природоохоронних заходів. Така обережність повністю оправдана на малих заповідниках, де всяке втручання повинне лише сприяти певним природним тенденціям і виявленим потенціальним можливостям, підсилувати і доповнювати функції втрачених чи ослаблених ланок екосистем. Крім того, в рівнях регуляційних зусиль тепер повинні враховуватися згадувані раніше зміни природно-географічного середовища /внутрішньовікові коливання кліматичних характеристик, гідробалансу, тектонічних рухів тощо/. В цілому спроби поставити складні природні системи в цілковиту залежність від свідомого регулювання поки що не вдаються, а якщо і є деякі вдачі з них, то це не виключає накопичення передумов для майбутніх, ще невідомих змін.

На нашу думку, наслідуючи природу у всіх її багатогранних зв'язках і процесах, в охороні раритетних особливостей заповідних ділянок степів треба домагатися збереження на них всіх рівнів динамічної і ценотичної організації провідного автотрофного блоку екосистем /похідні, серійні, резерватні, субклімаксові

і клімаксові/, а співвідношення площ між певними типами активної і пасивної охорони в конкретних випадках залежать від мети охорони /видова, цільова, ценотична, моніторингова та ін./. Так, формування квазістабільних ранньоклімаксових і клімаксових ценокомплексів очевидно неможливе без сусідства екосистем біотичного рівня. Вірогідно, що поки АЗС перебуває в "сукцесійному колапсі", поряд повинні знаходитися біотично обумовлені ступені розвитку екосистем з їх високим рівнем різноманіття. Інакше можна втратити збіднене тепер джерело поповнення природних ценоструктур, дисемінації клімаксових комплексів тими видами, які з різних причин виявилися пригніченими в резерватних угрупованнях /як правило, це типові степанги/. Необхідність співіснування біотично усталених і резерватних фітоценоструктур диктується також самозахистом від постійно збільшуваної небезпеки неконтрольованих і катастрофічних за наслідками пожеж. Досягнення всіх рівнів ценоструктурної організації повинно базуватися на принципі еволюційної адаптації екосистем до групи факторів, які визначали будову їх протягом тисячоліть /випас, пали, викошування, ізоляція/ і діяли комплексно. Уніфіковані режимні заходи /сіножатева ротація/ є не тільки історично-господарським стереотипом, але й даниною недостатній вивченості трав'яних екосистем. В їх керуванні очевидно не можна підлаштуватися до всіх незлічених біокомпонентів та факторів абіотичного середовища, тому перевагу варто надавати оптимізації функціонування провідним, визначальним структурам - фітоценозам. Впровадження і нормування дії обраних факторів на підлеглих регуляційним впливам частинах заповідника завжди буде потребувати контролю стану екосистем, налагодження зворотного зв'язку для своєчасного коригування, завбачення змін, оцінки ефективності і удосконалення режимів. Такий контроль можна здійснювати дослідженнями по програмі фітоценотичного моніторингу. Зважаючи на острівний характер заповідно-степових ділянок, нагальною стає потреба демпферувати негативні господарські впливи. Теоретичними засадами наукового обґрунтування охоронних зон навколо заповідних масивів повинні бути концепції про цілісність систем та про рівні біогеоценотичного різноманіття /55,57/.

Отже, питання керування розвитком степових екосистем концентрують в собі всі сучасні знання про їх структуру та функціональні особливості і в значній мірі висвітлюють ті прогалини в знаннях, на яких варто зосередитись в подальших дослідженнях, спосте-

реженнях і експериментах.

ВИСНОВКИ

Фітоценологічний моніторинг та прямі тривалі спостереження саморозвитку рослинності в степових заповідниках України /1967 - 1992 рр./ дозволили вперше виявити і пояснити ряд закономірностей автогенезу степових екосистем, розкрити природу їх відносно стійких станів і прийти до теоретичних узагальнень щодо механізмів саморегулювання.

1. Заповідні степові ділянки України через неадекватність впливу регуляційної сіножатевої ротації, стартову різностановість та відмінності у сукцесійній просунутості перебувають на стадіях демутації /"Крейдяна флора"/, вступання в фазу резерватних перетворень /"Провальський степ"/, переважання резерватних трансформацій в кореневищно-злаковій /"Кам'яні Могили", "Потіївка"/, різнотравній /"Михайлівська цілина"/ та чагарниковій /"Хомутовський степ"/ стадіях сукцесії. Квазікорінні властивості петрофітних і псамофітних варіантів справжніх степів зумовлюють тривале існування на них агломеративних, дернинно-злакових та чагарниково-степових угруповань /"Кам'яні Могили", "Солоноозерна", "Стрільцівський степ"/. Мозаїчний клімакс асканійських степів зазнає зміщень в структурі фітоценозів в бік побільшеної ролі мезоморфних і галофільних фітокомпонент внаслідок змін гідробалансу в регіоні.

