

УДК: 504.73;504.74(477.54)

РОЛЬ ИСХОДНОЙ И ПРИВНЕСЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ В ФОРМИРОВАНИИ КОМПЛЕКСНОСТИ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРО-ВОСТОКА УКРАИНЫ

Г.А.Савченко, В.И.Ронкин

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

Проведено сравнительное изучение фитоценозов балочной степи, сложившихся под влиянием исходных (рельеф, увлажнение и т.д.) и привнесенных (выпас, сенокосение) факторов. Полученные данные свидетельствует об эдификативном влиянии выпаса крупного рогатого скота (КРС). Неоднородность фитоценозов, вызванная неравномерностью выпаса КРС во времени и в пространстве, в совокупности с исходной разнородностью, создают комплекс фитоценозов, связанное с ним разнообразие фаунистических комплексов и дальнейшую зоогенную трансформацию биоценозов. Описанный комплекс неоднородностей различного происхождения является необходимым условием стабильного существования степной биоты в целом.

Ключевые слова: *степь, выпас, структура растительности, степная биота.*

Введение

К концу XX века стало совершенно очевидно, что попытка сохранить степь во всем ее многообразии путем абсолютного заповедания обречена на провал. Резерватогенные сукцессии, «караганизация», обеднение видового состава флоры и фауны – вот далеко не полный перечень неожиданных проблем, с которыми пришлось столкнуться исследователям заповедных степных территорий. При этом каждый специалист имеет свое представление о том, как живет степь (Лавренко, 1941; Комаров, 1951; Гусев и др., 1984; Краснитский и др., 1984; Захаренко, Грамма, 1985 и др.). Для поддержания максимальной видовой насыщенности ценозов, энтомологи, как правило, выступают за полное заповедание степных участков (Захаренко, Грамма, 1985; и др.). Большинство ботаников отдают предпочтение периодическому выкашиванию (сторонницей абсолютного заповедания была в свое время Г.И.Дохман (1968)), хотя еще В.В.Алехин (1926) утверждал: «... если бы мы хотели воссоздать условия первобытной степи, то мы не должны устранять влияния на растительность выпаса, как естественного фактора» (с. 91). С точки зрения экологов, изучающих млекопитающих, устойчивые условия существования для ряда видов, относимых к «настоящим степнякам» (степного сурка, большого тушканчика, крапчатого суслика, сайгака и т.д.), связаны с наличием выпаса крупных копытных (Абатуров и др., 1998; Власов, 1995; Ронкин, Савченко, 2000; Токарский, 2005; Ronkin, Savchenko, 2004). Таким образом, обнаруживается противоречие, заключающееся в том, что условия, малопригодные для одного степного вида, являются необходимыми для другого степного вида.

На наш взгляд, это противоречие снимается признанием неоднородности необходимым условием существования многокомпонентной природной экосистемы, какой является степь. В.В.Алехин (1926), по-видимому, первым описал и подробно изучил неоднородность растительного покрова степей Центрально-Черноземной области, причиной которой являются исходные условия. Так, в зависимости от экспозиции склона, автор выделял и отдельно описывал «плакорный комплекс» и растительность «...других элементов рельефа, как-то: северные, южные склоны логов, западинки степи, дно логов и проч.» (с. 58). Однако, в подходах к пониманию природы степей необходимо учитывать не только роль исходной неоднородности, но и роль крупных средообразователей как привносителей необходимых элементов неоднородности, усилителей ее. В современных условиях развитого пахотного земледелия на северо-востоке Украины все оставшиеся нераспаханными участки степей приурочены к овражно-балочным системам и, как правило, активно используются под пастбища крупного рогатого скота. Эти же участки целины являются стацией переживания всех видов степной флоры и фауны.

В данной работе мы уделяем основное внимание анализу неоднородности растительного покрова и обсуждаем причины, ее обуславливающие. Сопоставив неоднородность растительного покрова и связанное с ней размещение наиболее заметных представителей степной фауны, мы развиваем представление о степи как о комплексе биоценозов, необходимым условием существования которого является как исходная, так и привнесенная неоднородность.

Материалы и методы

Район исследований относится к Бурлук-Оскольскому геоморфологическому району и расположен на северо-востоке Харьковской области на Бурлук-Волчанском плато, в бассейне реки Великий Бурлук. В рельефе района исследований выражена волнистая балочная равнина, расчлененная многочисленными балками и долиной реки В. Бурлук. Густота овражно-балочной сети достигает 0,75–1,0 км/км² (Демченко, Демченко, 1971). В почвенном покрове главенствующее положение занимают мощные черноземы (Бобошко, 1971). Согласно физико-географическому районированию Харьковской области, район исследований входит в восточную степную провинцию (Демченко, Демченко, 1971).

