

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

М.Л. Опарин, О.С. Опарина

*Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24*

Поступила в редакцию 05.03.03 г.

Влияние палов на динамику степной растительности. – Опарин М.Л., Опарина О.С. – Описана динамика растительности различных вариантов степей под действием палов. Проанализирована отечественная и зарубежная литература за XX столетие. Показано отсутствие систематического изучения влияния палов на растительность Евразийских степей и наличие комплексных исследований воздействия пожаров на растительный покров Северо-Американских прерий. Обосновывается необходимость проведения комплексных исследований влияния палов на биоту Евразийских степей в связи с проблемой сохранения степного биоразнообразия и биологических ресурсов.

Ключевые слова: степь, растительность, динамика, палы.

Steppe vegetation dynamics under fire. – Oparin M.L., Oparina O.S. – The vegetation dynamics of various steppes under the influence of fire is described. Both the domestic and foreign literature of the XX century has been analyzed. The absence of any regular studies of the fire influence on the flora of the Eurasian steppes and the existence of the corresponding comprehensive studies for the North American prairies are noted. The necessity of carrying out a comprehensive research of the fire effect on the biota of the Eurasian steppes is justified in view of the problem of the preservation of steppe biodiversity and biological resources.

Key words: steppe, vegetation, dynamics, fire.

Пожары в природе до появления человека возникали от естественных причин. С развитием человеческого общества (Комаров, 1951) пожары в травянистой растительности приняли систематический характер. По данным американских авторов (Sauer, 1950; Malin, 1953), индейцы, обитавшие в американских прериях, прибегали к палам для привлечения на свежие пастбища бизонов и других копытных. Н.Ф. Комаров (1951) считает, что с возникновением производящего хозяйства человек начал использовать палы с целью улучшения пастбищ для домашнего скота. Это произошло на территории Евразийских степей в энеолите (Мерперт, 1974). Кроме того, человек прибегал к использованию палов и в целях охоты, это явление до сих пор имеет место в саваннах Африки (Rue A. de la et al., 1957). С.В. Кириков (1983), описывая влияние человека на природу степной зоны Европейской части СССР в X – XIX вв., указывает на широкое использование палов в военных целях как степными кочевниками, так и оседлым славянским земледельческим населением.

По мнению целого ряда авторов (Данилов, 1936; Родин, 1946, 1981; Лавренко, 1950; Комаров, 1951; Семенова-Тян-Шанская, 1966; Работнов, 1978), растительность аридных и семиаридных территорий сформировалась под действием пирогенного фактора. За период тысячелетнего свирепствования ежегодных весенних и

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

осенних палов виды, не имеющие или не развившие полезных признаков против огня, давно выпали из степного травостоя, сохранилось же все то, что более или менее хорошо защищено от палов.

Палы оставались одним из мощных трансформирующих растительность факторов в степях до их распашки. В западной половине европейской части степной зоны распашки приобрели сплошной характер в конце XVIII – первой половине XIX вв., а в восточной части – во второй половине XIX – первой половине XX вв. После этого роль палов как одного из основных трансформирующих степные экосистемы факторов значительно сократилась. Однако и в настоящее время палы в степях имеют место, но чаще всего являются следствием неосторожного обращения людей с огнем в период наибольшей сухости степной растительности. Как правило, в Заволжье палы на целинных степных участках возникают нерегулярно в июле – начале августа, в период уборки озимых и яровых зерновых при выжигании соломы, которое в настоящее время практикуется довольно широко. Вероятность палов резко возрастает в засушливые годы. Кроме того, следует отдельно упомянуть и палы в степи, которые практически ежегодно возникают на целинных массивах вокруг дачных поселков из-за неосторожного обращения с огнем горожан в рекреационной зоне.

Авторы статьи наблюдали пал 27 мая 2003 г. на охраняемом с 1996 г. участке сухой степи в центральной части сыртового Заволжья. Он возник либо от неосторожного курения водителя транспортного средства, либо из-за искры из выхлопной трубы трактора. Передвижение по грунтовой дороге на этой территории происходит очень редко. До начала 90-х гг. описываемый участок использовался для выпаса овец, с 1994 г. выпас здесь практически не производился. Обследование, проведенное в 2002 г. (Дикарева, Опарин, 2002), показало значительное накопление ветоши. Май 2003 г. выдался сухим и жарким, но вегетация растительности, благодаря высокому увлажнению почвы за счет осадков осени 2002 г. и зимнего сезона 2002 – 2003 г., была хорошей. Степь имела выраженный зеленый аспект. Однако сухой войлок произвел эффект, который нельзя было даже представить в зеленой весенней степи. Выгорело порядка 700 га целины. После пала степь имела черный аспект, на фоне которого сохранились остатки листьев ромашника (*Tanacetum achilleifolium*), морковника (*Silaus besseri*) и кермека (*Limonium gmelinii*), – омертвевшие, но не обуглившиеся. На абсолютно черном фоне выгорела даже луговая растительность по ложбине стока балки Чилижный дол. Выделялись лишь куртины караганника (*Caragana frutescens*) с опаленными по краям побегами, которые сохранились благодаря развитию по их опушке мощного бордюра из луговых злаков.

В последней декаде августа 2002 г. мы наблюдали крупный степной пожар, охвативший несколько сотен гектаров типичной степи в нижнем течении р. Чардым – правобережного притока р. Волги. Пал возник из-за неосторожного обращения с огнем после полуторамесячной засухи и привел к полному выгоранию не только высохшей травянистой растительности, но и многочисленных здесь куртин раkitника русского (*Chamaecytisus ruthenicus*), спиреи зверобоелистной (*Spiraea hypericifolia*), бобовника (*Amygdalus nana*). По балкам сгорели заросли терна (*Prunus spinosa*), вишни (*Cerasus fruticosa*) и отдельно стоящие деревья яб-

лони (*Malus sylvestris*). Степь имела черный аспект. На черной гари четко выделялись тропинки сурков, проложенные между норами. В третьей декаде сентября после нескольких продолжительных дождей сгоревшая степь приобрела зеленый аспект за счет многочисленных всходов злаков. Весной 2003 г. степные кустарники дали густую корневую поросль по периферии сгоревших куртин.

