

УДК 502.58:614.84

ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СТЕПЕЙ ЕВРАЗИИ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Г.Х. Дусаева¹, О.Г. Калмыкова²

Оценка влияния пожаров на степную растительность неоднозначна: от крайне отрицательной до положительной, когда пожары рассматривают как естественное и порой необходимое условие для сохранения степей. Было выявлено, что даже в пределах одной ботанико-географической подзоны в зависимости от региона наблюдались различия в проявлении эффектов воздействия пожаров на степные фитоценозы и их интерпретации исследователями. Большинство исследователей отмечают, что пожары, происходящие летом, оказывают наиболее губительное влияние на растительный покров. Что касается весенних и осенних пожаров, то отношение к ним различно. Однократные пожары оказывают быстро проходящее воздействие, частые пожары имеют сильное негативное влияние на степной растительный покров. Для большинства аналогов степей характерно уменьшение проективного покрытия и видового богатства.

Ключевые слова: пожары, степная растительность.

Пожары происходят в сообществах различных типов растительности, но особенно широко они распространены в степях и пустынях (Родин, 1981). Пожары возникают как по естественным причинам, так и по вине человека. Степные пожары, возникающие в результате деятельности человека, обычны в степной зоне. В условиях типичного для степей жаркого и сухого лета мощный густой и высокий травостой представляет собой превосходный горючий материал, что способствует распространению огня на большие пространства (Иванов, 1952). По мнению некоторых исследователей (Родин, 1946; Комаров, 1951; Иванов, 1958; Лысенко, 2006), современная растительность степей сложилась в значительной степени под влиянием огня. При этом деятельность человека привела к многократному возрастанию частоты пожаров (Ильина, 2011). В последние годы воздействие пожаров на степные ландшафты достигает катастрофических масштабов. Анализ доступных космических изображений Landsat территорий Заволжско-Уральского региона, сделанных в 1984–2014 гг., свидетельствует о повсеместном увеличении числа и площади пожаров с конца 1990-х годов (Павлейчик, 2016). Сходные выводы сформулированы и по другим регионам РФ: Калмыкии (Дубинин и др., 2010) и Забайкальскому краю (Ткачук, 2015).

Влияние пожаров на основные характеристики степных фитоценозов

К основным характеристикам фитоценозов, где отмечали изменения после пожара, относятся общее проективное покрытие, флористический состав, соотношение и роль жизненных форм, а также запас надземной фитомассы. Оценка влияния пожаров на степную растительность неоднозначна. Есть крайне отрицательные оценки, представляющие пожар катастрофическим фактором, значительно изменяющим растительный покров, а есть и положительные, когда пожары рассматривают как естественное и порой необходимое условие для сохранения степей. Из таблицы видно, что противоречивые результаты изучения воздействия пожаров присутствуют при анализе данных почти для всех показателей, изменяющихся в фитоценозе после пожара.

Регулирование продукционно-деструкционных процессов в степных фитоценозах в целях снижения запасов мортмассы и увеличения живой фитомассы зачастую приводится в качестве причины, определяющей необходимость ведения целенаправленных палов в степях. В связи с этим особого внимания заслуживает вопрос влияния пожаров на запасы надземной фитомассы и ее отдельных компонентов. В частности, А.А. Титлянова и А.Д. Самбуу (2016)

¹ Дусаева Гульнара Хусаиновна, науч. сотр. отдела ландшафтной экологии Института степи УрО РАН (16guluy@mail.ru);

² Калмыкова Ольга Геннадьевна, ст. науч. сотр. отдела ландшафтной экологии Института степи УрО РАН (o.k.81@list.ru).

