
BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY



O. P. Gofman 

UDK 58.006:58.02:574.45

*F. E. Falz-Fein Biosphere Reserve «Askania Nova»
of the National Academy of Agrarian Sciences of Ukraine,
Frunze Str., 13, Askania-Nova, Chaplynsky district,
Kherson region, Ukraine, 75230*


RESULTS OF STUDIES OF POST PYROGENIC VEGETATIONAL ASSOCIATIONS' RENEWAL OF FEATHER FESCUE GRASS STEPPE «ASKANIA NOVA»

Abstract. The results of studies of post pyrogenic vegetational associations' renewal of the feather fescue grass steppe that is under protection of the Biosphere Reserve «Askania-Nova» are given in the paper.

The fire's effect is one of most ancient and powerful factors that forms and determines the development of a steppe ecosystem. The steppe fires are rather often phenomenon at the natural core area of the Biosphere Reserve «Askania-Nova» due to the following factors: 1) availability of long dry period in summer; 2) a plane where any natural obstacles for spreading of the fire are absent; 3) steppe vegetation, which complete the stage of active vegetation by the middle of summer and can accumulate the considerable amount of a dead organic matter (mort mass).

About 300 geobotanical descriptions were performed for studies according to the Braun-Blanquet technique (Braun-Blanquet, 1964). Also elevated phytomass was selected in accordance with generally accepted techniques (Bazilevich, 1967; Yaroshenko, 1969; Ramenskiy, 1971; Rodin, Gortinskiy, 1971). The phytomass was divided into biomass (living organic matter of vegetational origin) and mortmass (dead organic matter of vegetational origin) under the field conditions. Cereals (by species), sedges, annual and perennial herbs, and cryptogamous plants were marked out separately in the biomass composition. The mortmass fraction was divided into dead standing grass (vegetational remains which conserve a connection with maternal plant) and litter (dead organic mass of plants which lost the connection with maternal plant). The above-ground phytomass was selected on the site «Stara», where the large-scale fire had happened in 04–05.08.2012, under the ecological line «flat→slope→depression». The postpyrogenic renewal of vegetational association *Stipa ucrainica* (+ *S. capillata*, *S. lessingiana*) + *Festuca valesiaca* was studied also at 68 sq. of the site «Pivdenny» («South»), which had undergone the double fire effect in February and July 2007.

The vegetative vascular plants species which have resumed their development were recorded at the permanent route and phenological stations at the site «Stara» in a month after the fire. As a result about 33 species of higher vascular plants belong to 31 genuses of 17 families. The families Asteraceae (*Artemisia austriaca* Jacq., *Carduus uncinatus* M. Bieb., *Crepis ramosissima* D'Urv.,

 Tel.: +38096-613-72-48. E-mail: gofman.orusia@mail.ru

DOI: 10.15421/031518

Lactuca serriola L., *Tragopogon major* Jacq.) and Poaceae (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev, *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Poa angustifolia* L.) are predominant by the number of species.

When studying process of the post pyrogenic vegetational associations' renewal at the site «Stara» it has been determined that the changes occurring in vegetational associations owing to the fire effect (decreasing of abundant blooming of dominant plants' species, reducing of lichen cover, release the area from the dead organic matter of vegetational origin, and therefore increasing of the area of open ground) facilitate to a significant increase of abundant blooming and shares of annual and biennial herbs in grass stand, growth of the number of light-loving species of ground algae, and also spreading of rhizomatous species *Leymus ramosus* on the watersheds.

Precipitations of vegetative season (march-june) influence on the renewal on elevated phytomass of dominant grass stand species before the fires.

Key words: feather fescue grass steppe, steppe fire, Askania-Nova, above-ground phytomass, fire, reserve.

УДК 58.006:58.02:574.45 **О. П. Гофман**

*Биосферный заповедник «Аскания-Нова» имени Ф. Э. Фальц-Фейна НААН Украины,
ул. Фрунзе, 13, смт Аскания-Нова, Чаплинский р-н, Херсонская обл., Украина, 75230,
тел.: +38096-613-72-48, e-mail: gofman.orusia@mail.ru*

ПОСТПИРОГЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ТИПЧАКОВО-КОВЫЛЬНОЙ СТЕПИ «АСКАНИЯ-НОВА»

Аннотация. Рассмотрены основные процессы постпирогенного возобновления коренных растительных сообществ типчаково-ковыльной степи, которые охраняются в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова». Проанализированы изменения проективного покрытия, обилия доминантных видов и надземной фитомассы в зависимости от стадии постпирогенной демуляции.

Ключевые слова: типчаково-ковыльная степь, степной пожар, Аскания-Нова, надземная фитомасса, огонь, заповедник.

УДК 58.006:58.02:574.45 **О. П. Гофман**

*Біосферний заповідник «Асканія-Нова» імені Ф. Е. Фальц-Фейна НААН України,
вул. Фрунзе, 13, смт Асканія-Нова, Чаплинський р-н, Херсонська обл., Україна, 75230,
тел.: +38096-613-72-48, e-mail: gofman.orusia@mail.ru*

ПОСТПИРОГЕННЕ ВІДНОВЛЕННЯ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ ТИПЧАКОВО-КОВИЛОВОГО СТЕПУ «АСКАНІЯ-НОВА»

Анотація. В роботі розглянуто основні процеси постпирогенного відновлення корінних рослинних угруповань типчаково-ковилового степу, що охороняються в Біосферному заповіднику «Асканія-Нова». Проаналізовано зміни загального проективного покриття, рясності домінуючих видів та надземної фітомаси залежно від стадії постпирогенної демуляції.

Ключові слова: типчаково-ковилувий степ, степова пожежа, Асканія-Нова, надземна фітомаса, вогонь, заповідник.

ВСТУП

Пирогенний фактор є одним з найдревніших та найпотужніших чинників, що формує та обумовлює розвиток степової екосистеми. На території природного ядра Біосферного заповідника «Асканія-Нова» степові пожежі являються досить частим явищем. У минулому в межах Дніпровсько-Молочнянського межиріччя пожежі мали значне поширення, що є наслідком сукупної дії наступних факторів: 1) наявність тривалого сухого періоду влітку; 2) рівнина, де відсутні будь-які природні перешкоди

для поширення вогню; 3) рослинність, що до середини літа закінчує стадію активної вегетації та здатна накопичувати значну кількість мертвої органічної речовини (мортмаси). В основному, людиною пожежі використовувалися для покращення пасовищ як попередній етап для подальшого розширення площі орних земель, а також для військових цілей (Osychnjuk, 1973; Gavrylenko, 2011).