Анализ имеющейся литературы по влиянию палов на растительность семиаридных и аридных травянистых экосистем показал, что оно имеет свою специфику в зависимости от их зональных и региональных особенностей. Остановимся на обзоре литературы о влиянии палов на растительность различных подзон степей. Палы в луговых степях описывались в работах ряда авторов. Следует отметить, что в луговых степях палы могут возникать не ежегодно, а лишь в засушливые годы. Наиболее полно влияние пала на растительность северной степи (Попереченская степь в Пензенской области) описано Е.М. Лавренко (1950). Структура растительных группировок плакоров Попереченской степи характерна для остепненного луга или переходных образований между ним и луговой степью (Лавренко, 1940). В почве хорошо выражена сплошная дернина, в то время как для более южных вариантов степей характерна прерывистая дернина. Доминирует короткокорневищный злак (*Bromopsis riparia*) и осока (*Carex ruthenica*). Дерновинные злаки играют подчиненную роль. Больше всего из дерновинных злаков *Festuca valesiaca*, в травостое разбросаны плодоносящие дернины *Stipa stenophylla* и *Stipa Joannis*. В составе обильного разнотравья преобладают корневищные виды. Количество дерновинных злаков, и ковыля в частности, увеличивается на склонах, даже пологих, с южной экспозицией. В этих условиях травостой приобретает более типичную степную структуру.

Через год после пожара, произошедшего в сентябре 1938 г., на горевших участках кое-где восстанавливались *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*, *Carex ruthenica* и двудольные *Galium boreale* и *G. verum* и др. Восстановление шло за счет сохранившихся в почве корневищ и оставшихся дерновин. На пожарище много голых пятен с широкими трещинами в почве и обожженными красноватыми надземными постройками муравьев. По мнению Е.М. Лавренко (1950), пожар оказал катастрофическое воздействие на растительный покров заповедной степи. Это объясняется очень густым травостоем, наличием значительного количества ветоши и сплошным моховым покровом, которые и явились основным горючим материалом. Пожар был настолько силен, что выгорела большая часть дернины вместе с включенными в нее корневищами растений, в результате чего обнажилась почва, на которой поселились однолетние сорняки.

Д.Ф. Федюнькин (1953) описал влияние пожара на растительность Троицкого заповедника в лесостепном Зауралье. Большой степной пожар произошел в конце лета 1936 г. и нацело уничтожил ветошь. Дерновинные злаки – ковыли, типчак (*Festuca valesiaca*), тонконог (*Koeleria cristata*) – после воздействия огня отрастают очень быстро. Уже через 10 – 15 дней после пожара степь покрывается яркой сочной зеленью. Многолетние рыхлокустовые и корневищные злаки, которые занимают в лугово-степных фитоценозах большое место, также устойчивы против пожара. Такие виды, как вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), овсец Шелля (*Helictotrichon*

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

schellianum), бескильница расставленная (*Puccinellia distans*) и некоторые другие огнем повреждаются слабо и отрастают довольно быстро. Тимофеевка степная (*Phleum phleoides*), костер безостый (*Bromopsis riparia*), полевица Сырейщикова (*Agrostis syreistschikowii*), овсец пушистый (*Helictotrichon pubescens*) оказались более чувствительны к огню и в первый год после пожара развивались слабо. Значительная часть многолетних двудольных растений задерживается в развитии или даже временно выбывает из травостоя. Это в основном мезофитные растения: ветреница (*Anemone narcissiflora*), горичвет (*Adonis wolgensis*), подмаренник северный (*Galium boreale*), прострел (*Pulsatilla vernalis*), пазник (*Achyrophorus maculatus*), ястребинка (*Hieracium umbellatum*), коровяк (*Verbascum phoeniceum*), смолевка (*Silene sibirica*), гвоздика (*Dianthus acicularis*), лобазник шестилепестный (*Filipendula hexapetalia*), кровохлебка (*Sanguisorba officinalis*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*), тысячелистник (*Achillea nobilis*), клевер люпиновидный (*Trifolium lupinaster*), валериана (*Valeriana officinalis*), молочай (*Euphorbia virgata*), качим (*Gipsophila paniculata*) и некоторые другие.

Вторая группа многолетних двудольных растений оказалась устойчивой к огню и из травостоя почти не выбывает, хорошо вегетирует, и некоторые из них в первый же год после пожара цветут и плодоносят. К ним автор относит несколько видов полыней (эстрагон – *Artemisia dracunculus*), полынь равнинную – *Artemisia campestris* и др.), тимьян Маршалла (*Thymus marschallianus*), морковник (*Silaus besseri*), солодку уральскую (*Glycyrrhiza uralensis*), кермек Гмелина (*Limonium gmelinii*), спаржу (*Asparagus officinalis*), грудницу мохнатую (*Galatella villosa*), землянику зеленую (*Fragaria viridis*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa*) и некоторые другие.

По мнению цитируемого автора, большинство многолетних двудольных трав страдает от огня не очень сильно. На горелых участках, где отсутствует мертвый растительный покров, травостой в первый год после пожара кажется разреженным, но жизненное состояние большинства видов здесь лучше, чем на негорелых участках, о чем свидетельствует большее количество цветущих и плодоносящих растений и больший вес растительной массы.