Сравнение результатов исследований изменения основных характеристик степных фитоценозов после пожара

Показатель	Результат наблюдений	
Общее проективное покрытие (ОПП)	Под влиянием пожара общее проективное покрытие уменьшается на 20-65% (Иванов, 1952; Кандалова, 2007; Рябинина, 2014; Ткачук, Денисова, 2015)	
Флористический состав и число видов в фитоценозе	В первый год после пала число видов на выгоревших участках меньше, чем на контрольной точке. На второй год растительность практически восстанавливается, а на третий происходит полное восстановление (Дапылдай, 2012). Уменьшение в год пожара видового разнообразия лугово-степных фитоценозов в заповеднике «Хакасский» сопровождается заметным увеличением обилия сорных видов, несвойственных этим сообществам (Буйволов и др., 2013).	Увеличивается видовой состав фитоценоза (Малышева, Малаховский, 2000; Титлянова, Самбуу, 2016). В лесостепной зоне Даурии в первые годы после пожара наблюдается «взрыв» однолетников и корневищных видов, которые на последующих стадиях снижают обилие или выпадают из травостоя, сменяясь видами, характерными для коренных степей данного района (Буйволов и др., 2013).
Жизненность и фитоценотическая роль злаков	После пожара усиливается роль злаков в травостое, особенно дерновинных и корневищных (Teetzmann, 1845; Бегучев, 1939; Ларин 1941; Родин, 1981). Ряд корневищных злаков, которые имеют глубоко погруженные корневища, мало страдают от пожара (Данилов, 1936). Дерновинные злаки (<i>Stipa</i> sp., <i>Festuca</i> sp., <i>Koeleria</i> sp.) после воздействия огня отрастают очень быстро (Федюнькин, 1953). <i>Stipa</i> sp. мало страдают от пожаров (Ильина, 2011), так как их почки возобновления находятся ниже поверхности почвы. Под воздействием пирогенного фактора проявляется их перестройка в направлении усиления «злаковости» за счет усиления ценотической роли <i>Stipa</i> sp., а также снижения ценотической роли некоторых корневищных злаков (Осичнюк, Істоміна, 1970). Несколько больше страдает <i>Festuca</i> sp., поскольку его дерновины менее погружены в почву (Шалыт, Калмыкова, 1935; Зданчук, Артамонова, 1938; Родин, 1946).	Злаки после пожаров оказываются значительно угнетенными, что находит отражение в выпадении рыхлокустовых и отмирании части плотнокустовых (Иванов, 1952). У плотно- и рыхлокустовых злаков снижается участие в травостое, под влиянием многократно повторяющихся пожаров они значительно понижают свое участие в травостое (Данилов, 1936). Происходит сокращение проективного покрытия плотнодерновинных злаков после пожара (Ткачук, Денисова, 2015). Значительно повреждаются дерновины <i>Stipa</i> sp., происходит снижение их урожайности (Евсеев, 1935; Данилов, 1936; Иванов, 1952; Мирошниченко, 1971; Борисова, Попова, 1972).
Жизненность и фитоценотическая роль разнотравья	Пожары полезны для большинства двудольных растений: защищенная кутикулой и волокнистым или чешуйчатым покровом верхняя часть совершенно не страдает от огня, великолепно предохранены и зачатки ростков (Данилов, 1936). В фитоценозах после пала возрастает роль разнотравья (Федюнькин, 1953). Многолетники почти не уничтожаются огнем (Шалыт, Калмыкова, 1935). При частых пожарах увеличивается число видов растений, но это происходит за счет появления сорных и нехарактерных для степи представителей разнотравья (Кандалова, 2007).	

