

В.С. ТКАЧЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, МСП-1, Київ, 01601

ВТРАТИ ЕНЕРГІЇ СТЕПОВИМИ ЕКОСИСТЕМАМИ ЗА РІЗНИХ ВИДІВ ЇХ ЕКСПЛУАТАЦІЇ ТА ЕНЕРГЕТИЧНІ ОСНОВИ СУКЦЕСІЙНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ СТЕПУ

Ключові слова: резерватна сукцесія, субклімакси, енергетика степу, лігнозна квота, ефективність заходів, викошування, випасання, випалювання, регулювальний комплекс

V.S. TKACHENKO

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

AN ENERGY LOSSES ON DIFFERENT ASPECTS OF STEPPE ECOSYSTEMS EXPLOITATION AND ENERGETICAL BASES OF STEPPE SUCCESSIONAL STABILITY

General characteristic of energetic features of steppe ecosystems and comparison them with more functional effective structures, that explain a homeostasis affinity to lignose quota in the spontaneous self-development of steppes, are considered. A regulatory efficiency of the different aspects of steppe exploitation (cutting, grazing and fire) are determined by the literature data. As a conclusion we postulate a necessity of an accurate dosage of such impacts in their complex using for the successional stabilization of steppe ecosystems.

Key words: reservatic succession, subclimaxes, energetic of steppe, lignose quota, cutting, grazing, efficiency of measures, effectiveness, fire, an regulatory complex

В.С. ТКАЧЕНКО

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України

ПОТЕРИ ЭНЕРГИИ СТЕПНЫМИ ЭКОСИСТЕМАМИ ПРИ РАЗНЫХ ТИПАХ ИХ ЭКСПЛУАТАЦИИ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СУКЦЕССИОННОЙ СТАБИЛЬНОСТИ СТЕПИ

Представлены общая характеристика особенностей энергетики степных экосистем и их сравнение с функционально более эффективными структурами, что объясняет гомеостатическое тяготение степей в автогенезе к лигнозной квоте. По литературным данным определялась регуляционная эффективность разных видов эксплуатации степи (выкашивания, выпасания и выжигания). В выводах указана необходимость точного дозирования этих мероприятий в их комплексном использовании для сукцессионной стабилизации степных экосистем.

Ключевые слова: резерватная сукцессия, субклимаксы, энергетика степи, лигнозная квота, эффективность мероприятий, выкашивание, выпасание, выжигание, регулирующий комплекс

Степові фітосистеми є високоадаптованими до екстремальних умов аридними системами з відносно лабільною, нестійкою структурою, орієнтованою на постійний розвиток, мінливість, обумовлену невпинним слідуванням за змінами довкілля.

Дослідженнями було доведено, що «типові» фітоценоструктури степу є вторинними, біотично та антропогенно зумовленими, а їх сукцесійний потенціал, заданий сумою екзогенних впливів в історичну епоху, є дуже великим. Освоєння

© В.С. ТКАЧЕНКО, 2007

степів людиною істотно змінило природні умови їх існування, що значно вплинуло на їх стійкість та лабільність.

Надземна маса степових фітосистем змінюється в широкому діапазоні (від 1,6 до 5,7 т/га) [3, 7, 8]. Ми обрали усереднений показник 3,2 т/га сухої речовини. З півночі на південь запас надземної біомаси, який становить 20 % від загального, дещо зменшується, а підземної (80 % від загальної) — зростає [13]. Загальний запас біомаси степів майже однаковий (16 т/га, або $288 \cdot 10^9$ Дж/га) завдяки компенсаторному механізму, що врівноважує продукційний процес [2]. Продукція (щорічний приріст) становить 140–150 % від загальної і надземної біомаси попереднього року і майже половина її (40–50 %) відчужується консументами (підземна та надземна частина — 36 % від загальної) [1, 9, 13, 18]. Підстилка розкладається дуже швидко з формуванням значної кількості гумусу, який не вимивається, а акумулюється в ґрунтовій товщі. Так формуються степові чорноземи як своєрідний високоємний акумулятор енергії різної потужності у різних типологічних відмінах степу.

Суттєвими є також відмінності в біомасі лісу і степу, бо біомаса лісу становить в середньому 260 т/га, а швидкість енергетичного обороту дорівнює 0,035, що забезпечує відновлення біомаси протягом 28,5 років. У степу біомаса становить 1,5–5,7 т/га, а разом з опадом та підземною частиною – 16 т/га. Оскільки швидкість кругообігу для степу становить 0,48, то біомаса оновлюється не більше як за два роки, тобто в 14 разів швидше, ніж в лісі. Тільки завдяки високим темпам накопичення, формування, відмирання, віддачі та трансформації енергії степові екосистеми здатні ефективно функціонувати.

Розрахунки показують, що для підтримки структур лісу треба майже у 13,7 раза менше енергії, ніж для степу. Своєрідну «зрілість» порівнюваних систем можна оцінювати за співвідношенням приросту до біомаси (К/В), яке для лісу становить 0,035, для степу – 0,5, для ґрунту під лісом – 0,035, під степом – 0,015 [5]. Це може засвідчувати, що в лісових екосистемах біотоп і едафотоп однаково «зрілі», а в степах біотоп є менш «зрілим», ніж едафотоп. Загалом енергетичний потенціал біомаси лісових екосистем на порядок (у 16 разів) вищий, ніж у степових, а ґрунтовий у степових вищий майже у 3,5 раза, ніж у лісових.

Це значною мірою визначає спрямованість розвитку степових екосистем в автогенезі – в умовах абсолютної заповідності їх структурний дрейф спрямовується до енергійного включення лігнозних біоморф, які в сукупності формують так звану «лісову квоту» степу [14]. У кожній типологічній відміні степу вона досягається шляхом формування складної сукцесійної системи, яка в умовах заповідників дістала назву резерватної, або резерватогенних сукцесій загальновідновного характеру.

В основі макроеволюційного процесу біогеоценотичного покриву Землі лежить механізм синекологічної диференціації видів, синузій, угруповань і типів рослинності у мінливому середовищі. Цей процес забезпечує формування функціонально ефективніших структур, які досягають найвищого рівня розвитку у тропічних дощових лісах. Всі інші зональні біоми і типи рослинності формуються поза оптимумом умов середовища та за певних обмежень топічних ресурсів, або так званих екологічних екстремумів.

