

**Г.Н. Лысенко**

**АВТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СУКЦЕССИИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ  
В СВЕТЕ ТЕОРИИ ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗА**

*Нежинский государственный университет им. Н. Гоголя;  
16600, Черниговская область, г. Нежин, ул. Крапивянского, 2  
e-mail: lysenko\_gena@yahoo.com*

**Лысенко Г.Н. Автогенетические сукцессии степной растительности в свете теории филоценогенеза.** – Рассмотрена специфика процессов саморазвития (автогенетических сукцессий), происходящих в автотрофном блоке степных экосистем в условиях длительного воздействия абсолютно заповедного режима. Предложено трактовать инверсию основных фитоценозоструктур, происходящих на фоне кардинального изменения величин ряда лимитирующих экологических факторов, как элементарное филоценогенетическое событие. Направленность автогенеза в сторону доминирования лигнозных эковиоморф обусловлена большей эффективностью энтропийных параметров системы.

*Ключевые слова:* степные фитоценозоструктуры, автогенетические сукцессии, филоценогенез, энтропия.

### **Введение**

Вопросам трансформации надорганизменных систем в пространстве и во времени всегда уделялось пристальное внимание не только отдельными исследователями, но и целыми научными школами [1-3, 7, 10-13, 15-18, 20-27, 30]. Это объясняется одной из фундаментальных особенностей биоты, проявляющейся в постоянном адаптациогенезе различных иерархических систем, возникающего на фоне квазистабильных условий окружающей среды. Вместе с тем, проблемы эволюции многовидовых сообществ (в широком смысле – биоценозов, а нашем случае – фитоценозов) оказались наименее исследованными в современной эволюционной теории. Здесь имеет смысл сделать оговорку относительно того, что исследовать эволюцию только автотрофного блока экосистемы не корректно с общих методологических позиций. Однако существующий пробел в изучении не только коадаптивных связей, возникающих между компонентами конкретного биоценоза, но и механизмов динамики животного населения за достаточно длительные отрезки времени, не позволяет в полной мере проследить гологенетические смены, происходящие с такой сложной системой, коей является биоценоз. Нам все же представляется возможным подвергнуть анализу лишь автотрофный блок биогеоценозов, так как он, во многих случаях, является определяющим в функционировании всей совокупности организмов в конкретной биотической системе. Более того, растительный покров существует как один из генераторов и носителей макроскопических движений на земной поверхности и как одна из диссипативных систем, существующих только за счет поступления солнечной энергии извне, конечно же, за исключением хемосинтетиков.

По мнению некоторых исследователей [6], современное состояние теории эволюции сообществ и вовсе неудовлетворительно, так как уже дискуссионной является даже постановка вопроса о возможности эволюции сообществ. Истоки проблемы лежат в области самих фундаментальных понятий, с одной стороны, и многовидового сообщества организмов и эволюции, с другой. В большинстве случаев, в биологии под эволюцией понимают спонтанное возникновение априорно непредсказуемых необратимых изменений в онтогенетической программе, которые впоследствии устойчиво воспроизводятся в ряду поколений [27]. Отсюда следует, что необходимым условием такого процесса является способность системы к воспроизводству. Возникает закономерный вопрос: возможно ли "размножение" систем биоценозотического уровня организации живой материи и что следует понимать под "многовидовым сообществом"? Отвечая на этот вопрос В.В. Жерихин [30] отмечает, что сообщества воспроизводятся только в ходе определенных сукцессий. Отдельные же сообщества сами по себе к самовоспроизводству неспособны.

В предлагаемой работе предпринята попытка объяснить трансформацию растительного покрова степных и лугово-степных резерватных экосистем, проявляющейся в инверсии травянистых сообществ с доминированием "типичных" степных видов и лигнозных

фитоценоструктур. По нашему мнению, после прохождения заповедными биогеоценозами демулационных смен, накопившееся изменения как во внутренней структуре фитоценозов, так и изменение величин экотопических характеристик [5, 9, 23, 24], провоцируют начало автогенетических процессов, конечной целью которых является формирование климаксового сообщества, максимально адаптированного не только к условиям среды, но и находящегося в более устойчивом состоянии возможно более длительное время. Наблюдаемые сегодня трансформации основных фитоценоструктур ряда степных заповедников, особенно расположенных в лесостепной зоне, нам представляется возможным трактовать как элементарное филоценогенетическое событие, в результате которого формируются многовидовые сообщества, видовой состав, ценолитическая структура и функциональные механизмы которых кардинально отличаются от исходных степных и лугово-степных фитоценозов, ради сохранения которых и были учреждены заповедные объекты.