Оцінка наслідків впливу пожеж на території асканійського степу здійснювалася багатьма вченими, починаючи з першої половини XIX ст. Дослідження постпірогенних змін на території заповідника має більш ніж 160-річну історію (Gavrylenko, 2007). Перші праці, присвячені даній проблематиці, належать Ф. Тецману (Tetsman, 1840) та М. С. Шалиту (Shalyt, 1935). З встановленням стаціонарних досліджень флори і рослинності заповідника, результати дослідження впливу пожеж на степову екосистему у більшому обсязі були висвітлені у науковій літературі. Значний внесок у дослідження процесів постпірогенної демутації рослинності асканійського степу здійснили Є. П. Веденьков (Vedenkov, 1996), Н. Ю. Дрогобич (Drogobych, 1977, 2000, 2010), В. С. Ткаченко (Tkachenko, 2010), В. В. Шаповал (Sharoval, 2014, 2014a).

Пожежі на території асканійського степу трапляються досить часто, так, згідно з матеріалами Є. П. Веденькова та Н. Ю. Дрогобич за період з 1968 р. по 1993 р. на території природного ядра Біосферного заповідника зареєстровано 61 випадок загорання степу, з яких 42 було віднесено до пожеж (Vedenkov, 1993). Таким чином, більшість території природного ядра заповідника являє собою певну стадію постпірогенного відновлення (рис. 1).



Рис. 1. Картохема розташування згарищ на території природного ядра Біосферного заповідника «Асканія-Нова» (1992–2014 рр.)
Картохема наведена за архівними матеріалами Н. Ю. Дрогобич та І. К. Поліщука.

За результатами багатьох науковців, що вивчають питання степової пірології (Orpin, 2003; Nagumanova, 2005; Gavrylenko, 2005, 2007; Tkachenko, 2009) встановлено, що на постпірогенну демутацію степової рослинності впливає цілий комплекс чинників: пора року виникнення пожежі; стан рослинності на момент пожежі; кількість накопиченої мортмаси; гідротермічні умови до і після пожежі; тривалість міжпожежного періоду; особливості рельєфу.

За фізико-географічним районуванням територія заповідника відноситься до Степової зони, Південностепової підзони, Присивасько-Приазовської низовинної області (Geografichna..., 1989). За геоботанічним районуванням вона належить до Асканійського геоботанічного району, Чаплинсько-Якимівсько-Приазовського геоботанічного округу типчаково-ковилових степів на темно-каштанових залишково-

солонцюватих ґрунтах та чорноземах південних залишково-солонцюватих і подових лук; смуги типчаково-ковилових степів; Приазовсько-Чорноморської степової підпровінції; Причорноморської (Понтичної) степової провінції; Європейсько-Азіатської степової області (Geobotanische..., 1977).

Заповідний степ, де проводяться моніторингові дослідження стану рослинності, є модельним об'єктом для вивчення особливостей постпірогенної демутації. Оскільки наявні матеріали багаторічних спостережень за динамікою продуктивності, зміною яскравості видів судинних рослин на постійних стаціонарах та пробних площах дають змогу для детального дослідження реакції степових рослинних угруповань на вплив вогню.

Метою роботи є оцінка постпірогенного відновлення рослинних угруповань біднорізотравного типчаково-ковилового степу, що охороняється в Біосферному заповіднику «Асканія-Нова».

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Геоботанічні описи рослинності проводилися з використанням основних методологічних принципів еколого-флористичної класифікації (Serebrjakov, 1962; Braun-Blanquet, 1964) на пробних площах $10 \times 10 \text{ м}^2$. Координати ділянок, що описувалися, зафіксовано GPS навігатором Lowrance iFinder з 12-канальним GPS/WAAS приймачем. Всього здійснено 300 описів, що репрезентують стан рослинності за спонтанної динаміки на діл. «Стара» (описи 2011 р.) та після пожежі, що сталася у 2012 р. (описи 2013 р.). Описи рослинності здійснювалися в червні-липні. Визначення рослин проводилось за «Определителем высших растений Украины» (Opredelitel..., 1987). Номенклатурні назви рослин відповідають чеклісту судинних рослин України (Mosyakin, 1999). Опис ґрунтових умов здійснений за Г. М. Карасьовим (Karasev, 1962).

До аналізу багаторічних даних надземної фітомаси рослинних угруповань постпірогенної серії залучено матеріали Н. Ю. Дрогобич за 2008–2009 рр. (Drogobych, 2010a), та власні дані (за 2011–2015 рр.). Відбір надземної фітомаси здійснювався згідно уніфікованої методики (Rodin, 1967; Jaroshenko, 1969; Ramenskij, 1971; Gortinskij, 1971) у період розпалу вегетації домінантів-едафікаторів рослинних угруповань (травень-червень) на ділянках площею $0,5 \text{ м}^2$ в п'ятикратній повторності. Характеристика ділянок відбору зразків укісної маси наведена в таблиці 1.

Таблиця 1

Характеристика стаціонарних ділянок

Місце відбору зразків	Форма рельєфу	Рослинні угруповання	Тип ґрунту	Дата останньої пожежі
ділянка «Стара» (квартал 43–44)	вододіл (плакор)	<i>Stipa ucrainica</i> (+ <i>S. lessingiana</i> + <i>S. capillata</i>) + <i>Festuca valesiaca</i>	темно-каштанові середньосолонцюваті	04–05 серпня 2012 р.
	схил	<i>Poa angustifolia</i> + <i>Carex praecox</i>	темно-каштанові осолоділі	
	під	<i>Poa angustifolia</i> + <i>Elytrigia pseudocaesia</i>	глейосолоді	
масив «Південний» (квартал 68)	вододіл (плакор)	<i>Stipa ucrainica</i> (+ <i>S. lessingiana</i> + <i>S. capillata</i>) + <i>Festuca valesiaca</i>	темно-каштанові слабкосолонцюваті	24 липня 2007 р.