В первый год после пала количество видов растений на выгоревших участках меньше, чем в сохранившейся от воздействия огня растительности. Уже на второй год после пала растительность полностью восстанавливается и развивается значительно лучше, чем на негоревших участках. На третий год после пожара видовой состав всех фитоценозов, подвергшихся палу, не только полностью восстановился, но и стал значительно богаче, чем на негоревших участках.

Лучшее развитие растительности после выжигания подтверждают и данные укосов. Так, урожайность на выгоревших участках ниже лишь в первый год после пала, а в последующие годы она выше, чем на негоревших участках, а в отношении разнотравья этот показатель выше в два раза. Во всех изученных Д.Ф. Федюнкиным (1953) травянистых фитоценозах после пала, уничтожившего ветошь, возросла роль разнотравья. Через пять лет после пала масса ветоши вновь начинает превышать вес зеленых частей растений. Эффект выжигания сходит на нет, и полностью восстанавливается видовой состав и структура фитоценозов луговой степи. В то же время пожары губительно влияют на древесную раститель-

ность березово-осиновых колков. Пожар наносит серьезные повреждения взрослым деревьям и полностью уничтожает подрост березы и осины. Кустарники – ива, вишня, шиповник, таволга, раkitник и др. – полностью уничтожаются пожаром, но в первый же год дают большое количество корневой поросли, которая начинает цвести и плодоносить на третий год.

Следует отметить, что оба описанных наблюдения проводились в северных вариантах степи, на участках с абсолютно заповедным режимом. В обоих случаях имело место значительное накопление ветоши, обусловливавшей изменение растительности посредством резерватных смен.

Наблюдения Н.Ф. Комарова (1951) проводились в луговой степи Центрально-Черноземной области, используемой для выпаса и сенокосения. По его данным, позднеосенние и ранневесенние палы сказываются лишь на весенних аспектах травостоя. Летний травостой очень мало или ничем не отличается от травостоя негоревших участков. По мнению цитируемого автора, пал может оказать сильное воздействие на степь, если он произошел сравнительно поздно весной. На местах наблюдений Н.Ф. Комарова часть участков использовалась под выпас лошадей, другая часть выкашивалась. Покос был выборочный, и нескошенные участки обычно выжигались. Степь горела не сплошь, а участками, и в самое различное время: ранней весной, несколько позднее, а также осенью. В результате летом можно было наблюдать очень пеструю картину травостоя. Местами травостой нес явные следы пожара, но ничем не отличался от соседнего негоревшего травостоя. Местами, наоборот, последствия пожара проявлялись в сильнейшей степени угнетения травостоя; перистые ковыли вовсе не выбрасывали стеблей, ковыль волосатик нес узкие, плотно свернутые листья – явный признак довольно сильного угнетения.

Таким образом, ранние весенние и поздние осенние палы в северных степях, эксплуатируемых под выпас лошадей, оказывают более слабое воздействие на травостой, чем, например, покос в «неурочное» время.

Наблюдения, проведенные М.С. Шалыт и А.А. Калмыковой (1935), были выполнены в более южном варианте степи (типчаково-ковыльной). Эти авторы изучали восстановление степной растительности после пожара в течение нескольких лет. Они пришли к следующим выводам: в результате степного пожара уничтожаются мертвый покров и сухие листья злаков, сохраняющиеся в составе дерновин. От пожара погибают немногие дерновины злаков, главным образом крупные, рыхлые, старые дерновины, и без пожара обреченные на вымирание. Растительность после пожара отрастает довольно быстро, и уже через несколько месяцев растительный покров становится столь значительным, что может быть использован для выпаса. Многолетники и двулетники почти не уничтожаются огнем; влияние последнего сводится к временной приостановке роста и к значительному отставанию стадий развития (цветения и плодоношения) у некоторых растений. Так, ковыли не цветут и через год после пожара. Однолетники эфемеры в значительной части уничтожаются пожаром, однако их зачатки, сохраняющиеся в почве, повреждаются огнем, вероятно, лишь частично. Нормальное число однолетников в степи восстанавливается лишь через несколько лет. То же относится и к мятлику луковичному, луковички которого сохраняются в основаниях густых дерновин злаков.

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Лишайниковый покров, довольно обильный в типчаково-ковыльных степях и состоящий в основном из *Cladonia rangiformis*, *C. convoluta*, *Cornicularia steppae*, *Parmelia ryalsolea* (Лавренко, 1940), по данным цитируемых авторов, практически полностью уничтожается огнем и восстанавливается очень медленно, годами. То же можно сказать о моховом покрове, представленном в основном мхом *Tortula ruralis*.

Таким образом, на основании приведенных выше наблюдений М.С. Шалыт и А.А. Калмыковой (1935) можно сделать вывод, что влияние пожаров на растительность типчаково-ковыльных степей весьма ограничено: заметных смен растительности почти не происходит, они сводятся к уничтожению яруса низших растений, образующих моховой и лишайниковый покров в промежутках между травянистыми растениями.

В забайкальских степях влияние палов на степную растительность изучал С.И. Данилов (1936). Этот автор выяснил влияние степных пожаров на эдификаторы азиатских степей. По его наблюдениям, наиболее сильно страдают от огня плотно- и рыхло-кустовые злаки, особенно сильно – последние. *Poa botryoides*, *Koeleria gracilis*, *Festuca sp.* и другие после пала снизили свое обилие в травостое степи. Однако эти степные злаки на пожарище достаточно хорошо цвели и плодоносили. *Stipa capitata* на пройденных палом участках оставался в вегетативном состоянии и имел укороченные листья. Кроме того, этим же автором было установлено, что на участках с доминированием тырсы при повторяющихся палах происходит снижение обилия этого вида и он приобретает угнетенный вид.