Для стационарных исследований, в обширной овражно-балочной системе, расположенной на расстоянии около 90 км к северо-востоку от г. Харькова, были выбраны типичные участки (каждый из которых представляет собой отдельную балку). В зависимости от режима хозяйственного использования и степени нагрузки все исследованные участки были отнесены к одному из трех типов. Первый тип – участки, практически не используемые в хозяйственных целях, т.е. без выпаса и ежегодного сенокоса, общей площадью 9 га. Периодически на данной территории происходят ранневесенние палы накопившейся ветоши. Второй тип – участки с периодическим (умеренным) выпасом или ежегодным сенокосом (1 раз в год). Растительность имеет признаки пастбищной дигрессии растительного покрова второй-четвертой стадии (Раменский, 1971). Следует также отметить, что после ежегодного сенокоса на отаве производится выпас. Время сенокоса варьирует в разные годы от середины июня до середины июля. Обследованная площадь составляет 11 га. Третий тип – участки, подверженные постоянному (интенсивному) выпасу крупного рогатого скота, с признаками пастбищной дигрессии четвертой-пятой стадий. Средние сроки выпаса: с 1 мая по 25 сентября. В сухие и теплые годы сроки выпаса смещаются приблизительно на месяц с каждой стороны. Общая площадь участков данного типа составляет 12 га.

Для изучения растительности были использованы стандартные геоботанические методы (Раменский, 1971). На первом этапе работ выделяли наиболее заметные оконтуренные элементы растительного покрова – группировки или пятна растительности (Левина, 1933; Раменский, 1938). При этом пробные площадки отбирались до тех пор, пока в пределах исследуемой группировки число новых видов в пяти последних описаниях не становилось равным нулю. На втором этапе работы каждый стационарный участок исследований, в пределах которого изучали как растительный покров, так и размещение наиболее заметных представителей степной фауны, разбивали на квадраты 20x20м, и полученные данные наносили на топографическую карту местности масштабом 1:25 000. Всего было описано 189 пробных площадок по 0,25 м² и 27 площадок по 1 м².

Результаты и обсуждение

Всего в пределах пробных площадей было выявлено 210 видов высших растений, относящихся к 32 семействам. Если оценивать флористическое сходство трех исследованных типов участков, необходимо отметить, что сильнее всего отличается флористический состав первого и третьего типов (коэффициент Жаккара равен 0,3), для первого и второго типов коэффициент флористического сходства составляет 0,5, а для второго и третьего – 0,4. Кроме флористического сходства, нами оценивался также вклад в формирование растительного покрова представителей различных агробиологических групп (табл. 1).

Таблица 1.

Участие различных агробиологических групп в формировании травостоя

Агробиологическая группа	Типы участков		
	без выпаса и сенокоса	с умеренным выпасом	с интенсивным выпасом
Злаки, осоки, ситники	18	15	12
Бобовые	10	16	6
Разнотравье	105	96	67
ИТОГО	133	127	85

На участках без выпаса и сенокоса выявлено 133 вида растений. Из кустарников и полукустарников присутствуют: несколько видов шиповника (*Rosa*), миндаль степной (*Amygdalus nana* L.), слива колючая (*Prunus spinosa* L.), единичные экземпляры таволги городчатой (*Spiraea crenata* L.), карагана кустарниковая (*Caragana frutex* (L.) С. Koch), дрок красильный (*Genista tinctoria* L.), ракичник австрийский (*Chamaecytisus austriacus* (L.) Link). Три последних вида образуют местами сплошные заросли. Участки без выпаса и сенокоса характеризуются также наличием древесной

растительности, среди которой: груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.), слива домашняя (*Prunus domestica* L.), береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth), боярышник (*Crataegus* sp.) и др. Растительный покров контурно мозаичен. Как известно, в случае таких крупнопестротных покровов, их разбивают на более однородные элементы, различающиеся по масштабу – группировки (Левина, 1933; Раменский, 1938), микрогруппировки или микрофитоценозы (Ярошенко, 1961) и т.д. Поскольку в данной работе анализируется размещение наиболее заметных представителей степной фауны (с учетом занимаемого данным обитателем индивидуального участка), то и выделение растительных группировок производилось на основании наиболее заметных оконтуренных элементов мозаичности. Так, например, в одной из балок площадью 4 га было выделено 12 группировок – 2 кустарниковые и 10 травянистых. Среди последних преобладали группировки с доминированием вейника наземного (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), ковыля волосатика (*Stipa capillata* L.), овсяницы валлисской (*Festuca valesiaca* Gaud.), овсяницы бороздчатой (*F. rupicola* Heuff.), кринитарии мохнатой (*Crinitaria villosa* (L.) DC. Как правило, наблюдается зависимость размещения той или иной группировки от экспозиции склона и микрорельефа. В частности, днища балок занимают группировки мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) с вкраплением куртин осок и ситников. Группировки с доминированием *Crinitaria villosa* приурочены к сухим склонам, преимущественно южной экспозиции, где встречаются также многие типично степные растения, например, шалфей поникающий (*Salvia nutans* L.), гониолимон татарский (*Goniolimon tataricum* (L.) Boiss.), а также тимьян Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.), лапчатка раскидистая (*Potentilla patula* Waldst. et Kit) и др.

