

УДК 551.455

В. И. Авдеев

Проблемы термодинамической устойчивости степей

В статье на основе анализа сукцессий и состава видов степной зоны Евразии обсуждается применимость к филоценогенезу известных термодинамических показателей. Обсуждается история развития степных ландшафтов.

Ключевые слова: степи, виды, сукцессии, филоценогенез, показатели термодинамики.

При изучении сукцессий в степной зоне Евразии был выявлен тот факт, что на заброшенных и антропогенно измененных участках (поля, сенокосы, технические отвалы, строительные пустоши и т.п.), а также при введении полного заповедного режима в степи происходит расселение древесных видов (кустарников и деревьев). Этот процесс может возникнуть на разных этапах сукцессий при наличии в природе или лесопосадках источников семян [1—8]. Из кустарников на этих участках и в бывших заповедных местах часто поселяются вишня кустарниковая (*Cerasus fruticosa* Pall.), миндаль низкий (*Amygdalus nana* L.), виды караганы (*Caragana* Fabr.), спиреи (*Spiraea* L.), лоха (*Elaeagnus* L.) и др. Еще А. Г. Воронов [9] отмечал, что вишня кустарниковая в ходе сукцессий в горах Западной Европы является весьма обычным растением, предшествуя заселению высокорослыми деревьями (граб, дуб). Этот же автор объяснил, как в этих горах формируются участки «лесостепи». На верхушках скал происходит мозаичная смена следующих стадий сукцессии: на склонах гор формируется сообщество овсяницы валлисской, или типчака (*Festuca valesiaca* Gaud. s.l.) [10], и видов желтушника (*Erisimum* L.), в которое проникают кустарники (чаще — *Cerasus fruticosa*), а они предшествуют лесу из граба, дуба.

Вселение древесных видов сопровождается исчезновением из сообществ степи дерновинных злаков (виды *Stipa* L., *Festuca* L. и др.), осоки (*Carex* L.) и разнотравья, которые заменяются на более мезофитные корневищные злаки (*Elytrigia* Desv., *Agropyron* Gaertn. и др.), разнотравье. Эти изменения называют мезофитизацией сообществ степи и превращением их в редколесья или даже в леса паркового типа. Экологически этот процесс связывают в первую очередь с увлажнением и потеплением климата на Земле. При полном заповедном режиме этот процесс усиливается не поедаемой в отсутствие пастбы скота влажной подстилкой из отмерших частей растений, так как она препятствует обсеменению и прорастанию семян степных видов [3, 4]. В ЦЧО России, на соседней Украине, юге Сибири (Тыва) и т.д. — почти везде идет однотипный процесс вытеснения типичных степантов, расселения древесных видов. Однако в приведенных выше данных нужно отметить следующее.

Во-первых, кустарники по типу миндаля низкого, видов спиреи и другие не расселяются так быстро, если осуществляются умеренные мероприятия по выпасу животных и сенокосению. Одновременно также сохраняются наравне с другими степантами и виды *Stipa* (способные в степи исчезать), а с ними же успешно соседствуют, например, полынно-житняковые ассоциации (способные их замещать). Во-вторых, древесные виды, которые появились в сообществах, произрастают в ближайших или отдаленных лесах, лесополосах. Однако Г. Н. Лысенко [11], очень красочно описавший процесс олуговения и закустаривания былой степи, отметил, что вселившийся сюда ракитник русский [*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch ex Woloszcz.) Klaskova] раньше не наблюдался на терри-

© Авдеев В. И., 2014

тории заповедника. Он же отметил массовое поселение в заповеднике сосны (*Pinus sylvestris* L.), кроме того, он же для Украины, другие авторы для ЦЧО России (Воронежская область) описали редкий случай — появление отдельных особей дикорастущих видов плодовых растений [12] — яблони лесной (*Malus sylvestris* Mill.) и груши европейской лесной (*Pyrus pyraeaster* Burgsd.). В Воронежской области на некосимых участках Каменной степи вселились также виды клена, ясеня, боярышника, черемухи, терна, бузины, жимолости, шиповника и др.

