



Я.П. ДІДУХ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ, МСП-1, 01001, Україна  
*didukh@botany.kiev.ua*

### **ЕКОЛОГО-ЕНЕРГЕТИЧНІ АСПЕКТИ У СПІВВІДНОШЕННІ ЛІСОВИХ І СТЕПОВИХ ЕКОСИСТЕМ**

*Ключові слова: енергія, екосистема, ліс, степ, ентропія, кругообіг, сукцесія*

Проблема співвідношення лісу та степу є однією з найбільш дискусійних. Вона обумовила формування вітчизняної геоботанічної школи, її специфіку. Саме наприкінці ХІХ — початку ХХ століть, тобто в період становлення геоботаніки, розгорнулася широка дискусія про причини безлісся степів, в якій кожен науковець-геоботанік аргументував свої погляди. Цю дискусію не можна вважати завершеною, вона формувала не тільки степознавство, а значною мірою визначила розвиток вітчизняної геоботаніки у цілому, інтерес до екологічних проблем.

Підбиваючи підсумки, Є.М. Лавренко [16] виділив сім гіпотез, спрямованих на з'ясування проблеми безлісся степів:

1. Вторинне явище, пов'язане з антропогенною діяльністю (Талієв, Гордягін, Келлер, Крилов, Сукачов, Авдеев та ін.).
2. Обумовлене кліматом, зокрема нестачею опадів — їх випадає менше, ніж випаровується (Шимпер, Висоцький, Вальтер).

3. Обумовлене хімічним складом степових ґрунтів підґрунтя, їхньою засоленістю, наявністю карбонатів (Танфільєв, Сакало).

4. Обумовлене фізичними властивостями ґрунтів (Костичев, Спригін).

5. Обумовлене особливостями рівнинного рельєфу, слабким дренажем (Краснов).

6. Тимчасове явище, обумовлене незавершеною експансією лісів на південь (Коржинський).

7. Циклічна гіпотеза: виснаження та опідзолювання ґрунту призводить до деградації лісів і витіснення їх степовою рослинністю, яка збагачує ґрунт, що сприяє появі дерев (Гроссет).

На думку Є.М. Лавренка [16], ці видатні дослідники будували гіпотези, виходячи з фактів, що мали місце в якомусь конкретному випадку, і зводили ці факти в догму, розглядаючи інші як взаємовиключні. Він вважав, що в кожній гіпотезі є зерно істини, тому необхідно розглядати їх комплексно.

Ми знаємо чимало випадків, коли альтернативні погляди на певному рівні розвитку наук переходять у комплементарні і доповнюють один одного. Але для цього наука має досягти певного етапу розвитку. Таким етапом стало комплексне порівняльне вивчення степових і лісових екосистем, їхнього функціонування в умовах різного режиму використання та охорони.

В Україні такі дослідження проводилися в другій половині ХХ ст. Важливе значення для вивчення степів мало формування мережі заповідних об'єктів, розташованих з півночі лісостепової (Михайлівська цілина) на південь степової (Стрільцівський, Провальський, Хомутовський степ, Асканія-Нова) зон, які, власне кажучи, являють собою зональний профіль степів з різним охоронним режимом. У заповідниках проводилися стаціонарні дослідження, зокрема щодо впливу сінокосіння, випасання, абсолютно заповідного режиму, а в останні роки — випалювання (палів) (Г.І. Білик, В.В. Осичнюк, В.С. Ткаченко, А.П. Генев, Г.М. Лисенко). Проблеми функціонування степових екосистем вивчали фізіологи (А.М. Гродзинський) та екологи (П.С. Погребняк). У 1970-ті рр. в рамках МАБ були розгорнуті стаціонарні дослідження степу (В.В. Осичнюк, Т.Л. Бистрицька, А.В. Гордецький, Т.Т. Чуприна) і лісів (А.Л. Бельгард, А.П. Травлєєв), в яких основну увагу було приділено комплексному вивченню функціонування екосистем, їхньої продуктивності. Значна часова тривалість, зокрема введення абсолютно заповідного режиму протягом 60 років, спричинила істотні зміни рослинного покриву, особливо в зоні Лісостепу, які були зафіксовані великомасштабним картографуванням, що проводилося через кожні 10 років в усіх степових заповідниках (Г.І. Білик, В.С. Ткаченко). В результаті ми одержали чотири хронозрізи рослинності для всіх степових заповідників України, які забезпечують моніторинг і засвідчують, що в умовах заповідного режиму рослинність істотно змінюється. Так, у лісостеповій зоні скорочується степова складова і врешті-решт формується ліс, а викорис-

тання певних режимів, зокрема сінокошіння, виявилось малоефективним для гальмування сукцесії.

З метою встановлення лімітуючої дії певних екофакторів, характеру та швидкості перебігу сукцесій, спричинених заповідним режимом, розробки механізмів «гальмування» сукцесій у 1990-ті рр. була використана розроблена нами методика синфітоіндикації екологічних факторів [13]. Обробка за допомогою цих методів геоботанічних описів, зроблених у різний час, починаючи з 1928 р., дала можливість виявити не тільки характер і швидкість перебігу сукцесій та лімітуючі межі конкретних екологічних факторів, але й кореляційні зв'язки між ними та зміною рослинності, тобто підійти до оцінки сукцесій, змін екосистем у цілому (В.С. Ткаченко, Я.П. Дідух, Г.М. Лисенко, І.А. Коротченко). Використана методика дозволила кількісно оцінити характер і швидкість змін екосистем у напрямку формування лісу. В результаті було накопичено багато цікавої інформації, зокрема щодо продуктивності різних типів угруповань, яка, на наш погляд, поки що недостатньо узагальнена та усвідомлена в теоретичному відношенні. Одним з аспектів такого узагальнення є оцінка зібраних даних і спостережуваних процесів з позицій термодинаміки.