Отдельного, более подробного описания, заслуживают заросли *Caragana frutex*. Уникальность этой группировки состоит в том, что при наличии выпаса заросли караганы служат стацией переживания ряда видов, в том числе и редких: адониса весеннего (*Adonis vernalis* L.), ломоноса цельнолистного (*Clematis integrifolia* L.), ириса карликового (*Iris pumila* L.), барвинка травянистого (*Vinca herbacea* Waldst. et Kit.), а также таких декоративных видов, как зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa* L.), фиалка опушенная (*Viola hirta* L.), миндаль степной и др. В 50–70 гг. XX века, в период резкой интенсификации сельского хозяйства, все балки без исключения использовались как пастбища. Выпас здесь был прекращен приблизительно в середине 80-х гг. XX ст. Вышеназванные виды выжили под прикрытием караганы, которую крупный рогатый скот избегает. Хотя невыпасаемые и некосимые в настоящее время балки, как правило, невелики (3–5 га), они на сегодняшний момент являются резерватами многих степных растений, в том числе редких и декоративных. Кроме перечисленных, из редких видов местами встречаются: прострел чернеющий (*Pulsatilla nigricans* Störck), гиацинтк беловатый (*Hyacinthella leucophaea* (C.Koch) Schur), фиалка сросшаяся (*Viola accrescens* Klok.).

На участках с умеренным выпасом отмечено 127 видов растений (табл. 1). В растительном покрове склонов преобладают тысячелистник почтиобыкновенный (*Achillea submillefolium* Klok. et Krytska), лапчатка серебристая (*Potentilla argentea* L.) и степные ксерофиты: полынь австрийская (*Artemisia austriaca* Jacq.), синеголовник полевой (*Eryngium campestre* L.), овсяница валлисская. На более увлажненных участках имеется достаточно ярко выраженная луговая растительность из клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) и земляничного (*T. fragiferum* L.), одуванчика красноплодного (*Taraxacum erythrospermum* Andr.) и лекарственного (*T. officinale* Webb ex Wigg.), кульбабы осенней (*Leontodon autumnalis* L.), мятлика лугового (*Poa pratensis* L.). Кроме перечисленных травянистых растений, на данной территории присутствуют дрок красильный, ракатник австрийский, слива колючая, виды шиповника, карагана кустарниковая.

Участки с интенсивным выпасом характеризуются относительно обедненным флористическим составом, включающим 85 видов (табл. 1). Так же, как на участках 2-го типа, на склонах преобладают степные ксерофиты (полынь австрийская, синеголовник полевой, овсяница валлисская), местами значительное обилие имеют тысячелистник почтиобыкновенный и лапчатка серебристая. На днище балок в составе луговой растительности преобладают *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*, *Plantago major* L., *Achillea submillefolium*, *Poa pratensis*. На скотосбоях господствуют горец птичий (*Polygonum aviculare* L.), пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.), клоповник мусорный (*Lepidium ruderale* L.), мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.) и др. Среди кустарников, представленных теми же видами, что и на участках предыдущего типа, также доминирует карагана кустарниковая.

Структура растительности участков разного типа (особенно первого и третьего) различается достаточно резко. На интенсивно выпасаемых участках (по сравнению с невыпасаемыми) в 1,6 раза уменьшается видовое разнообразие (табл. 1). Участки без выпаса и сенокосения выделяются довольно высоким (30–100 см), богатым видами (14–24 вида на 1 м²) травостоем. Напротив, интенсивно выпасаемые участки характеризуются как меньшим числом видов на единицу площади (10–15 видов на 1 м²), так и значительно более низким травостоем (3–8 см), на котором встречаются отдельно стоящие высокие растения (чертополох акантовидный (*Carduus acanthoides*), татарник

колючий (*Onopordum acanthium* L.) и др.), непоедаемые крупными копытными. Такое сложение травостоя совершенно не характерно для участков без выпаса и сенокосения.