### **Материал и методы исследования**

Для анализа были выбраны заповедные участки, с длительным периодом действия абсолютно заповедного режима (50 и более лет), характеризующие различные типологические варианты степей Украины и России [8]: северные луговые степи (отделение Украинского степного природного заповедника (УСПЗ) "Михайловская целина" (Сумская обл., Украина) и Казацкий участок Центрально-Черноземного биосферного природного заповедника им. проф. В.В. Алехина (Курская обл., Россия)), гигротический вариант разнотравно-типчакково-ковыльных степей (РТКС) (отделение Луганского природного заповедника (ЛПЗ) "Стрельцовская степь" (Луганская обл., Украина)), петрофитный (на гранитах) вариант РТКС (отделение УСПЗ "Каменные Могилы") и настоящая РТКС (отделение УСПЗ "Хомутовская степь") – (оба Донецкая обл., Украина). Исследуемые объекты формируют своеобразный эколого-ценолитический профиль (от 51° 32' до 47° 17' с.ш. и от 38° 09' до 40° 06' в.д.), протяженностью с севера на юг более 500 км.

Для оценки экологических параметров местопрорастаний был использован метод фитоиндикации экологических факторов, разработанный в Институте ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины [5].

### **Результаты и их обсуждение**

Всякое конкретное сообщество определенного типа возникает как некоторое организованное явление, устроенное индивидуальным образом и выполняющее свою функцию в составе единого гармоничного целого, которым выступает сукцессионная серия. Именно поэтому проблема формирования структуры отдельно взятого многовидового сообщества и растительного покрова в целом является одной из фундаментальных проблем фитоценологии и синэкологии, поскольку функционирование биосферы прежде всего определяется эффективно работающей структурой ее растительности.

В современной фитоценологии никто не ставит под сомнение факт различий в структуре и способах функционирования ценолитических систем с доминированием трав (луга, степи) и сообществ с эдификаторной ролью лигнозных экобиоморф (лесов). Однако вопрос о существенных трансформациях растительного покрова лесостепных и степных заповедников в условиях длительного воздействия абсолютно заповедного режима остается весьма дискуссионным. Динамика данного типа резерватных фитоценоструктур всех без исключения типологических вариантов степей согласуется с общей схемой [22].

При внедрении строгих режимов заповедания, что подразумевает снятие ряда антропогенных нагрузок (сенокосение, выпас, палы), происходит ряд демулационных смен растительности, результатом которых есть формирование типчакково-ковыльной стадии. Дальнейшее воздействие заповедного режима приводит к накоплению слоя мертвых растительных остатков, вызывающих процессы мезофитизации, которые в свою очередь базируются на изменении ряда величин экологических параметров, прежде всего гидротермического фактора, что было убедительно доказано целым рядом работ [9, 19, 24]. В

результате этих процессов ценотическая роль дерновинно-злаковых сообществ (доминанты из родов *Festuca* L., *Stipa* L., *Koeleria* Pers., дерновинная осока *Carex humilis* Leys. и пр.) значительно ослабевает и на смену им приходят корневищно-злаковые группировки (формации *Elytrigietea repentis*, *Calamagrostideta epigeioris*, *Bromopsideta inermis*, для южных вариантов степей – *Poeta angustifoliae*, *Bromopsideta ripariae*, *Elytrigietea intermediae*), часто с доминированием типичных луговых видов (формации *Arrhenathereta elatii*, *Dactyleta glomeratae*, *Brizietea mediae*).

Более того, в зоне Лесостепи (подзона северных луговых степей) в последние десятилетия наблюдается активное распространение в растительном покрове заповедных степей разнотравных сообществ, где эдификаторами выступают *Vicia tenuifolia* Roth, *Euphorbia semivillosa* Prokh., *Lactuca serriola* Torner, *Clematis integrifolia* L., *Thalictrum minus* L., *Inula germanica* L., *Galatella rossica* Novopokr. и даже такие синантропные виды, как *Urtica dioica* L. и *Cirsium arvense* (L.) Scop., образующих практически монодоминантные фитоценозы, проективное покрытие которых приближается к 90-100%.