Корневищный злак Забайкальских степей вострец (*Leymus ramosum*), как и другие корневищные злаки и осоки, почти не страдает от палов, поскольку их корневища располагаются в почве на более или менее значительной глубине.

Эдификатор Забайкальских танацетовых степей – стержнекорневое растение *Tanacetum sibiricum*, также не страдает от степных пожаров, поскольку его почки возобновления прикрыты сверху толстым слоем чешуй и волокон. Кроме того, пижма поздно весной выгоняет молодые побеги, когда пал уже практически невозможен.

Во времена проведения исследования С.И. Даниловым (1936) и много раньше в Забайкалье местное население ежегодно пускало палы в весенний (апрель – май) период на летние степные пастбища, чтобы освободить их от ветоши. Летние пастбища, не пройденные палом, содержали не менее 30 – 40% ветоши, что сильно понижало их производительность и кормность.

Этот же автор указывает на следующие возможные непосредственные влияния степного пала на степную растительность: 1) уничтожаются семена и плоды и вегетативные зачатки, располагающиеся на поверхности почвы; 2) уничтожается ветошь, что обеспечивает лучший рост побегов весной, но приводит к нарушению корневых систем из-за вымерзания и нарушения морозобойными трещинами на оголенной почве; 3) уменьшается накопление гумуса за счет мертвой подстилки; 4) происходит вынос мелкозема и его переотложение на невыгоревших участках.

По мнению С.И. Данилова (1936), палы являются экстенсивной формой улучшения летних пастбищ и должны быть заменены правильным пастбищеоборотом, при котором может быть сокращено или вовсе приостановлено накопление ветоши.

Н.Ф. Комаров (1951) описывает последствия степного пожара в ковыльно-типчаковой степи, произошедшего осенью 1935 г. в предгорьях Южного Алтая. Летом следующего года травостой пала имел аспект, резко отличающийся от травостоя, нетронутого пожаром. Если руководствоваться аспектом и структурой травостоя, не зная, что степь горела, то нельзя сделать вывод, что это – одна и та же ассоциация в разных состояниях.

В аспекте пожарища представлены обильно плодоносящие стебли *Festuca valesiaca*, придающие степи соломенно-бурый колорит. На фоне типчака красиво серебрится *Stipa Lessingiana*. Соломистый колорит до некоторой степени усиливается стеблями *Stipa capitata* и цветущей *Ferula gracilis*, а *Artemisia sublessingiana* не имеет почти никакого значения в аспекте степи.

Степь, нетронутая пожаром, выглядит совершенно иначе. Она сплошь голубеет от *Artemisia sublessingiana*, к ней примешивается *Kochia prostrata* и *Galatella tatarica*. На этом серо-сизом фоне кое-где слегка серебрятся одиночные ости *Stipa Lessingiana*, не имеющие никакого значения в аспекте степи. Мало меняют общий серо-сизый колорит и листья злаков (*Festuca valesiaca*, *Stipa Lessingiana*, *Stipa capitata*), так как они имеют более тусклую, менее сочную (чем на пожарище) окраску. Некоторое разнообразие в общую однотонность вносят лишь цветущие стебли *Erysimum canescens*, *Ferula gracilis* и *Stipa capitata*.

В степи, нетронутой пожаром, оба ковыля (в особенности ковыль Лессинга), а также типчак плодоносят очень скудно. Среди их дерновинок абсолютно доминируют особи, лишенные плодоносящих стеблей. На пожарище почти каждая дернинка несет обильные пучки плодоносящих стеблей. *Stipa Lessingiana*, *Stipa capitata*, *Festuca valesiaca* проходят свое развитие на пожарище значительно более ускоренными темпами.

Лишайниковый покров слабо развит на участках, нетронутых пожаром; на месте прошлогоднего пала лишайники представлены очень скудно, но они не полностью уничтожены огнем.

Степные кустарники (*Spiraea hipericifolia*, *Caragana frutex*, *Atrophaxis lanceolata*) в зоне пожара потеряли свои надземные части. Места их кустов хорошо выделяются совершенно голыми участками почвы, густо присыпанными мелким углем от сгоревших стеблей. По краям таких совершенно черных площадок поднимается молодая поросль – довольно обильная, с крупными сочными листьями. На месте сгоревших степных кустарников, местами – в огромных количествах, появляется *Tragopogon ruber*.

Видовая уплотненность травостоя (количество видов на 1 м²) в горевшем и негоревшем травостое остается одной и той же. Но от пожара заметно пострадали некоторые виды, в особенности полынь *Artemisia sublessingiana*. Ее проективное покрытие в одной серии описаний снизилось в 5 раз, в другой – в 22 раза. Пожар положительно сказался на дерновинных злаках – все они развились после пожара заметно пышнее, вследствие чего несколько возросло их проективное покрытие.

Перемены в травостое, произошедшие после пала, объясняются тем, что *Artemisia sublessingiana* пожар застал в стадии вегетации и ее побеги погибли в огне, а почки возобновления у полыни приподняты над почвой и погибают во время пала. Что касается злаков, то они, во-первых, при благоприятных метеорологических условиях обладают способностью к быстрому отрастанию; во-вторых, узел куще-

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

ния у них довольно хорошо защищен от огня погружением в почву. Эта особенность дерновин степных злаков приводит к тому, что, если пожар произошел в первой половине осени, когда приостанавливается их вегетация, или рано весной, они от него не только не страдают, но, наоборот, развиваются лучше, вследствие устранения конкуренции со стороны видов, поврежденных огнем. Корневищные злаки с полностью погруженными в почву органами вегетативного размножения, по-видимому, переносят пожар лучше дерновинных злаков (Данилов, 1936).