Как уже было отмечено выше, горизонтальная структура фитоценозов, не подверженных выпасу, проявляется в яркой (контурной) мозаичности. При этом элементы мозаики (пятна растительности) имеют, чаще всего, уникальный (индивидуальный) характер, т.е. не повторяются в пределах каждой балки, относящейся к данному типу участка. Напротив, горизонтальная структура пастбищных фитоценозов более однородна, характеризуется, в основном, плавной мозаичностью. Чередование пятен растительности связано со степенью выпаса и условиями увлажнения, а сами пятна имеют более-менее повторяющийся характер. В свою очередь, усиление степени выпаса приводит к еще большему выравниванию травостоя. Т.е., выпас нивелирует все прежние элементы мозаичности, и в результате возникает новый, пастбищный, травостой, формирующийся на иных принципах сложения и характеризующийся значительным (по сравнению с невыпасаемыми участками) однообразием и монотонностью.

Принимая во внимание сильную расчлененность рельефа на северо-востоке Харьковской области, становится очевидным, что использование той или иной территории под выпас крупного рогатого скота приурочено к отдельным элементам ландшафта. Для этих целей мало пригодны слишком крутые склоны и водоразделы, и, наоборот, наиболее подходят понижения балок, нижние части склонов и верхние плато. Так что, интенсивность выпаса определяется, в целом, рельефом местности. Под влиянием выпаса, на днищах балок, в условиях лучшей влагообеспеченности формируются своеобразные луговые сообщества, отличные от степной растительности плато и склонов. Исследование растительного покрова показало, что травостой выпасаемых участков формируют две категории видов. В первую из них входят несъедобные (в основном, сорные) растения: чертополох акантовидный, татарник колючий, синеголовник полевой и др. Вторую категорию образуют виды, устойчивые к вытаптыванию и стравливанию крупными копытными, значительная часть которых не характерна для степных фитоценозов: горец птичий (*Polygonum aviculare*), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), тысячелистник почтиобыкновенный (*Achillea submillefolium*), полынь австрийская (*Artemisia austriaca*), подорожник средний (*Plantago media*), растения с укореняющимися ползучими побегами: клевер ползучий (*Trifolium repens*) лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.) и др.

Под влиянием выпаса происходит уменьшение процентного соотношения видов, приуроченных к сухим местообитаниям в 1,6 раза (по сравнению с невыпасаемыми территориями), и, в то же время, в 5,5 раза увеличивается доля видов, приуроченных к нарушенным местообитаниям. Число видов, приуроченных к зарослям кустарников, в 4 раза больше на участках без выпаса (а их доля на этих участках почти в 3 раза выше). Соотношение видов сухих и влажных местообитаний на всех участках приблизительно одинаково и составляет 3:1. Доля политопных видов везде невелика – 2–3%. Участки резко отличаются по наличию видов, приуроченных к измененным интенсивной средообразующей деятельностью животных экотопам – 7,5% (без выпаса), 18,7% (с умеренным выпасом), 41,9% (с интенсивным выпасом).

Как показали наши исследования, фауна млекопитающих включает следующих представителей: первое место принадлежит степному сурку (*Marmota bobak* Müller); из других настоящих «степняков» обычны слепыш (*Spalax micropthalmus* Güldenstaedt) и заяц-русак (*Lepus europaeus* Pallas). До середины 90-х гг. можно было встретить большого тушканчика (*Allactaga major* Kerr), крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güldenstaedt) и обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* Linnaeus), но в настоящее время они не встречаются. Из хищных млекопитающих обычна лисица (*Vulpes vulpes* Linnaeus), встречаются ласка (*Mustela nivalis* Linnaeus), степной хорек (*M. eversmanni* Lesson) и волк (*Canis lupus* Linnaeus). Из мышевидных грызунов характерны: луговая полевка (*Microtus laevis* Miller), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pallas) и степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pallas).

Что касается предпочтения наиболее заметными представителями степной фауны тех или иных местообитаний, то здесь также прослеживается неравномерность их размещения, связанная, главным образом, с хозяйственным использованием той или иной территории (и, соответственно, с отвечающей этому использованию структурой растительности). Так, минимальная плотность населения степного сурка свойственна территории без выпаса, максимальная – участку с интенсивным выпасом. Поселения сурков на плакоре практически отсутствуют. Они размещены, главным образом, на склонах и днищах балок. Следует отметить, что некоторое количество нор степного сурка встречается и на плакоре. Наблюдения показали, что эти норы являются не основными, а транзитными, т.е. используются животными для временного жилья в период расселения и миграций.

Наши балочные степи характерны тем, что на относительно небольшой по площади территории мы можем наблюдать целостный комплекс степных биоценозов, органично связанных друг с другом.

