

УДК 631.4

Є.Н. Красєха, д-р біол.наук, проф.

Одеський національний університет імені І.І. Мечникова,
кафедра географії України,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ГРУНТОУТВОРЕННЯ ПІД СТЕПОВОЮ РОСЛИННІСТЮ: ДО ІСТОРІЇ ПИТАННЯ

В статті обговорюються питання походження степових екосистем як сумісної еволюції ґрунтотворних порід (лесів), трав'янистої кальцефільної рослинності і травоїдних тварин в їх коеволюції та ґрунтів з специфічним гумусовим профілем, який забезпечив довгостроковий резерв поживних речовин для розвитку оптимального землеробства.

Ключові слова: еволюція степів, коеволюція, степові екосистеми, чорноземи.

Вступ

Формування трав'янистих угруповань проходило в тісному зв'язку з специфічними породами – лесами, які є найбільш поширеними в степовій зоні. Поєднання специфічних порід і трав'янистих дерновинних злаків стало передумовою формування одних із найбільш родючих ґрунтів світу – чорноземів. Все це разом спонукало утворенню в біосфері Землі екосистем, які стали середовищем для існування стад чисельних травоїдних як складової коеволюції степових екосистем, а також ареною діяльності чисельних людських спільнот з самої давньої давнини. В зв'язку з фізичними особливостями лесів та історією їх формування вони стали своєрідними палеопам'ятниками давніх геологічних епох і хранителями археологічних культур племен, що населяли степи на протязі останніх 10–12 тисяч років. В статті обговорюються питання походження степових екосистем як сукупної еволюції ґрунтотворних порід (лесів), трав'янистої кальцефільної рослинності і травоїдних тварин в їх коеволюції та ґрунтів з специфічним гумусовим профілем, який забезпечив довгостроковий резерв поживних речовин для розвитку землеробства навіть при екстенсивних технологіях.

Виникнення трав'янистих угруповань пов'язано з появою на Землі регіонів з недостатньою для росту деревної рослинності зволоженістю. У степових екосистемах автономних позицій елементи мінерального живлення не приносяться водою й не виносяться у зв'язку з урівноваженістю між випаровуваністю й опадами, при цьому випаровуваність буває часто вище (гідротермічний коефіцієнт менше 1). У цих умовах у рослин виробився механізм автономного ґрунтового живлення. Розвиваючи потужну, глибоко проникаючу кореневу систему, вони формують у зоні розподілу кореневих систем довгостроковий резерв поживних речовин у вигляді потужного гумусового горизонту, так характерного для чорноземних ґрунтів.

Особливі умови в ґрунтах під трав'янистою рослинністю з гуматним складом гумусу складаються для життя мікроорганізмів. Ще С.Н. Виноградським [4] встановлено, що існує дві групи мікроорганізмів: зімогенні, яка розкладають свіжі органічні речовини лабільного гумусу, і автохтонні,

що беруть участь у наступному розкладанні гумусових речовин (стабільного гумусу). У чорноземах при дефіциті в ґрунті органічного вуглецю й азоту, що звичайно спостерігається при їхньому використанні в ріллі без внесення органічних добрив, відбувається активне руйнування гумінових кислот, яке приводить до деградації ґрунтів, їх дегуміфікації [13].

Методи та обговорення результатів досліджень

Походження трав'янистих угруповань. Біоценологічний підхід. Щодо походження степової рослинності існує декілька гіпотез. В.В.Жерихін розглядає походження трав'янистих біомів з позицій функціонального біоценологічного підходу [6]. Стадії з пануванням трав'янистих покритонасінних є практично у всіх сучасних сукцесійних системах. Звичайно це ендегенно нестійкі серіальні угруповання, що накопичують недоспожиту мортмасу у формі трав'янистої підстилки (дрантя). Вони можуть стабілізуватися різними екзогенними втручаннями, які знищують мортмасу у формі дрантя на великих площах – найчастіше регулярними пожежами, що підтримують ландшафтоутворюючі трав'янисті угруповання в багатьох сучасних степах і саванах.