В разных частях Евразии состав видов на типичных степных участках и измененных сукцессиями, конечно, всегда различен [3, 4, 11, 13, 14]. Например, на левобережье Украины (Сумская область) в дозаповедный период во флоре заповедника «Михайловская целина» доминировали такие виды — осока низкая (*Carex humilis* Leyss.), полевица виноградниковая (*Agrostis vernalis* Schreb.), типчак, выделялись также сообщества ковыля — волосистого, или тырсы (*Stipa capillata* L.), перистого (*Stipa pennata* L. s.l.), также мятлика узколистного [*Poa pratensis* ssp. *angustifolia* (L.) Arcang.], овсеца опушенного [*Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.], тимopheевки степной [*Phleum phleoides* (L.) Karst. s.l.], из разнотравья — виды шалфея, подмаренника, клевера и мн. др. Корневищные злаки также были, но обитали во влажных местах; это в основном пырей ползучий [*Elytrigia repens* (L.) Nevski s.l.], вейник наземный [*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth s.l.], кострец безостый [*Bromopsis inermis* (Leys.) Holub]. После полного заповедного режима занятые площади под типчаком, осокой, ковылем перистым резко уменьшились, однако расширились за счет тырсы, вейника, костреца, пырея, затем появились и древесные виды.

В Харьковской области на заповедных объектах, где проводят умеренный выпас и сенокосение, чаще можно встретить тырсу, шалфей поникающий (*Salvia nutans* L.), нередко также ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. s.l.), меньше отмечены ковыль перистый, виды лютиковых, астрагала, пеола и др., редки также и особи вишни кустарниковой, миндаля низкого.

Интересно, что в заповеднике «Аскания-Нова» (Херсонская область) на залежах после полей люцерны и посеянного костреца безостого через 40 лет произошло вытеснение таких видов ковыля тырсой, а особенно типчаком, однако затем за счет ближней лесополосы там появились сеянцы береста, ясеня. В опытах было выявлено следующее. Кострец безостый хорошо сохраняется лишь при сенокосении через год, при ежегодном косении уступает место ковылям и типчаку. Залужение люцерной подавляет корневищный злак колосняк (или вострец) ветвистый [*Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel.]. Известно, что в «Аскании-Нова» более века назад при организации заповедника наблюдалось полное преобладание тырсы. Позднее выяснилось, что до организации заповедника здесь был допущен перевыпас овец, что привело к выпадению других видов злаков. Овцы выедали нежные стебли типчака, тонконога, оставляя грубую тырсу. За счет дальнейших сукцессий ситуация изменилась. Сейчас основу этой степи стали составлять типчак, тырса, ковыль украинский [*Stipa zalesskii* ssp. *ucrainica* (P. Smirn.) Tzvel.], мятлик узколистный, кострец безостый, пырей ползучий и др. Выпадение тырсы происходит из-за ее выгорания при пожарах, накопления ею же мощного слоя перегноя и гибели от него. Только выпас скота усиливает позиции тырсы, тогда как заповедный режим, пожары, умеренная пастьба способствуют расселению типчака, тонконога. Было также выявлено, что накапливающийся при отмирании злаков войлок (опад) создает преимущества корневищным злакам. Однако раз войлок препятствует всходам любых злаков, то преимущество корневищных злаков связано с распространением их в основном за счет корневищ, т.е. не семенным путем, а вегетативным (к этому важному положению вернемся позднее).

На юго-востоке Крыма доминируют с прекращением пастьбы тонконог гребенчатый [*Koeleria cristata* (L.) Pers.], тот же типчак, бородач обыкновенный [*Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.], ковыль украинский, также виды люцерны, донника, тимьяна, грудницы. При заповедном режиме селятся ясень, граб, дуб.

В Среднем и Нижнем Поволжье в сухих степях ныне преобладают тырса, типчак, ковыль Лессинга, а на нарушенных участках — полынь малоцветковая (*Artemisia pauciflora* Web.), кохия стелющаяся [*Kochia prostrata* (L.) Schrad.]. В составе так называемых «кустарниковых степей» из караганы кустарниковой [*Caragana frutex* (L.) C. Koch] произрастают разнообразные виды — тонконог гребенчатый, житняк гребневидный [*Agropyron cristatum* ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel.], мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L. s.l.), пырей ползучий, тырса, типчак, полыни, шалфей, цикорий, кохия стелющаяся и др.