Следует отметить, что практически во всех типологических вариантах степей значительную роль в растительном покрове играют кустарниковые степи с доминированием *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolosczc.) Klásková, для южной подзоны характерны *Caragana frutex* (L.) C. Koch, *Amygdalus nana* L., *Spirea litwinowii* Dobrocz., площади под которыми за последние 20-30 лет наблюдений неуклонно увеличиваются, что свидетельствует о наличии кустарниковой стадии в общей сукцессионной схеме.

На ряду с кустарниковыми степями, в растительный покров степных заповедников входят заросли степных кустарников (*Cerasus fruticosa* Pall., *Rhamnus cathartica* L., *Prunus stepposa* Kotov, *Crataegus fallacina* Klok., *Rosa canina* L., *Rosa corymbifera* Bohkh.), как правило, приуроченные к депрессиям рельефа. Более того, многие из них имеют тенденцию к активному распространению, оккупируя плакорные участки, до этого занятые типичными степными сообществами. Характеризуясь достаточно плотной структурой (проективное покрытие колеблется в пределах 70-100%), что объясняется корнеотпрысковым способом вегетативного размножения, степные кустарники очень эффективно элиминируют из сообщества виды-степанты, которые по фактору освещенности относятся к гелиофитам.

И, наконец, на территории степных резерватов имеются участки, в состав растительности которых входят сообщества с ярко выраженной эдификаторной ролью лигнозных экобиоморф (*Populus tremula* L., *Salix cinerea* L., *S. caprea* L., *Pyrus communis* L., *Acer tataricum* L., *Acer negundo* L., *Fraxinus excelsior* L., *Malus sylvestris* Mill.), образующие более-менее сомкнутые или вовсе разреженные заросли. Однако вряд ли следует их принимать за потенциальные климаксовые фитоценозоструктуры, во всяком случае с ботанико-географических позиций. Не следует также отметить факт того, что данные территории могут выступать потенциальными плацдармами для внедрения видов совсем иной экологии и жизненной стратегии, которые при дальнейших изменениях экотопических характеристик смогут кардинально изменить способ функционирования фитосистемы и длительное время доминировать в трансформированных ценозах.

Таким образом, мы кратко охарактеризовали основные фитоценотические структуры, определяющие стадии полной сукцессии степной растительности. Существуют определенные сложности в вычленении и дифференциации демулационных (восстановительных) изменений и процессов саморазвития, протекающих на фоне колебания величин климатических, гидрологических, эдафических и иных абиотических факторов. Кроме того, следует учитывать влияние консументного блока, как одного из регуляционных механизмов биоценотической эволюции, даже принимая во внимание его неполночленность и достаточно трансформированный состав. Не стоит приуменьшать и роль антропогенных воздействий, поскольку незначительные площади степных заповедников, их фрагментарность значительно снижают возможность реализации процессов саморазвития ценотических систем. Крайне малое число заповедников имеют научно-обоснованные

охранные зоны, на территориях которых поддерживается режим щадящего природопользования.

Упомянутые факторы значительно усложняют само понимание процессов самоорганизации, однако, нам представляется вполне корректным использовать как методологическую базу теорию филогенеза, под которым понимают процесс приобретения биотической составляющей экосистемы (включая почву как биокосное тело) устойчиво воспроизводящихся отклонений от прежней нормы ее организации. При этом абиотическая среда трактуется именно как среда, а не часть эволюционирующей системы. В понятие филогенеза не включаются ни биогенно обусловленные эндоэкогенетические смены, ни вызванное абиотической средой перераспределение в пространстве существующих сообществ (гологенез) [7]. Как отмечает В.В. Жерихин [6, 30], такое понимание филогенеза соответствует и общепринятой трактовке термина "эволюция" в эволюционной биологии, и полностью отвечает смысловому содержанию термина "филогенез", в свое время предложенного В.Н. Сукачевым [21]. Каков же иерархический уровень систем способных к эволюционированию? Многовидовые сообщества сами по себе не способны к самовоспроизводству. На роль способных к эволюции систем подходят не сами сообщества в обычном понимании, а совокупности сообществ, связанных отношениями детерминированной эндоэкогенетической сукцессии – сукцессионные системы в понимании С.М. Разумовского [16]. Течение сукцессии программируется определенным набором популяций, занимающих в одно и тоже время общее пространство. В случае постоянства этого набора, структура данного сообщества, способ его функционирования и последовательность смены ценозов устойчиво воспроизводится. Если же траектория сукцессии выходит за пределы флуктуирования около некоего среднего значения и такое изменение фиксируется в качестве новой нормы, это и означает акт филогенеза. Система, как и в случае термодинамических изменений, "забывает" свою прошлую структуру и способ функционирования и возврат к прежней норме организации становится невозможным.