Примітка: географічні координати пробних площ: діл. «Стара»: плакор (N 46°27'29.56"; E 33°54'22.69"), схил (N 46°27'26.17"; E 33°54'37.11"), під (N 46°27'28.88"; E 33°54'58.67"); мас. «Південний», кв. 68 (N 46°27'17.55"; E 34°00'19.13").

Отримані зразки надземної фітомаси розбирали на основні фракції – біомаса (жива органічна речовина рослинного походження) та мортмаса (мертва органічна речовина рослинного походження). В складі біомаси виділялися окремо злаки (за

видами), осоки, одно- та багаторічне різно трав'я, спорові рослини. Фракція мортмаси розділялася на сухостій (рослинні рештки, що зберігають зв'язок з материнською особиною) та підстилку (рослинні рештки, що втратили зв'язок з материнською особиною). Проби зважувалися у повітряно-сухому стані на технічних терезах (модель ВЛТК-500 г) з точністю до 0,1 г. Основні терміни подано за Л. Є. Родіним (Rodin, 1967; Mirkin, 1983).

Біоморфологічна характеристика рослин наведена за класифікацією Раункієра (Raunkiaer, 1934). Інформація по кліматичним показникам надана метеорологічною станцією «Асканія-Нова». Розрахунок дати стійкого переходу середньодобової температури повітря вище 5 °С та визначення суми активних температур проводилися з використанням щоденної середньої добової температури для кожного конкретного року за усталеною методикою (Kelchevskaja, 1971). Дані по запасам загальної вологи в ґрунті за 2012–2015 рр. наведено за матеріалами старшого наукового співробітника С. С. Звєгінцова, старшого наукового співробітника, кандидата біологічних наук Є. М. Моргун і старшого наукового співробітника Т. І. Ушачової. Розрахована вологість в'янення у шарі 0–50 см для темно-каштанових ґрунтів за даними С. С. Звєгінцова (Litopys..., 2013). Для обробки даних використовувалися методи статистичного аналізу (Yvanter, 2000). Розрахунок статистичних показників проводився в програмному середовищі Microsoft Excel, 2007.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Дослідження постпірогенного відновлення рослинності на ділянці «Стара» було розпочато після пожеж 08.09.1972 та 03.09.1974, коли локально вигоріли території на плакорі та в поду (Drogobych, 2000). Наступна пожежа, що цілком охопила дану територію, сталася лише через 38 років – 05.08.2012 р. За цей проміжок часу було накопичено дані по запасам надземної і підземної фітомаси, проведено фенологічний моніторинг за модельними видами рослинних угруповань, здійснено геоботанічне картування ділянки (Vedenkov at al., 1981; Drogobych, 2010; Shapoval, 2013). Таким чином, зібрано значний матеріал, що характеризує стан рослинних угруповань до пожежі у 2012 р.

Як вже було відмічено, на процес постпірогенного відновлення рослинності потужний вплив чинять гідротермічні умови кожного конкретного року. Тому, нижче наводимо основну інформацію стосовно волого- та теплозабезпечення вегетаційних сезонів за період з 2012 р. по 2015 р. (табл. 2). Оскільки вегетаційний сезон для більшості видів рослин асканійського степу розпочинається в березні, а в липні настає період літньої діпаузи, тому оцінка волого- та теплозабезпечення приводиться саме для періоду березень–червень.

На характеристиці метеорологічних умов у 2012 р., як таких, що обумовили стан рослинності до пожежі, зупинимось дещо детальніше. Станом на квітень в ґрунті спостерігався дефіцит запасів продуктивної вологи через низьку кількість атмосферних опадів у попередні місяці. Загалом, у 2012 р. випало лише 297,3 мм опадів або 74 % від середньої багаторічної суми, а також спостерігався нехарактерний сезонний розподіл атмосферних опадів та різка посушливість окремих періодів даного року (квітень, червень–липень, вересень–листопад) (Litopys..., 2012). Таким чином, затяжний посушливий період, що відмічався як до пожежі, так і після неї, визначив хід процесу постпірогенної демуатації рослинного покриву.

Як наведено в таблиці 2, найкращим за вологозабезпеченням виступає вегетаційний сезон 2015 р., під час якого випало 169,8 мм опадів, що становить 123 % від середнього багаторічного показника. Це створило оптимальні умови для накопичення загальної вологи в ґрунті на початку вегетаційного сезону. Засушливими умовами характеризувався вегетаційний сезон 2013 р., під час якого випало лише 67,9 % від норми атмосферних опадів. Причому, максимальна кількість опадів випала в червні, в той час, як за квітень випало лише 13,2 % від багаторічного показника для даного місяця, а в травні – 16,6 %, тобто на початку вегетаційного

сезону спостерігався дефіцит атмосферних опадів. Запаси загальної вологи в 0–50 см шарі ґрунту, де зосереджена більша частина коренів рослин, на початку та в розпал вегетації практично тотожні з показником розрахованої вологості в'янення, що свідчить про засушливі ґрунтові умови. Також, внаслідок пожежі у 2012 р., поверхня ґрунту стала оголеною від мортмаси, що інтенсифікувало процеси випаровування. Отже, найбільш посушливими умовами характеризувалися вегетаційні сезони до (2012 р.) та наступного року після пожежі (2013 р.), а найбільш сприятливим за вологозабезпеченням виступає вегетаційний сезон 2015 р.

Таблиця 2

Волого- та теплозабезпечення вегетаційних сезонів за період з 2012–2015 рр.