Как показывает анализ литературных источников и наши собственные наблюдения, именно эта комплексность и является неотъемлемой чертой любой степной экосистемы, тем, что делает степь степью. Подтверждением взгляду на степь как на комплекс биоценозов служат различия в понимании того, что же является для степи естественным: абсолютная заповедность, сенокосение, выпас и т.д., которые можно найти в публикациях биологов разных специальностей, перечисленных во «Введении».

Развивая представление о степи как комплексе биоценозов, мы не ошибемся, если скажем, что высокая степень расчлененности рельефа является одной из причин неоднородности растительного покрова, его комплексности и яркой мозаичности. Поскольку растительность наших овражно-балочных систем носит переходный характер между луговыми степями и разнотравно-типчакково-ковыльными степями, макрокомплекс наших степей подобен «балочному комплексу» В.В.Алехина (впервые подобный вывод был сделан Ф.Левиной (Левина, 1933)). При этом растительность каждой балки по-своему уникальна, а элементы мозаики достаточно мелки. Значение дробной мозаичности («урочищ с дробной мозаикой») для стабильного существования степных птиц подчеркивал в свое время А.Н.Формозов (1962).

Следует подчеркнуть, что для устойчивого существования разных организмов масштаб подобной мозаичности будет разным. Он связан, по-видимому, с размерами и степенью оседлости животного. Экстраполируя результаты, полученные для степного сурка, можно предположить, что между размерами животного и необходимой для его стабильного существования разнородностью среды обитания (выраженной в числе элементов мозаики на единицу площади) существует обратная зависимость – чем крупнее животное, тем более крупными могут быть элементы мозаики его местообитаний. В то же время, зависимость между степенью оседлости и упомянутой разнородностью должна носить противоположный характер – чем более оседлое животное, тем более мелко мозаичной должна быть среда его обитания. В наших работах (Ронкин, Савченко, 2000; Ronkin, Savchenko, 2004) мы показали, что мозаичное сочетание фенологически и флористически разнокачественных группировок является необходимым и достаточным условием для существования поселений из взрослых сурков на заповедных участках. Однако, для стабильного существования популяции степного сурка одного только описанного выше типа неоднородности недостаточно. Здесь мы вплотную подходим ко второй причине возникновения неоднородности растительного покрова в современных условиях.

Этой причиной является неравномерное (в пространстве и во времени) использование балок и оврагов под выпас крупных копытных (или, реже, сенокосение). Выпас крупного рогатого скота достаточно давно (на протяжении, по крайней мере, последних 100 лет) является наиболее сильным средообразователем, в значительной мере определяющим размещение всей степной биоты. Растительность здесь выступает как чувствительный индикатор, по которому можно оценить не только силу влияния КРС, но и взаимосвязь с исходными абиотическими факторами. Наши многолетние исследования экологии и фауны степного сурка на северо-востоке Украины дают основание утверждать, что крупные домашние копытные являются в современных условиях единственной альтернативой стад диких копытных, бывших некогда необходимыми элементами степных экосистем. Интродукция последних в достаточном количестве (для обеспечения средообразования) практически невозможна из-за ограниченности целинных земель и расчлененности их агроценозами.

На основании изучения распределения растительности и фауны, мы сочли возможным предложить для описания комплекса балочной степи следующую схему (рис. 1). Она показывает, что сложившиеся под влиянием выпаса и рельефа местности комплексы растительности в значительной степени определяют фауну, приуроченную к этим комплексам. Так, в условиях расчлененного рельефа степной сурок предпочитает участки с интенсивным выпасом, и по описанным нами ранее причинам (Ронкин, Савченко, 2000; Ronkin, Savchenko, 2004) не способен образовывать устойчивые поселения при отсутствии выпаса или на обширных плакорах. Зеленоядные мышевидные грызуны также предпочитают местообитания с максимально продолженной вегетацией, т.е. выпасы. В свою очередь, зерноядные грызуны распространены в местообитаниях без выпаса, так как только там имеется достаточное количество корма. Тут же, на участках с высокотравной растительностью, находят укрытие и корм типичные степные птицы - перепела (*Coturnix coturnix* Linnaeus) и куропатки (*Perdix perdix* Linnaeus). Однако, для выводков этих птиц совершенно необходимо наличие участков с изреженным травостоем или даже оголенной земли, для того, чтобы птенцы здесь могли обсохнуть после дождя (Формозов, 1962). Зайцы, лисы и волки для разных целей используют разные местообитания достаточно равномерно. Выбросы слепыша практически отсутствуют на выбитых плакорах и редки на плакорных участках, покрытых дерновинными злаками. Это легко объяснимо отсутствием там необходимого корма в виде корневищ пырея, сочных корней зонтичных и сложноцветных и т.д. Энтомофауна различных типов местообитаний, по-видимому, достаточно специфична и разнообразна. Иллюстрацией этого может служить наличие крупных муравейников

исключительно на участках без выпаса, и специфических энтомокомплексов, связанных с норами сурков (Токарский и др., 1988). Существуют данные по аранеофауне целинных и хозяйственно используемых участков (Polchaninova, 2003), в которых отмечается значительное разнообразие видового состава на целинных участках по сравнению с выпасаемыми и выкашиваемыми.