Убедительным доказательством этому является изменение ценотической структуры фитоценозов на абсолютно заповедном участке луговой степи (отделение УСПЗ "Михайловская целина"), выражающееся не только в смене доминирующих видов, но и в кардинальном изменении величин гидротермического и азотного режимов, выходящих за границы степного и лугово-степного типов растительности [24]. Так, при сравнении величин фактора увлажнения почв на абсолютно заповедном и выкашиваемом участке величина критерия Стьюдента ( $t$ ) составила 3,76, что соответствует достоверной разнице значений. Аналогичные результаты были получены и для азотного ( $t = 3,93$ ), и для кислотного режимов почв ( $t = 4,96$ ) [9], что свидетельствует о значительных изменениях экотопических характеристик.

Более того, происходит изменение способа функционирования лугово-степных фитоценозоструктур на массово-энергетическом уровне. Так, разнотравные сообщества с доминированием *Urtica dioica* по величинам биологической продуктивности не только превышают таковые характеризующие дерновинно-заковые и корневищнозлаковые, но и кустарниковые степи с эдификаторной ролью *Chamaecytisus ruthenicus*. По нашим данным формация *Urticeta dioici* за один вегетационный период продуцирует до 50 т/га биомассы, чем значительно отличается от дерновинно-злаковых и корневищно-злаковых сообществ (15 – 25 т/га). При этом масса медленно разлагаемых мертвых растительных остатков в среднем составляет 25-35 т/га.

Подобные же изменения характерны и для гигротического варианта РТКС (отделение ЛПЗ "Стрельцовская степь"). Начиная с 1990-х годов, в связи с сокращением площадей, выделявшихся под сенокосение, происходит значительная трансформация степных фитоценозоструктур. Прежде всего, это проявляется в значительном расширении кустарниковых степей с доминированием *C. frutex*, *A. nana*, *C. ruthenicus* и активном внедрении в травостой деревьев с близлежащих лесополос (в основном *Fraxinus americana*

L.). Существенно уменьшились площади, занимаемые ковыльными степями с эдификаторной ролью *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. zaleskii* Wilenski. Ковыльники со *Stipa tirsia* Stev. и *S. pulcherrima* C. Koch еще выделяются на фоне трансформированного растительного покрова "Стрельцовой степи". Значительно изменился травостой и абсолютно заповедных участков. Ярким примером здесь выступают плотные заросли степных кустарников (сомкнутость крон 0,6-0,7) с доминированием *R. cathartica* и *P. stepposa*, образуя псевдодолесные сообщества с практически полным отсутствием видов в травянистом ярусе.

Казацкий участок ЦЧЗ им. проф. В.В. Алехина представляет собой один из немногих заповедников, имеющего в составе дубраву, контактирующую с участками с лугово-степной растительностью. Зона экотона активно захватывается древесными породами, прежде всего *Acer campestre* L., *A. platanoides* L., *P. communis*, *C. fruticosa*, *Crataegus monogyna* Jacq. и даже *Quercus robur* L. На степном участке поставлен интересный эксперимент, результаты которого показательны. Старая залежь (не распахивалась с 1945 г.) была разделена на две части, одна из которых ежегодно выкашивается, тогда как на второй поддерживается режим абсолютной заповедности. "Сенокос" характеризуется наличием ассоциаций с доминированием *Stipa pennata* L. s. str., *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, тогда как абсолютно заповедный участок активно зарастает *C. ruthenicus*, *Rosa pomifera* Herrm., *P. communis*, *M. sylvestris*, *C. fruticosa*, *Prunus spinosa* L. с содоминированием крупнотравья (*Chamaerion angustifolium* (L.) Holub, *C. arvense*).