Особливо актуальним є з'ясування питання співвідношення лісу та степу на основі порівняння структури, енергетичного потенціалу і швидкості трансформації енергії лісових і степових екосистем, ефективності їхнього функціонування. І.О. Баннікова [3] вважає, що енергетична функція визначається не умовами середовища, а характером адаптації до них структури біосистеми, що виступає механізмом регуляції енергообміну між екосистемою і зовнішнім середовищем.

Показники енергії, які Г. Одум та Е. Одум [20] вдало називають «екологічною валютою», лежать в основі оцінки структурно-функціональних параметрів екологічного потенціалу [8]. Таким чином, енергетичні характеристики є тим містком, який, дозволяючи оцінити біологічні процеси у фізичних одиницях і відобразити характер ентропії біологічних систем, з'єднує біологію та екологію з фізикою, а оскільки поняття ентропії вже стало філософською категорією, то виводить екологічні дослідження на вищий рівень.

### Матеріали і методика досліджень

Вихідним матеріалом для відповідних розрахунків послужили геоботанічні описи, дані про запаси біомаси, продуктивність та опаду в неморальних лісах і степах [2, 3, 9, 15, 24 та ін.].

Енергетичний потенціал біомаси ми розраховували за формулою  $E_n = 4,5 \text{ ккал/г} \cdot M$ , де  $E_n$  — енергія біомаси; 4,5 ккал — енергія 1 г сухої речовини;  $M$  — біомаса [21].

Для розрахунку енергетичної ємності ґрунтів ми запропонували методику, два варіанти якої дозволяють зіставити отримані результати.

1) Визначаємо вагу гумусу ( $H$ ) за формулою:  $H = K \cdot V \cdot h$ , де  $K$  — питома вага ґрунту (1,6 г/см<sup>3</sup>);  $V$  — розглянутий об'єм ґрунтів (1 м<sup>2</sup> на глибину 45 см

у сірих лісових ґрунтах та 70 см — у чорноземах типових);  $h$  — відсоток гумусу в ґрунті (для сірих лісових — 3 %, для типових чорноземів — 7 %). Тоді для сірих лісових ґрунтів потужністю 45 см вага гумусу на  $1 \text{ м}^2$  дорівнює 22,4 кг, а для звичайних чорноземів потужністю 70 см — 78,4 кг.

2) За основу беремо кількість гумусу в метровому шарі ґрунту: 350 т/га для сірих лісових, 700 т/га — для типових чорноземів. Кількість гумусу становить, відповідно, 30 та 70 кг на  $1 \text{ м}^2$ . Як бачимо, показники дуже близькі і залежать від того, яку вихідну цифру ми обираємо для розрахунку, але перша цифра може вважатися точнішою. Ще точнішими є розрахунки, якщо оцінювати кількість гумусу в окремих горизонтах, що свідчить про характер концентрації енергії в ґрунтах.

3) Обчислюємо енергетичну ємність ґрунтів за формулі:  $E_p = 8,917C$ , де  $E_p$  — енергетична ємність (ккал/см<sup>3</sup>),  $C$  — кількість вуглецю у ґрунті. Останній показник розраховуємо виходячи з того, що органіка в гумусі становить 85 %, а вміст вуглецю — 50 % [26]. Однак, виходячи з формули гумінової кислоти  $C_{28}O_{26}H_{55}N_4$ , що відображає типовий розподіл хімічних елементів у складі гумусу і має молекулярну масу 863, а питома маса  $C = 336$ , тобто 40 % відносно загальної маси всіх елементів [22], ми обираємо для розрахунку нижчий показник, хоча крім цієї кислоти в ґрунті є фульвокислоти, гумін, багато органічних залишків, у яких питома маса вуглецю досягає 50 %.

Міра кругообігу речовин визначається за допомогою коефіцієнта Шредінгера ( $V = R/B$ ), який відображає витрати енергії на підтримку життєдіяльності екосистеми ( $R$ ) до її потенційної енергії ( $B$ ). Ю. Одум [21] розглядає його як міру термодинамічної впорядкованості. Якщо показники  $B$  та  $R$  перевести в калорії і кожний розділити на  $T^0$  (абсолютний  $0^0$ ) ми одержимо відношення приросту ентропії, що зумовлює підтримку структури, до впорядкованої частини ентропії [22].

За такою методикою проведено відповідні розрахунки, які, за усередненими даними, що наводять різні автори, на сьогодні є досить приблизними, можуть слугувати скоріше в якості модельних і потребують подальшої перевірки.

### Результати досліджень та їх обговорення

У міру просування від Атлантики вглиб Євразії ксеротермна рослинність розширює площі і формує зони степів та пустель. Водночас з крутих південних схилів вона переходить на більш пологі ділянки — плакори, а в аридних регіонах Азії — на північні схили і спускається в заплави річок. На думку Г. Вальтера [33] і Ю. Одума [21], лімітуючим фактором, який зумовлює їхній розподіл, є аридність, сухість клімату, тобто сезонний розподіл опадів, що проявляється в наявності періоду посухи в другій половині літа.