В.В. Иванов (1958) в монографии, посвященной степям Западного Казахстана в связи с динамикой их растительного покрова, уделяет внимание сменам растительности под влиянием степных пожаров. По его мнению, выжигание растительности чаще всего использовалось как одна из мер по улучшению качества степных пастбищ. Выжигание степей проводилось и проводится или весной, для уничтожения ветоши – «старика», т.е. очищения травостоя от прошлогодних мертвых остатков, или летом, после высыхания степи, для того чтобы получить осенью свежий зеленый ковер подрастающей травы. Весенние палы, проводимые по довольно влажной еще земле, относительно легко управляются человеком, не выходя за пределы намеченных для выжигания участков. Летние пожары охватывают значительные площади и обычно с трудом подавляются. По данным В.В. Иванова (1958), пожары в Западноказахстанской области возникали в первую половину XX в. не реже одного – двух раз за 10 лет, а в южных районах при повторяющихся сухих годах бывали еще более часто. Многие участки этих степей в 50-е гг. выгорали за 5 лет по три – четыре раза, т.е. практически ежегодно. По мнению цитируемого автора, действие летних палов на степь отрицательное. После июльских – августовских пожаров урожайность степи падает на 50% (в случае выпадения августовских осадков) и даже на 75% (если осадков мало). Растительная масса не восстанавливается и на следующий год. Степь становится более разнотравной, но по урожайности составляет 70% от невыгоревшего, более бедного в видовом отношении ковыльника.

Материалы, собранные В.В. Ивановым (1950, 1952) в 1943 – 1948 гг. при обследовании последствий 23 степных пожаров, привели его к следующим выводам:

- результаты степного пожара зависят от выгорающей растительной ассоциации, времени пожара, последующей погоды, характера и степени использования выгоревших мест;
- весеннее выжигание ковыльных и типчаковых степей уничтожает ветошь и обеспечивает более быстрое развитие растений, повышая кормовое значение пастбища;
- летние палы в ковыльных и типчаковых степях приводят к уменьшению обилия злаков;
- на участках, подвергшихся палам, происходит увеличение уровня засоления верхних горизонтов почвы, в основном из-за ее иссушения;
- выпас скота на выгоревших участках, проводимый осенью после отрастания выгоревшей летом растительности, приводит к переходу злаковых ассоциаций в белопопынно-злаковые;
- в житняковых ассоциациях на супесях и закрепленных песках летние пожары приводят к сильному засорению выгоревших участков молочаем и эфедрой;
- позднелетние пожары в белопопынных ассоциациях приводят к их превращению в белопопынно-злаковые;

- палы в чернополюнных ассоциациях приводят к уменьшению обилия полукустарничков и увеличению обилия злаков;
- палы в злаковых ассоциациях, повторяющиеся регулярно из года в год и сопровождающиеся последующим выпасом, приводят к опустыниванию;
- палы в полынных группировках вызывают их остепнение, которое выражается в увеличении удельного веса злаков по отношению к полукустарничкам.

Все авторы, изучавшие влияние палов на степную растительность, указывают на исчезновение в степи мхов и лишайников, которые очень медленно восстанавливаются после пожара (Комаров, 1951; Иванов, 1958). Кроме этого происходит сгорание мертвого покрова. По мнению ряда авторов (Федюнкин, 1953; Иванов, 1958), уничтожение яруса низших растений и ветоши приводит к изменению микроклимата ассоциаций. В.В. Иванов (1958) отмечает уменьшение продуктивности растительности во всех исследованных ассоциациях в 2 – 3 раза на следующий год после летнего пожара. Он отмечает снижение в 2 раза подземной массы растений после летних пожаров в последующие один – два года.

И.И. Тереножкин (1936) изучил влияние пала на растительность полупустыни в Волго-Уральском междуречье. По его данным, белая полынь (*Artemisia lercheana*) – эдификатор ассоциаций пустынной степи – в год пожара почти никаких признаков жизни не подает. Из однолетников появляются полевичка малая (*Eragrostis minor*) и щирица белая (*Amarantus albus*) при условии, что пожар произошёл весной или не позже начала лета, при своевременном выпадении дождей. Если пожар произошел в середине лета или своевременно не выпали дожди, поверхность остается оголенной до конца вегетационного периода. Через год после пожара урожай белой полыни составляет всего 10% исходного. Из однолетников на следующий год на месте пала сильно разрастаются эбелек (*Ceratocarpus arenarius*) и гулявник изменчивый (*Sisymbrium polymorphum*). Совершенно исчезают на выгоревших местах низшие растения: лишайники, мох *Pottia desertorum* и водоросль *Nostoc commune*. Резкая убыль полыни и столь же значительное увеличение гулявника и эбелека приводят к смене структуры ассоциации. Происходит смена аспекта, по внешнему виду выгоревшие места становятся похожими на местные молодые залежи. Общее количество растительной массы на следующий год после пожара убывает в 2 – 2.5 раза.

Выгорание белополынно-пругняковых ассоциаций через год приводит к относительно нормальному развитию прутняка (на фоне значительного сокращения обилия белой полыни), количество которого остается примерно на исходном уровне. В выгоревших белополынно-житняковых ассоциациях уже через год обилие житняка восстанавливается на прежнем уровне, а убыль белой полыни весьма существенна.

По данным Л.Е. Родина (1946), пал в серополыльнике привел в короткий срок (2 – 3 года) к резким изменениям растительности. Эдификатор *Artemisia semiarida* после пала потерял свое значение, и его место занял дерновинный злак *Stipa capitata*. Автор приходит к заключению, что выжигание злаково-полынных ценозов в полупустыне приводит к их чрезвычайно резким изменениям. Эти изменения обуславливают создание совершенно новых ценозов.