В інших випадках стійкість трав'янистих стадій підтримується діяльністю консументів, тобто ендегенним біоценотичним механізмом; отже, вони є справжніми клімаксами. Основну роль в ендегенній стабілізації відіграють травоядні консументи, фітосапрофаги, копрофаги й некрофаги. Травоядні ссавці й комахи забезпечують винятково високий рівень вилучення рослинної продукції, що досягає рекордних для систем з багатоклітинними продуцентами значень – 30–60% [1]. Мортмаса, яка утворюється із залишків дрантя інтенсивно переробляється сапрофагами, в основному комахами й почасти хробаками [9]. Необіогенні речовини екскрементів і трупів травоядних знищуються копрофагами й некрофагами в лічені дні.

Члени цих функціональних блоків виявляють високий рівень коадаптації один з одним і з членами інших блоків. Звичайно мова йде не про жорстко зв'язаних коеволуційних парах, а про дифузійні коадаптації – множинні коадаптивні взаємодії, досить лабільні, які забезпечують гнучке регулювання системи. Так, ніші основних травоядних широко перекриваються, що дозволяє легко демпфірувати наслідки коливань чисельності окремих популяцій; більше того, багато фітофагів (зокрема, копитні, гризуни й саранові) виступають і в ролі факультативних фітосапрофагів, що ще більше підвищує еластичність системи. Однією із самих чудових є коадаптація домінуючих у рослинному покриві злаків і фітофагів. Злаки рідко ефективно захищені від поїдання, але зате здатні компенсувати об'їдання надземних частин за допомогою різкого прискорення їхньої регенерації [1, 10]. Тому при зниженні пресу фітофагів первинна продукція автоматично знижується. Рослини, що не поїдаються, часто представлені специфічною життєвою формою перекотиполе, адаптованої до видалення їх мортмаси з екосистеми [10]. І фітофаги, і сапрофаги чітко стимулюють активність ґрунтових мікроорганізмів. У забезпеченні стабільності кругообігу значну роль відіграють такі регуляторні блоки, як гільдії хижаків і паразитів, що регулюють чисельність і переміщення фітофагів, гільдії насінняїдних фітофагів, які регулюють співвідношення чисельності різних рослин, гільдія землеріїв, що підтримують сукцесійну мікримозаїку, і ін.

Сукупна діяльність цих функціональних блоків визначає основні особливості, що відрізняють трав'янисті клімакси і від серіальних трав'янистих угруповань, і від лісів, у тому числі клімаксних: винятково високу продук-

тивність, дуже швидкий кругообіг органічної речовини й існування вкрай мобільного запасу цієї речовини в легко утилізованій формі в надзвичайно родючих ґрунтах. Разом з тим, сам характер внутрішньосистемних взаємодій, які забезпечують ендегенну стабілізацію, не залишає сумнівів у тім, що вони є продуктом тривалої дифузійної коеволюції. Напрошується припущення, що трав'янисті клімакси виникли на базі більш розповсюджених серіальних трав'янистих угруповань в процесі розвитку усередині них міжпопуляційних коадаптацій. Такий процес легше уявити собі в довгостроково існуючих субклімаксах, ніж у малих за площею й високо динамічних у просторі серіальних стадіях, де виникненню складних коадаптивних систем перешкоджають пов'язані з острівними ефектами флуктуації складу.

Щодо часу виникнення трав'янистих біомів, то палеонтологічних свідчень існування трав'янистих або інших безлісних біомів раніше раннього палеогену немає. Очевидно, вони сформувалися пізніше за рахунок деяких додаткових факторів, якими стала поява в палеогені великих рослиноідних ссавців.

Виходячи з кальцефільної природи степових рослин можна припустити, що в палеоген-неогеновому періоді на Середньоросійській височині переважали петрокальцефіли, які зростали на примітивних каменястих, вапнякових і крейдових ґрунтах. Ці ґрунти в чомусь аналогічні ґрунтам сучасних крейдових схилів, а рослини, які там зростають і не розповсюдились на лесові рівнини, є в більшості реліктами палеоген-неогенового періоду (т.н. «крейдова флора»). Формування степової рослинності почалось на скелетних, каменястих вапнякових ґрунтах, на яких вплив на рослини окремих хімічних елементів гірської породи, особливо кальцію, був дуже сильним.

