

Г.М. ЛИСЕНКО

Ніжинський державний університет ім. Миколи Гоголя
вул. Кропив'янського, 2, Ніжин, 16600, Чернігівська область,
Україна

«СУКЦЕСІЙНИЙ КОЛАПС» СТЕПОВИХ ЕКОСИСТЕМ У СВІТЛІ ДРУГОГО ЗАКОНУ ТЕРМОДИНАМІКИ

Ключові слова: степові екосистеми, «сукцесійний колапс», ентропія.

Майже до кінця ХХ ст. традиційний підхід до керування складними системами базувався на уявленні, згідно з яким результатом зовнішнього впливу є лінійний передбачуваний наслідок прикладених зусиль. Втім на практиці багато зусиль виявляються марними або навіть шкідливими, якщо вони протидіють власним тенденціям саморозвитку складно організованих систем.

Окрім кругообігу речовин та потоків енергії, екологічні системи характеризуються складними інформаційними мережами, що зв'язують усі частини системи і керують нею як одним цілим. Однак теоретична біологія не мала математичного апарату, використання якого забезпечило б кількісний аналіз специфічних процесів у біосистемах різного ієрархічного рівня. Проте слід зауважити, що були спроби застосування з цією метою вже наявних розділів математики, зокрема статистичної теорії інформації, використання якої виявилось особливо перспективним, оскільки власне інформація ототожнюється з ентропією і багато дослідників розглядають її як мірило порядку та організації [17]. Вперше цю ідею висловив Н. Вінер, який вважав ентропію мірою дезорганізації, а інформацію — мірою організації. Проте досі зберігається значна розбіжність думок відносно застосування терміна «ентропія», що є вихідним поняттям як для термодинаміки, так і статистичної теорії інформації.

У запропонованій праці ми робимо спробу розглянути розвиток екосистеми, використовуючи другий закон термодинаміки як базовий закон статистичної теорії інформації. У широкому розумінні екологічна сукцесія являє собою різноманітні варіанти поступових векторизованих змін, спричинених як зовнішніми, так і внутрішніми факторами, котрі, як правило, мають незворотний характер, що виявляється у зміні видової структури в часі та трансформації біоценотичних процесів. Виходячи з основної тези Ф. Клементса [27], за якою сукцесія є процесом розвитку, а не лише зміною біологічних видів у певних градієнтах середовища, ми розглядаємо екологічну сукцесію як стратегію самоорганізації складних систем або, іншими словами, як реалізацію адаптаційних характеристик системи через послідовні зміни одних угруповань іншими на тлі квазістабільних характеристик середовища [9].

© Г.М. ЛИСЕНКО, 2005

До класу систем, здатних до самоорганізації, належать й екосистеми як відкриті нелінійні системи. Відкритість систем означає наявність у них зовнішніх джерел енергії і теплових потоків. Однак відкритість системи є необхідною, але недостатньою умовою для її самоорганізації. Система має характеризуватися нелінійністю, яка, з точки зору математики, є певним видом рівнянь, що містять шукані величини у ступенях більше 1 або коефіцієнти, котрі залежать від властивостей середовища. Дані рівняння можуть мати декілька (більше одного) якісно різних рішень. Звідси випливає фізичний зміст нелінійності — багатьом рішенням нелінійного рівняння відповідає різноманітність шляхів еволюції системи. Особливістю феномена нелінійності є принцип «посилення флуктуацій», пороговість і квантовий ефект (дискретність шляхів еволюції). Крім того, нелінійність процесів робить ненадійними, а інколи й неможливими, поширені до цього часу прогнози-екстраполяції, які базуються на даних, отриманих у минулому [17]. Степові екосистеми відповідають усім зазначеним вище вимогам і саме тому ми обрали їх для аналізу.