Степи — планетарне явище, особлива категорія ландшафтів, властива позатропічному поясу континентальних зон помірних широт. Клімаксові фітосистеми зонального типу структурно і гомеостатично обмежені кліматичними екстремумами

(аридність, континентальність) та консументним блоком екосистем. Серед них аридизація і континенталізація лишалися постійною складовою загальної спрямованості природного процесу впродовж майже всього кайнозою. Тому в структурному і енергетичному аспектах степи є пізнішим, еволюційно більш просунутим надбанням біосфери, хоча в енергетичному аспекті ліси мають вищий рівень стабільності завдяки інертності їх енергопотенціалу [5]. Адаптованість до постійно великих пасовищних втрат енергії та її раптових викидів під час пожеж урівноважувала високопродуктивні степові екосистеми, відновлювала рівновагу та їх тимчасову стабільність. Враховуючи кліматичні, а подекуди й едафічні екстремуми та ресурсні обмеження (висококонтрастний континентальний клімат, низькі зимові температури, гострий дефіцит вологи та суховії, засоленість ґрунтів тощо), можна вважати, що специфіка степового біому переважно характеризується як новітній рівень адаптації до кайнозойської спрямованості природного процесу в помірних зонах Землі.

Незважаючи на це, степові екосистеми за появи найменшої можливості функціонують в енергетично ефективніших режимах на вищих рівнях акумуляції енергії, при менших її витратах та ліпших ресурсних характеристиках зовнішнього середовища (ресурсів). На це вказують історичні коливання межі лісу й степу, сучасна лісомеліоративна практика розведення лісу в степовій смузі та поведінка степових екосистем в автогенезі [14]. Гомеостатичне тяжіння до лісового типу стуктурогенезу у процесі синценогенезу та в механізмах саморегуляції обмежується дефіцитом ресурсів, що гальмує сукцесію і стабілізує ценоструктури на субклімаксових рівнях організації. В автогенезі за обмежень консументної складової степових екосистем гомеостатично проявляються фітоструктури з підвищеною часткою лігнозних біоморф у зональній квоті лісу. Це є суттєвим наслідком якісних змін структури степових фітоценозів, котрий настає після конвергентної стадії автогенезу – вона характеризує критичний період саморозвитку – «сукцесійний колапс». Це найспецифічніша фаза резерватної сукцесії степових фітосистем, яка відзначається наростанням невідповідності структури і організації навколишнім умовам, що призводить до послаблення ценотичного бар'єру та розмикання угруповань для якісних перетворень, формування нових морфофункціональних структур, сприйняття додаткових фітоценокомпонентів. Отже, «сукцесійний колапс» є перехідною перебудовною стадією, критичний стан якої пов'язаний з необхідністю структурних змін і нових адаптацій. В механізмах розвитку фітосистем його можна розглядати як критичний стан, котрий передує якісним змінам. Біфуркаційний механізм виходу з нього усуває накопичені структурні невідповідності, чому сприяє видима «деструкція» резерватних угруповань, яка відкриває шлях до сприйняття нових морфоструктур і не порушує умов збереження деяких форм, набутих у попередньому ході еволюційного розвитку. В доісторичних степах прояви «сукцесійного колапсу» епізодично виникали за умови будь-якого пригнічення або послаблення консументного блоку екосистем внаслідок спонтанних епізоотій серед тварин, порушень міграційних шляхів та інших факторів ізоляції окремих степових масивів. На ізольованих ділянках степу певний час могли діяти механізми адаптації до ендемічно трансформованих екоотопів. Локальний «сукцесійний колапс» був своєрідною системою безперервного контролю адекватності структурної організації фітосистем загальним змінам природного середовища, можливості їх переходу на вищі рівні організації – функціонально ефективніші структури (наприклад, чагарникові, лісові).

Прояви «сукцесійного колапсу» та його дрейф слідом за циклами епізоотій і ризику (флуктуаційних коливань) динамічних станів були основою еволюційного механізму степових екосистем. За умови вікових кліматичних коливань адекватні елементи структурогенезу закріплювалися в екосистемах або ж останні спрощувалися, втрачаючи попередні надбання. Тому ми вважаємо, що «блукаючий колапс» в минулій історії степового біому міг мати еволюційний смисл, виступаючи в якості одного з можливих механізмів його еволюції. Тут «блукання» адаптивного контролю довкілля певним чином синхронізувалося в часі з якісними перебудовами ландшафтних ценокомплексів, що супроводжувалися добором функціонально ефективних ценоструктур [15].

Визначення функціональної ефективності ценотичних структур є складним завданням, оскільки досконалість фітосистем ґрунтується не лише на інтенсивності біопродукційного процесу, показниках їх енергоємності та рівнів біорізноманітності, але й на таких менш явних ознаках, як термодинамічний стан, гомеостатичний статус, інформаційна ємність та ін. Одним з найфундаментальніших параметрів степових екосистем є їх енергетичний потенціал, пряме вираження якого — акумульована в системі біомаса, її продуктивність та енергія, накопичена в степових ґрунтах — чорноземах.

Порівняльний аналіз продуктивності степових екосистем на зональному профілі за даними ряду років (1955–1969) за умов невторчання (абсолютної заповідності), викошування, випасання та випалювання за літературними даними [4, 7, 10] показав її значні закономірні втрати на будь-яким чином експлуатованих ділянках степу та відносно великі флуктуації показників продуктивності у різні роки у ряду спостережень різних років. Зважаючи на те, що сутність регулювання степових екосистем практично завжди зводиться до вилучення надлишку їх надземної продукції, внаслідок викошування вона скрізь зменшилася в середньому на 0,9 т/га, що становить близько третини (28 %) від біомаси невикошуваного степу. Викосування на Михайлівській цілині призвело до втрати 15 % продукції (0,33 т/га, або близько $0,6 \cdot 10^6$ Дж/м²), в Хомутовському степу — 27 % (0,88 т/га, близько $1,6 \cdot 10^6$ Дж/м²), в «Кам'яних Могилах» — 36 % (1 т/га, $1,8 \cdot 10^6$ Дж/м²) та 35 % надземної продукції (1,23 т/га, або $2,2 \cdot 10^6$ Дж/м²) — у Стрільцівському степу. В усередненому енергетичному виразі це еквівалентно вилученню $1,6 \cdot 10^6$ Дж/м².