На Южном Урале (Башкортостан) при умеренном выпасе не падает (а в ряде случаев растет) участие в сообществах овсяницы ложноовечьей [*Festuca valesiaca* ssp. *pseudovina* (Hack. ex Wiesb.) Hegl], также и полыни, однако при усилении нагрузки этот вид овсяницы угнетается, нарастает роль видов ковыля — Залесского (*Stipa zalesskii* Wilensky) и перистого. Но при чрезвычайно высокой пастбищной нагрузке выпадают и ковыли (Лессинга, перистый, сарептский — *Stipa sareptana* A. Beck., красивейший — *Stipa pulcherrima* C. Koch s.l., особенно Коржинского — *Stipa korshinskyi* Roshev.), наиболее устойчивые виды — тырса и ковыль Залесского.

По соседству в Челябинской области от пастьбы сильно выпадают ковыли Лессинга, перистый, много лучше себя ведут тырса и ковыль Залесского. Но остаются в степи тонконог гребенчатый, типчак, множество разнотравья (однако в них мало бобовых). При усилении пастьбы внедряются полыни холодная (*Artemisia frigida* Willd.) и малоцветковая, но с сохранением доминирования типчака в солонцеватой степи. При еще большей деградации степных сообществ формируются только типчаково-полынные ассоциации с разрастанием примеси из видов маревых — лебеды татарской (*Atriplex tatarica* L.), рогача песчаного (*Ceratocarpus arenarius* L.).

В Оренбургской области выявлены виды, по-разному реагирующие на выпас скота. Сокращают обилие ковыли Лессинга, Залесского, виды копеечника, тимьяна, бурачка и другие. Безразличны к выпасу астрагалы крымский (*Astragalus tauricus* Pall.) и яйцеплодный (*Astragalus testiculatus* Pall.), лапчатка распростертая (*Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht.), а увеличивают свое обилие — полынь австрийская (*Artemisia austriaca* Jacq.), горец птичий (*Polygonum aviculare* L.), рогач песчаный и ряд др. При сильной пастьбе сразу же выпадает ковыль Залесского, изреживается ковыль Лессинга, доминируют типчак, тырса или же мятлик луковичный с разнотравьем и даже с ковылем Залесского. На второй стадии деградации образуются ассоциации типчака с полынью Лерха [*Artemisia lerchiana* Web.] или типчака с полынью австрийской, мятликом луковичным. На залежах в возрасте 15—18 лет, т.е. на второй (плотнокустовой) стадии, с типчаком, полынью австрийской, лапчаткой распростертой и рядом сорняков поселяются другие виды — полынь понтийская (*Artemisia pontica* L.), тонконог гребенчатый, ковыли — тырса, Лессинга, Залесского, а из древесных видов — спиреи городчатая (*Spiraea crenata* L.) и зверобоелистная (*Spiraea hypericifolia* L.).

В особо засушливых условиях юго-востока Оренбуржья на залежах кустарников пока не было обнаружено. Здесь после первой (бурьянной) залежи (в возрасте 1—4 года) формируется вторая (корневищная, 5—9 лет) залежь и затем третья (плотнокустовая, 10—15 лет) залежь. Там из корневищных видов появляются еще на первой стадии колосняк ветвистый, затем идут на второй стадии (после колосняка) с ним же пырей ползучий и житняк гребневидный, а в последующем и дерновинные злаки — тонконог гребенчатый,

типчак, мятлики узколистный и луковичный, тимopheевка степная и ряд др., с полынями австрийской и эстрагоном (*Artemisia dracunculus L.*), виды цикория, василька, сорняки и мн. др.

На западе Оренбуржья залежи до возраста 2—5 лет находятся в бурьянной стадии, здесь также появляются обычные корневищные злаки. На средневозрастных же залежах (10—12 лет) со злаками и разнотравьем впервые внедряются древесные виды. Позднее, в более старых залежах (15 лет и старше, особенно в 20—25 лет), формируется весь набор степных видов (виды ковыля, тонконога, мятлика, костреца безостого, полыни, богатое разнотравье). Установлена была особая агрессивность житняка гребенчатого [*Agropyron cristatum ssp. cristatum*] к рудеральной флоре и к видам полыни, что позволяет через 2—3 года после его посева создать чистые сенокосные угодья.