Показники	2012 (до пожежі)	2013 (1-й рік після пожежі)	2014 (2-й рік після пожежі)	2015 (3-й рік після пожежі)
Дата стійкого переходу середньодобової температури повітря вище 5°C	18.03	31.03	11.03	26.03
Сума активних температур (вище 10°C) за період березень–червень (°C)	816,6	766,9	616,9	563,7
Кількість атмосферних опадів за березень–червень (мм)	134,4 (max 41,2 % у травні)	93,7 (max 46,9 % у червні)	136,3 (max 66,8 % у червні)	169,8 (max 30,5 % у березні)
Запаси загальної вологи у 0–50 см шарі темно-каштанового ґрунту на початку вегетації (квітень) на плакорі діл. «Стара» (мм)	51,93	79,23	97,5	141,1
Запаси загальної вологи у 0–50 см шарі темно-каштанового ґрунту в розпал вегетації домінантів-едифікаторів (травень-червень) на плакорі діл. «Стара» (мм)	–	76,75	96,0	95,3
Розрахована вологість в'янення у шарі 0–50 см для темно-каштанових ґрунтів	77,95			

Через місяць після пожежі на ділянці «Стара» (17.09.2012 р.) було проведено облік вегетуючих видів судинних рослин, що відновили розвиток. В результаті зареєстровано 33 види рослин, що належать до 31 роду з 17 родин. Домінуючими за кількістю видів виступають родини Asteraceae (*Artemisia austriaca* Jacq., *Carduus uncinatus* M. Bieb., *Crepis ramosissima* D'Urv., *Lactuca serriola* L., *Tragopogon major* Jacq.) та Poaceae (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev, *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Poa angustifolia* L.). Більшість серед відновлених видів формують багаторічні полікарпічні трави (23 види – 69,7 %), з них довгокореневищними є 8 видів, стрижнекореневищними – 6, короткокореневищними – 3, на щільнодернинні та коренепаросткові припадає по 2 види, решта – бульбові та цибулинні (по 1 виду відповідно). Решта – види одно- та дворічного різнотрав'я (7 видів), чагарнички геоксильного типу (2) та напівчагарнички (1 вид).

Розподіл видів за локалізацією бруньок поновлення щодо субстрату (біоморфотипи Раункієра) має наступний вигляд: абсолютна більшість (21 вид або 63,6 %) представлені гемікриптофітами; геофіти – 6 видів (18,2 %), на хамефіти і терофіти припадає по 3 види. Загалом у біоморфологічному складі флори судинних рослин заповідного степу переважають види однорічного різнотрав'я, а за біоморфологічною класифікацією Раункієра – терофіти.

В результаті постійних спостережень на геоботанічних стаціонарах екологічного ряду «плакор→схил→під» діл. «Стара» на протязі 2013–2015 рр.

встановлено, що загальне проективне покриття травостою за даний проміжок часу змінилося наступним чином: 1) на плакорі – 50 % (2013 р.) → 55 % (2014 р.) → 75 % (2015 р.); 2) на схилі – 75 % (2013 р.) → 70 % (2014 р.) → 85 % (2015 р.); 3) в поду – 60 % (2013 р.) → 75 % (2014 р.) → 90 % (2015 р.). Загальне проективне покриття до пожежі становило на плакорі – 85–90 %; схилі – 80–90 %; в поду – 90–100 %. Різке підвищення загального проективного покриття на усіх стаціонарах у 2015 р. насамперед пов'язано з значною кількістю атмосферних опадів за вегетаційний сезон (123 % від норми) і як наслідок – з достатніми запасами загальної вологи в ґрунті (табл. 2), а також поступовим відновленням в травостої видів-ефікаторів. Таким чином, вже на третій рік після пожежі, за сприятливих метеорологічних умов, загальне проективне покриття травостою близьке за значенням до показників допожежного стану.

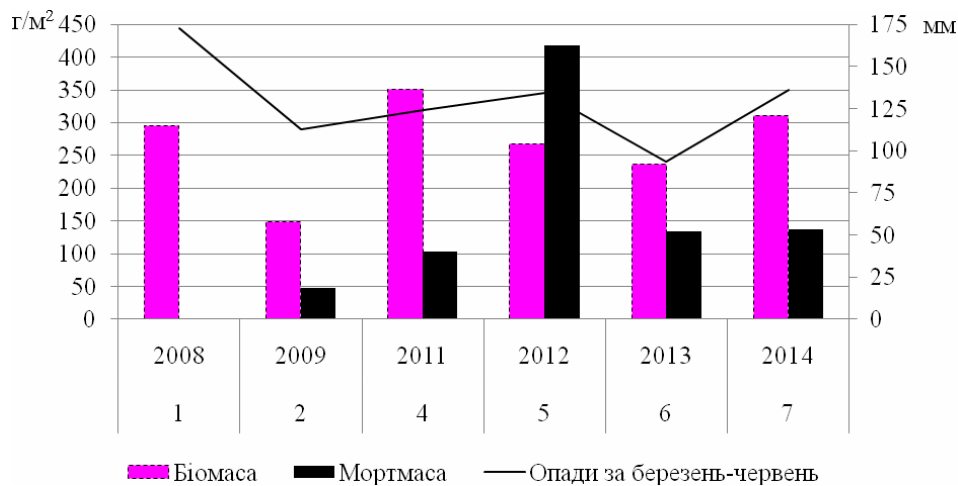
Як відмічено рядом авторів (Malysheva, 2000; Nagumanova, 2005; Rjabcov, 2006; Gavrylenko et al., 2007; Ylyna, 2011) і підтверджено власними дослідженнями, внаслідок пожеж, що сталися наприкінці літа, знижується рясність та надземна фітопродукція щільнодернинних видів злаків (особливо *Festuca valesiaca*), натомість підвищується участь в травостої кореневищних злаків, у нашому випадку, після пожежі було зафіксовано спалах рясності виду *Leymus ramosus*. Так, за результатами дослідження надземної фітомаси у 2013 р. (перший після пожежі рік) на постійних геоботанічних стаціонарах плакору діл. «Стара», встановлено, що надземна фітомаса *Stipa ucrainica* порівняно з 2012 р. (до пожежі) зменшилася у 3,2 рази, а у *Festuca valesiaca* – у 12,8 раз. Після пожежі було знайдено значну кількість дернин, центральна частина яких була мертвою і вигорілою, а відновлення відбувалося лише по периметру дернини. Дане явище пояснюється присутністю у травостої великої кількості особин середньовікового (g_2) та старого (g_3) генеративного вікового стану, у яких починає відмирати центральна частина дернини, з наступним накопиченням в ній мертвих органічних решток рослинного походження. А ось особини, що належать до сеньного онтогенетичного періоду, внаслідок пожежі гинуть повністю, на що звертав увагу ще М. С. Шалит (Shalyt, 1935) під час дослідження процесів постпірогенного відновлення ділянки заповідного степу, що вигоріла 19 травня 1927 р. Паралельно з тимчасовим пригніченням щільнодернинних злаків в умовах плакору, на перший рік після пожежі, відмічено зростання продуктивності кореневищного злаку з численними підземними бруньками поновлення *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev приблизно у 2 рази ($10,1 \pm 3,23$ г/м² у 2012 р. проти $22,5 \pm 9,4$ г/м² у 2013 р.). Проте, уже у 2014–2015 рр. продуктивність даного виду стала практично на допожежному рівні – $10,0 \pm 8,90$ г/м². Загалом, за попередніми дослідженнями В. Шаповала (Shapoval, 2014a), було встановлено, що «...до пірогенних сукцесій добре адаптуються біоморфи типу гіпогеогенно-кореневищного злака зі спеціалізованою формою дезінтеграції та численними бруньками поновлення і сплячими бруньками. Через це у ряду стрестолерантності до пірогенного фактору дернинні злаки зональної рослинності беззаперечно поступаються мезоморфним інтразональним фітокомпонентам: *Festuca valesiaca* < *Stipa ucrainica*, *S. capillata* L. < *Poa angustifolia* < *Bromopsis inermis* < *Elytrigia repens* < *Leymus ramosus*, – і ключ до розуміння лежить саме у площині екобіоморфологічної спеціалізації та ценопопуляційної стратегії рослин».