У західних приатлантичних регіонах Європи при рясних опадах, але підвищеній інсоляції на південних крутих схилах вони стікають та випаровуються в більшій мірі, ніж на рівнині або північних схилах, що призводить до формування ксеротичної рослинності.

Другим з найважливіших факторів, що зумовлюють формування рослинності цього типу, є наявність карбонатів кальцію ( $\text{CaCO}_3$ ) і магнію ( $\text{MgCO}_3$ ) — вапняків, крейди, гіпсів або лесу, на яких формуються своєрідні ґрунти — чорноземи чи рендзини, що мають високі показники рН (6,7—7,3). Таким чином, забезпечення гідротермічного режиму системи «кліматоп—сдафотоп», характер вологоємності ґрунтів лімітує мікробне розкладання підстилки та кругообіг біогенних елементів, що є одним з найважливіших факторів у розподілі лісових і степових угруповань.

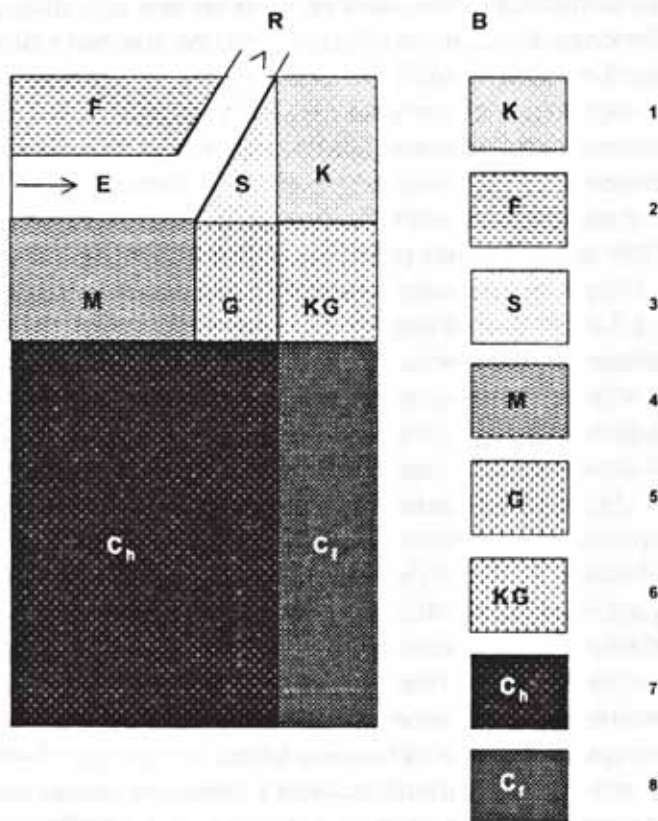
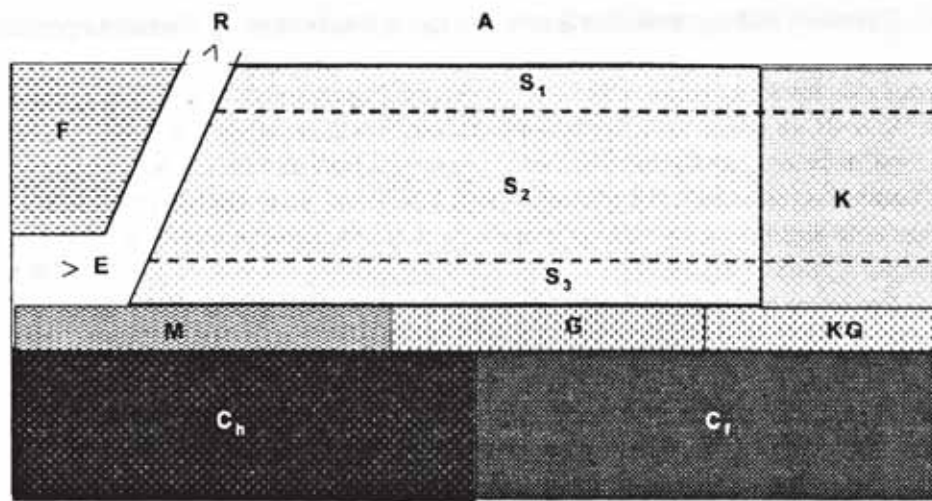
Але коли ми говоримо про ці угруповання, то маємо на увазі певний тип лісів (неморальних широколистяних), утворених певними видами дерев, що формують певний тип фітоценозу, оскільки у природі існують і більш ксерофітні деревні види, які теоретично могли б рости в таких умовах клімату і ґрунтів (наприклад, *Quercus pubescens*, види родів *Pinus*, *Juniperus* та ін.).

Тому умови існування степів ще далекі від потенційних можливостей зростання окремих видів, які за шкалою ксерофітності та аридності займають і більш екстремальні екотопи. Відомо, що в сухіших умовах деревні рослини формують іншу структуру фітоценозів — рідколісся, які відсутні у Лісо-степу, але трапляються у Середземномор'ї та гірських країнах. Виходячи з того, що лісові та степові угруповання мають зовсім різну структуру, тип функціонування і не є сумісними, ми й повинні аналізувати взаємовідношення лісової та степової рослинності.