В Прикаспии (Калмыкия) в опустыненных степях при выпасе скота чаще встречаются виды полыни, типчак, ковыль Лессинга, кохия стелющаяся, виды гвоздики, шалфея, ферулы, василька и др., но внедряются кустарники из спиреи зверобоелистной и миндаля низкого. В остепненной пустыне весьма обычны полынно-житняковые ассоциации — житняк гребневидный, полынь австрийская, часто встречаются также неравноцветник кровельный [*Anisantha tectorum (L.) Nevski*], мятлики узколистный [*Poa pratensis ssp. angustifolia (L.) Arcand.*] и луковичный, виды осоки.

В северном Казахстане устойчивы к выпадению при пастьбе тырса, мятлик луковичный, овсяница бороздчатая [*Festuca valesiaca ssp. sulcata (Hack.) Schinz et R. Keller*], виды тысячелистника, неустойчивы — ковыли Лессинга, перистый, виды астрагала. Весьма положительно реагируют на пастьбу полынью веничная (*Artemisia scoparia Waldst. et Kit.*), молочай Сегье [*Euphorbia seguieriana Neck.*], расширяя свои площади. К сбоевым относятся вид мари, пастушья сумка.

На юге Средней Сибири устойчивы к выпасу виды настоящей и менее — луговой степи. Опустыненные и ксерофитные степи — это слабоустойчивые экосистемы. В Минусинских степях при выпасе скота происходит уменьшение ветоши в 4 раза, войлока — в 20 раз. Поэтому здесь пастьба животных приносит большую пользу. В Хакасии в заповедниках доминируют овсец пустынный [*Helictotrichon desertorum (Less.) Nevski*], он при умеренном выпасе выпадает, но восстанавливаются при этом типчак, ковыль Крылова (*Stipa krylovii Roshev.*), виды осоки. Эти растения обеспечивают около 90% всей продукции степей. При перевыпасе идет деградация пастбищ, растет доля типчака, осок, выпадает ковыль Крылова. В Тыве при снятии пастбищной нагрузки отмирают ковыли, тонконоги, полыни, идет внедрение солянки холмовой (*Salsola collina Pall.*), видов незабудки, ириса. На пастбищах обильны виды ковыля Крылова, змеевки растопыренной [*Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng.*], тонконога гребенчатого, полыни холодной, житняка гребневидного, караганы — Бунге (*Caragana bungei Ledeb.*) и низкой [*Caragana pygmaea (L.) DC.*], осоки.

В Монголии практикуют круглогодичную пастьбу скота. Во флоре сухих степей преобладают змеевка растопыренная, житняк гребенчатый, ковыль Крылова, тырса, полынь холодная, из кустарников — виды караганы. В режиме заповедников в сухой степи возрастает на 70% продукция сообществ, а ковыля Крылова — в 2 раза. Виды пустынной степи — ковыли галечный [*Stipa caucasica ssp. glareosa (P. Smirn.) Tzvel.*], Клеменца (*Stipa klemenzii Roshev.*), полынь холодная, растут виды караганы.

В Северном Тянь-Шане (котловина Иссык-Куля), где исконно выпасается скот, а флора сильно обеднена, в аридных сухих ассоциациях распространены ковыль кавказский (*Stipa caucasica Schmalh. s.l.*) и тырса, ковыль киргизский — *Stipa kirghisorum H. Smirn.* (он больше всего заходит в высокогорье), житняк гребневидный, тонконог гребенчатый,

виды караганы, полыни, осоки, менее обильны змеевка растопыренная, типчак, мятлик луковичный, виды астрагала, эфедры, селитрянки, парнолистника и мн. др.

Итак, эти данные показывают, что в нарушенные человеком территории могут со временем вселяться древесные виды, если нарушения устранены. Что касается «агрессивных» корневищных злаков, то они всегда произрастали на этих территориях или же вблизи их. Изменение человеком экологии степных видов, как и пустующие поля, заброшенные сады, техногенные земли и т.д., стимулирует размножение этих злаков. Они используют вегетативные органы и, вероятно, семена. Такую же способность, своего рода «агрессию», проявляют и другие злаки (тырса, типчак), а также полыни и ряд др. Г. Н. Лысенко [3, 13] эти процессы расселения корневищных злаков, древесных видов воспринимает как заключительный этап (климакс) длительной сукцессии (филоценогенеза). Для обоснования экспансии их видов он привлекает законы термодинамики, которая оперирует сведениями о потоках энергии и вещества в физических системах. Важность такого подхода неоспорима, поскольку нужно решить, является ли степь промежуточным или конечным биомом на нынешнем этапе развития природы? Поэтому ниже рассмотрим термодинамические аспекты в той мере, в какой они применимы к растениям.