За твердженням В.Г. Мордковича [14] для Степу є характерними: 1) широка амплітудність явищ (значна різниця між мінімальними та максимальними значеннями екологічних факторів); 2) різка контрастність (відсутність поступових переходів від мінімальних до максимальних значень і навпаки); 3) висока частотність (абсолютна кількість екологічних ситуацій за одиницю часу); 4) аритмія (нерівномірне чергування фаз з високою частотністю та періодів спокою). Прикладом цього виступає кліматична нерівноважність екологічних факторів у зоні Степу. Так, амплітуда коливань абсолютних показників терморезиму в глобальному природно-зональному ряду (тундра — 75—80 °С; тайга — 82°; мішані діси — 85°; степи — 92°; напівпустелі — 80°; пустелі — 75—80°) є найбільшою для степової зони. Показник нестабільності умов (відношення різниці мінімальних та максимальних значень до середнього значення фактора) за кількістю опадів також найбільший для степової зони: тайга — 0,52; лісостеп — 0,61; степ — 1,14—1,56; пустеля — 1,04. Отже, степи є досить динамічними екосистемами.

Водночас величезні амплітуди коливань абсолютних показників екологічних чинників свідчать про значну витривалість і високу стійкість степових екосистем, внаслідок чого їх ксерофітні варіанти не втрачають своєї дернинно-злакової структурної основи. Хоча в окремі роки або періоди степи можуть бути потенційно доступними для втручання інших типів рослинності.

Хід природних процесів у степових екосистемах зазнав надзвичайно жорсткого антропогенного пресу, під дією якого у степових фітоценоструктурах відбулися значні деструктивні зміни. Введення абсолютно заповідного режиму (АЗР) мало позитивні наслідки лише на перших етапах демутації рослинного покриву заповідних степів. Як з'ясувалося згодом [19, 24], зберегти степові екосистеми виявилось неможливим ні введенням АЗР, ні за допомогою сінокошіння, яке мало б імітувати дію природних консументів.

Однак введення АЗР дало змогу отримати унікальну інформацію про спонтанний саморозвиток степових екосистем. Зараз досить чітко виділяють сім основних стадій повної сукцесії степової рослинності: піонерну, типчакову, ковилоу, які характеризують демутативні зміни; кореневищнозлакову та злаково-різнотравну стадії (резерватні зміни); чагарникову та лісову (передклімаксові фітоценоструктури) [23, 24].

Повна сукцесія степової рослинності включає два етапи клімаксових станів з добре вираженими максимумами біотичної різноманітності, розділеними у часі двома періодами мінімуму. Отже, сукцесію можна охарактеризувати як процес вдосконалення структурно-функціональної організації фітоценозів на фоні квазістабільних умов середовища. В основі цього процесу лежить адаптаційний структурогенез, що призводить до суттєвих перетворень екосистем [1—3, 23]. Екологічна сукцесія тепер уявляється не просто як розвиток адаптації, а як організація функції адаптації, оскільки без організації самої адаптації еволюція неможлива [25]. Поняття адаптивної організації дещо ширше за адаптаційний структурогенез, адже включає не лише зміни у структурі угруповань, а й пов'язані з ними трансформації перебігу глобальних метаболітичних процесів, котрі корелюють з перетворенням енергії. Більше того, адаптивна організація визначає напрям розвитку системи за принципом економії енергії, який є основним детермінуючим чинником еволюції [6, 7, 17]. Якщо впорядкованість системи характеризується за енергетичними показниками, то її організація — за розподілом і перерозподілом речовинно-енергетичних процесів щодо кращого пристосування структурних одиниць як у межах самої системи, так і до низки екзогенних чинників, які безпосередньо на неї впливають в конкретний момент часу. Це здійснюється за допомогою інформації, що не лише організує обмінні процеси, а й надає їм векторизованості [20]. Інформація виступає мірилом неоднорідності у розподілі енергії та речовини у просторі і часі. Крім того, М.А. Єгуновим [8] доведено створення неоднорідності середовища живими організмами, що є наслідком обміну речовиною та енергією між середовищем і біотою. Саме тому в конкретний момент часу середовище характеризується гетерогенністю, яка ніколи не може бути анульована.

Не вдаючися до деталізації понятійного аспекту адаптаціогенезу, однак зазначимо, що ми керуємось положеннями Дж.Г. Симпсона [21] про три фази цього процесу: преадаптивну, адаптивну та постадаптивну, особливо якщо розглядати їх під кутом зору взаємозв'язку можливості та дійсності, необхідності та випадковості, причинності та ймовірності.