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Полыни (*Artemisia semiarida*, *A. lerchiana*, *A. sublessingiana*), являющиеся мощными эдификаторами и обладающие чрезвычайной конкурентоспособностью, сильно ограничивают участие злаков в своих ценозах. Злаки (*Stipa capitata*, *S. lessingiana*, *S. sareptana*, *Festuca valesiaca*, *Fgropyrum desertorum*) вполне приспособлены к существованию в полупустыне, но менее конкурентоспособны в этих условиях и поэтому занимают подчиненное, второстепенное место в полынных фитоценозах.

В результате выжигания злаки лишаются мощного конкурента – полыни – и начинают быстро занимать его место в фитоценозе. Одновременно с разрастанием дерновинных злаков происходит повышение урожайности растительности, сформировавшейся на месте сгоревшего полынного.

По данным Ф.Я. Левиной (1953), полученным на Малоузенском стационаре АН СССР, полыни постепенно восстанавливаются на палах при помощи корнеотпрыскового возобновления.

Г.С. Малышева и П.Д. Малаховский (2000), наблюдавшие воздействие пала на растительность ковылково-типчаковой ассоциации в подзоне сухой степи Заволжья в 1996 – 1997 гг., пришли к заключению, что на начальной стадии после пожара сообщество преобразовалось в типчаковое. Возникли новые видовой состав, другие горизонтальная и вертикальная структуры, а главное – другие фитоценотические отношения. Вследствие выхода из травостоя эдификатора *Stipa lessingiana* снизилась конкуренция, сильно ограничивавшая участие других злаков и разнотравья, усилилась эдификаторная роль типчака, освободившиеся места быстро были заняты новыми видами разнотравья. Видовое разнообразие ассоциации, составлявшее 23 вида, на следующий год после пала возросло до 38 видов.

Данные многолетних исследований, проведенных в высокотравных канзасских прериях, показали сложные реакции растительности, происходящие в ответ на действие пожаров, которое зачастую сочетается с влиянием целого ряда других факторов. Исследования влияния палов на растительность, проведенные в 1980 – 1987 гг. (Collins, Wallace, 1990), были выполнены в высокотравных прериях, не использовавшихся под пастбище. Более поздние работы показали значительную взаимосвязь влияния палов и выпаса животных на растительность (Vinton et al., 1993).

Наиболее заметным и значительным действием повторяющихся пожаров в высокотравных прериях является уменьшение обилия древесной растительности. Плотность древесной растительности в высокотравных прериях медленно уменьшается при ежегодных весенних палах и относительно быстро увеличивается при длительных промежутках между пожарами в прериях (Briggs, Gibson, 1992). В отсутствие палов, в условиях усиленного накопления ветоши, происходит успешное семенное и вегетативное возобновление древесной растительности и начинается сукцессия в направлении доминирования древесно-кустарниковой растительности. В этом случае площадь, занятая древесной растительностью, ежегодно увеличивается в среднем на 1% (Bragg, Hulbert, 1976). Если в периоды между палами в прериях происходит выпас диких и домашних животных, процессы облесения высокотравных прерий замедляются и даже приостанавливаются (Knapp et al., 1996).

Реакции злаков и разнотравья на действие огня в высокотравных прериях связаны с их морфологией и фенологией. У доминантных злаков, вегетирующих в теплый период, весенние палы стимулируют развитие корневич и кущение в период

вегетации, в результате у них, как реакция на действие огня, отмечается высокая плотность побегов и значительный процент цветущих особей (Hulbert, Wilson, 1983; Peterson, 1983; Knapp, Hulbert, 1986; Hulbert, 1986). Величина этих реакций значительно варьирует по годам в зависимости от погодных условий, складывающихся после пожаров, от местоположения на рельефе местности. У большинства растений, вегетирующих в холодный сезон, снижается кущение и цветение в ответ на частые весенние пожары. Эти реакции на действие огня также в значительной степени зависят от конкретных погодных условий, складывающихся после пала (Gibson, 1988; Svejcar, 1990; Towne, 1995).

По мнению А.К. Knapp et al. (1996), изучение влияния палов и других факторов необходимо базировать на изучении динамики плотности побегов доминантных видов, поскольку различия в биомассе травостоя определяются, во-первых, количеством побегов и лишь во вторую очередь – их размерами. Кроме того, популяции большинства доминантных видов в высокотравных прериях размножаются в основном вегетативным путем (Glenn-Lewin et al., 1990; Hartnett, Keeler, 1995), поэтому и процессы восстановления биомассы доминантов после палов связаны с ним. В отличие от этого в семиаридных травянистых экосистемах низкотравных прерий в процессе восстановления растительности после воздействия палов, как и ряда других факторов, роль семенного возобновления является более значительной (Coffin, Lauenroth, 1989).

Виды разнотравья в высокотравных прериях по-разному реагируют на весенние палы. Однако общая тенденция сводится к тому, что их обилие и видовое разнообразие уменьшаются с увеличением частоты пожаров (Kucera, Koelling, 1964; Zimmerman, Kucera, 1977; Knapp, 1984; Gibson, Hulbert, 1987; Gibson, 1988; Abrams, 1988; Hartnett, 1990, 1991). Это объясняется как гибелью рано вегетирующих видов до завершения цикла развития и плодоношения, так и редуцией развития и плодоношения поздно вегетирующих видов в ответ на частые палы. Велика роль и косвенного влияния палов на снижение обилия и разнообразия видов разнотравья из-за возросшей конкурентоспособности доминантных злаков, вегетирующих в теплый сезон года. Установлено, что увеличение обилия некоторых видов сорных растений в высокотравных прериях, редко подвергающихся палам, по мере возрастания продолжительности периода после пожара связано со снижением конкурентоспособности доминантных злаков, а также, что влияние палов на репродуктивную активность растений часто непараллельно их влиянию на обилие этих видов (Hartnett, 1991).