Доісторичні степи Г.І. Танфільєва. Особливої уваги заслуговує вчення Г.І.Танфільєва про доісторичні степи («Танфільєвські доісторичні степи»), які простирались в пізньольодовиковий час на безчорноземних лесових просторах на північ від сучасних степів [12]. Наступ лісу на степ, за Г.І.Танфільєвим, здійснюється незалежно від змін клімату, а тільки внаслідок вилугування ґрунтів північної окраїни степової зони.

На значення гіпотези Г.І. Танфільєва про доісторичні степи для реконструкції палеогеографічної ситуації в післяльодовиковий час звертав увагу Ф.М. Мільков [8]. Суть гіпотези полягає в наступному. Після відмирання льодовика, в пізньольодовиковий час, північ Російської рівнини була представлена тундрою, південь і більша частина Середньої смуги – степами. Перепоною існування тундри на півдні Російської рівнини був карбонатний характер порід – лесів і лесоподібних суглинків, які в не вилугуваному стані можуть бути покриті тільки одною рослинністю – степовою. Пізніше на місці тундри північної половини Російської рівнини сформувались хвойні ліси, а північ степової області, де лесові породи піддавались вилугуванню, була захоплена широколистяними лісами. Таким чином доісторичні степи Г.І. Танфільєва просувались на північ до північної межі розповсюдження лесоподібних порід; у ландшафтному відношенні область доісторичних степів співпадає з підзоною північного лісостепу, для якої характерна перевага сірих лісових (лісостепових) ґрунтів.

Якщо гіпотеза розповсюдження історичних степів Г.І. Танфільєва ґрунтується переважно на особливостях ґрунтоутворних порід, ступенем їх вилугування, то вчення Л.С. Берга про доісторичні степи ґрунтується на палеокліматичній схемі Блітта-Сернандера. Клімат відповідно з цією схемою після відмирання льодовика змінювався різко і багаторазово. Так

мали місце дві ксеротермічних (засушливих за Л.С.Бергом) епохи, які характеризувались сухим і теплим кліматом. Одна із них була в бореальний період, в самому кінці пізньольодовикового часу (8000–9000 років тому), друга – в суббореальний період (від 3000 до 5000 років тому). Визнаючи дві ксеротермічні епохи, Л.С. Берг більше всього звертає увагу на обґрунтування останньої – суббореальної – ксеротермічної епохи, протягом якої в «області тундри росли ліси, степ заходила далеко в глибину теперішньої лісової зони, а сучасні напівпустелі мали вигляд пустель» [3, с. 102]. З зволоженням клімату, який наступив після суббореальної ксеротермічної епохи, Л.С.Берг пов'язує процес наступу тундри на ліс, лісу на степ, що ніби не закінчився і в наш час.

За Т.І. Танфільєвим походження доісторичних степів не пов'язано з змінами клімату, його доісторичні степи – це пізньольодовикові степи, найбільш пристосовані до засоленого, слабо вилугуваного лесу. На противагу Б.С. Бергу, Г.І. Танфільєв – противник значних коливань клімату в післяльодовиковий час. «Аналіз літератури показав нам, пише Г.І. Танфільєв, що гіпотеза Блітта-Сернандра про чергування в післяльодовикову епоху вологого і сухого клімату вряда чи може бути виправдана фактами»... «Більше всього прийнятним уявляється висновок Андерсена про існування в післяльодовиковий час певного періоду з максимальними температурами, після якого температура знову знизилась» [12, с. 211].