Серед явищ, які характеризуються високою нерівноважністю процесів, достовірно виявлено досить важливу і несподівану здатність матерії до самоорганізації за певних умов. Так, К.М. Ситник та М.А. Голубець серед основних структурно-функціональних особливостей живих систем, що визначають специфіку їхнього історичного розвитку, виділяють негентропійність

біоти, яка проявляється у наявності вільної енергії, котра може бути використана для вдосконалення форм її організації [22].

У більшості випадків поняття впорядкованості та організації ототожнюють і, розмірковуючи над впорядкованістю, мають на увазі рівень її організації [5, 10]. Проте їх зміст суттєво відрізняється. Впорядкованість характеризує лише структурний аспект організації біосистем, тобто як саме співвідносяться один з одним об'єкти чи процеси у певній часовій або просторовій послідовності. До того ж важливим моментом є ступінь одноманітності зазначеної вище послідовності — чим вище ступінь одноманітності, тим вищим є порядок. Ця теза своєю чергою пов'язує порядок з іншою важливою властивістю системи — ступенем різноманітності її елементів, що визначається кількістю елементів або їх груп, відмінних між собою за будь-якими ознаками або за положенням у просторі (у нашому випадку — це види рослин та їх угруповання). Проте система, яка характеризується значною кількістю елементів, не завжди буде менш упорядкованою, ніж система з невеликою кількістю структурних одиниць. А це означає, що через поняття різноманітності системи не завжди коректно визначати ступінь її впорядкованості, адже при збільшенні кількості зв'язків між елементами системи завжди збільшується її складність, але при цьому не обов'язково буде підвищуватись впорядкованість і, більше того, — організація. У природі можливі комплекси надзвичайно складні, з вельми диференційованими частинами, і водночас найвищою мірою дезорганізовані.

Таким чином, екстраполяція одних понять на інші створює лише подобу деяких варіантів розв'язання проблеми і призводить до невиправданого спрощення існуючих відношень між поняттями і тими реальними процесами, сутність яких вони відображають. Тому критерієм організованості, її мірилом може бути лише принцип або закон, що відображає зміст організації, а не окремі прояви самої організованої системи, якими б важливими вони не були.

Відтепер наука може описувати структури як форми організації, що є результатом адаптації системи до умов середовища [17, 25, 26]. Певні особливості організації (у широкому аспекті — від індивідуальної до популяційно-видової) спочатку нейтральні, в деяких випадках навіть відносно шкідливі або корисні в іншому напрямку, при певних змінах середовища використовуються відразу в готовому вигляді. На цьому акцентує увагу і В.С. Ткаченко [23, 24]. Він наголошує, що, незважаючи на невизначеність кінцевого результату виходу із критичного стану, біфуркаційний механізм не виключає принципу спадкоємності, оскільки вибір і формування нових фітоценоструктур відбуваються з уже наявних форм, підготовлених попереднім еволюційним розвитком рослинності даного регіону.

Стадія автогенезу, яка характеризує критичний стан саморозвитку фітосистем (за визначенням В.С. Ткаченка — «сукцесійний колапс» [23]), є найбільш специфічним етапом резерватної сукцесії степових фітоценозів.

Зниження рівня організованості в цей період призводить до послаблення фітоценотичного бар'єра та «розмикання» угруповань. Спрощення структури фітоценозів супроводжується формуванням екоотопів з характеристиками, які відрізняються від попередніх. У функціонуванні систем різного рівня організації та інтеграції спостерігається закономірна зміна періодів алометричного росту короткими за тривалістю перебудовами. Перехідна зона між двома періодами розвитку називається критичним періодом, або фазою перебудови. У певний момент саморозвитку виникають потреби змін у структурі і в характері регуляцій, спрямованих на пристосування до нових умов [1—3]. Тут маємо справу зі своєрідним відбором, коли реалізується лише одна з альтернативних можливостей подальшого ходу розвитку [17, 26, 28—32].