Характерним явищем для процесу постпірогенного відновлення є збільшення рясності видів одно- та дворічного різотрав'я, що подекуди формують потужні аспекти (*Carduus uncinatus* (на плакорі у 2014–2015 рр.), *Sisymbrium altissimum* (на плакорі у 2013 р., а у 2014–2015 рр. в поду), *Vicia villosa* (в поду 2013 р.). Так, *Sisymbrium altissimum*, мезофітний озимий однорічник (життєва форма «перекоти-поле»), у фітоценозах поду в 2014 р. складав за масою 65,5 % від біомаси, а у 2015 р. – 45,2 %. Значне поширення даного виду у фітоценозах поду пояснюється наявністю після пожежі вільних площ (до 60 %), особливістю життєвої форми даного виду, що забезпечує поширення насіння на значну територію. В екологічному ряду «плакор→схил→під» за умовами зволоження саме в поду сформовано сприятливі умови для даного мезофітного виду.

Після пожеж значного впливу зазнають степові лишайники, які згодом досить повільно поновляються в травостої. За даними Н. Ю. Дрогобич в умовах типчаково-ковилового степу на вододілах лишайникова синюзія за масою не досягає допожежного рівня навіть за 35 років. (Drogobych, 2010). Результати дослідження впливу пожеж на ґрунтові водорості на території природного ядра біосферного заповідника «Асканія-Нова» відображені в роботі В. В. Щербини та співавторів (Scherbina et al., 2014). Дослідники зазначають, що за умов постпірогенного відновлення степових фітоценозів з подальшим формуванням розрідженого травостою, створюються сприятливі умови для розвитку світлолюбних видів водоростей, більшість з яких належить до Cyanophyta. Також автори відмічають, що за умов абсолютної заповідності, при зростанні загального проективного покриття травостою та значного накопичення підстилки, загальне видове різноманіття ґрунтових водоростей зменшується.

Таким чином, зміни, що виникають у рослинних угрупованнях внаслідок впливу пожеж (зменшення рясності доміантних видів рослин, знищення лишайникового покриву, звільнення території від мертвої органіки рослинного походження, а тому збільшення площі відкритого ґрунту), сприяють значному підвищенню рясності в травостої рослин одно- та дворічного різнотрав'я, підвищенню кількості світлолюбних видів ґрунтових водоростей, а також поширенню кореневищного виду *Leymus ramosus* на вододілах. Проте, вже на 2–3 рік, за наявності сприятливих умов, види-ефікатори рослинних угруповань відновлюють свої позиції в травостої.

Результати дослідження наземної фітомаси типчаково-ковилового (*Stipa ucrainica* (*S. lessingiana*, *S. capillata*) + *Festuca valesiaca*) рослинного угруповання на вододілі 68 кв. масиву «Південний», що знаходяться на різних стадіях постпірогенного відновлення після подвійного впливу пожеж у 2007 р. (лютий, липень) та в залежності від атмосферних опадів відображені на рисунку 2.



1–7 – роки після пожежі

Рис. 2. Динаміка надземної біомаси та мортмаси типчаково-ковилового угруповання масиву «Південний» кв. 68 залежно від кількості опадів та після впливу пожежі у 2007 р.

Завдяки значній кількості опадів (172,7 мм) за березень-червень в 2008 р. (перший вегетаційний сезон після пожежі), показник біомаси (296 г/м²) досягнув рівня середнього багаторічного показника (294,1±20,91 г/м²). Проте, за масою щільнодернинні злаки становили всього 67 г/м² або 22,5 %, а абсолютну більшість склали види-однорічники – 218 г/м² або 73,6 %. А вже в наступні роки щільнодернинні злаки зайняли домінуючі позиції в травостої.

Зовсім інша ситуація спостерігалася при постірогенному відновленню рослинних угруповань екологічного ряду «плакор (*Stipa ucrainica* (*S. lessingiana*, *S. capillata*) + *Festuca valesiaca*) → схил (*Poa angustifolia* + *Carex praecox*) → під (*Poa angustifolia* + *Elytrigia pseudocaesia*)» ділянки «Стара» за результатами дослідження надземної фітомаси, що відображено на рисунку 3.

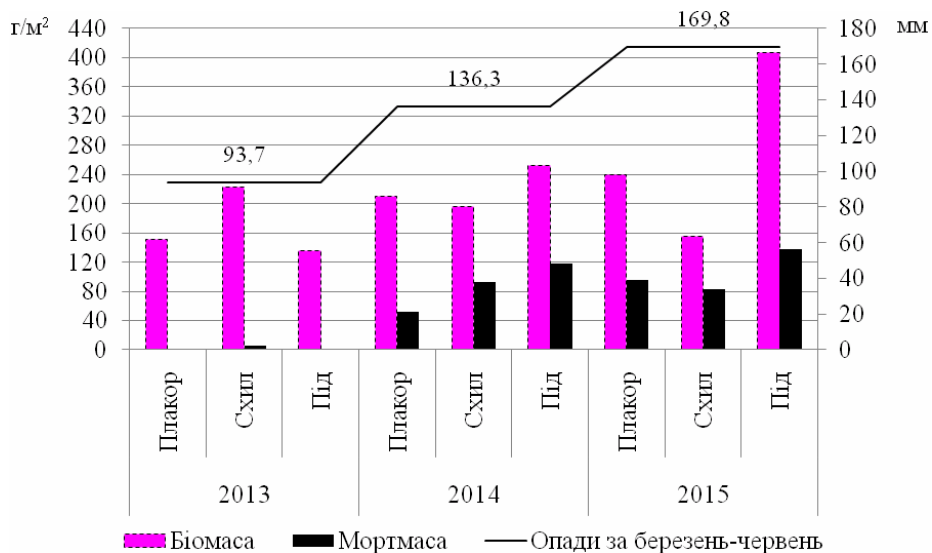


Рис. 3. Динаміка надземної біомаси та мортмаси зональних та інтразональних рослинних угруповань в екологічному ряду «плакор → схил → під» діл. «Стара» залежно від кількості опадів та після пожежі у серпні 2012 р.