В ходе долговременных исследований, проведенных в высокотравных прериях, было установлено, что плотность большинства бобовых растений в 2 – 3 раза выше на участках с ежегодными палами, чем на участках водорозделов, где пожары были редкими (Town, Knapp, 1996). Это исследование подтверждает гипотезу о том, что обилие азотофиксаторов увеличивается в местах с недостатком азота, а как известно, на местах частых палов имеет место дефицит азота в почве.

Влияние палов на растительность высокотравных прерий в значительной степени зависит от погодных условий конкретных периодов. Установлено, что влияние климатической составляющей на состояние растительности часто имеет зна-

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

чительно большие размеры, чем частота пожаров. Влияние палов сильно зависит от конкретных местообитаний (рельеф, почва) (Glenn-Lewin et al., 1990; Hartnett, Keeler, 1995).

Долговременные исследования, проведенные в высокотравных прериях Северной Америки, показали, что частые палы приводят к увеличению обилия злаков, вегетирующих в теплый период года. Параллельно этому происходит уменьшение обилия злаков, вегетирующих в холодный сезон, разнотравья и древесной растительности. Сообщества растений высокотравных прерий в ответ на частые палы становятся более однородными (Nellis, Briggs, 1989; Collins, Gibson, 1990).

Систематические исследования влияния палов на растительность Евразийских степей различных типов не проводились. В русскоязычной литературе опубликованы лишь отдельные, как правило разовые, наблюдения разных авторов. Сведения эти противоречивы. В настоящее время палы не носят столь регулярного характера и не охватывают таких больших пространств наших степей, как в прошлом. Однако они с завидным постоянством возникают на сохранившихся участках целинных степей, и вероятность их возникновения увеличивается по мере снижения интенсивности выпаса скота. Поскольку существует необходимость сохранения эталонных участков зональных типов степей с присущим им биоразнообразием, комплексное изучение влияния палов на степные экосистемы является крайне насущным и необходимым. Сохранение биологических ресурсов степей и их рациональное использование на современном этапе развития сельского хозяйства должно идти по пути выведения из состава полей, дальнейшая эксплуатация которых нерентабельна, и перевода их в разряд пастбищ. Изучение влияния палов на степную биоту является актуальным и при таком рассмотрении проблемы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 01-04-48766) и Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилов С.И. Пал в Забайкальских степях и его влияние на растительность // Вест. Дальневост. фил. АН СССР. 1936. № 21. С. 63 – 81.
- Дикарева Т.В., Опарин М.Л. Растительность северной части сухих степей Заволжья и ее антропогенные производные на залежах и пастбищах // Поволж. экол. журн. 2002. №3. С. 199 – 216.
- Иванов В.В. Новые данные к изучению роли степных пожаров // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1950. Т. 82, № 5. С. 541 – 545.
- Иванов В.В. К вопросу о роли степных пожаров // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1952. Т. 57, № 1. С. 62 – 69.
- Иванов В.В. Степи Западного Казахстана в связи с динамикой их растительности // Зап. геогр. о-ва СССР. Нов. сер. 1958. Т. 17. 280 с.
- Кириков С.В. Человек и природа степной зоны (конец X – середина XIX в., Европейская часть СССР). М.: Наука, 1983. 128 с.
- Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей // Зап. Всесоюз. геогр. о-ва. Нов. сер. 1951. Т. 13. 328 с.
- Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. 266 с.