Якщо проаналізувати запаси фітомаси на зональному профілі [17], то на межі лісової і степової зон ми побачимо різке зниження її показників — з 260 до 1,5 т/га, тобто у 170 разів, а річного приросту (продукції) — з 5,6 до 1,5 т/га, тобто майже у 3,7 рази. Такий «стрибок» пояснюється відсутністю проміжних ланок між лісом і степом — на сьогодні вони вже знищені. Такими ланками були рідколісся, «колки», які мали відображати континуальний перехід між лісом і степом.

Рідколісся — це тип екосистем, що характеризується невисокою зімкнутістю деревостану (0,2—0,5), який має вигляд поодиноких дерев або куртин «колок»; під ними формується густий травостій (до 80 %), зокрема й зі степових злаків. Аналогом є рідколісся *Juniperus excelsa* Vieb., *Pistacia mutica* у Криму [12]. Але подібні угруповання є найменш стійкими до антропогенних факторів, їх деревостан під впливом інтенсивного випасання, вирубування не відновлюється, тимчасом як трав'яний покрив, передусім зі злаків, добре формується. Тому тисячолітній вплив антропогенного фактора є причиною знищення рідколіс'я і формування степів на їхньому місці.

Тепер розглянемо специфіку організації лісових і степових екосистем. Розвиток лісових екосистем спрямований на формування стабільних фітоценозів з високою резистентністю, інертністю, в яких простежується провідна роль одного або декількох деревних едифікаторів. Сукцесії вже з перших стадій мають певну спрямованість, кінцеві результати якої легко прогножуються. Вплив деревного ярусу є таким потужним, що істотно змі-



Структура енергетичного потенціалу лісової (А) та степової (В) екосистем: 1 – енергія приросту надземної біомаси; 2 – енергія відчуження біомаси консументами; 3 – енергія надземної біомаси за минулий рік; 4 – енергія опадів; 5 – енергія підземної біомаси за минулий рік; 6 – енергія приросту підземної біомаси; 7 – енергія гумусу (гумінові кислоти); 8 – енергія гумусу (фульвокислоти); R – енергія дихання; E – енергія фотосинтезу

нює показники зовнішніх факторів і формує фітосередовище, яке зумовлює видовий склад, фенологію, структуру популяцій кожного виду, гідро-, тепло-, світловий режими, розвиток консументів, мікробіоти, характер ґрунтових процесів, кругообіг біогенних речовин, енергетичні потоки [12]. Так, 2,5 % опадів губиться через поверхневий стік, 5—15 % випаровується з поверхні крон, 72 % вбирають і транспірують рослини і лише 15 % проникає в ґрунт [6]. При цьому лісовий фітоценоз перебуває в певній ізоляції відносно навколишнього рослинного покриву. Це проявляється в усьому. Наприклад, у неморальних лісах майже відсутні однорічники, які становлять 12 % видів регіональних флор. Співвідношення терофітів до фанерофітів становить 1:2,5—7,6, а фанерофітів до гемікриптофітів — 1:0,22—0,49. Спектр провідних родин лісової флори складають *Orchidaceae*, *Asteraceae*, *Rosaceae*, *Poaceae*, *Lamiaceae*, *Ranunculaceae*, *Scrophulariaceae*, *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, тобто він якісно відрізняється від регіонального.

Функціонування лісових екосистем якісно відрізняється від трав'янистих. Запас загальної фітомаси (В) включає фітомасу листя ( $S_1$ ), деревних частин ( $S_2$ ), трав'яно-чагарничково-мохового покриву ( $S_3$ ), підземну фітомасу (G) і для листяних лісів у середньому становить 260 т/га, або 117 000 ккал/м<sup>2</sup>. Найбільша частина фітомаси у лісах концентрується у здерев'янілих надземних (54—83 %), менше — у підземних (15—35 %) органах, тобто міститься переважно у триваловегетуючих компонентах автотрофного блоку і лише 2—13 % — у листі, що в листяних лісах щорічно опадає (рисунок, а). При цьому річний приріст (продукція — G) становить 3—6 % (7—12 т/г, або 3150—5400 ккал/м<sup>2</sup>, з яких 25—27 % — зелена маса і 40—57 % — деревина). Витрати води на утворення 1 г фітомаси становлять 320—350 г, а при випаровуванні 1 л води синтезується не більше 3 г біомаси, що свідчить про низьку ефективність біосинтезу відносно економії вологи [3]. Питома вага мортмаси (відмерлих частин, M) відносно всієї фітомаси становить 1:5 (2—8 %), тобто 50—70 т/га (22500—31500 ккал/м<sup>2</sup>), а мортмаси відносно продукції коливається в межах 2—5:1, оскільки вона розкладається повільно [2]. Трав'яно-чагарничковий і моховий покрив становлять 0,3—10 % від всієї біомаси [27]. Види трав'яного покриву адаптовані до фітосередовища, зокрема затінення, яке виступає тим основним лімітуючим фактором, що визначає феноритми, спосіб розмноження, розвиток популяцій. Фітосередовище у значній мірі формує мікроклімат, що спричинює повільне розкладання мортмаси протягом 2—2,5 років (зокрема, *Carpinus betulus* — 1,5 роки, *Acer* — 2, *Quercus robur* — 2,5 роки [33]). Гуміфікація, розкладання хімічних сполук завдяки значній кількості опадів, кислому середовищу йде до мінеральних форм, які поглинаються кореневою системою рослин або вимиваються в глибші ілювіальні горизонти.