Різнорічні коливання продуктивності в північних відмінах степів помітно низькочастотніші — отже, біопродукція накопичується тут рівномірніше, ніж у південних відмінах. Крім того, до особливостей впливу сінокосіння на лучні степи слід додати випадки перевищення продуктивності викошуваних ділянок над невикошуваними (на рис. 1 такими були відповідні показники у 1957 та 1961 рр.).

Зрозуміло, що для необхідного в ефективному регулюванні вилучення за допомогою сінокосіння біомаси в лучних степах на 15–20 % недостатньо, оскільки відносно справжньостепових угруповань тут треба вилучати не менше 40 % біомаси, а на Михайлівській цілині її вилучається в середньому 15 % (рис. 1; в енергетичному еквіваленті близько $0,6 \cdot 10^6$ Дж/м²). У Хомутовському степу сінокосінням з обороту вилучається близько третини надземної біомаси ($1,6 \cdot 10^6$ Дж/м²). Очевидно, що до засобів ефективного в регулювальному аспекті вилучення біомаси в лучно-степових фітосистемах необхідно, крім сінокосіння, впроваджувати інші види їх експлуатації, бо віддалені наслідки регулярного «недобору» вилучення біомаси призведуть

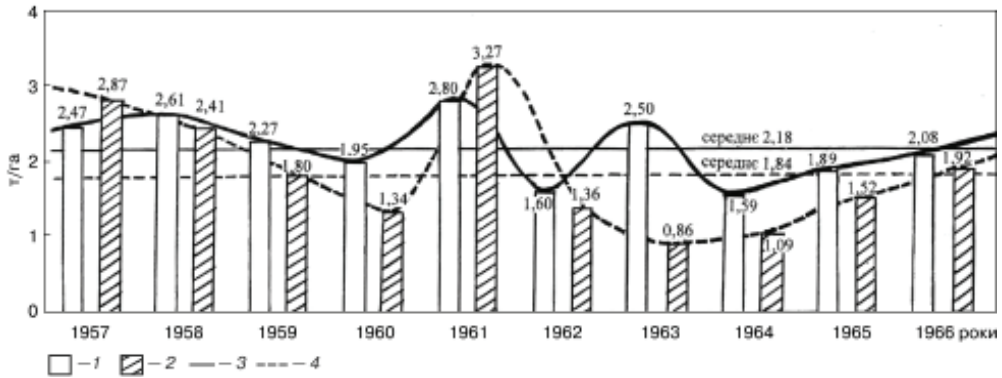


Рис. 1. Динаміка продуктивності домінуючого в плакорних умовах угруповання *Bromopsideta inermis* заповідного лучного степу Михайлівської цілини на Сумщині впродовж 1957–1966 рр. Тут і на рисунках 2–4: 1 – продуктивність невикошуваних ділянок степу; 2 – викошуваних; 3 – різнорічні коливання продуктивності та її середнє багаторічне значення для невикошуваних ділянок; 4 – викошуваних

до резерватного дрейфу фітоценозів, гомеостатично спрямованого до формування лігнозно насичених ценокомплексів.

У Хомутовському степу за сінокошіння з обороту видаляється близько третини надземної біомаси (рис. 2), що становить в середньому 0,88 т/га, або 27 % від невикошуваного контролю, та еквівалентно близько $1,6 \cdot 10^6$ Дж/м² енергії. В регуляційних зусиллях заповідних степів Приазов'я такі рівні втрат енергії внаслідок сінокошіння є близькими до дійсної регулювальної норми вилучення біомаси для даного регіонального типу степів. Можливо, що для багатьох років з низькою та середньою продуктивністю такого впливу було б достатньо, але, зважаючи на сучасне почастишання дощових років, що має позитивний зв'язок з продуктивністю і накопиченням надземної біомаси (також підстилки), слід було б збільшити норму вилучення надземної маси орієнтовно на 10–15 %, тобто до 1,3 т/га, що еквівалентно вилученню $2,3 \cdot 10^6$ Дж/м² енергії.

Майже такі само втрати надземної біомаси мають місце при викошуванні чагарниково-степових угруповань, властивих для Стрільцівського степу — філіалу Луганського природного заповідника НАН України (рис. 3). Тут різниця між продукцією невикошуваного і викошуваного степу є відносно невеликою і тільки завдяки кільком дощовим рокам у ряду спостережень (1964–1967 рр.) вона збільшилася і за весь 12-річний період становила в середньому 1,23 т/га, що еквівалентно $2,2 \cdot 10^6$ Дж/м², або вилученню 35 % акумульованої надземної біомаси. За зростаючої частоти дощових років в даному регіоні України внаслідок кліматичних змін такого середнього рівня вилучення біомаси (енергії) недостатньо для припинення дрейфу фітосистем мезотичного варіанту різнотравно-типчакково-ковилових степів у бік резерватних ценоструктур, хоча за умови середніх кліматичних параметрів (наприклад, 1958–1962 рр. на рис. 3) таких рівнів сіножатевого вилучення біомаси для даних цілей було б цілком достатньо.

Збільшення запасів надземної фітомаси у справжніх (різнотравно-типчакково-ковилових) степах, спричинене кількома або цілим рядом дощових років, підвищує суцесійний потенціал степу та істотно збільшує його лігнозну («лісову») квоту.