Середні багаторічні показники (дані за період 1996–2012 рр.) біомаси та мортмаси зональних рослинних угруповань на плакорі діл. «Стара» за спонтанної динаміки становлять $292,2 \pm 15,25$ г/м² та $301,5 \pm 38,28$ г/м² відповідно; на схилі – $327,2 \pm 23,51$ г/м² та $590,4 \pm 56,09$ г/м²; в поду – $349,8 \pm 20,99$ г/м² та $525,1 \pm 54,70$ г/м² (Gofman, 2014). Таким чином, показники біомаси по всіх трьох стаціонарах практично не різняться, проте мортмаса у 2,7–3,7 рази перевищує значення біомаси. Що сприяло сильному прогоранню верхнього шару ґрунту під час пожежі і як наслідок – масштабне пошкодження куртин домінуючих видів.

Як було зазначено вище, перший вегетаційний період 2013 р характеризувався посушливими умовами та низькою кількістю атмосферних опадів за березень-червень, а також за рік – лише 67,9 % від середньої багаторічної норми. Дефіцит атмосферної та ґрунтової вологи (див. табл. 2) не сприяв активному відновленню надземної фітомаси на всіх стаціонарах екологічного ряду. Лише на схилі спостерігався максимум біомаси, що сформований домінантним видом *Poa angustifolia* (86,7 %). А на плакорі та в поду за масою домінували представники однорічного різотрав'я (34,5 % та 38 % відповідно).

Вже з 2014 р. на плакорі домінантні позиції за масою займали щільнодернинні злаки (*Stipa ucrainica*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* (L.) Pers.). На схилі домінантний вид *Poa angustifolia* зберіг панівну позицію за масою (82,4 %). Натомість в поду основну частку становили однорічники 71 %, особливо вид *Sisymbrium altissimum*.

В наступному 2015 р. спостерігалася значне підвищення надземної біомаси у фітоценозах поду до $407,0 \pm 25,16$ г/м² де за масою переважала група однорічного різотрав'я (47,9 %), але частка *Poa angustifolia* в цьому році також значно збільшилася (39,1 %).

Накопичення запасів мортмаси в зональних рослинних угрупованнях, де домінантами-едифікаторами виступають щільнодернинні види злаків, вже на 5-й рік можуть досягати середньостатистичних показників, який для даного рослинного угруповання становить $450,0 \pm 47,66$ г/м². Відомо, що рівень запасів мортмаси в цілому, залежить від кількості біомаси попереднього року, гідротермічних умов та наявності консументного блоку. Однак, степові заповідні екосистеми є неповночленими, оскільки в них практично відсутній або послаблений блок верхньої частини екологічної піраміди (Gavrylenko, 2007), тому значне накопичення мортмаси в степових заповідниках – це справа часу.

ВИСНОВКИ

В результаті дослідження постпірогенного відновлення рослинних угруповань заповідного степу «Асканія-Нова» було встановлено:

1) більшість рослин, які через місяць після впливу пожежі відновили відростання надземної частини, представлені довгокореневищними та стрижнекореневими багаторічними полікарпічними травами, гемікриптофітами;

2) загальне проективне покриття на трьох стаціонарних ділянках екологічного ряду «плакор → схил → під» діл. «Стара» досягнуло допожежного рівня на 3 рік після пожежі, за умов достатнього зволоження;

3) на наступний після пожежі рік спостерігається значний спалах рясності рослин одно- та дворічного різнотрав'я, зменшення рясності щільнодернинних злаків (особливо *Festuca valesiaca*), підвищення кількості світлолюбних видів ґрунтових водоростей, а також поширення кореневищного виду *Leymus ramosus* на вододілах;

4) через 2–3 роки щільнодернинні злаки поступово відновлюють свої позиції в травостої;

5) в інтразональних рослинних угрупованнях схилу діл. «Стара» довгокореневищний домінантний вид *Poa angustifolia* вже на перший рік відновився, але в поду і на 3 рік після пожежі домінуючі позиції за масою та проективним покриттям займають види-однорічники, особливо *Sisymbrium altissimum*.

Отже, внаслідок впливу пожеж на території абсолютно-заповідного степу порушується хронологічний ряд моніторингових досліджень, відбувається загальна ксеризація екотопів, що підсилюється настанням посушливих років після пожежі та призводить до тимчасового пригнічення домінуючих видів, особливо – щільнодернинних.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien-New York, Springer-Verlag.

Drogobych, N. Ju., 1977. Vplyv pozhezhi na nasinnevu produktyvnist stepovyh zlakiv [The impact of fire on seed productivity of steppe cereals], Ohorona pryrody na pivdni Ukrainy, Nauk. dumka, Kiev, 67–68 (in Ukrainian).

Drogobych, N. E., 2000. Postpirognennaja dinamika nadzemnoj fitomassy stepnyh fitocenozov prichernomorja [Postpyrogenic dynamics of aboveground biomass of Black Sea steppe phytocenoses], Mat. mezhdunar. simpoziuma Stepi Severnoj Evrazii: strategija sohranennija prirodnogo raznoobrazija i stepnogo prirodopolzovanija v XXI veke, Orenburg, 148–150 (in Russian).

Drogobych, N. Ju., 2010. Monitoryng postpirognennogo vidnovlennja askanijskyh

stepovyh fitocenoziv [Monitoring for postpyrogenic recovery of Ascanian steppe plant communities], Tezy dopovidej III-j vidkrytyj zizd fitobiologiv Hersonshhyny (Herson, 20 travnja 2010 r.), Herson, 19 (in Ukrainian).