Під широколистяними лісами у лісостеповій зоні формуються сірі лісові ґрунти з рН 5,9—7,0, високою ємністю поглинання основ (15—45 мг · екв. на 100 г ґрунту), С: N = 5:1, вміст гумусу — 300—400 т/га, або 3,5 %,

співвідношення гумінових і фульвокислот майже однакове [1, 7]. За нашими розрахунками, відповідно до вищевикладеної методики енергетична ємність 1 м<sup>2</sup> сірих лісових ґрунтів становить 76 500 ккал.

Степові екосистеми якісно інші. Їхня біологічна складова неврівноважена, спрямована на постійний розвиток, зміну. Сукцесії протікають за типом марківських ланцюгів і кожна наступна стадія може розвиватися у кількох напрямках, тому спрогнозувати кінцеву стадію практично неможливо (або вона перебуває поза межами степової системи). Ці системи досить чутливі до зовнішніх впливів, що проявляється, зокрема, в обміні біотичними складовими. Флористичний спектр складають родини *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Lamiaceae*, *Rosaceae*, *Caryophyllaceae*, *Brassicaceae*, *Scrophulariaceae*, *Ranunculaceae*, *Apiaceae*, він подібний до спектра регіональних флор Лісостепу і Степу. Співвідношення біоморф зовсім інше, ніж у лісах — фанерофіти:гемікриптофіти 0,005—0,16:1, а фанерофіти:терофіти 0,38—0,94:1, тобто менше 1.

Спостерігається адаптація видів не стільки до фітосередовища, скільки до зовнішніх факторів. У цілому характерні для Степу дерновинні злаки є стійкими до умов несприятливого водопостачання влітку, низьких температур узимку, випасання копитних і випалювання [19], оскільки їх бруньки поновлення знаходяться біля поверхні ґрунту, а ріст інтеркалярний. Нестачу ґрунтової вологи особливо у другій половині літа рослини компенсують, зменшуючи інтенсивність транспірації залежно від рівня зволоження шляхом замикання продохів і згортання листкової пластинки навіть протягом дня, у той час як лісові види до цього не здатні. Транспірація угруповань степових злаків *Festuca* і *Stipa* протягом вегетаційного сезону становить 78—99 мл води, що нижче, ніж дерев (200—300 мл за вегетаційний період). Водночас степові види, адаптуючись до сублетального дефіциту вологи, залежно від зовнішніх умов можуть змінювати осмотичний тиск (всисну силу) у ширших межах, ніж лісові, що забезпечує їм досяжність водних ресурсів, недоступних для деревних рослин [19]. Наприклад, у *Stipa lessingiana* всисна сила змінюється від 26 до 52 атм, *Koeleria cristata* — до 35 атм, а в екстремальних умовах — навіть до 80 атм, тимчасом як у *Fraxinus excelsior* — 37—39 атм, *Quercus pubescens* — 13—25 атм [33].

Витрати води на утворення 1 г речовини становлять 90—140 г, а при випаровування 1 л води синтезується від 7 до 11 г біомаси, тобто втричі більше, ніж у лісах [3]. Таким чином, степові угруповання досить ефективно витрачають вологу, оскільки відношення витрат на вході та виході у степах є нижчими, ніж у лісах [20]. Надземна біотична компонента степів хоча й характеризується низьким енергетичним потенціалом та й зниженим рівнем термодинамічної стабільності, але відзначається високою швидкістю та ефективністю енергообігу за рахунок вищої адаптації рослин до умов зовнішнього середовища (транспірації, випасання тощо). Такий характер адаптації визначає самоорганізацію екосистем, перебудову структур з метою підтримки відповідного енергообміну.

Надземна фітомаса степів змінюється в досить значних межах, тому різні дослідники наводять різні показники — від 1,6 до 5,7 т/га [5, 15, 17]. Ми для



розрахунку обрали усереднений показник — 3,2 т/га сухої речовини. З півночі на південь знижується запас надземної біомаси, а підземної — підвищується [25], з яких на зелений надземний блок припадає 20 % (лучні степи — 25–35 %, посушливі — 15–20 %), а підземний — 80 %. Таким чином, загальний запас біомаси степів (В) більш-менш однаковий (16 т/га, або 7200 ккал/м<sup>2</sup>). Щорічний приріст (продукція — G) становить 140–150 % від наземної біомаси попереднього року, оскільки 40–50 % відчужується консументами і відростає у вигляді отави. Про цьому майже половина збереженої біомаси (44 %, або 3170 ккал/м<sup>2</sup>) щорічно відчужується (опад), з якої підземна частина становить 67 % (або 36 % від загальної), а надземна — 100 % від надземної (або 36 % від всієї фітомаси) [2, 19, 25, 33]. Відношення мортмаси до фітомаси становить 1:1,25, а мортмаси до продукції — 1:0,8–0,9, що свідчить про значну швидкість розкладання підстилки, яке відбувається протягом 9–11 міс. [2]. На відміну від лісів, в умовах дефіциту опадів, інших механічних і хімічних властивостей ґрунтів легкорозчинні сполуки в органіці швидше розкладаються до кінцевих газоподібних сполук, а важкорозчинні переходять до складу гумусу, який не вимивається, а коагулюється в товщі ґрунту до 2 м глибини, складаючи в середньому до 6 % (5–12 %) ваги ґрунту. Гумус розкладається поступово, чому сприяють високі показники рН (6,5–7,3). Під степами на лесах формуються багаті карбонатами чорноземи різної потужності (у середньому 70 см). Ємність поглинання ними основ перевищує 35–40 мг · екв на 100 г ґрунту, С:N = 10:1, тобто азот виступає найважливішим лімітуючим фактором. Вміст гумусу становить 5–12 % (в середньому 6–7 %), або 500–800 т/га [1, 7]. Енергетична ємність типових чорноземів становить 270 тис. ккал/м<sup>2</sup>, тобто в 3,5 раза вища, ніж сірих лісових.