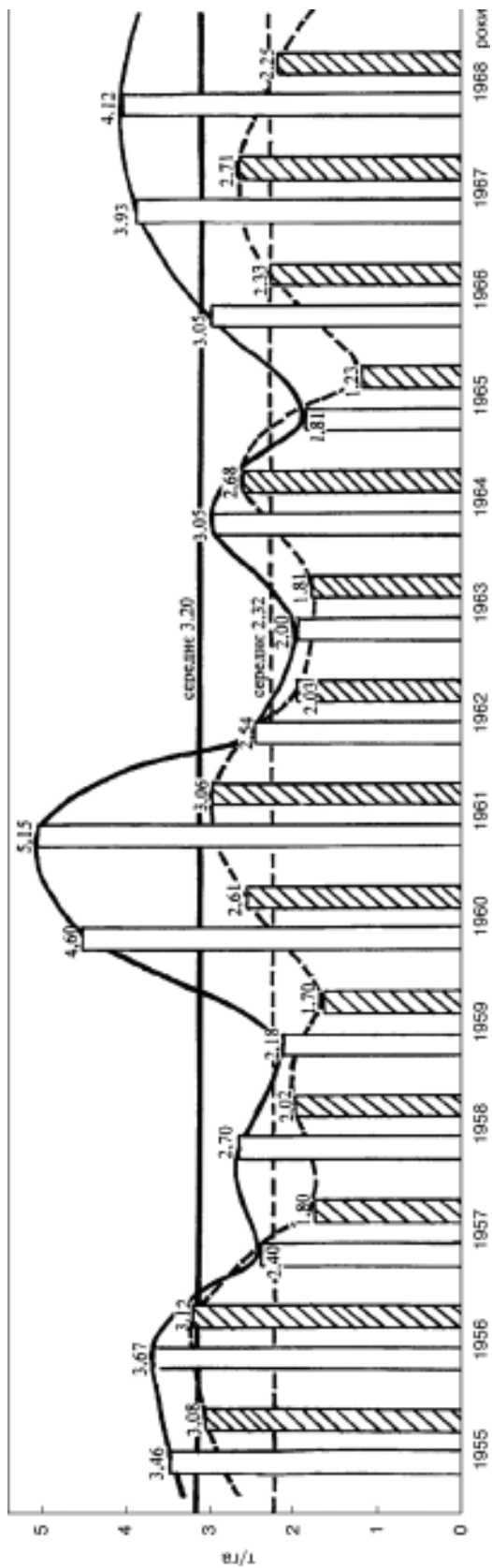


Рис. 2. Діаграма зміни продуктивності фонового у плакорних умовах Хомутівського заповідного степу угруповання *Stipa lessingiana* + *Festuca valesiaca* + *Herpae sterrorae* на викошуваних і невикошуваних ділянках у 1955–1968 рр.

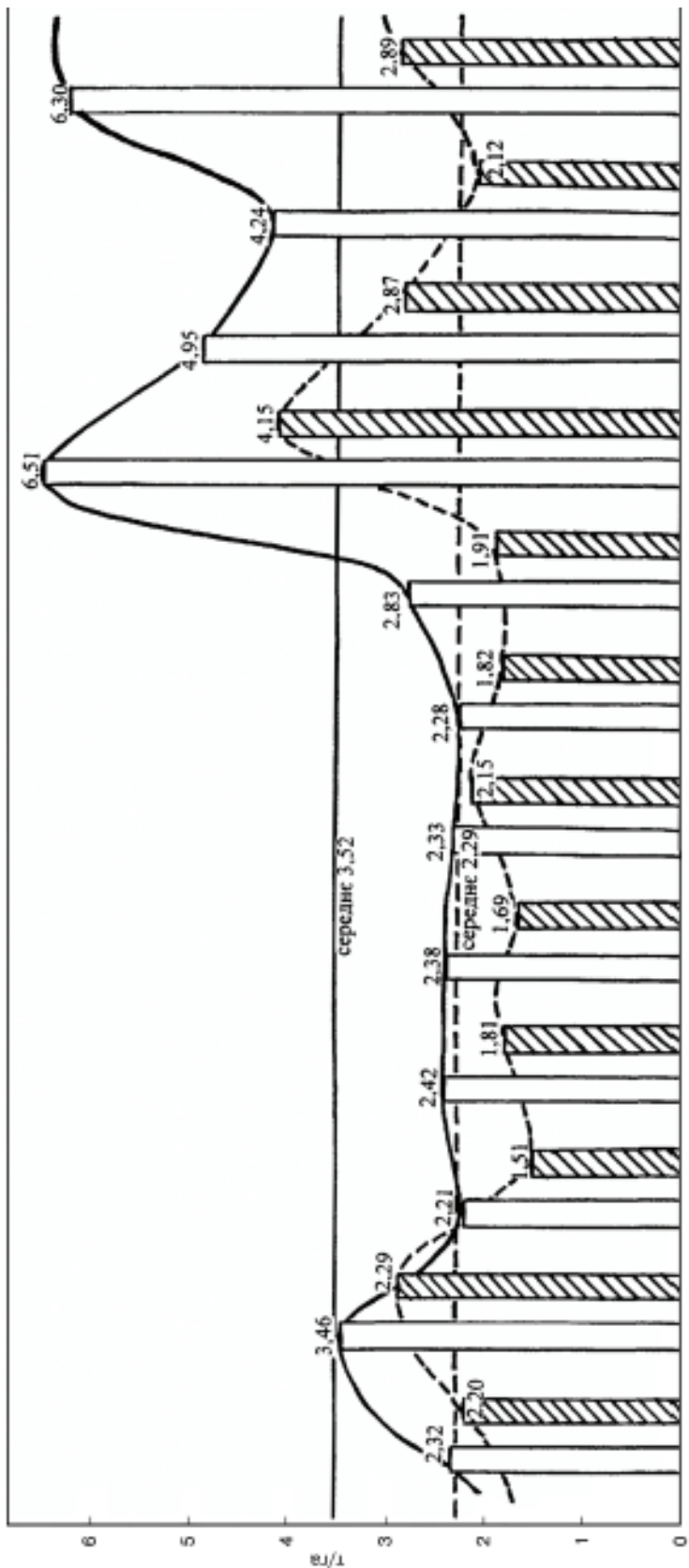


Рис. 3. Динаміка продуктивності типового для Стрільцівського степу (філіал Луганського природного заповідника) угруповання [*Caragana frutex*] – *Stipa lessingiana* + *Festuca valesiaca* упродовж 1956–1967 рр. за умов скошування та невтручання

Реалізація останньої на найдавніших і суцесійно просунутих абсолютно заповідних ділянках степу означає виключення відповідної частини біомаси з щорічного обороту (вона міститься в чагарниках і деревах), внаслідок чого чагарниково-степові фітосистеми стають енергетично і суцесійно стабільнішими порівняно з експлуатованими трав'яними ценоструктурами.