2. Повна сукцесія степової рослинності включає щонайменше дві фази клімаксових станів з добре вираженими максимумами біотичного різноманіття, розділених в часі двома зонами мінімуму його /дигресивний і резерватний/. Фітоценотична сутність "типових" різнотравно-дернинно-злакових степів полягає в їх субклімаксовому стані /біотичний субклімакс/, висока стійкість, необмежена тривалість і власний максимум різноманіття якого забезпечується урівноваженістю фітоценоструктур з комплексом екзогенних впливів. Звільнення їх від цих впливів запускає ланцюгову реакцію ендоекогенетичних перетворень, які призводять до втрати "типовими" фітоценозами таких звичайних адаптивних властивостей як "ефемерність" дернинно-злакових домінантів. Неповночленність консументної складової степових екосистем зумовлює підвищення участі лігнозних біоморф в клімаксових ценокомплексах, а втрати ресурсів в педосфері значно змінюють тренди розвитку фітосистем,

зменшують їх сукцесійний потенціал, що призводить до формування проміжних едафічних клімаксів.

3. Процес автогенезу степової рослинності включає приховані механізми адаптивної саморегуляції і самостабілізації. Високий динамізм "типових" степових ценоструктур є проявом постійного і тривалого пригнічення автогенних механізмів самоадаптації та звуження каналів саморегуляції /переважно на антропогенному етапі розвитку степів/. Глибина екзогенних впливів і викликана ними нецілісність ґітосистем є настільки великими, що морфофункціональна адекватність ґітосистем нинішнім біогеографічним показникам середовища досягається тільки після певного етапу розбалансування і дестабілізації сучасних ґітосистем.

4. Етап дестабілізації є суттєвим в ході резерватних перетворень, котрі характеризують конвергентну стадію саморозвитку ґітосистем, позначаючи критичний період розвитку /"сукцесійний колапс"/. Ендогенне розширення ресурсів системи та випадання зі сфери конкурентних взаємовідносин дернинних злаків знижують стійкість і ґітосенотичний бар'єр ґітосенозів та зумовлюють їх розмикання. Одночасно формуються нові якісні характеристики екотопів, які стають преадаптованими до сприйняття інших, якісно нових по ряду віолентності ґітоморф. Поява останніх знімає накопичені в системі напруження і невідповідності та забезпечує формування прогресивніших ценокомплексів мозаїчного клімаксу, цілісність яких проявляється на вищому рівні організації /ландшафтному/.

5. Еволюційна сутність "сукцесійного колапсу" з позицій теорії розвитку систем полягає в адаптаціогенезі, забезпечуваному динамічними властивостями степових екосистем та активністю критичних станів /"блукаючий колапс"/. Цей еволюційний механізм мав у минулому стратегічне значення в саморегулюванні екосистем, досягненні ними стійкості, високого біотичного різноманіття та відповідності ґітосистем найменшим змінам середовища.

6. В резерватних змінах спостерігається ряд послідовних інверсій просторових співвідношень окремих ІґФ, які позначають моменти переключення динамічної системи в якісно нові стани. Функціональну сутність інверсій ми вбачаємо в адаптивному підборі видів іншої життєвої стратегії. Ряд послідовних інверсій в цілому характеризують сукцесію як процес зростання функціональної ефективності структурної організації ґітосистем.

7. Диференціація фітокомпоненти степових ландшафтів в повній сукцесії включає такі детерміновані в автогенезі стадії: демутативні - піонерну, типчакову і ковилову; резерватні - кореневищно-злакову і різнотравну та лігнозні стадії становлення мозаїчного клімаксу - чагарникову і лісову. Явище редукції числа стадій в просторових аспектах пояснює особливості зональної і регіональної детермінованості фітоценоструктур та рівень ендогенної квоти лісу в степу.