Эта проблема обсуждалась нами в отдельной статье [15]. Фитосистемы — открытые диссипативные неравновесные биосистемы, постоянно получающие энергию для поддержки своей жизнеспособности. Второй закон термодинамики (закон энтропии) применялся к закрытым физическим системам, ограниченно получающим энергию. Когда энергия притекает к этим физическим системам, они становятся энегонасыщенными, упорядоченными, низкоэнтропийными, однако неустойчивыми. Все фитосистемы подчиняются второму закону термодинамики в том смысле, что энтропия (дефицит энергии) — интегральная величина, которая определяется постоянно идущими процессами ассимиляции (прихода) и диссимиляции (расхода), диссипации (рассеивания) энергии. Жизнь считается процессом, идущим с «отрицательной энтропией, или негэнтропией», что связано со способностью организмов к самоподдержанию своей структуры за счет внешней энергии [16, 17]. Жизнь можно охарактеризовать и как процесс, идущий с накоплением запаса энергии («негэнтропии»), хотя запас по-разному может использоваться у терофитов и многолетних растений. Другими словами, возможно оперировать только терминологией, но второй закон термодинамики «в чистом виде» неприменим к живым системам [15].

Г. Н. Лысенко в работах ссылается на ряд правил и данных экологии [17]. Так, он приводит правило Н. Ф. Реймерса, что якобы в природе действует закон «увеличения размеров и массы организмов в филогенетической ветви» [4, с. 450; 13, с. 24]. Эти ссылки понятны, ибо нужно обосновать эволюционную замену мелких особей злаков на более крупные особи древесных видов. Однако Н. Ф. Реймерс говорил вовсе не о филогенезе (т.е. макроэволюции крупных таксонов), а о филоценогенезе (т.е. о долговременной сукцессии на основе уже возникших у таксонов биоморф). Еще со времен работ ботаника М. Г. Попова стало известно, что травы — это конечное звено в эволюции биоморф древесных растений (см. [18]; и др.). Жизнь организма построена на противоречии между ростом его объема (массы) и поверхности. Пониженная энергопотребность связана со снижением отношения поверхности к объему, но только у крупных животных. У растений решение заключается в наращивании площади листьев, корней, что и оптимизирует баланс между ассимиляцией и диссимиляцией веществ [16, 19]. При этом у древесных (деревьев, кустарников) и травянистых растений имеются существенные различия в энергообмене. Особи древесных крупнее, однако у них из внутреннего потребления изымается большая масса органики в виде древесины [20], эта масса и создает запас «негэн-

тропии». Это повышает, согласно законам термодинамики, упорядоченность биосистем [17], одновременно с этим повышает их энергетическую неустойчивость. Более низкорослые травянистые растения являются наиболее энергозатратными (так, интенсивность дыхания у них в 2—2,5 раза выше, чем у древесных видов [20]), высокоэнтропийными, но поэтому они энергетически более устойчивы.

Биомасса одной особи древесных видов, которые изучал Г. Н. Лысенко, в среднем в 40 раз выше, чем травянистых растений [18]. Имеющиеся данные [20] показывают, что содержание энергии у древесных (18 кДж/г) выше в 1,6 раза, чем у травянистых растений (11 кДж/г). При этом леса умеренного типа накапливают биомассы 5—6 т/км², саванны — в 4 раза больше, а пустыни и полупустыни, наоборот, — в 14 раз меньше [17]. Накопление чистой первичной продукции в лесах составляет 1,2—1,3, а в саваннах, степях Северной Америки и Евразии — 0,5—0,9 кг/см² в год, в восстанавливаемых степях на юге Европы — меньше в 2—4 раза [3, 9, 17, 20, 21]. Если же пересчитать известные исходные данные [9], то чистая продукция лесов, от хвойных южнотаежных до субтропических лиственных, и различных типов степи за одно время примерно одинакова, но удельная фитомасса лесов в несколько раз выше, чем степей. Поэтому расчеты на повышенную продукцию травянистых степей и тем самым на их якобы высокую энергетическую неустойчивость [4] никак не подтверждаются. В степях, где сосуществуют растения и пасущиеся на них животные, каждый фитоценоз (популяция), внутри которого совершаются процессы эволюции, накапливает минимальное количество энергии. Такие степи термодинамически высокоэнтропийны и устойчивы. Древесные растения появляются на поздних стадиях сукцессии, когда в фитоценозе накоплено высокое количество энергии и вещества [22]. По этой же причине древесные растения могут поселиться вскоре и на бывших сельскохозяйственных землях. Расселение древесных усиливается еще и тем обстоятельством, что их зеленая масса животными почти не поедается.