Екстремальність петрофітної відміни різнотравно-типчакково-ковиливих степів, представленої у багаторічному експерименті викошування Кам'яними Могилами [10], обумовлена близьким до поверхні заляганням кристалічних порід Українського кристалічного щита, слабкою розвиненістю та еродованістю ґрунтів на схилових ектопах. Це знижує продукційний і суцесійний потенціали петрофітних степів (рис. 4), проте специфіка водозабезпечення у тріщинуватих породах за наявності абсолютного водоупору та поліпшення водно-фізичних властивостей квазіексараційних ектопів на місцевих чорноземах (квазіперелоговий режим формується внаслідок ріучої діяльності сліпака) створюють ефект «уявної зрілості» фітосистем «Кам'яних Могили». Цей ефект проявляється у підвищеному сприйнятті лігнозних біоморф на відносно ранніх стадіях саморозвитку [14, 16]. Сформований на відслоненнях гранітів геоморфогенно-едафогенний аридускул є в більшій мірі лісопридатним, ніж рівнинні степи Приазов'я. У зв'язку з цим є слушним положення про те, що чим екстремальніші умови, тим швидше завершується суцесія. Підвищена лігнозна квота і уявна зрілість фітосистем «Кам'яних Могили» у цьому разі найкраще пояснюється енергетичною функцією, за якої певна частка загальної біомаси вже концентрується в чагарникових фітокомпонентах, здатних синтезувати продукцію зі значно меншим дефіцитом вологи. Це підтверджується, зокрема, доведеною в прямих спостереженнях синхронною кореляцією багаторічного тренду підняття рівня ґрунтових вод з наростанням площ під деревно-чагарниковою рослинністю «Кам'яних Могили» [16]. Для трав'яних ценокомпонентів запаси вод у тріщинах абсолютного водоупору є малодосяжними, тому вони більше, ніж дерева і чагарники, залежні від живлення атмосферними опадами, тобто існують за дефіциту багатьох ресурсів, передусім вологозабезпечення.

Викошування на петрофітних відмінах степів є досить ефективним регулювальним заходом, оскільки при цьому в середньому вилучається принаймні 1 т/га біомаси, що становить близько 36 % від запасів надземної біомаси невикористаного степу і еквівалентно $1,8 \cdot 10^6$ Дж/м² енергії. Цей показник ефективності викошування кам'янистого степу близький до дійового в штучному регулюванні, запооговий – у посушливі роки, але за усереднених умов та окремих плювіальних кліматичних періодів його регулювальна ефективність буде недостатньою. «Олучнення» як наслідок резерватної трансформації ектопів і гомеостатичного спрямування саморозвитку фітосистем, що супроводжується поліпшенням водопостачання, напевне, спонукатиме до відповідних структурних перебудов степових фітоценозів.

Відчуження косовицею акумульованої в цих умовах певної частини біомаси гальмує її розвиток, підвищує суцесійний потенціал та підсилює властиві степам екстремуми. Проте, як засвідчують результати аналізу багаторічного експериментального ряду прямих вимірювань продуктивності та енергетики лучно-степових і справжньостепових фітоценозів, гарантований регулювальний ефект практично ніде не досягається, за винятком найекстремальніших петрофітно-степових угру-

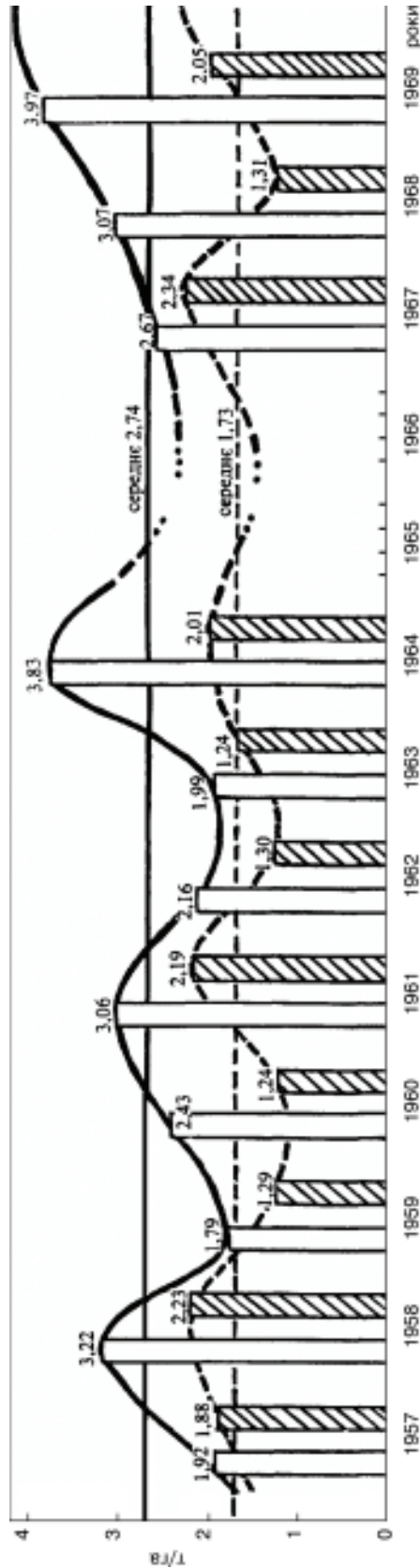


Рис. 4. Динаміка продуктивності угруповання *Spira lessingiana* + *Festuca valesiaca* + *Herba sterrosa* петрофітного степу Кам'яних Могили у 1957–1969 рр. за умов невикористання та викошування