З біологічного погляду другий закон термодинаміки є найцікавішим, оскільки дозволяє передбачити напрямок усіх процесів у системі. Саме тому його досить часто називають «стрілою часу» [17]. Процеси, які супроводжуються виділенням енергії, відбуваються самовільно лише за умови деградації або дисипації енергії, її переходу з концентрованого стану в розсіюваний. За певного абстрагування зазначену вище спонтанність можна пояснити, вживаючи поняття ентропії, яка водночас є мірою хаосу та впорядкованості [11, 17, 28]. Саме тому одна зі сфер застосувань другого закону термодинаміки у біології стосується взаємозв'язку між ентропією й організованістю. Живі системи безперервно використовують величезну кількість енергії для підтримання стану з низькою ентропією у своїх межах.

Водночас характерною особливістю біосфери є її нерівноважність. За принципом Ервіна Бауера: «... лише живі системи ніколи не бувають у рівновазі і виконують за рахунок своєї вільної енергії постійну роботу проти рівноваги, якої потребують згідно із законами фізики та хімії за існуючих зовнішніх умов. Живі організми являють собою відкриті нерівноважні системи, котрі відрізняються від неживих тим, що еволюціонують у бік зниження ентропії» [12].

Найважливішою термодинамічною характеристикою екосистем є здатність створювати і підтримувати високий рівень внутрішньої впорядкованості, тобто стан з низькою ентропією, що досягається розсіюванням концентрованих видів енергії. Енергія деградує, або дисипує. Однак у сильно нерівноважних умовах може здійснюватися перехід від хаосу до порядку. Слід підкреслити, що така поведінка сильно нерівноважних систем досить несподівана і тому складна для логічного осмислення. Але її можна пояснити, виходячи з понять теорії біфуркації [17]. Так, поблизу точок біфуркації в системах спостерігаються значні флуктуації. Такі системи ніби коливаються перед вибором одного із шляхів подальшого розвитку. Переважання векторизованих змін хоча б одного з чинників, що впливають на систему, може спричинити злам старого способу функціонування, який, своєю чергою, призведе до формування нової системи, котра за більшістю характеристик буде відрізнятися від вихідної.

На особливу роль точок біфуркації звернув увагу Максвелл, розмірковуючи над співвідношенням детермінізму та свободи вибору, адже траєкторія динамічної системи визначається детерміністичними законами. Використавши певні критерії початкового стану і динамічні закони руху, легко визначити траєкторію для будь-якого моменту часу в майбутньому або минулому.

Сучасний етап розвитку термодинаміки дає можливість розширити та поглибити міркування Максвелла щодо точок біфуркації. Певною мірою це положення підкріплюється використанням марковських моделей, які дозволяють з'ясувати особливості зв'язку просторової та часової структур рослинного покриву [18, 33, 34].

Скористаємося прикладом, наведеним І. Пригожином та І. Стенгерсом [17]. У рівноважному або слабо нерівноважному станах існує лише один стаціонарний стан, який залежить від значень головних параметрів. Позначивши головний параметр через λ , простежимо за зміною стану системи зі збільшенням значення λ . Збільшуючи його ми нібито зміщуємо систему все далі і далі від рівноважного стану. За певного значення λ система досягає порога стійкості. І. Пригожин називає це критичне значення точкою біфуркації. При критичному значенні λ_c головного параметра система перебуває у нестійкому стані. Так, при $\lambda < \lambda_c$ існує лише один стаціонарний стан, який характеризується певною стійкістю. При $\lambda > \lambda_c$ (у точці біфуркації) можливими є два рівноправні рішення. У системи з'являється вибір: вона може віддати перевагу одній із двох можливостей. При цьому неминуче присутній елемент випадковості, бо неможливо передбачити яким шляхом піде еволюція системи, адже на вибір може впливати чутливість сильно нерівноважних станів до зовнішніх флуктуацій.

Таким чином, І. Пригожин різні шляхи еволюції насамперед пов'язує з біфуркаційними процесами, які виникають на фоні зміни величин провідного параметра, коли при деякому його критичному значенні система втрачає рівноважний стан і виникають, як мінімум, два ймовірні напрямки розвитку, а реалізація будь-якого з них є випадковим процесом. Парадоксально, але в одному й тому ж середовищі (при однакових величинах головного параметра) можуть виникати різні структури, різні шляхи їх подальшої еволюції. Причому це відбувається без зміни констант середовища, а як результат саморозвитку процесів у ньому.