Якщо порівнювати обсяг і швидкість кругообігу речовин, то вони є різними в лісових та степових екосистемах. У лісах формується потужне фітосередовище, спостерігається вертикальна диференціація фітомаси за висотою до 25 м і різноманітність еконіш. Кругообіг речовин відбувається трьома циклами, що мають різну швидкість: однорічний (C<sub>1</sub>) — щорічний опад травостою, листя (2–10 %); малорічний (C<sub>2</sub>) — опад і розкладання гілок, підстилки (11 %); багаторічний (C<sub>3</sub>) — деревина (80–87 %) [23, 24]. Баланс малого та великого циклів становлять C<sub>1</sub> < C<sub>3</sub>. Активність кругообігу (частка відчужуваної біомаси від загальної) досягає 8–10 %, тобто лісові екосистеми є надзвичайно стійкими завдяки великій інертності (за рахунок більших запасів енергії) та низькій швидкості трансформації [3].

У степах амплітуда диференціації фітомаси є нижчою — до 2 м (вода проникає в ґрунти на глибину до 50–100 см, де знаходиться горизонт скипання) і практично переважає однорічний цикл. Баланс кругообігу C<sub>1</sub> > C<sub>3</sub> = 3,5–4,3:1, активність кругообігу — 50–60 % [24].

При енергетичних витратах на дихання в лісі 9 т CO<sub>2</sub>/га за сезон приріст біомаси лісу становить 5,6–7,0 т/га, з яких зелена маса (листя) — 25–27 %, тобто майже 1,4 т/га за сезон. У степу енергетичні витрати на дихання є ниж-

чими, становлять 45—50 % приросту, або 7,6 т CO<sub>2</sub>/га, а приріст — 5,6 т/га, або 560 г/м<sup>2</sup> за сезон. Таким чином, для степу швидкість (V) енергетичного обороту (коефіцієнт Шредінгера) становить 1,36, а для лісу — 1,43, тобто є приблизно однаковою. Час обороту, відповідно, для степу 1/V становить 268 діб, тобто зелена біомаса оновлюється фактично через 9 місяців, а в лісі — через 255 діб, тобто через 8,5 місяців. Таким чином, баланси малих циклів (C<sub>1</sub>) для степу і листової маси лісу, що становить 25 % приросту, приблизно рівні.

Якщо ж оцінювати не річний приріст, а біомасу степової та лісової екосистем, то розбіжності між ними досить суттєві, тому що В для лісу становить у середньому 260 т/га, а V, відповідно, 0,035, то біомаса відновлюється протягом 28,5 років. Наземна біомаса степу становить у середньому 1,5—5,7 т/га, а опад — 100 % від біомаси, підземна у 3—5 разів вища, а загальна становить у середньому 16 т/га. Тоді V для степу дорівнює  $7,6/16 = 0,48$ , а 1/V — близько 2 років, тобто є в 14 разів вищим, ніж для лісу. Степові екосистеми хоча й мають низький рівень запасів енергії і слабку інертність, але за рахунок високої швидкості наростання біомаси, її відмирання і нагромадження, тобто значної віддачі й трансформації енергії, її динаміки, забезпечують ефективність функціонування екосистем.

Приріст ентропії, що відображає підтримку структури ( $900 \cdot 4,5/273 = 14,835$ ) до впорядкованої частини ентропії, для лісу ( $26000 \cdot 4,5/273 = 428,57$ ) дорівнює 0,035, а для степу становить  $(760 \cdot 4,5/273)/(1600 \cdot 45/273) = 0,48$ , тобто у 13,7 раза вищий. Це означає, що для підтримки організації лісу необхідно майже у 13,7 рази менше енергії, ніж для степу. Ця різниця визначає характер і швидкість сукцесії, для гальмування якої необхідно використати вплив зовнішніх факторів (викошування, випасання, випалювання), щоб забезпечити збереження наших степів. Відношення енергетичної ємності біомаси до ґрунту в лісах становить 1,5, а в степах — 0,026, тобто в лісах воно в 60 разів вище, ніж у степах.

Важливим показником є співвідношення приросту до біомаси (K/V), що відображає «зрілість» екосистем. Для біотичного блоку (біотопу) лісу воно становить 0,035, для степу — 0,5, для ґрунту (едафотопу) під лісом — 0,035, під степом — 0,015. Таким чином, біотоп та едафотоп лісових екосистем мають майже рівну «зрілість», у той час як едафотоп степових екосистем є більш «зрілим», ніж біотоп і ґрунти лісового типу.