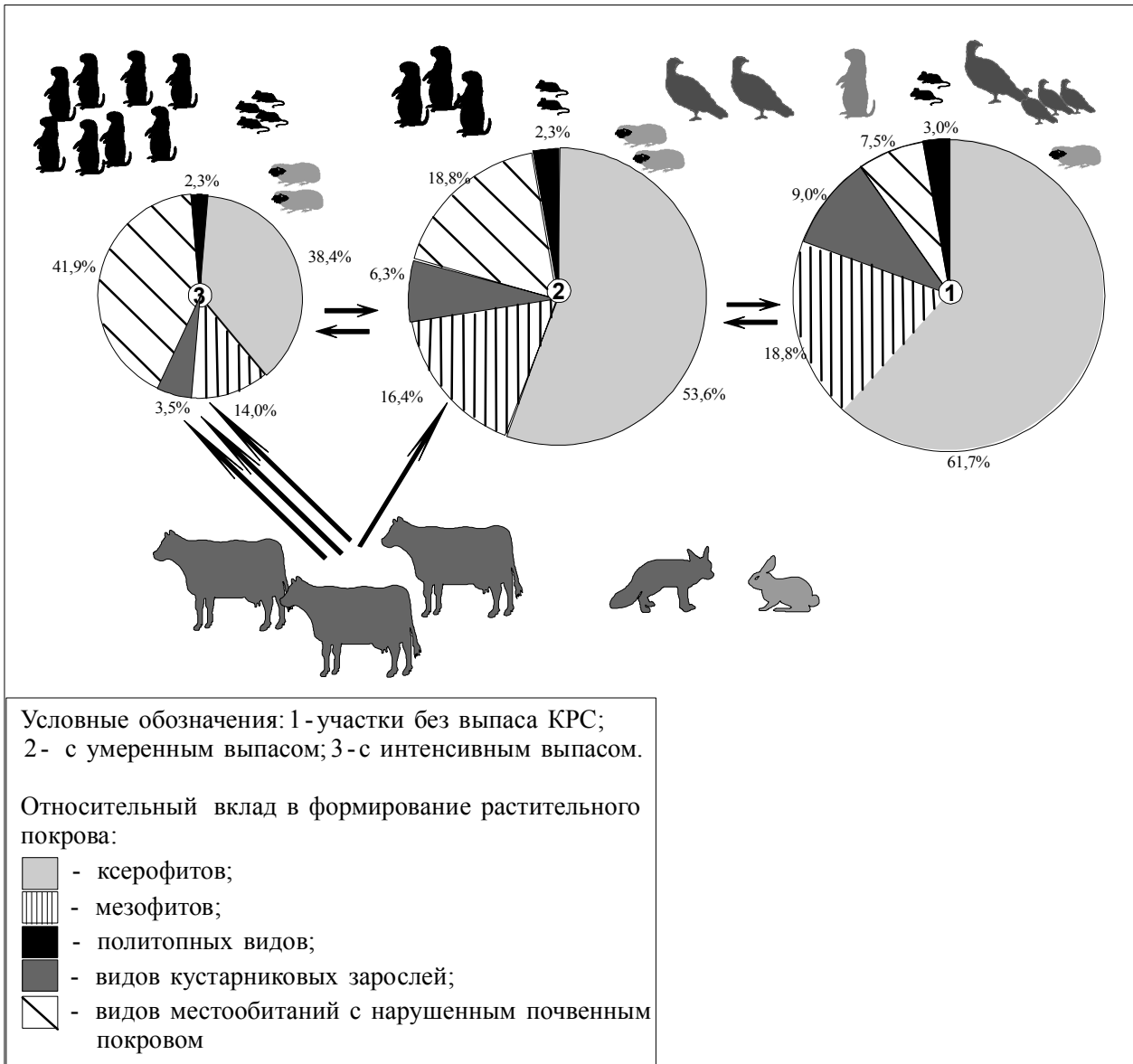


Рис. 1. Влияние выпаса на растительный покров и распределение фауны в балочной степи