повань «Кам'яних Могил». Ступінь впливовості (регульовальної ефективності) косовиці можна оцінювати за різницею енергетичних втрат між невикосуваними та викосуваними степами – тоді видно, що найменш ефективною косовиця є в лучних степах (згадана різниця тут становить близько однієї чверті від необхідної для стабільного функціонування фітосистем кількості енергії). Дещо впливовішим є викосовування у справжньостепових екосистемах, особливо в їх петрофітних відмінах. Проте ці показники ефективності тільки трохи перевищують половину порогового вилучення надземної біомаси. В інших випадках скошування може бути цілком достатнім регуляційним заходом, насамперед в напівпустельних солонцюватих степах приморської смуги [17], геміпсамофітних відмінах сухих степів півдня України на еродованих схилах південної експозиції та деяких інших ектопах. Це вказує на неможливість керування розвитком степових екосистем використанням однієї лише косовиці, за якої енергетичні втрати є недостатніми для того, щоб штучно збалансувати надходження і витрати енергії, формуючи таким чином функціонально ефективне структурування фітосистем. Викосовування у степах України дійсно можна вважати помірною, ощадливою формою їх експлуатації, проте його тривале застосування, за свідченням деяких авторів, може спричинити антропогенно обумовлений добір сезонних рас, видоутворення і селекцію та надмірну участь у ценозах тих видів рослин, які проявляють адаптивну пластичність до даного фактора.

Випасання худоби є одним з найприродніших і найефективніших факторів впливу на степові фітосистеми, оскільки великі консументи (коні, бізони, тури, олені, козулі та ін.) були важливим коеволуційним фактором у формуванні степового біому. Пізніше, вже за історичної епохи та разом зі свійськими тваринами в епоху кочового тваринництва, неозорі степові простори піддавалися випасанню, яке мало неухильну тенденцію до збільшення пасовищних навантажень. Загалом упродовж всього часу існування степових флористичних комплексів вони були тісно пов'язані з певними фауністичними комплексами, які розвивалися в нерозривній взаємодії як єдина система і тільки у зв'язку зі зміною господарської орієнтації в степовій смузі, обумовленою швидким розвитком землеробства, гармонійні і паритетні взаємовідносини обох біокомплексів сильно деформувались. Надмірний антропогенний вплив позначився на експлуатації тисячоліттями акумульованої енергії чорноземів – справжньої енергетичної комори степових екосистем. Це здійснювалося шляхом розорювання степів і формування сучасних агрофітоценозів та агроландшафтів. Пасовищні (і пірогенні) навантаження на цілинні степові рештки швидко досягли порогу енергетичної ємності напівзбійних пасовищ. Цілоком видозмінився або майже зник потужний консументний блок екосистем на заповідних степах, що спричинило потребу у здійсненні значних штучних, імітаційних, не завжди достатніх і обґрунтованих регуляційних зусиль. Енергетичний аспект ефективності пасовищного впливу ґрунтується на здатності плавного нарощування і зменшення навантажень від зовсім незначних, не спроможних помітно вплинути на структуру фітоценозів, до тривалих і потужних, які перевершують продуктивну здатність степового пасовища і призводять до абсолютного збою.

Загальний вплив випасання врешті-решт зводиться до пасовищної дигресії степових фітосистем, що знаходить вираз у п'яти відомих стадіях пасквальної дигресії, які стисло описав В.В. Осичнюк [10].

Діаграма зміни продуктивності справжньостепових фітоценозів під впливом випасання (рис. 5) демонструє різке і швидке зменшення запасів опаду, фітомаси

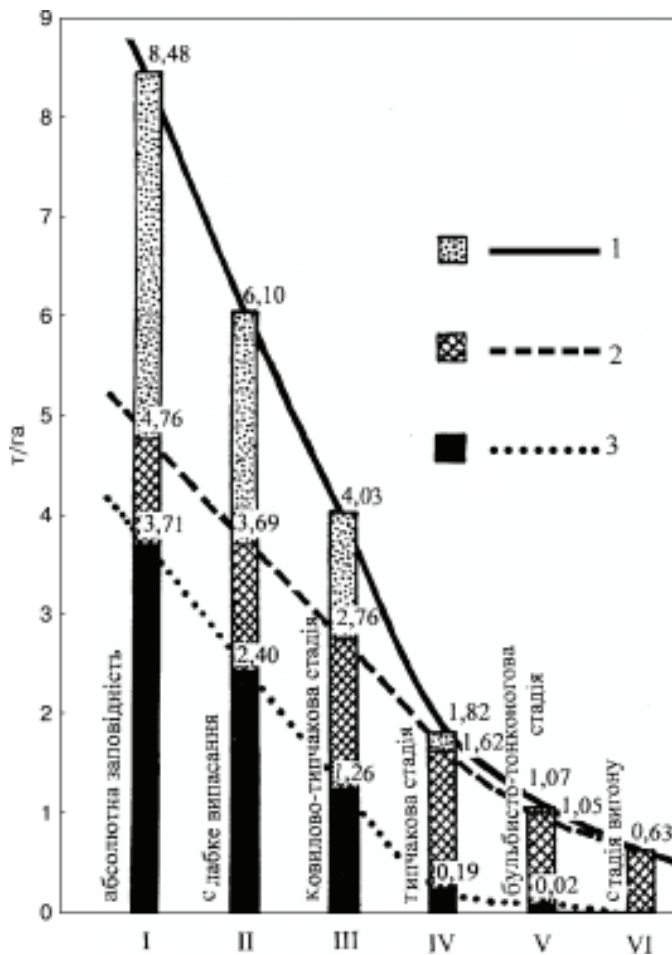


Рис. 5. Діаграма зміни продуктивності справжнього різнотравно-типчакowo-ковилового степу та основних фракцій його надземної біомаси під впливом випасання (повітряно-суха маса, т/га): I–VI – стадії збійності степу; 1 – сумарна продукція, 2 – фітомаса, 3 – опад

і загальної надземної біомаси, що характеризує випасання як дуже ефективний засіб вилучення «надлишкової» енергії, а, отже, і регулювання розвитку та стабілізації степових фітосистем. З діаграми видно, що різка дигресія степових травостоїв настає після втрати близько 80% надземної біомаси (6,77 т/га, або $12,2 \cdot 10^6$ Дж/м²). Характерною особливістю реакції фітосистем на пасовищні втрати акумульованої енергії є дія компенсаторного механізму як реакції на втрати фітомаси, внаслідок чого вона до певного часу навіть трохи зростає по відношенню до інших складових надземної продукції. Зокрема, якщо фітомаса заповідного степу становила 56 % від всієї надземної продукції, то на лессінговоковилово-типчакowій стадії її частка становила 68%, а на стадії типчакowoго збою – 89 %. Це призводить до того, що на збоях надземна біопродукція представлена практично однією лише продукуючою фракцією (рис. 5).