Окончание таблицы

Показатель	Результат наблюдений	
Жизненность и фитоценотическая роль полукустарничков	После пожара происходит увеличение числа побегов <i>Artemisia maritima</i> . реже <i>Artemisia austriaca</i> , численность кустов возрастает в среднем на 25–30% (Иванов, 1952). Устойчивы к огню <i>Artemisia dracunculul</i> , <i>Artemisia campestris</i> и др. (Федюнькин, 1953).	Палы негативно влияют на полукустарнички, почки возобновления которых находятся над уровнем почвы (Рябцов, 2006). Заметно ослабляется роль <i>Artemisia</i> sp. в травостое (Тереножкин, 1936; Бейдеман, 1940; Ларин, 1941; Родин, 1946). Наблюдается снижение проективного покрытия <i>Artemisia frigida</i> (Ткачук, Денисова, 2015).
Жизненность и фитоценотическая роль кустарников	У видов этих жизненных форм полностью сгорают или сильно повреждаются надземные части. Популяции степных кустарников могут восстановиться лишь через 20–25 лет после пожара (Ильина, 2011).	Кустарники <i>Prunus</i> sp., <i>Amygdalus</i> sp. и <i>Caragana frutex</i> успешно переносят пожары. Несмотря на обгорание надземной части, они через два года восстанавливаются до уровня, предшествующего пожару (Гавриленко, 2008).
Запас надземной фитомассы	Увеличивается запас растительной массы (Данилов, 1936; Бегучев, 1939; Ларин, 1941, Родин, 1946). Урожайность на выгоревших участках ниже в первый год после пала, а в последующие годы она выше, чем на негоревших участках, а для разнотравья этот показатель выше в два раза (Федюнькин, 1953).	После пожаров запас фитомассы степи снижается на 50% (в случае выпадения осадков) и даже на 75% (если осадков мало) (Рожанец-Кучеровская, 1926). Происходит снижение продуктивности надземной фитомассы (под продуктивностью автор понимает запас надземной фитомассы) в среднем на 40–50% (Рябинина, 2014).

выявили увеличение зеленой фитомассы сообществ в первые годы после пожара и постепенное ее снижение в последующие годы. За шесть лет восстановления сообществ запасы живых и отмерших подземных органов (В + V) увеличились. Масса живых подземных органов в сообществах ключевых участков возросла приблизительно в два раза.

Весенние палы в степных фитоценозах Хакасии, деградированных под влиянием перевыпаса, препятствовали естественному ходу восстановления растительности, замедляя рост проективного покрытия, продукции надземной фитомассы, снижая видовую устойчивость сообществ и приводя к прогрессирующему иссушению местообитания. На месте старой залежи в этом же регионе под влиянием пожара наблюдалось уменьшение проективного покрытия, продуктивности фитоценоза. При этом негативное влияние пожара на прирост надземной фитомассы имело место не только в год пожара, но и после него, независимо от количества осадков (Кандалова, 2007).

Такое разнообразие оценок определяется прежде всего субъективным пониманием авто-

рами того состояния степной растительности, при котором ее можно считать восстановившейся. При этом каждый исследователь опирается на данные о компонентах или показателях, характеризующих фитоценоз. Значение имеют внешние условия, складывающиеся до и после пожара.

Зональные и региональные особенности воздействия пожаров на степную растительность

Значительные противоречия в оценке воздействия пожаров на степную растительность заставляют обратиться к выделению зональных, подзональных и региональных особенностей влияния данного фактора на степной тип растительности. В связи с тем, что различные авторы по-разному определяли зональное положение исследуемой ими территории, для обобщения имеющихся данных мы использовали схему зонального и подзонального деления, предложенную в работе И.Н. Сафроновой, Т.К. Юрковской (2015). Для определения расположения и границ зон и подзон использовали карту, представленную в вышеуказанной работе, а также карты зон

и типов поясности России и сопредельных территорий (Зоны и типы поясности..., 1999 а).

Растительный покров **зоны лесостепи** носит более или менее мезофитный характер и включает леса и кустарниковые заросли на серых лесных почвах, а также остепненные луга и луговые степи на черноземах (Зоны и типы поясности..., 1999б; Сафронова, Юрковская, 2015). По указаниям ряда авторов (Скользнева, Скользнев, 2003; Данилов и др., 2005), в луговых степях пожары, как правило, возникают не ежегодно, а лишь в засушливые годы. Скользнева, Скользнев (2003) считают, что восстановительные сукцессии идут достаточно быстро. В то же время Е.М. Лавренко (1950) при изучении влияния осеннего пожара в Попереченской степи (Пензенская обл.) отмечал, что пожар оказал катастрофическое воздействие на растительность луговых степей. Это объяснялось очень густым травостоем, наличием более или менее значительного количества ветоши и сплошным моховым покровом, в результате чего обнажалась почва, на которой поселялись преимущественно однолетние сорняки. При повторном изучении этой же территории (спустя 70 лет) А.Ю. Кудрявцев (2016) указывал, что на ровных плато с преобладанием степной растительности при небольшой частоте пожары носят беглый характер и имеют значительные масштабы. Автор считает, что пожары, воздействуя на растительные сообщества лесостепи с разной степенью интенсивности, формируют мозаичность растительного покрова, что способствует увеличению экосистемного и поддержанию видового разнообразия.