Співробітники Інституту прикладної математики ім. М.В. Келдиша та Інституту математичного моделювання РАН Князева та Курдюмов [10] запропонували новий підхід до розв'язання задач такого типу — використання режимів із загостренням (*blow up*), які являють собою режими надшвидкого нарощування процесів у відкритих нелінійних середовищах, коли величини провідних параметрів необмежено збільшуються за певний обмежений час. Режимом із загостренням широко використовуються для аналізу складних систем. І одним з найцікавіших результатів є те, що вони можуть при-

зводити до утворення нестационарних дисипативних структур, які базуються на позитивних зворотних зв'язках.

Біфуркаційні діаграми, що відображають сутність природних процесів, як правило, є складнішими. Траєкторія, уздовж якої еволюціонує система, при збільшенні головного параметра характеризується чергуванням стійких областей, де домінують детерміністичні закони, та нестійких зон поблизу точок біфуркації, де система має можливість вибору одного з варіантів майбутнього. Впорядкованість структури екосистеми підтримується за рахунок дихання всього угруповання, котре постійно «відкачує» неупорядкованість із ценозу [15]. Таким чином, екосистеми є відкритими нерівноважними термодинамічними системами, які постійно обмінюються з навколишнім середовищем речовиною та потоками енергії, зменшуючи цим ентропію всередині себе, але збільшуючи її зовні згідно із законами термодинаміки.

Переважає більшість змін, що характеризують динаміку рослинного покриву, особливо ті, які ми прямо спостерігаємо протягом незначних проміжків часу, можна віднести до зумовлених варіюванням величин різноманітних чинників (кліматичних, едафічних, аделопатичних, режимних тощо). В.С. Ткаченко [23] розглядає моменти переключення системи в якісно новий стан, який настає лише після певного етапу кількісного накопичення нових властивостей: підбір видів іншої екології, ритміки, життєвої стратегії тощо. Трансформація степових екосистем на заключних стадіях автогенезу інколи призводить до виходу їх за межі інваріанта трав'яних екосистем за наявності досить значної квоти лігнозних біоморф. Степи, можливо, «прагнуть» до лісу з таких причин: по-перше, ліси швидше досягають рівноваги в продукційно-деструктивних процесах; по-друге, дерев'янистий тип рослинності формує власне стабільніше фітосередовище, внаслідок чого на системі не відбивається варіювання зовнішніх чинників і вона стає більш залежною від внутрішнього стану [7, 17]. Цікаву думку свого часу висловив О.І. Перельман [16], який розрахував для існуючих екосистем відношення логарифмів щорічної продукції до сумарної біомаси (коефіцієнт К). Сучасні біогеоценози утворюють такий ряд: тайга — 0,54—0,55; листопадні ліси помірних широт — 0,59—0,62; листяні ліси субтропічного поясу — 0,66; тропічні ліси — 0,68; трав'янисті біоми — 0,83—0,95 [16]. Наведені дані підтверджують другий біогеохімічний принцип В.І. Вернадського [4], згідно з яким «... при еволюції видів виживають лише ті, які збільшують біогенну геохімічну енергію», або, в іншому формулюванні, «... еволюція видів йде у напрямку збільшення біогенної міграції атомів». Звичайно, кругообіг основних біогенних елементів у трав'янистих біомах відбувається значно швидше, ніж у ценозах з домінуванням лігнозних екобіоморф.

Крім того, взаємодії екосистем з навколишнім середовищем утворюють постійно флюктуюче середовище. Так, екзогенні впливи, пов'язані з режимами використання (випасання, пали, сінокосіння тощо) певною мірою нівелюють флюктуації та зменшують ймовірність їх «вдалого» («цільового»)

комбінування. За відсутності цих чинників значно збільшується можливість флуктування підсистем, що є базисом для подальших перебудов фітоцено-структур. Біля біфуркацій («сукцесійний колапс») основну роль відіграють флуктуації (або випадкові моменти), тоді як у проміжках між біфуркаціями (стан біотичного субклімаксу та клімаксу) переважають детерміністичні аспекти.