8. В керуванні степовими екосистемами на малих заповідниках не слід покладатися на природну здатність їх до саморегулювання в автогенезі, оскільки вступання таких малих масивів в критичний період саморозвитку /"сукцесійний колапс"/ при відсутності поряд біотично усталених фітоценоструктур /похідних, серійних, "типових"/ може позбавити їх джерел поповнення втраченого різноманіття і призвести до незворотних втрат еталонних якостей. Тому на заповідних ділянках необхідно зберігати всі рівні динамічної і ценотичної організації фітосистем, серед яких автоклімаксові ценокомплекси повинні займати лише певну частину заповідного масиву. Через принципіальну неможливість створення універсального режиму, оптимального для всіх складових екосистем, в керуванні основна увага повинна приділятися оптимізації провідної компоненти їх - фітоценозу. В досягненні всіх рівнів біотичної організації фітосистем слід керуватися принципом еволюційної адаптації їх до комплексної дії групи факторів, які профілювали відповідні ценоструктури в минулому /випас, пали/. Уніфікований сіножатевий режим поза цим комплексом заходів є малоефективним і чужим природі степу.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Рослинність ділянки Північної новоасканійського заповідного степу на першому році після припинення випасання // Укр. ботан. журн. - 1970. - Т. 27, № 2. - С. 216-222 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

2. Рослинність урочища Потіївка Чорноморського державного заповідника // Укр. ботан. журн. - 1970. - Т. 27, № 4. - С. 491-496 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

3. Сучасний стан рослинного покриву Успенівського степу та прилеглої території заповідника Асканія-Нова // Укр. ботан. журн. - 1971. - Т. 28, № 1. - С. 107-111.

4. Рослинний покрив Стрільцівського степу // Укр. ботан. журн. - 1971. - Т. 28, № 5. - С. 613-617 / в співавторстві з Г.І.Віликом/.

5. Рослинний покрив абсолютно заповідної ділянки Хомутовського степу // Укр. ботан. журн. - 1971. - Т. 28, № 3. - С. 337-342 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

6. Рослинний покрив Провальського степу УРСР // Укр. ботан. журн. - 1971. - Т. 28, № 4. - С. 443-448 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

7. Закономірності розвитку рослинності степових заповідників України в умовах абсолютної заповідності // У з'їзд Українського ботаничного товариства /короткі тези доповідей/. - Ужгород, 1972. - С. 162-163 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

8. Сучасний стан рослинного покриву заповідника Михайлівська цілина на Сумщині // Укр. ботан. журн. - 1972. - Т. 29, № 6. - С. 696-701 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

9. Зміни рослинного покриву степу Михайлівська цілина на Сумщині залежно від режиму заповідності // Укр. ботан. журн. - 1973. - Т. 30, № 1. - С. 89-95 / в співавторстві з Г.І.Віликом/.

10. К вопросу об оптимальном режиме заповедности в степных заповедниках // Тезиси докладов У делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. - Киев, 1973. - С. 5-6 /в соавторстве с Г.И.Вильком/.

11. Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. - Київ: Наук. думка, 1973. - 428 с. Розділи: Взаємовідношення лісу і степу. - С. 18-29 /в співавторстві з Г.І.Віликом/; Типчакowo-ковиліві степи. - С. 170-229; Рослинність пісків. - С. 404-427 /в співавторстві з М.І.Косцем/.

12. Сучасний стан рослинності басейнів малих річок Донбасу та їх протиерозійна і водоохоронна роль // Укр. ботан. журн. - 1975. - Т. 32, № 1. - С. 65-70.

13. Деякі особливості степової рослинності Керченського півострова // Укр. ботан. журн. - 1975. - Т. 32, № 4. - С. 461-465 /в співавторстві з Г.І.Віликом/.

14. Місце і роль рослинного покриву в оптимізації природного середовища Донбасу // Укр. ботан. журн. - 1975. - Т. 32, № 3. - С. 312-319.

15. Післяпасовищне поновлення рослинності ділянки Північної новоасканійського степу за даними геоботаничного картуван-