Кальцефільна природа степової рослинності. Ще Г.І. Танфільєв вважав, що степові рослини переважно пов'язані з субстратом, який збагачений кальцієм, тобто степова рослинність має кальцефілну природу. Такої ж думки дотримувались Б.Б. Полинов, А.П. Виноградов, О.І. Перельман [11]. Відповідно з цією гіпотезою кальцієвий субстрат для степових рослин є провідним едафічним чинником, який визначає розповсюдження цієї рослинності в межах Євразії. Загальновідомо, що степові рослини зростають переважно на лесових або інших відкладах, які насичені карбонатами кальцію. Відповідно з цим степові рослини, які трапляються далеко на півночі, зростають виключно на вапняках, крейді або на рендзинах, що мають достатню кількість карбонатів кальцію.

Таким чином формування первинної степової рослинності проходило переважно в умовах гірських систем або їх пенепленів. Низовини Східної Європи могли поступово заселятись цією рослинністю на протязі плейстоцену тільки після зміни субстрату цих рівнин, тобто придбання ним лесового обліку.

Формування степової рослинності почалось на скелетних, каменястих вапнякових ґрунтах, на яких вплив на рослини окремих хімічних елементів гірської породи, особливо кальцію, був дуже сильним. Якщо розглядати вплив кальцію на степові рослини в історичному розрізі, то в зв'язку з пониженням лінії скипання карбонатів кальцію в степових ґрунтах, вплив кальцію на степові рослини поступово слабшає. Відповідно з цим деякі облігатні кальцефіли стали факультативними, а в деяких випадках кальцефільна природа степової рослини так завуальована, що її можна виявити тільки експериментальним шляхом і то не завжди. Деякі рослини, залишаючись кальцефілами, мобілізують кальцій кореневою системою з нижчих горизонтів, що надає їм можливість забезпечувати свою потребу в кальції [11].

Степи В.В. Докучаєва. На Земній кулі трав'янисті угруповання помірного поясу найбільші площі займають в Євразії. Більша частина земель у північній півкулі з розвиненим трав'янистим покривом у минулому зараз майже повністю розорана. Про вигляд цілинних степів ми можемо судити

тільки за їхніми описами у літературних творах або в роботах ботаніків, географів і ґрунтознавців ХІХ століття, та за тими степовими заповідниками, у яких ще збереглися фрагменти степових біоценозів, уже досить сильно змінених.

В.В. Докучаєв у роботі «Наші степи колись і тепер» приводить характеристику цілинних степів, основу на описах своїх попередників і словах місцевих старожилів. Без коментарів приведемо деякі витяги із цієї класичної роботи В.В. Докучаєва [5]. У Полтавській губернії в 1888–1889 рр. ще існували незаймані степи: «Тут ще й тепер, серед неозорого, сухого, зовсім безлісного степу, ростуть ковили по пояс людини; тут ще й тепер дереза (*Caragana frutescens*), бобовник (*Amygdalus nana*) і вишенник (*Prunus chamaecerasus*) утворюють, хоча й низькорослі, але густі, часто непролазні чагарники, що завзято витримують боротьбу з худобою й людиною; тут ще дотепер кишма кишать ховрашки, у безлічі водиться дрохва й доживає свій вік доісторичний байбак. Якщо додати сюди два-три пастушачих курені, що видніються на горизонті, та рідкі степові могили (кургани) на високих увалах, то ми будемо мати все, на чому може зупинитися око в незайманому степу; ні річок, ні озер, ні селищ, ні пагорбів, ні навіть яруг – немає на десятки верст навколо, нерідко до горизонту». Тоді, за словами старожилів, як дерева, стояли тирса, бурунчук, горошок і ковила; «*трави такі, що аж груди хватають, а то ще й більше, а роса по траві, як вода*».

«З приходом осені це море рослинності поступово завмирає, трави сильно нахиляються й переплутуються; узимку сніг остаточно придавлює їх до землі, стирчать тільки деякі, найміцніші стеблинки; на наступний рік виростає нове покоління, що піддається тої ж участі, й т.д. У результаті, по закінченні декількох років, незаймана цілина має такий вигляд: вся поверхня ґрунту покрита віджилими стеблами, що перебувають у стані різного ступеня розкладання; нижній, самий старий, майже зотлілий шар щільно лежить на землі або, точніше, на перегної, залишеному остаточно зотлілою травою; шар стебел пізнішого походження, що ще не відірвалися від корінь, прикриває більше старі шари, захищаючи їх від здування вітром. Повна нерухомість усього мертвого покриву забезпечується ще більше тим, що крізь нього влітку всюди пробивається свіжа рослинність».