- Лавренко Е.М.* Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской области) // Бот. журн. 1950. Т. 35, № 1. С. 77 – 78.
- Левина Ф.Я.* К биологии возобновления полыней и других ксерофильных полукустарничков // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 6. С. 905 – 908.
- Малышева Г.С., Малаховский П.Д.* Пожары и их влияние на растительность сухих степей // Бот. журн. 2000. Т. 85, №1. С. 96 – 103.
- Мерперт Н.Я.* Древнейшие скотоводы Волжско-Уральского междуречья. М.: Наука, 1974. 168 с.
- Работнов Т.А.* О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова // Бот. журн. 1978. Т. 63, №11. С. 1605 – 1611.
- Родин Л.Е.* Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ // Сов. ботаника. 1946. Т. 14, № 13. С. 147 – 162.
- Родин Л.Е.* Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Бот. журн. 1981. Т. 66, №.12. С. 1673 – 1684.
- Семенова-Тян-Шанская А.М.* Динамика степной растительности. М.: Наука, 1966. 172 с.
- Тереножкин И.И.* О влиянии пожаров на растительность полупустыни // Природа. 1936. № 9. С. 45 – 59.
- Федюнькин Д.Ф.* Влияние мертвых растительных остатков и степных пожаров на развитие растительности лесостепного Зауралья // Изв. естеств.-науч. ин-та при Молотовском гос. ун-те им. А.М. Горького. 1953. Т. 13, вып. 7. С. 621 – 639.
- Шальт М.С., Калмыкова А.А.* Степные пожары и их влияние на растительность // Бот. журн. 1935. Т. 20, № 1. 100 – 110.
- Abrams M.D.* Effects of burning regime on buried seed banks and canopy coverage in Kansas tallgrass prairie // Southwestern Naturalist. 1988. Vol. 33. P. 65 – 70.
- Bragg T.B., Hulbert L.C.* Woody plant invasion of unburned Kansas bluestem prairie // J. of range Management. 1976. Vol. 29. P. 19 – 23.
- Briggs J.M., Gibson D.J.* Effects of fire on tree spatial patterns in a tallgrass prairie landscape // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1992. Vol. 119. P. 300 – 307.
- Coffin D.P., Lauenroth W.K.* Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland // American J. of Botany. 1989. Vol. 76. P. 53 – 58.
- Collins S.L., Gibson D.J.* Effect of fire on community structure in tallgrass and mixed-grass prairie // Fire in North American tallgrass prairies / Eds. S.L. Collins, L.L. Wallace. Norman, Oklahoma: Oklahoma University Press, 1990. P. 81 – 98.
- Fire in North American tallgrass prairies / Eds. S.L. Collins, L.L. Wallace. Norman, Oklahoma: Oklahoma University Press, 1990. 238 p.
- Gibson D.J.* Regeneration and fluctuation of tallgrass prairie vegetation in response to burning frequency // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1988. Vol. 115. P. 1 – 12.
- Gibson D.J., Hulbert L.C.* Effects of fire, topography and year-to-year climatic variation on species composition in tallgrass prairie // Vegetatio. 1987. Vol. 72. P. 175 – 185.
- Glenn-Lewin D.C., Johnson L.A., Jurik T.W., Akey A., Leoschke M., Rosburg T.* Fire in central North American grasslands: vegetative reproduction, seed germination, and seedling establishment // Fire in North American tallgrass prairies / Eds. S.L. Collins, L.L. Wallace. Norman, Oklahoma: Oklahoma University Press, 1990. P. 28 – 45.
- Hartnett D.C.* Size-dependent allocation to seed and vegetative reproduction in four clonal composites // Oecologia. 1990. Vol. 84. P. 254 – 259.
- Hartnett D.C.* Effects of fire in tallgrass prairie on growth and reproduction of prairie coneflower (*Ratibida columnifera*: Asteraceae) // American J. of Botany. 1991. Vol. 78. P. 429 – 435.
- Hartnett D.C., Keeler K.H.*, Population processes // The changing prairie: North American grasslands / Eds. A. Joern, K.H. Keeler. Oxford University Press, 1995. P. 82 – 99.

ВЛИЯНИЕ ПАЛОВ НА ДИНАМИКУ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

- Hulbert L.C.* Fire effects on tallgrass prairie // Proceedings of the Ninth North American Prairie / Eds. G.K. Clambey, R.H. Pemble. Fargo, North Dakota: North Dakota University Press, 1986. P. 138 – 142.
- Hulbert L.C., Wilson J.K.* Fire interval effects on flowering of grasses in Kansas bluestem prairie // Proceedings of the Seventh North American Prairie Conference. Springfield, Missouri: Southwest Missouri State University Press, 1983. P. 255 – 257.
- Knapp A.K.* Effect of fire in tallgrass prairie on seed production of *Vernonia baldwinii* Torr. (Compositae) // Southwestern Naturalist. 1984. Vol. 29. P. 242 – 243.
- Knapp A.K., Hamerlynck E.P., Ham J.M., Owensby C.E.* Responses in stomatal conductance to elevated CO₂ in 12 grassland species that differ in growth form // Vegetatio. 1996. Vol. 125. P. 31 – 41.
- Knapp A.K., Hulbert L.C.* Production, density, and height of flower stalks of three grasses in annually burned and unburned eastern Kansas tallgrass prairie: a four-year record // Southwestern Naturalist. 1986. Vol. 31. P. 235 – 241.
- Kucera C.L., Koelling M.* The influence of fire on composition of central Missouri prairie // American Midland Naturalist. 1964. Vol. 72. P. 142 – 147.
- Malin J.C.* Soil, animal, and plant relations of the grassland, historically reconsidered // Sci. Mon. 1953. Vol. 76. P. 207 – 220.
- Nellis M.D., Briggs J.M.* The impact of spatial scale on Konza Landscape Classification using textual analysis // Landscape Ecology. 1989. №2. P. 93-100.
- Peterson N.J.* The effects of fire, litter, and ash on flowering in *Andropogon gerardii* // Proceedings of the Eighth North American Prairie / Ed. R. Brewer. Kalamazoo, Michigan: Western Michigan University Press, 1983. P. 21 – 24.
- Rue A. de la, Bourliere F., Harroy J.* The Tropics. New York: Alfred A. Knopf Press, 1957. 320 p.
- Sauer C.O.* Grassland, climax, fire and man // J. Range Mgt. 1950. №3. P. 16 – 21.
- Svejcar T.J.* Response of *Andropogon gerardii* to fire in the tallgrass prairie // Fire in North American tallgrass prairies / Eds. S.L. Collins, L.L. Wallace. Norman, Oklahoma: Oklahoma University Press. 1990. P. 19 – 27.
- Towne E.G.* Influence of fire frequency and burning date on the proportion of reproductive tillers in big bluestem and Indian grass // Prairie Biodiversity: Proceedings of the Fourteenth North American Prairie Conference / Ed. D.C. Hartnett. Manhattan, Kansas: Kansas State University Press, 1995. P. 75 – 78.
- Towne E.G., Knapp A.K.* Biomass and density responses in tallgrass prairie legumes to annual fire and topographic position // American J. of Botany. 1996. Vol. 83. P. 175 – 179.
- Vinton M.A., Hartnett D.C., Finck E.J., Briggs J.M.* Interactive effects of fire, bison (*Bison bison*) grazing, and plant community composition in tallgrass prairie // American Midland Naturalist. 1993. Vol. 129. P. 10 – 18.
- Zimmerman U.D., Kucera C.L.* Effects of composition changes on productivity and biomass relationships in tallgrass prairie // American Midland Naturalist. 1977. Vol. 97. P. 465 – 469.