Як уже відмічалось, потужність пасовищного впливу може плавно ковзати шкалою навантажень, тому стадійна дискретність є чисто умовною. У зв'язку з цим ми маємо можливість змінювати пасовищні навантаження, зупиняючи їх за досягнення «типового» стану фітосистем різнотравно-типчакowo-ковилового степу.

Позначені цим рівнем впливів фітоструктури можна вважати біотичним маркером «еталонного» стану степових фітосистем. Як відомо, «типовим» станом вважають такий, за якого ковили формують специфічний сріблястий аспект на початку літа. З рис. 5 видно, що домінування ковил у степових травостоях настає на рівні слабого випасання та ковилово-типчакової стадії збійності, за яких вилучається від 30 до 50% надземної біомаси, що накопичується за умови заповідання (2,38–4,44 т/га біомаси). В енергетичному еквіваленті це означає втрату від $4,2 \cdot 10^6$ до $8 \cdot 10^6$ Дж/м². Як вказувалося раніше, викошуючи степи, втрачають в середньому від 0,334 до 1,233 т/га надземної біомаси, що еквівалентно вилученню від $6 \cdot 10^6$ до $2,2 \cdot 10^6$ Дж/м² енергії.

Отже, лише випасання дає можливість плавно нарощувати навантаження до потрібного в регуляційних цілях рівня, до певної стадії збійності, за якої зберігаються «типові» структури степових фітоценозів. Дослідники степів [6, 10, 12] вважають, що значної пасовищної дигресії степи в доагрикультурний період зазнавали лише в окремих місцях (у зонах масового тирлування, прогону, водопою), тимчасом як на значній частині рівнинних степів пасовищні навантаження коливалися в межах слабого та помірного рівнів. Саме ці рівні ми визначили на основі логічних припущень стосовно кількісного виразу ступеня вилучення надземної біомаси та його зв'язку з «типовими» зональними структурами, що визначаються як субклімакси, обмежувані досить потужним консументним блоком ще недеформованих степових екосистем. Пізніше внаслідок повсюдних перевантажень випасання відійшло від системної функції помірно експлуатованих екосистем і перетворилося в деструктивний фактор, який доповнювався антропогенно обумовленим безсистемним пірогенним впливом. Тому субклімакси антропогенного етапу розвитку степів відзначаються деформацією ценоструктур, бо обтяжені новітніми для них різноманітними вилученнями енергії з чорноземів (розорювання, гідромеліорація, вторинне засолення, різноманітні забруднення тощо). У природних степових заповідниках фактор випасання худоби в достатній мірі не апробований і не підтверджений експериментально на різних типологічних відмінах степу, а його впровадження як регуляційного заходу поки що економічно, фінансово і організаційно практично нереальне і непосильне.

Степові пали в Україні енергетично не оцінювали, хоча це має виключне значення для розуміння природи степу та практичного втілення контрольованих палів у механізми штучного (імітаційного) регулювання екосистем. Особливо актуальним це стає тепер, коли у природних заповідниках степової смуги настала гостра криза регулювання, а пожежі є надмірно частим явищем. Велика упередженість щодо шкідливості та неприпустимості палів і повна відсутність експериментальних даних стосовно впливу вогню на степові екосистеми стають причиною заборони палів як вкрай деструктивного фактора. Для аналізу ефективності контрольованого випалювання степу як регуляційного заходу еталонних якостей заповідних степів ми обрали матеріали досліджень В.В. Осичнюка [10] та В.В. Осичнюка і Г.І. Істоміної [11] щорічних випалювань в охоронній зоні заповідного Стрільцівського степу (мезотичний варіант різнотравно-типчакowo-ковилового степу, Міловський р-н, Луганська обл.).

Продуктивність степу в цих дослідженнях визначали за щорічного та епізодичного випалювання посушливого 1959 і дощового 1964 рр. та на фоні контролю – заповідання (рис. 6). Тут випалювання пасовища Стрільцівського конезаводу

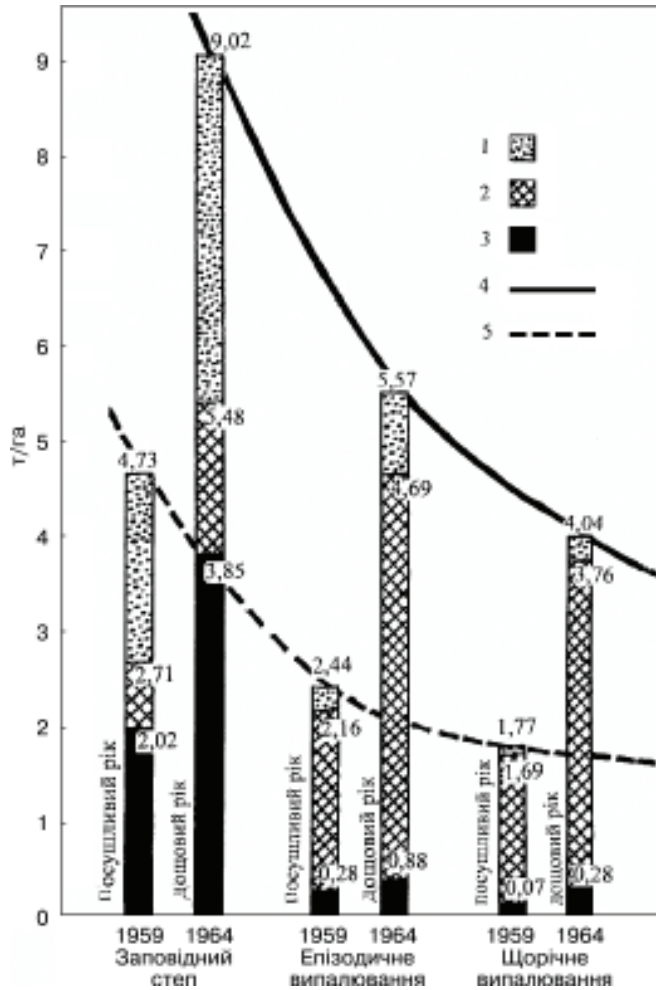


Рис. 6. Діаграма зміни продуктивності справжнього різнотравно-типчаково-ковилового степу під впливом випалювання посушливого 1959 та дощового 1964 рр. (повітряно-суха маса, т/га): 1 – сумарна надземна біомаса; 2 – фітомаса; 3 – опад; 4 – крива втрат продукції від випалювання в дощові роки; 5 – крива втрат продукції від випалювання в посушливі роки