Для южных вариантов РТКС, расположенных в степной зоне Украины, (отделения УСПЗ "Каменные Могилы" и "Хомутовская степь") также характерны отмеченные выше тенденции. На абсолютно заповедном участке "Хомутовской степи" несколько последних десятилетий фиксируется распространение кустарниковых степей с доминированием *C. frutex* и *A. nana*, которые до внедрения абсолютно заповедного режима эпизодически встречались лишь в депрессиях рельефа и на склонах р. Грузкой Еланчик. Дерновинно-злаковые фитоценозы практически отсутствуют, на смену им пришли корневищно-злаковые и разнотравные. Широко распространились заросли степных кустарников. Подобными изменениями характеризуется и растительность "Каменных Моги", отличаясь лишь небольшими спецификациями. Широкое распространение древесно-кустарниковой растительности в какой то мере сдерживает мощность почвенного горизонта, однако все доступные экотопы уже освоены *P. stepposa* и, особенно, *R. canina*. Необходимо отметить, что общие тенденции автогенетических сукцессий присущи всем рассматриваемым участкам.

Известно, что в подавляющем большинстве случаев сукцессионные изменения происходят вследствие дисбаланса между количеством продуцируемого органического вещества, с одной стороны, и деструкции – с другой. Поэтому утилизация избыточной продукции является необходимым условием достижения сукцессионной системой внутренне сбалансированных и достаточно стабильных климаксовых стадий. Однако абсолютно заповедный режим, практикуемый на части территории всех без исключения заповедников [14], способствует лишь производству и накоплению органического вещества. Достаточно бедный по видовому составу блок консументов не в состоянии выполнять регуляционные функции в рамках всего биоценоза. Даже попытки заменить природных потребителей органики сенокошением не привели к позитивному результату. Было достигнуто лишь "торможение" темпов сукцессионных смен, при сохраняющемся направлении дрейфа в сторону мезофитизации травостоев, с последующей экспансией разнотравных и древесно-кустарниковых сообществ.

Как известно, стабильность климакса достигается сложной структурно-функциональной организацией, способной эффективно контролировать колебания окружающей среды, не выходящих за пороговые значения. Вряд ли можно говорить о реальной реализации биоценологических механизмов регуляции растительных сообществ,

репрезентирующих современные резерватные степи. Поэтому соотношение стабильности климатика и его сукцессионных затрат должно быть важным фактором филоценогенеза.

Сукцессионные системы всех рассматриваемых типологических вариантов степей содержат стадии, характеризующиеся доминированием как травянистых, так и древесно-кустарниковых экобиоморф. Поэтому здесь уместно привести определение лесостепи, как специфического ландшафта (или системы), предложенного И.А. Банниковой: "Лесостепь как часть фитосферы специфична прежде всего в том отношении, что широкая взаимосвязь вещественно-энергетических и информационных компонентов (энергии, воды, газов, субстратов с их физико-химическими свойствами, организмов продуцентов, консументов и редуцентов, а также информации) осуществляется между элементарными экосистемами (биогеоценозами) чрезвычайно широкого ... диапазона, крайними звеньями которого являются контрастные по своим параметрам природные экосистемы – лес и степь" [1: с. 158]. Таким образом, в этой своеобразной зоне экотона сосуществуют в достаточно плотном контакте два чрезвычайно контрастных по своим характеристикам биома, образуя пеструю мозаику многовидовых сообществ.

Составляющие лесостепной комплекс подсистемы образуют два макроряда. Один из них состоит из классических лесных и степных сообществ со свойственными им ценотическими структурами, способами функционирования, специфическими энергетическими процессами и термодинамическими характеристиками. Второй макроряд состоит из множества подсистем "переходных" типов, способствующих видоизменению лесостепной фитосистемы с образованием новой структурно-функциональной специфики, наиболее соответствующей характеристикам среды в данный момент времени. Лесостепь, как система, организована не жестко, поэтому взаимодействующие в ней ряды подсистем со свойственными им регуляционными механизмами, поддерживают в ней как консервативные черты, так и свойство гибко меняться, не разрушаясь при возможных, но не радикальных трансформациях.