На примере заповедника «Михайловская целина» было показано, что запас мортмассы сгоревших участков был значительно ниже контрольных. Это обстоятельство свидетельствует о существенном воздействии огня на мортмассу, при этом величины живой фитомассы сгоревших и контрольных участков практически совпадают. Тем не менее, автор считает, что единовременное воздействие пирогенного фактора на луговую степь «Михайловской целины» не оказало катастрофического влияния ни на растительный покров, ни на ряд экотопических характеристик, и предполагает наличие у лугово-степных экосистем адаптационных механизмов (Лысенко, 2006; Степные пожары..., 2015). Исследования луговых степей в азиатской части Евразии позволили авторам сделать выводы, что весенние пожары оказывают воздействие в пер-

вые годы восстановления растительного покрова в луговых степях, а разовые весенние палы не вызывают больших изменений ее видового состава (Дапылдай, 2012). Отмечено, что в первый год после пожара число видов на выгоревшем участке уменьшается, но жизненное состояние многих видов улучшается – на горевшем участке было много цветущих и плодоносящих растений. Уже на второй год после пожара происходит увеличение числа видов почти в два раза. На шестой год число видов и проективное покрытие почти полностью восстанавливаются (Титлянова, Самбуу, 2016).

В **степной зоне** господствует степной тип растительности. Степи объединяют сообщества более или менее ксерофильных микротермных дерновинных травянистых растений. Господствующей экобиоморфой в них являются дерновинные злаки из родов *Stipa* sp., *Festuca* sp., *Agropyron* sp., *Koeleria* sp., *Poa* sp. и др. Степная зона делится на три широтные подзоны: северную, среднюю и южную (Зоны и типы поясности..., 1999б).

В **северной подзоне** степной зоны зональными являются разнотравно-типчаково-ковыльные (засушливые) степи, характеризующиеся высоким участием в сообществах ксеромезофильного и мезоксерофильного разнотравья (Зоны и типы поясности..., 1999б, Сафронова, Юрковская, 2015). В этой подзоне степной зоны работа по изучению влияния пожара на растительный покров была проведена в Оренбургской обл., на заповедном участке «Буртинская степь» (Рябцов, 2005). Следует отметить, что данные об изменении растительного покрова вследствие пожара и оценка таких изменений различны даже в работах одного и того же автора, они нередко противоречивы и не всегда подтверждены фактическим материалом. Так, С.Н. Рябцов (2002) указывает, что после пожара в большей степени страдали старовозрастные растения *Stipa lessingiana* и *Festuca* sp. «вследствие накопления ими отмерших сухих побегов». В качестве примера он приводит смену ковылково-типчаково-мохнатогрудницевой (*Crinitaria villosa* + *Festuca valesiaca* + *Stipa lessingiana*) ассоциации на полынно-типчаково-ковылковую (*Stipa lessingiana* + *Festuca valesiaca* + *Artemisia austriaca*), однако из всего вышесказанного делает вывод, что «ковылок и типчак сохранили свое положение в сообществе» (Рябцов, 2002). В одной из работ (Рябцов, Сафонов, 2002) авторы констатируют, что через некоторое время после пожара в составе сообще-