- ня // Укр. ботан. журн. - 1975. - Т. 32, № 5. - 624-629 /в співавторстві з Г.І.Біликом/.
16. Рослинний покрив Хомутовського степу за даними крупномасштабного картування // Укр. ботан. журн. - 1975. - Т. 32, № 6. - С. 747-752 /в співавторстві з Г.І.Біликом, В.В.Осычнюком/.
17. Сучасний стан рослинного покриву Українського державного степового заповідника // Досягнення ботанічної науки на Україні 1970-1973 рр. - Київ: Наук. думка, 1976. - С. 140-143 /в співавторстві з Г.І.Біликом/.
18. Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье. - М.: Наука, 1976. - Вып. 2. - 210 с. Разделы: Растительный покров /Хомутовской степи/. - С. 37-122 /в соавторстве с В.В.Осычнюком, Г.И.Бильком, А.П.Геновым, Н.П.Шупрановым/; Михайловская целина. - С. 170-204 /в соавторстве с Г.И.Бильком/.
19. Степи Тарханкутського півострова та їх охорона // Укр. ботан. журн. - 1976. - Т.33, № 5. - С. 526-531 /в співавторстві з Г.І.Біликом/.
20. Заповідник "Провальський степ" /сучасний стан і завдання наукових досліджень/ // Укр. ботан. журн. - 1979. - Т. 36, № 4. - С. 352-356 /в співавторстві з Т.Т.Чуприною, О.В.Баклановим/.
21. Структура рослинного покриву Провальського степу за даними крупномасштабного геоботанічного картування // Укр. ботан. журн. - 1980. - Т. 37, № 6. - С. 20-26.
22. Охрана важнейших ботанических объектов Украины, Белоруссии, Молдавии. - Киев: Наук. думка, 1979. - 392 с. Разделы: Украинский государственный степной заповедник. - С. 118-128 /в соавторстве с В.В.Осычнюком/; Луганский государственный заповедник. - С. 128-137 /в соавторстве с В.В.Осычнюком/; Государственный степной заповедник Аскания-Нова. - С. 137-143 /в соавторстве с В.В.Осычнюком/; Черноморский государственный заповедник. - С. 143-145 /в соавторстве с В.В.Осычнюком/.
23. Прогноз змін рослинності заповідника "Провальський степ" // Укр. ботан. журн. - 1981. - Т. 38, № 1. - С. 83-90.
24. Флорогенез Причерноморских степей // УП съезд Украинского ботанического общества. Тезисы докладов. - Киев: Наук. думка. 1982. - С. 20-21 /в соавторстве с М.В.Клюковым/.
25. Інтразональна рослинність на степових схилах північно-західного Причорномор'я // Укр. ботан. журн. - 1982. - Т. 39,

№ 6. - С. 42-46.

26. Основные этапы развития степной растительности юга УССР // Тезисы докладов УП делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества, Донецк, 11-14 мая 1983 г. - Л.: Наука, Ленинградск. отд., 1983. - С. 170-171.

27. О природе луговой степи заповедника "Михайловская целина" и прогноз развития ее в условиях заповедности // Ботан. журн. - 1984. - Т. 69, № 4. - С. 448-457.

28. Основные закономерности сукцессионного процесса и режимные мероприятия на участках Украинского государственного степного заповедника // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон. Тезисы докл. всесоюз. совещ. /21-25 мая 1984 г., Аскания-Нова/. - М., 1984. - С. 191-195 /в соавторстве с В.В.Осычнюком/.

29. Структура рослинного покриву заповідника "Михайлівська цілина" // Укр. ботан. журн. - 1984. - Т. 41, № 3. - С. 71-74 /в співавторстві з Н.О.Парахонською, Л.Г.Шеремет/.

30. Ретроспекція та прогноз можливих змін степів півдня УРСР під впливом іригації // Укр. ботан. журн. - 1984. - Т. 41, № 4. - С. 1-5 /в співавторстві з О.Т.Артюшенко/.

31. До змін флористичного складу Михайлівської цілини у зв'язку із специфікою резерватних умов // Укр. ботан. журн. - 1984. - Т. 41, № 5. - С. 13-16 /в співавторстві з Н.О.Парахонською/.

32. Тенденції динаміки степової рослинності північно-західного Причорномор'я // Укр. ботан. журн. - 1985. - Т. 42, № 1. - С. 17-22.

33. Фитозекологические аспекты гидромелиораций северо-западного Причерноморья. - Киев: Наук. думка, 1985. - 195 с. /в соавторстве с А.В.Костылевым/.

34. Флороценотична характеристика запропонованого Кальміуського державного заказника // Укр. ботан. журн. - 1986. - Т. 43, № 5. - С. 92-96 /в співавторстві з А.П.Геновим/.

35. Данные картографического мониторинга в системе экоиформатики // Принципы и методы экоиформатики /Материалы всесоюз. совещ. по экоиформатике и экологич. базам данных, 10-13 ноября, 1986 г./ - М., 1986. - С. 43.

36. Особенности степных заповедников как базы регионально-го экологического мониторинга // Природные ресурсы заповедных

территорий, перспективы охраны /тезисы докл./ - Воронеж, 1986. - С. 62-63.