Перехід через біфуркацію — стохастичний процес. Флуктуації стають аномально сильними (амплітуди мають такі ж величини, як і середні значення). З'являються тривалі кореляції власне у точці переходу від рівноважних до нерівноважних станів, які організують систему ще до макроскопічної біфуркації. Чим складніша система, тим численнішими є типи флуктуацій, які загрожують її стійкості. Синонімізуючи поняття стійкості та стабільності (остання визначається як «... функціонування фітоценотичної системи при зміні її параметрів у певних межах» [13]), можна стверджувати, що структурна стійкість будь-якої системи полягає в реакції на введення нових елементів, здатних самопоновлюватися та включатись у різноманітні процеси. Це підтверджує закон необхідної різноманітності Ешбі — система лише тоді є стійкою до внутрішніх або зовнішніх збурень, коли вона має достатню внутрішню різноманітність [12].

Внаслідок введення нових елементів виникають дещо інші взаємозв'язки між компонентами системи, що спричинює конкуренцію зі старим способом функціонування. У разі структурної стійкості системи новий режим функціонування не встановлюється, а «інноватори» гинуть. Але якщо нові структурні елементи «приживаються», то вся система переходить на новий режим функціонування, що ілюструють процеси автогенезу рослинного покриву степів. Яскравим прикладом є процеси мезофітизації, котрі особливо масштабно проявляються у північних типологічних відмінах степів України. Так, абсолютно заповідна ділянка відділення Українського природного степового заповідника «Михайлівська цілина» майже повністю втратила типові степові риси, на сучасному етапі тут переважають мезофітні угруповання з домінуванням *Urtica dioica* L. за значної участі лігнозних екобіоморф, серед яких трапляються три ділянки прогресуючих клонів *Ulmus suberosa* Moench та навіть поодинокі дерева *Pinus sylvestris* L. Рослинність абсолютно заповідної ділянки відділення Луганського природного заповідника «Стрільцівський степ», режим якої встановлено з 1956 р., характеризується поширенням фітоценозів, основу яких становлять *Cirsium setosum* (Willd.) Bess., *Carduus acantoides* L., *Lactuca serriola* Tognier, подекуди — *Urtica dioica*, а також численні екземпляри *Rhamnus cathartica* L., *Acer tataricum* L., *Fraxinus exelsior* L.

Оцінюючи в цілому процеси саморозвитку степової рослинності важко зробити всеосяжний висновок, але безсумнівно, що їх дослідження на основі фундаментальних законів термодинаміки значно поглиблює розуміння природних механізмів, які зумовлюють динаміку екосистем.

1. *Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. — 248 с.
2. *Василевич В.И., Ипатов В.С.* Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры // Структурные уровни биосистем. — М.: Наука, 1967. — С. 158—172.
3. *Василевич В.И., Ипатов В.С.* Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. — 1969. — 30, № 6. — С. 643—651.
4. *Вернадский В.И.* Проблемы биогеохимии. — М.: Наука, 1980. — 320 с.
5. *Депенчук Н.П.* Симметрия и асимметрия в живой природе. — Киев: Изд-во АН УССР, 1963. — 176 с.
6. *Дідух Я.П.* Азот як індикатор стійкості та функціонування екосистем // Наук. зап. Києво-Могилянської академії. Том 5. Природничі науки. Екологія. — 1998. — С. 75—78.
7. *Дідух Я.П.* Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву // Ю.Д. Клепов та сучасна ботанічна наука: Мат-ли читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клепова (Київ, 10—13 листопада 2002 р.). — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — С. 12—26.
8. *Егунов М.А.* Биоанизотропные бассейны // Ежегод. по геол. и минерал. России. — 1900—1901. — Т. 4. — С. 41—63.
9. *Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология: Учебник. — СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999. — 316 с.
10. *Князева Е.М., Курдюмов С.П.* Синергетика как новое мировидение: диалог с И. Пригожиным // Вопр. философии. — 1992. — № 12. — С. 3—20.
11. *Кратчфилд Д.П., Фармер Дж.Д., Паккард Н.Х., Шоу Р.С.* Хаос // В мире науки. — 1987. — № 2. — С. 16—28.
12. *Лапо А.В.* Следы былых биосфер, или Рассказ о том, как устроена биосфера и что осталось от биосфер геологического прошлого. — 2-е изд., перераб. и доп. — М.: Знание, 1987. — 208 с.
13. *Мовчан Я.І., Осичнюк В.В.* Екобіоморфний аспект стабільності степових фітоценозів // Укр. ботан. журн. — 1983. — 40, № 1. — С. 25—29.
14. *Мордкович В.Г.* Степные экосистемы. — Новосибирск: Наука, 1982. — 205 с.
15. *Одум Ю.* Экология. В 2-х т. — Т. 1. — М.: Мир, 1986. — 328 с.
16. *Перельман А.И.* Биокосные системы Земли. — М.: Наука, 1977. — 160 с.
17. *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. — М.: Прогресс, 1986. — 431 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. *Сетров М.И.* Информационные процессы в биологических системах. — Л.: Наука, 1975. — 155 с.
21. *Симпсон Дж.Г.* Великолепная изоляция. История млекопитающих Южной Америки. — М.: Мир, 1983. — 256 с.
22. *Ситник К.М., Голубець М.А.* До питання про еволюцію екосистем // Укр. ботан. журн. — 1983. — 40, № 1. — С. 1—9.
23. *Ткаченко В.С.* Автогенез степів України: Дис. ... д-ра біол. наук у формі наукової доповіді. — К., 1992. — 49 с.
24. *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.
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. *Clements F.E.* Plant succession and indicators. — New York : Hafner Press, 1973. — 453 p.
28. *Holman J.P.* Thermodynamics. — New York ets.: McGraw-hill Book Company, 1969. — 446 p.
29. *Ishida M.* Thermodynamics made Comprehensible. — New York: Nova Science Publishers, Inc., 2002. — 148 p.