Возникает закономерный вопрос: каким же свойствами должна обладать ценотическая система, что бы в те или иные интервалы времени наиболее оптимально соответствовать средовым и биотическим параметрам? По мнению И.А. Банниковой [1], лесные экосистемы отличаясь высокой энергетической упорядоченностью, поскольку сохраняют наибольшее количество связанной в биомассе энергии. В тоже время, она наиболее далека от состояния термодинамического равновесия, поскольку ее многолетняя масса на несколько порядков превышает однолетнюю зеленую массу, накапливаемую в период активного метаболизма. Поэтому леса достигают верхнего энергетического уровня при относительно низких скоростях негэнтропийного процесса (под этим следует понимать прирост биомассы). Все это предполагает более высокие затраты энергии на поддержание гомеостаза вследствие аккумуляции огромной биомассы.

В сравнении с лесом, степная экосистема характеризуются наименьшей энергетической упорядоченностью, так как ее суммарная биомасса достаточно мала, поэтому верхний энергетический уровень достигается при самых высоких скоростях роста негэнтропии.

И леса, и степи представляют собой крупные совокупности живых макроскопических тел с очень неоднородным распределением органического вещества и разнокачественными процессами его накопления, преобразования и утилизации. Их различие четко проявляется при сравнении запаса биомасс (в ряду "леса – степи" от 500 до 20 т/га), скорости обновления запаса химической энергии в годовом цикле развития (от 5-10% для леса до 80-90% для степи), удельной скорости производства химической энергии (соответственно: от 10-20 до 90-180 мг/м<sup>2</sup> ·сут).

В последние время предпринимаются попытки объяснить эволюцию экосистем с позиций общефизических законов, в частности второго закона термодинамики (закона энтропии) [4, 10, 15, 28, 29]. Так, Я.П. Дидулом [4] было проведено сравнение энергетических потенциалов и потоков лесных и степных экосистем по различным блокам. Анализ полученных количественных данных свидетельствует о концентрации энергии в биомассе лесных

фитосистем, характеризующихся высокой энергетической емкостью, и в подземном блоке степных экосистем (преимущественно за счет высокой концентрации гумуса). Биотический блок степей характеризуется высоким энергетическим оборотом, в 16 раз превышающим лесные экосистемы, а также более высокими показателями энтропии (0,48), чем в лесных (0,035), что определяет характер сукцессии.

По видимому, именно энтропия производит своеобразный природный отбор наиболее адаптированных к условиям окружающей среды в данный момент времени биологических структур практически на всех уровнях организации живой материи.

### **Выводы**

Подытоживая все выше изложенное трудно сделать всеобъемлющий и однозначный вывод об особенностях течения и механизмах автогенетических сукцессий, происходящих в степных и части лесостепных заповедниках Украины и России. Однако с достаточной уверенностью можно утверждать о существенном влиянии абсолютно заповедного режима на изменение величин ряда ведущих экологических факторов, провоцирующих инверсию основных биоценологических структур, и переход их на совершенно иные способы функционирования. Более того, часто такие трансформации экологических параметров, особенно в эдафическом блоке, являются практически необратимыми, что делает невозможным возврат к прежней норме их организации.

Это позволяет сделать вывод о том, что заключительные этапы автогенетических сукцессий степной растительности можно трактовать как филоценогенетические события, поскольку происходит кардинальная смена структуры и способа функционирования биома с доминированием трав на биоценологическую структуру с явно выраженной эдификаторной ролью лигнозных экобиоморф.

### **Список литературы**

1. Банникова И.А. Лесостепь внутренней Азии: структура и функция. – М., 2003. – 287 с.
2. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
3. Голубець М.А. Екологія екосистем. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
4. Дідух Я.П. Еколого-енергетичні аспекти у співвідношенні лісових і степових екосистем // Укр. ботан. журн. – 2005. – 62, № 4. – С. 455-467.
5. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
6. Жерихин В.В. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления / Отв. ред. З.В. Карамышева. – С.Пб., М.: Ин-т географии РАН, 1993. – С. 29-49.
7. Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. – С.Пб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1999. – 316 с.
8. Лавренко Е.М. Степи СССР: Избранные труды. – С.Пб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2000. – С. 11-222.
9. Лисенко Г.М. Вплив режимів користування на гідротермічний та едафічний фактори степових екосистем "Михайлівської цілини" (Сумська область) // Укр. ботан. журн. – 1992. – 49, № 1. – С. 22-27.
10. Лисенко Г.М. "Сукцесійний колапс" степових екосистем у світлі другого закону термодинаміки // Укр. ботан. журн. – 2005. – 62, № 2. – С. 270-279.
11. Лисенко Г.М. Філоценогенетичні аспекти резерватного структурогенезу рослинності степів // Мат. XII з'їзду Укр. ботан. тов-ва (м. Одеса, 15-18 травня 2006 р.). – Одеса, 2006. – С. 133.
12. Мордкович В.Г. Степные экосистемы. – Новосибирск: Наука, 1982. – 205 с.
13. Одум. Ю. Экология: Пер. с англ.: В 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.