Таким образом, наличие разной пастбищной нагрузки (включая нулевой уровень) и ее изменение во времени приводит к тому, что в дополнение к уже имеющейся мелкой мозаичности растительного покрова мы наблюдаем еще и различные стадии его трансформации: то в сторону дигрессии, то в сторону демутации. Интенсивный выпас нивелирует степной травостой, а невыпасаемые и умеренно выпасаемые участки являются резерватами степной флоры, что при снятии пастбищной нагрузки значительно облегчает процесс демутации. Именно этот демутационный травостой является высокотравным, красочным и богатым видами. Тогда как длительное отсутствие выпаса влечет за собой изменение видового разнообразия в ходе резерватной сукцессии (Пачоский, 1917; Ткаченко, 1993; Ткаченко и др., 1995; Лысенко, 2005 и др.). Все это увеличивает число элементов мозаичности и повышает емкость местообитаний, т.е. ведет к увеличению числа экологических ниш и усилению стабильности всей системы в целом. Там, где это позволяют абиотические условия (как правило, на увлажненных днищах балок), выпас, формируя растительный покров, полностью отвечающий трофической стратегии степного сурка, создает оптимальную

кормовую базу для этого вида, которая является залогом его стабильного существования в данной части («ядре») поселения. Благодаря миграции сурков из этой части поселения поддерживаются и те участки, где условия существования менее благоприятны или неблагоприятны. Таким образом, поселения сурков на окрестных высокотравных (в т.ч. абсолютно невыпасаемых) участках все-таки являются зависимыми от фактора выпаса. Мощная роющая деятельность сурков вносит свои элементы мозаичности, создавая новые экологические ниши для многих видов (Токарский и др., 1988). В свою очередь, такие животные как слепыш, мышевидные грызуны (для степных местообитаний Харьковской области приводится 8 видов (Зоря, 2005)), также вносят значительный вклад в привнесение мозаичности, создавая зоогенные микрокомплексы растительности (Дмитриев, 2001).

В заключение еще раз подчеркнем, что в современных условиях наличие интенсивного выпаса домашних копытных на одних участках, его полное отсутствие на других, наличие промежуточных градаций пастбищной нагрузки (а также, возможное соседство полей и залежей) приводят к усилению неоднородности размещения биоты и, в конечном итоге, способствуют восстановлению и сохранению былой комплексности степей.

Список литературы

- Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И., Колесников М.П., Субботин А.Е. Сезонная динамика кормовых ресурсов и питание сайгака на естественном пастбище в полупустыне // Успехи современной биологии. – 1998. – Т. 118, вып. 5. – С. 564–584.
- Алехин В.В. Растительность Курской губернии // Тр. Курского Губернского планового Совещ. – Курск, 1926. – 122с.
- Бобошко В.Н. Методы изучения почв и почвенный покров Харьковской области // Харьковская область: природа и хозяйство. Мат-лы Харьковского отдела Географического общества Украины. – Харьков: Изд-во ХГУ, 1971. – Вып.8. – С. 72–79.
- Власов А.А. Современное состояние популяций степных видов млекопитающих Центрально-Черноземного заповедника и перспективы их дальнейшего существования // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. Мат-лы Росс.-Укр. научн. конф., посвящ. 60-летию Центр.-Чернозем. Заповедника. – М., 1995. – С. 226–227.
- Гусев А.А., Покаржевский А.Д., Богач Я. Режимы заповедания луговостепных экосистем и их соответствие естественным // Тез. докл. Всес. Совещ. “Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон”. – М., 1984. – С. 99–100.
- Демченко М.А., Демченко О.М. Физико-географическое районирование Харьковской области // Харьковская область: природа и хозяйство. Мат-лы Харьковского отдела Географического общества Украины. – Харьков: Изд-во ХГУ, 1971. – Вып.8. – С. 112–127.
- Дмитриев П.П. Связанная с деятельностью млекопитающих комплексность степей // ДАН. – 2001. – Т.379, №2. – С. 275–279.
- Дохман Г.И. Лесостепь Европейской части СССР. – М.: Наука, 1968. – 271с.
- Захаренко А.В., Грамма В.Н. К вопросу об управлении экосистемами степи // Современное состояние и перспективы развития заповедного дела. Тез. докл. обл. конф., посвящ. 50-летию деятельности Центр.-Чернозем. Заповедника. – Курск, 1985. – С. 33–34.
- Зоря О. Ссавці Харківської області та їх видове багатство // Наук. вісник Ужгородського університету. Сер. Біол. – 2005. – Вип.17. – С. 155–164.
- Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова Черноземных степей // Записки Всесоюзного географического общества. Новая серия. – М., 1951. – Т.13. – 328с.
- Краснитский А.М., Гусев А.А., Елисеева В.И. и др. Принципы охраны и современное состояние травяных экосистем европейской Лесостепи // Тез. докл. Всес. Совещ. “Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках степной и пустынной зон”. – М., 1984. – С. 131–135.
- Лавренко Е.М. О взаимоотношениях между растениями и средой в степных биоценозах // Почвоведение. – 1941. – №3. – С. 42–58.
- Левіна Ф. Залишки цілинної степової рослинності на Куп'янщині у Велико-Бурлуцькому районі // Журнал Біо-ботан. циклу ВУАН. – 1933. – № 5-6. – С. 185–199.
- Лысенко Г.Н. Экологические особенности дерновинно-злаковых и корневищно-кустарниковых формаций заповедника «Стрельцовская степь» (Украина) // Изучение и сохранение природных экосистем заповедников лесостепной зоны. Мат-лы межд. науч. конф., посвящ. 70-летию Центр.-Чернозем. заповедника. – Курск, 2005. – С. 196–199.
- Пачоский И.К. Описание растительности Херсонской губернии. Т. II. Степи. – Херсон, 1917. – 366с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620с.
- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 336с.