37. Заповедники СССР: Заповедники Украины и Молдавии // Отв. ред.: В.Е.Соколов, Е.Е.Сыроечковский. - М.:Мысль, 1987. - 271 с. Разделы: Луганский государственный заповедник. - С. 74-92 /в соавторстве с В.В.Осычнюком, А.К.Юценко/; Украинский государственный степной заповедник. - С. 93-113 /в соавторстве с В.В.Осычнюком, А.К.Юценко/.

38. Аналіз синтаксономічних змін лучних степів заповідника "Михайлівська цілина" // Укр. ботан. журн. - 1987. - Т. 44, № 2. - С. 65-73 /в співавторстві з Я.І.Мовчаном, В.А.Соломахом/.

39. Геоботанічна оцінка природних угідь околиць деяких степових заповідників АН УРСР і необхідність їх охорони // Укр. ботан. журн. - 1987. - Т. 43, № 3. - С. 66-71 /в співавторстві з А.П.Геновим, Н.О.Парахонською/.

40. Флороценотична характеристика Криволуцького кретофітного степу і обґрунтування його заповідання // Укр. ботан. журн. - 1987. - Т. 44, № 4. - С. 79-84 /в співавторстві з А.П.Геновим, Я.І.Мовчаном/.

41. Природная обусловленность резерватных смен степной растительности // УП съезд Украинского ботанического общества. Тезисы докладов. - Киев: Наук. думка, 1987. - С. 186.

42. Перспективная сеть заповедных объектов Украины // Под общ. ред. Ю.Р.Шеляг-Сосонко. - Киев: Наук. думка, 1987. - 292 с. Разделы: Репрезентативность сети охраняемых объектов Украины. Степь. - С. 30-33; Перспективная сеть охраняемых объектов Украины. Государственные заповедники. - С. 204-216; Территории, предлагаемые для расширения степных заповедников. - С. 228-233; Государственные заказники республиканского значения. - С. 254-262; Государственные памятники природы республиканского значения. - С. 272-277.

43. Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества // Под общ. ред. Шеляга-Сосонко Ю.Р. - Киев: Наук. думка, 1987. - 216 с. 19 синтаксонов. С. 41-42; С. 100-101; С. 107-109; С. 112-136.

44. Резерватні зміни рослинності на абсолютно заповідній ділянці Хомутовського степу /УРСР/ // Укр. ботан. журн. - 1988. - Т. 45, № 4. - С. 27-32 /в співавторстві з А.П.Геновим/.

45. Динаміка рослинності Потіївської ділянки Чорноморського біосферного заповідника під впливом іригації // Укр. ботан. журн. - 1989. - Т. 46, № 3. - С. 66-71 /в співавторстві з Г.В.Маяцьким/.

46. Прогноз змін рослинності Потіївської ділянки Чорноморського заповідника під впливом іригації // Укр. ботан. журн. - 1989. - Т. 46, № 4. - С. 97-102.

47. Изучение особенностей резерватных сукцессий Стрельцовой степи по материалам периодического картирования // Геоботаническое картографирование 1989. - Л.: Наука, Ленинградск.отд., 1989. - С. 47-61.

48. Сукцесійний тренд фітокомплексів приморської смуги Чорноморського заповідника // Укр. ботан. журн. - 1989. - Т. 46, № 6. - С. 92-97.

49. Темпи демуатації та коригування прогнозу розвитку степової рослинності Провальського степу // Укр. ботан. журн. - 1990. - Т. 47, № 2. - С. 49-54.

50. Фітоценотична репрезентативність степової рослинності в мережі природно-заповідних територій України // Укр. ботан. журн. - 1990. - Т. 47, № 3. - С. 79-83 /в співавторстві з О.І.Прядко/.

51. Разработка научных основ охраны растительности в степных заповедниках Украины // Экологическая кооперация. Информац. бюлл. по проблеме III "Охрана экосистем /биогеоценозов/ и ландшафта". Тезисы докл. научн. симпозиума "Национальные парки, проблемы их охраны и исследования" /г. Белград, СФРЮ, 20-21 сентября 1989 г./ - Братислава, 1990. - С. 21-23.

52. Особливості автогенезу асканійського степу // Укр. ботан. журн. - 1990. - Т. 47, № 4. - С. 20-25.

53. Автогенные смены степной растительности Украины // Устойчивость травяных экосистем к антропогенным воздействиям /тезисы докл. совещания 29-31 мая 1990 г./ - Фрунзе, 1990. - С. 59-60.