№ 60 поєднувалося з випасанням та епізодичним викошуванням. Відзначене випадання з травостою ряду стрижневокорених багаторічників, степових чагарників та зниження ценотичного значення ряду кореневищних злаків. Панівне становище посіли ковили. Різно знизилася барвистість степу і видова насиченість травостоїв (від 38 до 22 видів на 1 м²) та біологічна продуктивність фітоценозів (майже удвічі).

З рис. 6. видно, що крутість кривої падіння запасів надземної продукції внаслідок випалювання посушливого року майже однакова з рівнями втрати надземної біомаси внаслідок випалювання у дощові роки, а втрати за посушливого року відносно дощового еквівалентні таким при випалюванні. Отже, ефективність випалювання у різні за вологозабезпеченістю роки дуже відмінна: середні втрати за випалювання в дощові роки становлять 6,21 т/га біомаси (11,1·10⁶ Дж/м²), у посушливі – 2,98 т/га (5,3·10⁶ Дж/м²). Середня різниця втрат при випалюванні у посушливий і дощовий роки є, таким чином, дуже великою і в абсолютнім виразі стано-

вить $5,8 \cdot 10^6$ Дж/м², або 3,23 т/га надземної біомаси. Випалювання за такого року призводить до втрати 38% запасу надземної продукції, а щорічне – до 55%, чого цілком достатньо для ефективного регулювання степових екосистем, гальмування або зупинки сукцесійного процесу у заповідному степу. Отож, випалювання навіть дощового року, коли воно є відносно менш ефективним, достатнє і навіть більш ніж достатнє для регулювання і відкидання степових фітосистем назад, на попередні стадії їх саморозвитку. Ще ефективнішим і почасти навіть спустошливим, дезруптивним є випалювання в посушливому році: за епізодичного випалювання втрачалось 48% надземної біомаси, а за щорічного – 63%. Це помітно перевищує норми енергетичних втрат, необхідних для структурування «типових», «еталонних» станів степу (такою нормою ми вважаємо втрати від 30 до 50% надземної біомаси). Важливо, що ми неспроможні відрегулювати цю надмірність і вогонь як некерована стихія значно порушує степові фітоценози, спричинюючи разом з іншими видами антропогенного впливу їх дигресію. Діаграма (рис. 6) добре ілюструє, що фітосистеми чітко відреагували на втрати опадів і загальної надземної біомаси компенсаційним наростанням зеленої фітомаси. Саме внаслідок цього степ після пожежі зеленіє як смарагдовий.

Виходячи з оцінки енергетичних втрат степу залежно від застосування основних видів їх експлуатації (викошування, випасання, випалювання), які є об'єктивними орієнтирами і орієнтовними показниками ефективності регуляційних заходів у розробці охоронних режимів заповідних степів, можна з певністю стверджувати необхідність включення всіх цих видів впливу до регуляційних заходів у заповідних степах України. Враховуючи переваги і недоліки кожного з факторів впливу та енергетичну ефективність планованого вилучення певної частини біопродукції, їх слід поєднувати в регуляційні комплекси, де кількісне співвідношення факторів змінюватиметься, узгоджуючись в часі з результатами оцінки стану заповідних фітосистем в обстеженнях моніторингового характеру.

1. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. – М.: Наука, 1993.
2. *Банникова И.А.* Континентальная лесостепь Евразии (структура и функция; проблемы природопользования): Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. – М., 1992. – 44 с.
3. *Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В.* Почва и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. – М.: Наука, 1975. – 130 с.
4. *Гордецкий А.В., Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В. и др.* Энергетическая и экологическая характеристика автотрофных компонентов степных экосистем // Естественные кормовые ресурсы СССР и их использование. – М.: Наука, 1978. – С. 116–132.
5. *Дідух Я.П.* Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових і степових екосистем // Укр. ботан. журн. – 2005. – **62**, № 4. – С. 455–467.
6. *Комаров Н.Ф.* Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. – М.: Гос. изд-во географич. л-ры, 1951. – 328 с.
7. *Кондратюк Е.Н., Чуприна Т.Т.* Ковыльные степи Донбасса. – Киев: Наук. думка, 1992. – 169 с.
8. *Лавренко Е.М., Андреев В.Н., Леонтьев В.Л.* Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням // Ботан. журн. – 1955. – **40**, № 3. – С. 415–419.
9. *Лавренко Е.Н., Карамышева З.В., Никулина Р.Н.* Степи Евразии. – Л.: Наука, 1991. – 145 с.
10. *Осичнюк В.В.* Зміни рослинного покриву степу / Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 249–333.
11. *Осичнюк В.В., Істоміна Г.Г.* Вплив випалювання на степову рослинність // Укр. ботан. журн. – 1970. – **27**, № 3. – С. 284–290.

12. *Пачоский И.К.* Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. – Херсон, 1917. – 366 с.
13. *Родин Л.Е., Базилевич Л.Н.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. – М.; Л.: Наука, 1965. – 253 с.
14. *Ткаченко В.С.* Автогенез степів України: Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук. – К., 1992. – 49 с.
15. *Ткаченко В.С.* «Блукаючий колапс» в механізмі еволюції степових екосистем // IX з'їзд УБТ: Зб. тез. – Харків, 2001. – С. 395–396.
16. *Ткаченко В.С.* Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 184 с.
17. *Ткаченко В.С., Маяцький Г.Б.* Сінокосіння як захід по збереженню еталонних фітоценоструктур приморських степів Чорноморського заповідника // Укр. ботан. журн. – 1992. – **49**, № 5. – С. 111–115.
18. *Walter H.* Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. II. Die gemässigten und arktischen Zonen. – Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1968. – 428 s.