14. Осичнюк В.В. Деякі особливості заповідного режиму у відділеннях Українського державного степового заповідника // Укр. ботан. журн. – 1979. – 36, № 4. – С. 347-352.
15. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 431 с.
16. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. – М.: Наука, 1981. – 231 с.
17. Руттен М. Происхождение жизни (естественным путем). – М.: Мир, 1973. – 413 с.
18. Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н. Анализ сукцессионной мозаики напочвенного покрова с использованием марковских моделей // Ботан. журн. – 1985. – 70, № 1. – С. 12-22.
19. Семенова-Тян-Шанская А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. – Л.: Наука, 1977. – 191 с.
20. Ситник К.М., Голубець М.А. До питання про еволюцію екосистем // Укр. ботан. журн. – 1983. – 40, № 1. – С. 1-9.
21. Сукачев В.Н. Идеи развития в фитоценологии // Сов. ботаника. – 1942. – Вып. 1. – С. 3-12.
22. Ткаченко В.С. Автогенез степів України: Дис. ... д-ра біол. наук у формі наукової доповіді. – К., 1992. – 49 с.
23. Ткаченко В.С. Фітоценотичний моніторинг резерватних сукцесій в Українському степовому природному заповіднику. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 183 с.
24. Ткаченко В.С., Лисенко Г.М., Вакал А.П. Зміна екоотопів лучного степу "Михайлівської цілини" (Сумська область) у ході резерватної сукцесії // Укр. ботан. журн. – 1993. – 50, № 3. – С. 44-51.
25. Хайтун С.Д. Фундаментальная сущность эволюции // Вопр. философии. – 2001. – № 2. – С. 152-166.
26. Югай Г.А. Общая теория жизни: диалектика формирования. – М.: Мысль, 1985. – 256 с.
27. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение (Дарвинизм): Учеб. для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1989. – 335 с.
28. Holman J.P. Thermodynamics. – New York ets.: McGraw-hill Book Company, 1969. – 446 p.
29. Ishida M. Thermodynamics made Comprehensible. – New York: Nowa Science Publishers, Inc., 2002. – 148 p.
30. Zherikhin V.V. Succession pruning: a possible mechanism of biome diversification // A.Yu. Rozanov e.a. (eds.). Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. & Art Gallery. Launceston. – N. 104. – P. 65-74.

**Лисенко Г.М. Автогенетичні сукцесії степової рослинності у світлі теорії філоценогенезу.** – Розглянута специфіка процесів саморозвитку (автогенетичних сукцесій), котрі відбуваються в автотрофному блоці степових екосистем за умови тривалого впливу абсолютно заповідного режиму. Запропоновано трактувати інверсію основних фітоценоструктур, що відбувається на тлі кардинальної зміни величин ряду лімітуючих екологічних чинників, як елементарну філоценогенетичну подію. Спрямованість автогенезу у бік домінування лігнозних екобіоморф зумовлена більшою ефективністю ентропійних параметрів системи.

*Ключові слова:* степові фітоценоструктури, автогенетичні сукцесії, філоценогенез, ентропія.

**Lysenko H.N. Autogenic successions of steppe vegetation the point of view of the phylocoenogenesis theory.** – The specific of processes self-development (autogenic successions) of autotrophic bloc steppe ecosystems in condition prolonged influence complete reserve regime was consider. The inversion the main phytocoenstructures, which realize on background cardinal changes quantities some limited ecological factors to consider elementary phylocoenogenesis event. The main direction of autogenesis processes to back dominate trees and shrubs communities conditioned of more effective entropy parameters of this system.

*Key words:* steppe phytocoenstructures, autogenic successions, phylocoenogenesis, entropy.