54. Мониторинг автогенеза заповедных степей Украины и вопросы их стабилизации // Заповедники СССР, их настоящее и будущее. Ч. 2. Ботаника, лесоведение, почвенные исследования /тезисы докл. Всес. конференции, г. Новгород, 8-10 октября 1990 г./ - Новгород, 1990. - С. 194-197.

55. Структурні особливості охоронної зони Хомутовського степу та вплив на неї забруднення пестицидами // Укр. ботан. журн. - 1991. - Т. 48, № 3. - С. 88-92 /в співавторстві з О.І.Прядко, Й.Ш.Кофманом/.

56. Робоча нарада по обговоренню природоохоронного режиму в Українському державному степовому заповіднику АН УРСР // Укр. ботан. журн. - 1991. - Т. 48, № 4. - С. 100-103 /в співавторстві з Я.П.Дідухом/.

57. Оптимізація режиму в охоронних зонах заповідників /на прикладі філіалу Українського державного степового заповідника "Михайлівська цілина" / // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49, № 1. - С. 82-87 /в співавторстві з Т.Л.Андрієнко/.

58. Графічна модель автогенезу Хомутовського степу та становлення потенціальних ценоструктур // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49, № 2. - С. 16-21.

59. Основні стадії автогенезу заповідних степів України // ІХ з'їзд Українського ботанічного товариства /тези доповідей/. - Київ: Наук. думка, 1992. - С. 119-120.

60. Сінокосіння як захід по збереженню еталонних фітоценоструктур приморських степів Чорноморського заповідника // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49, № 5. - С. 111-115 /в співавторстві з Г.Б.Маяцьким/.

61. Еколого-генетичний ряд рослинності заповідника "Кам'яні Могили" /Донецька область/ // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49, № 4. - С. 19-24 /в співавторстві з А.П.Геновим/.

62. Резерватні сукцесії і охоронний режим степової рослинності в заповіднику Кам'яні Могили /Донецька область/ // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49, № 6. - С. 18-22.

63. До еколого-економічної стратегії порятунку степів в Україні // Проблеми охорони видів фауни і флори, занесених до Червоної книги України. Тези доп. наук.-практ. семінару. - Миколаїв: наук.-виробн. т-во "Ойкумена", 1992. - С. 142-144.

РЕЗЮМЕ

Обобщены материалы фитоценотического мониторинга, проводившегося автором в 1967-1992 гг. на базе степных заповедников Украины с широким использованием крупномасштабного геоботанического картирования. На основе анализа, обобщения и сравнения картометрических данных разработана графическая модель сукцессии. В изучении автогенных смен и определении общего тренда резерватных сукцессий основное внимание уделено абсолютно заповедным участкам различных типологических вариантов степи. Доказана прогрессивная направленность резерватных смен степных фитоценозов, эволюционная сущность которых заключается в механизме постоянного контроля адекватности ценоструктур условиям изменяющейся среды. Установлено семь основных стадий сукцессии, формирование которых связывается с рядом последовательных инверсий пространственных соотношений изореагентных групп фитоценозов, что объясняется проявлениями адаптивного сингенеза. В процессе развития выделяется конвергентная стадия, которая характеризует критический период /"сукцессионный коллапс"/. Этот этап дестабилизации и "демонтажа" прежних ценоструктур предопределяет выбор дальнейшего пути, обеспечивающего формирование более устойчивых фитокомплексов на высшем уровне организации /ландшафтном/. Доказано, что механизмы адаптивной саморегуляции в полной мере раскрываются только в автогенезе и полная сукцессия включает две фазы климаксовых состояний, разделенных во времени критическим периодом. "Типичные" разнотравно-типчаково-ковыльные степи являются биотически субклимаксовыми фитоценоструктурами. Скрытые механизмы адаптивной саморегуляции, заключенные в динамических свойствах степных экосистем и активности критических состояний /"блуждающий коллапс"/, в прошлом имели важное значение в их самоорганизации, достижении устойчивости и высокого биотического разнообразия. Обоснованы теоретические предпосылки более осознанного подхода к вопросам управления степными экосистемами, предусматривающие сохранение на заповедниках всех уровней динамической и структурной организации.

Подписано к печати 08.12.1992 г., Формат 60x84/16
Бумага офсетная Усл.-печ. лист. 1,0. Уч.-изд. лист 1,0.
Тираж 150. Заказ 1311. Бесплатно

Полиграф. уч-к Института электродинамики АН Украины
252057, Киев-57, проспект Победы, 56.

170627

AB 26.703

AB 26.703