30. *Kennedy I.R.* Action in Ecosystems: Biothermodynamics for Sustainability. — Baldock (Hertfordshire, England): Research Studies press Ltd, 2001. — 251 p.
31. *Norman G.E.* The Second Law and Karl R. Popper // Quantum Limits to the Second Law: First Int. Conf. on Quantum Limits to the Second Law. (San Diego, California, 28—31 July). — 2002. — P. 442—447.
32. *Rifkin J., Howard T.* Entropy: Into Greenhouse World. — New York; Toronto; London; Sydney; Auckland; Batman Books, 1989. — 354 p.
33. *Usher M.B.* Marcovian approaches to ecological succession // *J. Anim. Ecol.* — 1979. — **48**. — P. 413—426.
34. *Usher M.B.* Modelling ecological succession, with particular reference to Marcovian models // *Vegetation*. — 1981. — **46/47**. — P. 11—18.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 21.09.2004

Г.Н. Лысенко

Нежинский государственный университет им. Николая Гоголя

«СУКЦЕССИОННЫЙ КОЛЛАПС» СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ В СВЕТЕ ВТОРОГО ЗАКОНА ТЕРМОДИНАМИКИ

Предпринята попытка рассмотреть одну из специфических стадий полной сукцессии степной растительности — «сукцессионный коллапс» — с точки зрения второго закона термодинамики. Экологическая система трактуется как сильно неравновесная термодинамическая система, развитие которой сопряжено с наличием бифуркационного механизма, действие которого проявляется в виде «сукцессионного коллапса», когда система утрачивает равновесное состояние и возникают как минимум два равновероятных направления развития. Реализация какого-либо из них — случайный процесс, на который влияют как внешние, так и внутренние факторы. Однако направление саморазвития системы определяется принципом минимума энергии, необходимой для поддержания структуры, что ярко иллюстрируют процессы демутации растительного покрова степей.

Н.М. Lysenko

Gogol State University of Nizhyn

«SUCCESSION COLLAPSE» OF THE STEPPE ECOLOGICAL SYSTEMS THE POINT OF VIEW OF THE SECOND LAW OF THE THERMODYNAMICS

In the review attempt to consider one of the specific stage full succession steppe vegetation — «succession collapse» is undertaken from the point of view of the Second Law of Thermodynamics. The ecological system is treated as strongly non equilibrium thermodynamic system which development connected to presence bifurcation mechanism which action is shown minimum two equally probable directions of development. Realization any from them casual process which influence both external and internal factors. However, the direction of self-development systems is defined by a principle of a minimum energy necessary for maintenance of structure that is bright illustrate processes reestablishment of vegetation cover of steppes.