Порівнюючи енергетичні потенціали лісу і степу за окремими блоками, ми можемо дійти висновку, що в лісових екосистемах енергетичний потенціал біомаси є на порядок (у 16 разів) вищий, ніж у степових, у той час як ґрунтовий вищий у степових майже в 3,5 рази. Ця різниця, з одного боку, обумовлена зовнішніми факторами (недостатністю опадів, зволоження ґрунтів у степу), а з іншого — саме це визначає напрямок і швидкість розвитку степових екосистем, котрі, як показало впровадження абсолютно заповідного режиму, змінюються лісами. Порівняння енергетичної ємності лісових і сте-

пових екосистем у цілому (запаси біомаси + опад + ґрунт) показало, що для перших вона становить 220500, а для других — 280370 ккал/м<sup>2</sup>, тобто ми маємо показники приблизно одного рівня. Вищі показники для степових екосистем, можливо, пояснюються тим, що з півночі на південь в умовах відсутності лімітуючих факторів збільшується енергетичний потенціал.

### Висновки

Таким чином, формування лісових екосистем відбувається шляхом акумуляції, нагромадження енергетичного потенціалу в біомасі, що збільшує її інертність. Основний енергетичний потенціал у степових екосистемах накопичується в підземному блоці (ґрунт і підземна частина рослин), а екосистеми функціонують таким чином, щоб поповнювати ці витрати. Наземний блок степових екосистем функціонує в режимі високої активності, максимального відчуження наземної біомаси та акумуляції енергії в підземній частині. У системі «фітоценоз—ґрунт» спостерігається певна закономірність: чим меншою є здатність ґрунту концентрувати гумус (енергію), тим більший її відсоток запасується в біомасі, що забезпечує стабільність екосистем у цілому.

Рушійною силою сукцесії у степах є розімкнутість біогеохімічного циклу [14] і відчуження енергії, яка у невеликій кількості акумулюється у вигляді біомаси, а основні її потоки йдуть через ґрунт. Акумуляції енергії в біомасу перешкоджають зовнішні фактори — як кліматичні (дефіцит вологи, період посухи і зниження температур узимку), так і діяльність консументів (копитних, гризунів, комах), а також косовиця, які забезпечують істотний енергетичний відтік (30—50 %) і визначають специфіку функціонування екосистем. Такі взаємовідношення розглядаються як коеволуційні, коадаптовані і без них степ існувати не може. В результаті встановлюється баланс, динамічна рівновага, що визначає тимчасову стабільність екосистем. На цій основі І.О. Баннікова [3] сформулювала «правило енергетичної компенсації», відповідно до якого при зміні зовнішніх впливів у бік зростання дефіциту та нестабільності надходження водних і теплових ресурсів, тобто від лісу до степу, рухлива рівновага екосистем зміщується в напрямку, при якому їхня енергетична ємність і термодинамічна стабільність (кругообіг речовин) знижуються, а швидкість, ефективність енергопостачання підвищуються.

Відповідно до сформульованого Г. Одумом та Е. Одумом [20] закону максимальної ефективності використання доступних енергетичних ресурсів (закону нагромадження енергії) демутаційні сукцесії у степах ми розглядаємо як процес, спрямований на протидію зміні умов зовнішнього середовища, збільшення акумуляції енергії, ступеня впорядкування й самоорганізації екосистем, тобто зниження ентропії. Енергія виступає як рушійна сила сукцесії.

Отримані результати дають можливість глибше пізнати природу співвідношень лісових і степових екосистем, особливості їхнього функціонування й запропонувати дієві механізми збереження останніх.