В.В. Докучаєв особливо підкреслює, що під цілинною степовою рослинністю «...утворилася така компактна рослинна повсть, від 1 до 1,5 дюйма (від 2,5 до 4 см) товщиною, що з великим зусиллям прорізувалась гострою лопатою й нічим істотним не відрізнялась від такого ж рослинного покриву в незайманих лісах. Зараз же під нею ішов чорнозем, незвичайної тонкозернистої, крупчастої структури, з масою різноманітних дрібних тваринних організмів і тисячами рослинних корінь». І далі запитує себе: «Що ж повинні були являти собою степи, коли вони не косилися, не піддавалися палам і не забивалися худобою?..». Особлива роль степової повсті полягала в регулюванні стоку, тривалому збереженні вологи, запобіганні ерозії. «Словом, незаймана степова рослинність повинна була впливати на водне господарство в степу так само сприятливо, як і в лісі» [5, с. 68–70].

Біопродуктивність степової рослинності. Ґрунтоутворення під степовою трав'янистою рослинністю відбувається під впливом величезної біомаси однолітніх і багаторічних рослин, які щорічно надходять на поверхню ґрунту у вигляді мертвого опаду, залишаються в ґрунті після відмирання коренів однорічних рослин. Це та енергетична їжа, яка і визначає процеси ґрунтоутворення, біогеохімічний кругообіг елементів в екосистемах.

Біомаса степової рослинності сягає, за Л.Є. Родіним і Н.І. Базилевич, у лучних степах Євразії 2500 ц/га (з них на долю підземних органів припадає близько 1700 ц/га), у помірно посушливих степах – 2500 ц/га (з них підземних частин – 2050 ц/га), у сухих степах – 1000 ц/га (з них підземних частин – 850 ц/га). Для ксерофітних угруповань біопродуктивність становить за різними даними від 100 до 200 ц/га, зі збільшенням аридності зменшуючись до 100 ц/га і менше.

Дані, отримані Н.І. Базилевич і Н.В. Семенюк [2] при дослідженні лучних степів Центрально-Чорноземного заповідника ім. В.В. Альохіна, показують більш детально структуру фітомаси екосистем в умовах заповідного степу, сінокошіння й агроценозів (табл.1).

Звертає на себе увагу значна зміна структури і функціонування агро-екосистем у порівнянні з природними трав'янистими угрупованнями. Відбувається перерозподіл біопродуктивності вбік збільшення надземної частини, що при відчуженні сільськогосподарської продукції є причиною деградації агроекосистем, в тому числі в зв'язку з активізацією ерозійних процесів і деградації ландшафтів у цілому. Різко зростає мінералізація гумусу, супроводжувана негативним балансом речовин у екосистемах. Незахищеність і відкритість агроекосистем у порівнянні з заповідним степом зростає в 25–30 разів і більше [2].

Важливою складовою частиною ґрунтової біоти степових екосистем є водорості. Поселяючись на недоступних для вищих рослин місцях і в проміжках між ними, вони в повному розумінні слова здійснюють «розтікання живої речовини» на поверхні землі, збільшуючи тим самим кількість акумульованої зеленою речовиною сонячної енергії. Максимальне значення біомаси пов'язане з макроскопічними розростаннями синьо-зелених водоростей, що можуть займати до 30–50% поверхні ґрунту. Біомаса водоростей у момент їхнього максимального розвитку може досягати 154,6–158,44 г/м². Внесок у загальну біомасу як зелених і жовто-зелених, так і діатомових водоростей незначний і не перевищує звичайно 1 г/м² [7]. Для зональних ґрунтів степу і напівпустель характерна постійна присутність і провідне положення в альгосинузіях *Nostoc commune*, поряд з видами *Microcpleus*, *Phormidium* і *Scytonema* [14].