ства появляются бобовые. Семейство *Fabaceae* автор относит к числу семейств, для которых характерно увеличение числа видов в фитоценозах после пожара (Рябцов, 2005). Этот же автор (Рябцов, 2006) впоследствии отмечал, что бобовые, особенно полукустарнички (в том числе виды рода *Oxytropis* sp.), в значительной степени страдают от пожаров. При изучении влияния пожара на растительный покров участка «Буртинская степь» в 2015–2016 гг. было отмечено, что полного восстановления растительного покрова степей не происходит (ОПП, участие и покрытие отдельных видов, общие запасы надземной фитомассы, мортмассы, ветоши, ветоши злаков, подстилки) не достигают соответствия таковым на контрольных участках (Dusaeva et al. 2019). На основании наблюдений за пирогенными изменениями растительности на территории мелкосопочника в районе урочища Шимбутак и в долине Ташкак (участок «Айтуарская степь» ГПЗ «Оренбургский») З.Н. Рябиной (2003) делается вывод, что степные сообщества легко переносят огонь, а больше всего страдают заросли степных кустарников и березово-осиновые колки.

В **средней подзоне** степной зоны к зональному типу относятся типчаково-ковыльные (сухие) степи. Они значительно беднее разнотравьем (по числу видов и участию), которое представлено здесь более ксерофильными видами (Зоны и типы поясности..., 1999б, Сафронова, Юрковская, 2015). Г.С. Малышева и П.Д. Малаховский (2000) при изучении восстановления ковылково-типчакового фитоценоза в сухой степи Саратовского Заволжья наблюдали трансформацию сообщества в типчаковое с другим видовым составом, другой структурой и другими фитоценотическими отношениями, снижение конкуренции в фитоценозе и появление новых видов из разнотравья. Существенные изменения растительного покрова после пожара в полосе средних степей в северо-восточной части Восточно-Донской гряды на протяжении многих лет наблюдала Н.О. Рябиной (2013, 2014). Под влиянием пожаров в целинных ковыльниках происходило снижение продуктивности надземной фитомассы. Запасы ветоши, составлявшие до пожара в среднем 6,5–7,0 ц/га, сгорели полностью и начали восстанавливаться при благоприятных условиях на второй-третий год, а в условиях многолетней засухи – только на пятый год. Если пожары повторялись каждые 3–4 года, то в целинных ковыльниках наблюдались изменения структуры фитоценоза, и вместо ковылей

доминантами становились типчаки. Сходные изменения растительного покрова после пожара наблюдала О.П. Гофман (2015) при изучении влияния пожара на участок «Старый» Биосферного заповедника «Аскания-Нова», отметившая, что коренная типчаково-ковыльная ассоциация после пожара сменилась на разнотравно-ветвистоколосняково-ковыльную, общее проективное покрытие травостоя снизилось с 90 до 55–65%, ухудшилось виталитетное состояние плотнотравных злаков. Однако в отличие от варианта изменения растительного покрова, описанного Н.О. Рябиной (2013, 2014), в данном случае в травостое возросло участие однолетнего и многолетнего разнотравья. Противоположную оценку происходящим в растительном покрове изменениям после пожара дали М.С. Шалыт и А.А. Калмыкова (1935), изучая влияние пожара на растительный покров заповедника «Аскания-Нова». Они отмечали, что растительность после пожара восстанавливалась быстро, а через несколько месяцев сообщества могли быть использованы для выпаса. Многолетники и двулетники почти не уничтожались огнем. Ковыли не цвели в течение одного-двух лет после пожара. Вывод о быстром восстановлении растительного покрова абсолютно заповедной степи был сделан В.А. Тимошенковым и В.В. Тимошенко (2007) по результатам наблюдений за влиянием пожара на Хомутовскую степь в Украинском степном заповеднике. При этом отмечалось, что из растений больше пострадали кустарники и полукустарнички.