1. *Агрохимическая характеристика почв СССР. Украинская ССР.* — М.: Наука, 1973. — 343 с.
2. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. — М.: Наука, 1993.
3. *Банникова И.А.* Континентальная лесостепь Евразии (структура и функция; проблемы природопользования): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1992. — 44 с.
4. *Білик Г.І., Ткаченко В.С.* Сучасний стан рослинного покриву заповідника «Михайлівська цілина» на Сумщині // Укр. ботан. журн. — 1972. — 29, № 6. — С. 696—701.
5. *Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В.* Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. — М.: Наука, 1975. — 110 с.
6. *Вальтер Г.* Общая геоботаника. — М.: Мир, 1982. — 261 с.
7. *Вернандер Н.Б., Годлин М.М., Самбур Г.Н., Скорина С.А.* Почвы УССР. — Киев; Харьков: Гос. изд-во сельхоз. л-ры УССР, 1951. — 326 с.
8. *Голубець М.А., Марискевич О.Г., Крок Б.О. та ін.* Екологічний потенціал наземних екосистем. — Львів: Поллі, 2003. — 180 с.
9. *Гордечкий А.В., Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В. и др.* Энергетическая и экохимическая характеристика автотрофных компонентов степных экосистем // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. — М.: Наука, 1978. — С. 116—132.
10. *Горышина Т.К.* Биологическая продуктивность и ее факторы в дубовых лесах Лесостепи // Вест. Ленингр. гос. ун-т. Сер. биол. — 1974. — 53, № 367. — 216 с.
11. *Дідух Я.П.* Методологічні підходи до проблем фітоіндикації екологічних факторів // Укр. ботан. журн. — 1990. — 47, № 6. — С. 5—12.
12. *Дідух Я.П.* Растительный покров Горного Крыма. — Киев: Наук. думка, 1992. — 253 с.
13. *Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 280 с.
14. *Жерихин В.В.* Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. — С.-Пб.; М., 1993. — С. 29—49.
15. *Кондратюк Е.Н., Чуприна Т.Т.* Ковыльные степи Донбасса. — Киев: Наук. думка, 1992. — 169 с.
16. *Лавренко Е.М.* Степи СССР // Растительность СССР. Т. 2. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. — С. 1—266.
17. *Лавренко Е.М., Андреев В.Н., Леонтьев В.Л.* Профиль продуктивности наземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням // Ботан. журн. — 1955. — 40, № 3. — С. 415—419.
18. *Лавренко Е., Зоз І.* Рослинність цілини Михайлівського кінного заводу (кол. Капніста), Сумської округи // Охорона пам'яток природи на Україні. — Харків, 1928. — 36. 2. — С. 23—36.
19. *Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.* Степи Евразии. — Л.: Наука, 1991. — 145 с.
20. *Одум Г., Одум Э.* Энергетический базис человека и природы. — М.: Прогресс, 1978. — 379 с.
21. *Одум Ю.* Основы экологии. — М.: Мир, 1975. — 740 с.
22. *Одум Ю.* Экология. В 2-х т. / Пер. с англ. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 327 с.; — Т. 2. — 376 с.
23. *Погребняк П.С.* Обмін зольних речовин між деревною рослинністю і ґрунтом // Доп. АН УРСР. — 1948. — № 3. — С. 27—33.
24. *Погребняк П.С.* Співвідношення циклів обміну речовин у степових та лісових ландшафтах і ценозах // Геохімія ландшафтів. — К., 1969. — С. 5—24.
25. *Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. — М.; Л.: Наука, 1965. — 253 с.
26. *Тейт Р.* Органическое вещество почвы. — М.: Мир, 1991. — 299 с.
27. *Терещенкова И.А., Самияк С.И., Щастная Л.С. и др.* Поступление органического вещества в лесную почву с опадом и его разложение // Уч. зап. Ленингр. гос. ун-т. Сер. биол. наук. — 1974. — Вып. 3, № 367. — С. 169—194.
28. *Ткаченко В.С.* О природе луговой степи заповедника «Михайловская целина» и прогноз развития ее в условиях заповедности // Ботан. журн. — 1984. — 69, № 4. — С. 448—457.

29. *Ткаченко В.С.* Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — 183 с.
30. *Ткаченко В.С., Генов А.П., Лисенко Г.М.* Структура рослинності заповідного степу «Михайлівська цілина» за даними крупномасштабного картування в 1991 р. // Укр. ботан. журн. — 1993. — 50, № 4. — С. 5—15.
31. *Ткаченко В.С., Дідух Я.П., Генов А.П. та ін.* Український природний степовий заповідник. Рослинний світ. — К.: Фітосоціоцентр, 1998. — 280 с.
32. *Ткаченко В.С., Лисенко Г.М., Вакал А.П.* Зміни екотопів лучного степу «Михайлівської цілини» (Сумська область) в ході резерватної сукцесії // Укр. ботан. журн. — 1993. — 50, № 3. — С. 50—56.
33. *Walter H.* Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II/ Die gemäßigten und arktischen Zonen. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, 1968. — 1001 s.

Надійшла 20.05.2005

*Я.П. Дідух*

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

#### ЭКОЛОГО-ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ В СООТНОШЕНИИ ЛЕСНЫХ И СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Проблема леса и степи, вызывающая острые дискуссии, требует всестороннего анализа, включающего аспекты термодинамики, в частности, аккумуляции и трансформации энергии, определяющей устойчивость и развитие экосистем. Проведено сравнение энергетических потенциалов и потоков лесных и степных экосистем по различным блокам. Анализ количественных данных свидетельствует о концентрации энергии в биомассе лесных экосистем, характеризующихся высокой энергетической емкостью, и в подземном блоке степных экосистем (преимущественно за счет высокой концентрации гумуса в мощных черноземах). Биотический блок степных экосистем характеризуется высоким энергетическим оборотом, в 16 раз превышающим лесные, а также более высокими показателями энтропии (0,48), чем в лесных (0,035), что определяет характер сукцессии. Энергия выступает движущей силой сукцессии, направленной на противодействие изменениям, вызванным влиянием внешней среды, снижение энтропии, повышение самоорганизации экосистем за счет аккумуляции энергии в надземном (лес) либо подземном (степь) блоках.

*Ya.P. Didukh*

M.G. Kholodny institute of Botany NAS of Ukraine, Kyiv

#### ECOLOGICAL-COENOTIC ASPECTS OF CORRELATION OF FOREST AND STEPPE ECOSYSTEMS

The problem of forest and steppe causing sharp discussions requires thorough analysis including thermodynamics aspects, in particular analysis of accumulation and transformation of energy defining ecosystems stability and development. Energy potentials and flows of various blocks of forest and steppe ecosystems were compared. Analysis of quantitative data indicates that energy is accumulated in the biomass of forest ecosystems that are characterized by high energy capacity and in the subterranean part of steppe ecosystems (mainly due to the high concentration of humus in the potent chernozems). The biotic block of steppe ecosystems is characterized with a high energy turnover that outweighs turnover of forest 16-fold. Furthermore, entropy indicators of the biotic block of steppe ecosystems (0.48) are higher than those of forest ecosystems (0.035). The latter trait defines the type of succession. Energy comes out as a driving force of succession directed at counteracting changes caused by the environmental impact, entropy decrease, and increase of ecosystems self-organization due to the accumulation of energy in the epiterranean (forest) and subterranean (steppe) blocks.