Висновок

Таким чином, трав'янисті угруповання характеризуються дуже важливими з погляду умов ґрунтоутворення особливостями:

1. Великим щорічним надходженням опаду однолітніх і багаторічних рослин на поверхню ґрунту, що є найважливішою умовою гумусоутворення;
2. Надзвичайно розвиненими кореневими системами, особливо із широким поширенням дерновинних злаків;
3. Особливим типом гумусу, що становить довгостроковий резерв не-обіогенної речовини в ґрунті;
4. Винятково сприятливими умовами для ґрунтових тварин і для зростання трав'янистих рослин;
5. У регулюванні стоку, тривалому збереженні вологи, запобіганні ерозії особлива роль належить степовій повсті, що разом з потужною дерниною і мікроорганізмами, які населяють ці горизонти, грибами й ґрунтовими тваринами сприяють формуванню дрібнозернистої структури гумусового горизонту, найбільш сприятливої для живих організмів і корневих систем трав'янистих рослин;

Структура фітомаси степових екосистем [2]

Показник	Заповідний степ	Косовиця	Агроценоз (яриця)
Загальні запаси живої і мертвої о.р., кг/га у тому числі живої о.р.,%	356472,0 3,0	306096,0 3,1	224140,0 3,7
Запаси живої о.р., кг/га у тому числі надземної о.р.,%	10539,0 20,0	9527,0 17,4	224140,0 93,0
Максимальні за вегетаційний період запаси живої надземної о.р., кг/га	3430,0	2820,0	12100,0
Запаси мертвої о.р., кг/га: у тому числі надземної, кг/га те ж, % : з неї: повстї, % підстилка, % у тому числі підземної, % з неї: гумус, кг/га те ж, % мортмаса, кг/га те ж, %	345933,0 5803,0 1,7 0,7 1,0 98,3 328000,0 94,8 12130,0 3,5	296569,0 1437,0 0,5 0,2 0,3 99,5 284000,0 95,7 11132,0 3,8	215860,0 360,0 0,17 0,14 0,03 99,83 214000,0 99,14 1500,0 0,69
Запаси живої підземної о.р./Запас живої надземної о.р.	4,0	4,7	0,1
Запаси надземної мортмаси/Запас живої надземної о.р.	2,7	0,9	0,05
Запаси підземної мортмаси/Запас живої підземної о.р.	1,4	1,4	2,6
Запаси азоту в живій о.р., кг/га у тому числі в живій надземній о.р.,%	123,1 27,3	110,9 29,4	100,8 94,8
Запаси М в живій о.р., кг/га у тому числі в живій надземній о.р., % з них: фосфор, кг/га у тому числі в живій надземній о.р., % калій, кг/га у тому числі в живій надземній о.р., % біогалогени (Na+Cl+S _{бр}), кг/га у тому числі в живій надземній о.р., %	469,4 27,9 16,4 33,5 104,5 52,0 19,4 60,8	427,3 25,5 14,5 29,7 91,8 48,6 15,9 55,3	248,7 90,2 14,9 93,9 74,2 93,9 12,0 91,7
Запаси азоту в повстї, кг/га Те ж у підстилці, кг/га Те ж у підземній мортмасі, кг/га	23,5 50,0 112,4	4,5 14,3 105,8	2,7 0,9 15,0
Запаси М в повстї, кг/га Те ж у підстилці, кг/га Те ж у підземній мортмасі, кг/га	130,7 225,8 580,7	24,9 64,7 532,1	10,6 3,8 90,5
Запаси фосфору в повстї, кг/га Те ж у підстилці, кг/га Те ж у підземній мортмасі, кг/га	3,3 5,2 15,8	0,6 1,5 14,5	0,3 0,1 2,0
Запаси калію в повстї, кг/га Те ж у підстилці, кг/га Те ж у підземній мортмасі, кг/га	9,0 7,5 66,8	1,7 2,2 61,2	1,4 0,5 12,0
Запаси біогалогенів (Na+Cl+S _{бр}) у повстї, кг/га Те ж у підстилці, кг/га Те ж у підземній мортмасі, кг/га	1,6 1,1 4,9	0,3 0,3 4,5	0,3 0,2 1,5

Примітка: Тут о.р. – органічна речовина, М – елементи мінерального харчування, бг – біогенна

6. При оранці чорноземних ґрунтів відбувається повна заміна степових біоценозів агроценозами, тому ті чорноземи, які вивчаються ґрунтознавцями тепер, практично мають дуже мало загального із цілинними ґрунтами, у них збереглися тільки найбільш стійкі й консервативні ознаки.