В **южной подзоне** зональный тип представлен полукустарничково-типчаково-ковыльными (опустыненными) степями, характеризующимися участием полукустарничков в качестве доминантов в составе ковыльных сообществ (Зоны и типы поясности..., 1999б, Сафронова, Юрковская, 2015). В южной подзоне степной зоны повсеместно отмечается, что одним из наиболее уязвимых компонентов степных фитоценозов является *Artemisia* sp. (Борисова, Гордеева, 1976; Попова, Гордеева, 1976; Дымова, 2008). В Жанааркинском пустынно-степном стационаре наблюдалась смена доминантов в фитоценозах и выпадение некоторых видов из травостоя (например, происходило преобразование тонковатополынно-типчаково-ковылкового фитоценоза в типчаково-ковылкового, так как из травостоя выпал подъярус *Artemisia gracilescens* (Борисова, Гордеева, 1976; Попова, Гордеева, 1976). Т.В. Дымова (2008), изучая восстановление

растительного покрова после пожара в Астраханской обл. отмечала, что со старикой сгорало значительное количество семян, вследствие чего в изучаемом сообществе уменьшилась роль терофитов и гемикриптофитов, размножающихся семенами, в травостое уменьшалось участие многолетников, почки возобновления которых находились над поверхностью почвы.

Из приведенных выше фактов видно, что даже в пределах одной подзоны и региона наблюдаются различия в проявлении эффектов воздействия пожара в растительном покрове и их интерпретации исследователями. Неоднозначны оценки зональных особенностей роли пирогенного фактора в преобразовании растительного покрова в сравнительном аспекте. Так, Ильина (2011) считает более значительными последствия пожаров, происходящих в подзоне южных степей, указывая на большую сохранность растительности луговых степей при воздействии палов. По мнению М.И. Тереножкина (1936), травостой южных степей заметно сильнее страдает от огня и медленнее восстанавливается по сравнению с травостоем ковыльных степей. Е.М. Лавренко (1950), напротив, делает вывод, что пожары в разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степях не производят разрушительного воздействия и оставляют структуру степного травостоя мало нарушенной, в отличие от луговой степи.

Значение сезона возникновения пожаров для динамики растительного покрова степей

Сезонные различия в степени и характере влияния пожаров на степную растительность отмечались многими исследователями, но взгляды на такие особенности нередко противоречивы и в значительной степени определяются экологическими условиями исследуемой территории.

Большинство исследователей придерживается мнения, что **весенние** пожары менее губительны для растительного покрова степей (Иванов, 1952; Ильина, 2011). В.Н. Ильина (2011) при изучении влияния пожаров на степную растительность Самарской обл. пришла к выводу, что ранневесенние пожары менее губительны для растений и их диаспор, поскольку почва еще насыщена влагой, при этом большинство видов трав успевают накопить значительную фитомассу, отличающуюся высоким содержанием воды. Несмотря на некоторую устойчивость, воздействие огня все же проявляется: сгоревшие растения повторно отрастают в более поздние сро-

ки, что влечет за собой смещение фаз развития. Растения виргинильного и сенильного периодов в этом случае почти полностью выпадают. В целом развитие взрослых особей задерживается на 1–2 недели, что проявляется в смещении и всех последующих фенологических фаз. Популяции характеризуются неполночленными онтогенетическими спектрами с максимумом на генеративных стадиях. Отдельные исследователи (Е.П. Веденьков (1996) при изучении степных фитоценозов заповедника «Аскания-Нова») отмечают, что глубокое воздействие на травостой пожары оказывали в первую половину вегетационного периода. По данным В.В. Иванова (1952), весеннее выжигание ковыльно-типчаковых и типчаковых степей Центрального Казахстана часто проводилось жителями. Ни по своим размерам, ни по силе огня весенние пожары не могут быть сравнимы с летними. Сыроватая в отдельных местах степь, зачастую с полегшим травостоем, горит очень медленно.

После весеннего пала резко уменьшаются запасы живой надземной фитомассы степного травостоя (Мирошниченко, 1971; Веденьков, 1996). По наблюдениям У.Б. Юнусбаева и др. (2007, 2010), при ранневесенних пожарах полностью сгорает опад, в то же время при ранних сроках выжигания пожар как экологический фактор не влияет на продукцию живой надземной фитомассы.