Список использованной литературы

1. Ведерников К. Г. Особенности естественного возобновления растительности и перспективы лесной рекультивации промышленных отвалов Кумертауского бурого угольного разреза // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий : материалы междунар. конф. Оренбург, 2001. С. 66—67.
2. Рябина З. Н. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). Оренбург : ОГПУ, 2003. 224 с.
3. Степи Северной Евразии : материалы международного симпозиума / под ред. д-ра геогр. наук А. А. Чибилева. Оренбург : УрО РАН, 1997. 168 с.
4. Степи Евразии : материалы IV Междунар. симпозиума / под ред. чл.-кор. РАН А. А. Чибилева. Оренбург : УрО РАН, 2006. 488 с.
5. Морозов А. М. Особенности лесообразовательного процесса на пашне и сенокосе // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2008. № 2. С. 53—56.
6. Абаймов В. Ф., Ледовский Н. В., Ходячих И. Н. Демутационные процессы растительности на залежах в сухостепной зоне Южного Урала // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 3. С. 73—75.
7. Шевченко Е. Н., Кузнецов А. Н. Демутация растительного покрова на залежах Саратовского Зауралья // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 6. С. 8—10.
8. Гусев Н. Ф., Петрова Г. В., Филиппова А. В., Немерешина О. Н. Флуктуации фитоценозов на остепненных пойменных лугах оренбургского Предуралья // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 6. С. 206—210.
9. Воронов А. Г. Геоботаника. М. : Высшая школа, 1973. 384 с.
10. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
11. Лысенко Г. Н. В каком режиме сохранится луговая степь «Михайловской целины»? // Степной бюллетень. 2005. № 18. С. 10—14.
12. Культурная флора СССР / под ред. акад. ВАСХНИЛ Д. Д. Брежнева. Том XIV — семечковые (яблоня, груша, айва). М. : Колос, 1983. 320 с.

13. Лысенко Г. Н. Надземная биомасса степных фитоценозов как интегрированный показатель устойчивости резерватных фитоструктур // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2007. № 3. С. 24—25.
14. Второв П. П., Второва В. Н. Эталоны природы. М. : Мысль, 1983. 207 с.
15. Авдеев В. И. К проблеме изучения термодинамических показателей в фитосистемах // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2006. № 4. С. 208—210.
16. Пианка Э. Эволюционная экология. М. : Мир, 1981. 400 с.
17. Николайкин Н. И., Николайкина Н. Е., Мелехова О. П. Экология. М. : Дрофа, 2004. 622 с.
18. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Общие аспекты проблемы // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2008. № 2. С. 38—42.
19. Медников Б. М. Биология: формы и уровни жизни. М. : Просвещение, 1994. 418 с.
20. Лархер В. Экология растений. М. : Мир, 1978. 384 с.
21. Леме Ж. Основы биогеографии. М. : Прогресс, 1976. 312 с.
22. Дажо Ж. Основы экологии. М. : Прогресс, 1975. 416 с.

Поступила в редакцию 14.11.2014 г.

Авдеев Владимир Иванович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru

UDC 551.455

V. I. Avdeev

Problems of the thermodynamic stability of steppes

Analyzing the successions and species composition of the steppe zone of Eurasia the article considers the applicability of the known thermodynamic parameters to phylocoenogenesis. It also dwells on the history of the development of steppe landscapes.

Key words: steppes, species, successions, phylocoenogenesis, indicators of thermodynamics.

Avdeev Vladimir Ivanovich, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: avdeev_vl_iv@mail.ru