Література

1. *Абатуров Б.Д.* Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги-растения» в экосистемах пастбищ // Фитофаги в растительных сообществах – М.: Наука, 1980. – С. 31–42.
2. *Базилевич Н.И., Семенюк Н.В.* Опыт выделения антропогенной составляющей круговорота веществ в лугово-степных экосистемах при различном их использовании // Почвоведение. – 1984. – №5. – С. 5–18.
3. *Берг Л.С.* Климат и жизнь. – М.: ОГИЗ, 1947. – 356 с.
4. *Виноградский С.Н.* Микробиология почвы / Проблемы и методы. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 781 с.
5. *Докучаев В.В.* Наши степи прежде и теперь. – М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1936. – 117 с.
6. *Жерихин В.В.* Генезис травяных биомов // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – С. 132–137.
7. *Кузьяметов Г.Г.* Водоросли зональных почв степи и лесостепи // Почвоведение. – 1991. – №9. – С.63–72.
8. *Мильков Ф.И. Г.И. Танфильев* и некоторые проблемные вопросы географии Русской равнины // Труды Одесского госуд. уни-та им. И.И. Мечникова, т. 152. Серия геолог. и географ. наук, выпуск 9 (посвящается Г.И. Танфильеву). – Одесса, 1962. – С. 29–45.
9. *Мордкович В.Г.* Степные экосистемы. – Новосибирск: Наука, 1982.
10. *Проханов Я.И.* Травяные равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений. – М.: Наука. – 1965. –С. 124–254.
11. *Сокало Д.И.* Роль трудов Г.И. Танфильева в разрешении проблемы происхождения степной растительности // Труды Одесского госуд. уни-та им. И.И. Мечникова, т. 152. Серия геолог. и географ. наук, выпуск 9 (посвящается Г.И. Танфильеву). – Одесса, 1962. – С. 89–93.
12. *Танфильев Г.И.* Географические работы. – М.: Географгиз, 1953.
13. *Черников В.А.* Трансформация гуминовых кислот автохтонной микрофлорой // Почвоведение. – 1992. – № 3. – С. 69–77.
14. *Штина Э.А., Голлербах М.М.* Экология почвенных водорослей. – М.: Наука, 1976. – 143 с.

Е.Н. Красеха

Одесский национальный университет имени И.И.Мечникова,
кафедра географии Украины,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

ПОЧВООБРАЗОВАНИЕ ПОД СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТЬЮ: К ИСТОРИИ ВОПРОСА

Резюме

Обсуждаются вопросы происхождения степных экосистем как совместной эволюции почвообразующих пород (лессов), травянистой кальцефильной растительности и травоядных животных в их коэволюции и почв с специфическим гумусовым профилем, который обеспечил долгосрочный резерв питательных веществ для развития оптимального земледелия.

Ключевые слова: эволюция степей, коэволюция, степные экосистемы, черноземы.

E.N. Kraseha

Odessa I.I. Mechnikov National University,
Chair of Geography of Ukraine,
Shampanskiy lane, 2, Odessa, 65026, Ukraine

SOIL FORMATION UNDER A STEPPE VEGETATION: TO QUESTION OF HISTORY

Summary

Questions of an steppe ecosystem's origin as joint evolution of soil-forming rocks (loess), grassy calciphilous vegetation and herbivorous animals in their joint development and soils with specific humic profile which has provided a long-term reserve of nutrients for development of optimum agriculture are discussed

Key words: evolution of steppes, coevolution, steppe ecosystems, chernozems.