Drogobych, N. Ju., 2010 (a). Vyvchyty spontanni ta alogenni zminy roslynnosti pryrodnogo jadra Biosfernogo zapovidnyka «Askanija-Nova» [Explore the spontaneous and allogenic changes vegetation of natural core Biosphere Reserve «Askania Nova»], Zvit pro naukovo-doslidnu robotu (zakljuchnyj), № DR 0106U002556; DO № 0211U002261. Ch. 1., Askanija-Nova, 46–68.

Gavrylenko, V. S., 2005. Stepnoj pozhar v Biosfernom zapovednike «Askanija-Nova» imeni F. Je. Falc-Fejna [Steppes fire in the Biosphere Reserve «Askania Nova» named after F. E. Faltz-Fein]. Stepnoj bjuulleten, 19, 26–27 (in Russian).

- Gavrylenko, V. S., 2007.** Nekotorye ytygy zapovednogo stepevedenija: chego hotely, chto poluchyly, chto mozhet byt? [Some results of stepevedeniya reserve: what they wanted, that got to be?], *Mat. mizhnar. nauk. konf. «Zapovidni stepy Ukrainy. Stan ta perspektyvy ih zberezhenija»* (Askaniya-Nova, 18–22 veresnja 2007 r.), 16–19 (in Russian).
- Gavrylenko, V. S., 2011.** Sistema preduprezhdenija stepnyh pozharov, prichiny ih vozniknovenija i sposoby tushenija v Biosfernom zapovednike «Askaniya-Nova» [A system of prevention of steppe fires, origin of the fires and methods of fire extinguishing in the Biosphere reserve «Askaniya-Nova»], *Visti Biosfermogo zapovidnika «Askaniya-Nova»*, 13, 64–77 (in Russian).
- Gavrylenko, V. S., Drogobych, N. Ju., Polishhuk, I. K., 2007.** Vplyv stepovyh pozhez na stan fito- ta zoocenozy Biosfermogo zapovidnyka «Askaniya-Nova» [Influence of steppe fires on state and phyto zoocenoses Biosphere Reserve «Askaniya-Nova»], *Mat. mizhnar. nauk. konf. «Zapovidni stepy Ukrainy. Stan ta perspektyvy ih zberezhenija»*, Armjansk, NP Andreev O. V., 20–23 (in Ukrainian).
- Geobotanichne rajonuvannja Ukrainkoj RSR** [Geobotanical zoning Ukrainian SSR], 1977, Nauk. dumka, Kyiv (in Ukrainian).
- Geografichna encyklopedija Ukrainy** [Geographic Encyclopedia of Ukraine], 1989, Ukrainska encyklopedija, Kyiv (in Ukrainian).
- Gofman, O. P., 2014.** Koreljacijnyj analiz dynamiky nadzemnoi fitomasy roslynnosti askanijskogo stepu za period 1996–2012 rr. u zvjazku z kil'kistju opadiv [Correlation of dynamic of above-ground phytomass of vegetation of askanian steppe is in connection with the quantity of precipitations], *Naukovi zapysky NaUKMA*, 158: Biologija ta ekologija, 70–78 (in Ukrainian).
- Gortinskij, G. P., 1971.** Proekt unifikacii osnovnyh terminov po pervichnoj produktivnosti [The project of unification of the basic terms of primary productivity], *Ocherednye zadachi biogeocenologii i itogi robot biogeocenologicheskikh stacionarov*, Ch. 1., Leningrad, 57–71 (in Russian).
- Jaroshenko, P. D., 1969.** Geobotanika: Podobie dlja studentov pedvuzov [Geobotany: Similarity for students of pedagogical institutes], *Prosveshhenie*, Moscow (in Russian).
- Karasev, G. M., 1962.** Botanicheskij park «Askaniya-Nova» (itogi robot) [Botanical Park «Askaniya-Nova» (results of work)], *Gosselhozizdat USSR*, Kiev, 9–12 (in Russian).
- Kelchevskaja, L. S., 1971.** Metody obrabotky nabljudenij v agroklimatologii [Methods of processing observations agroclimatology], *Metodycheskoe posobyje, Gydrometeorologicheskoe yzdatelstvo*, Leningrad, 13 (in Russian).
- Litopys pryrody Biosfermogo zapovidnyka «Askaniya-Nova» za 2012 r.** [Nature Chronicle of the Biosphere Reserve «Askaniya-Nova» for 2012], Askaniya-Nova, 30 (in Ukrainian).
- Litopys pryrody Biosfermogo zapovidnyka «Askaniya-Nova» za 2013 r.** [Nature Chronicle of the Biosphere Reserve «Askaniya-Nova» for 2013], Askaniya-Nova, 31 (in Ukrainian).
- Malysheva, G. S., Malahovskij, P. D., 2000.** Pozhary y ih vlyjanye na rastytel'nost' suhyh stepej [Fires and their impact on the vegetation of the dry steppes], *Bot. zhurn.*, 85 (1), 96–103 (in Russian).
- Mirkin, B. M., Rozenberg, G. S., 1983.** Tolkovyj slovar sovremennoj fitocenologii [The explanatory dictionary of modern phytocenology], Nauka, Moscow (in Russian).
- Mosyakin, S. L., Fedoronchuk, M. M., 1999.** Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist, Kiev, Specialized typography of scientific journals of Nat. Acad. of Sci. of Ukraine, Kyiv. 345 p.
- Nagumanova, N. G., Rjabcov, S. N., Kandibka, S. P., 2005.** Vlyjanye pyrogenogo faktora na rastytel'nost' y mezofaunu stepej [The impact of the pyrogenic factor on vegetation and steppe mesofauna], *Vestnyk OGPU*, 3 (41), 73–76 (in Russian).
- Oparin, M. L., Oparina, O. S., 2003.** Vlijanie palov na dinamiku stepnoj rastitel'nosti [Influence of burns on the dynamics of the steppe vegetation], *Povolzhskij jekologicheskij zhurnal*, 2, 158–171 (in Russian).
- Opredelitel vysshih rastenij Ukrainy** [The determinant of vascular plants of Ukraine], 1987, Nauk. dumka, Kiev (in Russian).
- Osychnjuk, V. V., 1973.** Zminy roslynnoho pokryvu stepu [Changes in steppe vegetation]. Roslynnist' URSR. Stepy, kamjanysti vidslonennja, pisky, Nauk. dumka, Kyiv (in Ukrainian).
- Ramenskij, L. G., 1971.** Uchet i opisanie rastitel'nosti (na osnove proektivnogo metoda) [Stocktaking and description of vegetation (based on projective techniques)], Nauka, Moscow, 57–100 (in Russian).
- Raunkiaer C., 1934.** The life forms of plant and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press.
- Rjabcov, S. N., 2006.** Dynamyka struktury rastytel'nyh soobshhestv pod vozdejstvyem pala [Dynamics of the structure of plant communities under the influence of fire], *Mat. III mezhdunar. nauchnoj konf. «Byoraznoobrazje y byoresursy Urala y sopredel'nyh terrytorij»*, Orenburg, 101–103 (in Russian).
- Rodin, L. E., Remezov, N. P., Bazilevich, N. I., 1967.** Metodicheskie ukazanija k izucheniju