Ронкин В.И., Савченко Г.А. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка, *Marmota bobak* (Rodentia, Sciuridae) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. – 2000. – Т.79, №10. – С. 1229-1234.

Ткаченко В.С. Резерватные смены и охранный режим в степных заповедниках Украины // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. – СПб-М.: Ин-т Географии РАН, 1993. – С. 77–88.

Ткаченко В.С., Генов А.П., Генова Л.Ф., Шупранова Л.В. Изменение видового разнообразия фитоценозов Хомутовской степи в ходе сукцессии // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов. Мат-лы Росс.-Укр. научн. конф., посвящ. 60-летию Центр.-Чернозем. заповедника. – М., 1995. – С. 73–74.

Токарський В. Стан популяції бабака (*Marmota bobak* Müll., 1776) у Харківській області на початку XXI століття // Наук. вісник Ужгородського університету. Сер. Біол. – 2005. – Вип.17. – С. 184–189.

Токарский В.А., Солодовникова В.С., Кривицкий И.А. Степной сурок как функциональное ядро организации живых организмов в биогеоценозах северо-восточной части лесостепной Украины // Вестник Харьковского университета. – 1988. – №313. – С. 71–73.

Формозов А.Н. Изменения природных условий степного юга Европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследование географии и природных ресурсов животного и растительного мира. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 114–161.

Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 474с.

Polchaninova N.Yu. Effect of hay-mowing on spider communities of the meadow steppes of the central forest steppe (Russia and Ukraine) // European Arachnology. – 2003. – P. 261–273.

Ronkin V.I., Savchenko G.A. Effect of cattle grazing on habitats for the steppe marmot (*Marmota bobak*) in north-eastern Ukraine // Vestnik zoologii. – 2004. – 38 (1). – P. 55–60.

РОЛЬ ВИХІДНОЇ ТА ПРИВНЕСЕНОЇ НЕОДНОРІДНОСТІ У ФОРМУВАННІ КОМПЛЕКСНОСТІ СТЕПОВИХ ЕКОСИСТЕМ ПІВНІЧНОГО СХОДУ УКРАЇНИ Г.О.Савченко, В.І.Ронкін

Проведено порівняльне вивчення фітоценозів балочного степу, які склалися від впливом вихідних (рельєф, зволоження та ін.) та привнесених (випас, сінокіс) факторів. Отримані дані свідчать про едифікативний вплив випасу великої рогатої худоби (ВРХ). Неоднорідність фітоценозів, яку викликає нерівномірний випас ВРХ, разом з вихідною неоднорідністю утворює комплекс біоценозів, пов'язане з ним різноманіття фауністичних комплексів та подальшу зоогенну трансформацію біоценозів. Цей комплекс неоднорідностей різного походження є необхідною умовою стабільного існування степової біоти в цілому.

Ключові слова: *степ, випас, структура рослинності, степова біота.*

EFFECT OF PRIMARY AND INDUCED HETEROGENEITY FOR THE COMPLEXITY OF STEPPE ECOSYSTEM IN THE NORTH-EASTERN UKRAINE G.A.Savchenko, V.I.Ronkin

Comparative study of gully steppe phytocenosis formed under the influence of both primary (gully relief, orographic factor, level of subsoil water etc.) and induced (cattle grazing, hay-making) factors has been carried out. The data obtained show that effect of cattle grazing is edificator. Phytocenosis heterogeneity induced by variability of cattle grazing together with primary heterogeneity form phytocenosis complex and diversity of fauna and following zoogenous transformation of biocenosis. The described complex of heterogeneity of different origin is necessary condition of stable existence of steppe biota in whole.

Key words: *steppe, cattle grazing, structure of plant cover, steppe biota.*

Матеріали наукової конференції біологічного факультету Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна, присвяченої 100-річчю з дня народження Г.І.Семененка
Рекомендовано до друку Т.В.Догадіною