dinamiki i biologicheskogo krugovorota v fitocenozah [Guidelines to study the dynamics and biological cycle in phytocenoses], «Nauka», Leningr. otd. (in Russian).

Scherbina, V. V., Maltseva, I. A., and Solonenko, A. N., 2014. Peculiarities of Postpyrogenic Development of Algae in Steppe Biocenoses at Askania Nova Biospheric National Park, Contemporary Problems of Ecology, 7 (2), 187–191.

Serebrjakov, Y. G., 1962. Ekologicheskaja morfologija rastenij [Ecological plant morphology], Visshaja shkola, Moskva (in Russian).

Shalyt, M.S., Kalmykova, A.A., 1935. Stepnye pozhary i ih vlijanie na rastitelnost [Steppe fires and their effects on vegetation], Botan. Journ. 20 (1), 101–110 (in Russian).

Shapoval, V. V., 2012. Flora sudynnyh roslin askanijskogo stepu [Flora of vascular plants of askanian steppe]. Askanija-Nova, FOP Andrijev O. V. (in Ukrainian).

Shapoval, V. V., 2013. Suchasnij stan ta struktura roslinnosti najstarishoi diljanky askanijskogo stepu – «Stara» (ohoronjaetsja z 1898 r.) [The present state and vegetation structure of an oldest plot of askanian steppe – «Stara» (protected since 1898)], Visti Biosfernogo zapovidnika «Askanija-Nova», 15, 22–39 (in Ukrainian).

Shapoval, V. V., Gofman, O. P., 2014. Pro suchasnyj postpirogennyj stan roslinnosti diljanky «Stara» askanijskogo stepu [About the current state of postpyrogenic vegetation of plot «Stara» of Askanian steppe], Material mizhnar. nauk. konf. VI botanichni chytannja pamjati J. K. Pachoskogo (19–22 travnja 2014 r), m. Herson, 78–80 (in Ukrainian).

Shapoval, V. V., Gofman, O. P., 2014 (a). Rezultaty monitoryngu ukisnoi masy u postpirogennyh fitocenozah zonalnoi roslinnosti askanijskogo stepu [Results of monitoring above-ground phytomass in postpyrogenic phytocenoses of Askanian steppe], Material nauk. mizhnar. nauk.-prakt. konf. Nacionalni pryrodni parky – mynule, sгодennja, majbutnje (prysvjachena 30-richchju stvorennya Shackogo nacionalnogo pryrodnogo parku, 23–25 kvitnja 2014 r.), 407 (in Ukrainian).

Tecman, F., 1840. Stepnye pozhegi i pozhary v Tavricheskoj gubernii [Steppe pozhegi and steppe fires in the Tavricheskoj province], Zemledelcheskaja gazeta, 43, ot 23.05 (in Russian).

Tkachenko, V. S., 2009. Problemy stepovoi pirologii [Problems of steppe pirology], Zap. sprava v Ukraini, 15 (2), 95–103 (in Ukrainian).

Tkachenko, V. S., Shapoval V. V., 2010. Sukcesii fitosystem diljanky «Pivnichna» Novoaskanijskogo zapovidnogo stepu u drugij polovyni XX i na pochatku XXI st. [Successions of phytosystems at the «Northen» plot of the Nova Askania protected steppe in the second half of the XX and the beginning of the XXI century], Visti Biosfernogo zapovidnyka «Askanija-Nova», 12, 21–32 (in Ukrainian).

Vedenkov, E. P., Drogobych, N. E., Karpachevskaja, E. P., Zvegincov, S. S., Nikolaeva, E. M., Reut, Ju. A., Ushacheva, T. I., 1981. Nekotorye itogi kompleksnogo izuchenija celinnoj stepi «Askanija-Nova» [Some results of a comprehensive study of virgin steppe «Askania Nova»], Nauchno-tehnicheskij bjulleten, 2, Herson, 73–76 (in Russian).

Vedenkov, E. P., Drogobych, N. Ju., 1993. Antropogennye smeny fitocenozov zapovednika «Askanija-Nova» [Anthropogenic change phytocenoses in Reserve «Askania-Nova»], Promyshlennaja botanika: sostojanie i perspektivy razvitija, Donetsk, 21–22 (in Russian).

Vedenkov, E. P., 1996. O roli pirogennogo faktora v dinamike rastitelnosti zapovednoj stepi «Askanija-Nova» [About the role of the pyrogenic factor in dynamics of vegetation reserve steppe «Askania Nova»], Rezumatele iucrarilor Simpozionului jubiliar «Rezervatia naturala «Codrii» – 25 de ani. Realizari, probleme, perspectiva», Lozova, 185–189 (in Russian).

Ylyna, V. N., 2011. Pyrogennoe vozdejstvo na rastytelnij pokrov [Pyrogenic influence on vegetation], Samarskaja luka: problemy regyonalnoj y globalnoj ekologyy, 20 (3), 4–30 (in Russian).

Yvanter, E. V., Korosov A. V., 2000. Vvedenye v kolychestvennuju byologyju [Introducing in quantitative biology], Petrozavodsk (in Russian).

Стаття надійшла в редакцію: 24.09.2015

Рекомендує до друку: канд. біол. наук, доц. В. А. Горбань