Летние пожары считаются наиболее губительными для растительного покрова степей (Евсеев, 1935; Иванов, 1952; Рябинина и др., 2010 и др.). Частые летние пожары в злаковых группировках описаны В.В. Ивановым (1952), который указывает, что они возникали в наиболее сухое время при обилии горючего материала. Летние пожары полностью оголяли за собой почву, выжигали значительную часть полупогруженных дерновин злаков, что влекло за собой изменения в составе степи. Учитывая небольшое количество осадков второй половины лета, роль которых к тому же уменьшалась из-за высокой температуры, легко прийти к выводу, что летние пожары оказывают максимальное влияние на растительность. Летние пожары приводят к снижению проективного покрытия, величины надземной биомассы и общего запаса органического вещества растений в почве (Анилова и др., 2011), а также продуктивности фитоценозов (Иванов, 1958). В сухих степях летние пожары вызывают выпадение и уменьшение численности злаков (ковыль, типчак,

тонконог), взамен которых начинают появляться полыни (Евсеев, 1935).

В большинстве наблюдений авторы (Комаров, 1951; Веденьков, 1996; Гавриленко, 2005) приходят к выводу, что **осенние** пожары не оказывают глубокого воздействия на структуру и состав естественных степных сообществ. Поздний осенний пал удаляет отмершие надземные части растений и вредит лишь немногим вегетирующим осенью видам (Комаров, 1951). В.С. Гавриленко (2005) при изучении влияния пожаров в заповеднике «Аскания-Нова» отмечал, что при осеннем пожаре пострадала часть куртин *Stipa lessingiana*, *S. ucrainica* и *S. capillata*. Как правило, на следующий после пожара год уцелевшие куртины приносили обильный урожай семян, т.е. включался компенсаторный механизм восстановления степного травостоя. По данным Е.П. Веденькова (1996), в условиях юга степной Украины после осеннего пожара на восстановление фитоценозов в депрессиях требовалось 2–3 года, в плакорных местообитаниях на это уходит 5–7 лет. Интересный подход к оценке воздействия пожаров использовали В.А. Зданчук и А.И. Артамонова (1938), учитывавшие не период возникновения пожара, а вегетационное состояние растений, которое, как известно, у разных видов различается по сезонам. Этими авторами были обследованы типчакowo-ковыльные, типчаковые, ковыльные фитоценозы степных пастбищ на территории Актюбинской и Сталинградской (ныне Волгоградской) областей. Выжигание на поздних стадиях растения переносят трудно, потому что значительное количество пластических веществ уже было израсходовано в процессе их роста. Наоборот, на ранних стадиях развития растения переносят выжигание более или менее безболезненно, компенсируя частичную гибель вегетативных органов образованием новых стеблей и побегов. Повреждение огнем вегетативных органов в летний период сказывалось отрицательно на накоплении запасных пластических веществ, а следовательно и на формировании и развитии в будущем ростковых почек.

Значение частоты повторяемости пожаров для динамики растительного покрова степей

Различные эффекты воздействия достигаются в результате однократного и повторяющихся пожаров. Однократные (случайные) пожары при прочих благоприятных условиях оказывают быстро проходящее воздействие. Нередко частая повторяемость пожаров является ключевым фактором, обеспечивающим проявление и усугубление

губление действия палов (Иванов, 1958; Осичнюк, Істоміна, 1970; Калмыкова, 2006; Кандалова, 2007; Ткачук, Зябликова, 2007; Дымова, 2008; Дапылдай, 2012 и др.).

Т.Е. Ткачук и М. С. Зябликова (2007) при изучении влияния однократных пожаров на степные фитоценозы в Даурском заповеднике наблюдали лишь кратковременные флуктуации в структуре сообществ. Это было подтверждено и в условиях луговой степи на примере «Михайловской целины», где единовременное воздействие огня снизило количество мортмассы, показатели фитомассы изменились мало, причем это показано для всех типов сообществ (Лысенко, 2006; Степные пожары..., 2015). При повторном пожаре в степных сообществах Даурии было выявлено сокращение общего проективного покрытия и снижение проективного покрытия двух дерновинных злаков (*Stipa krylovii*, *Achnatherum splendens* и полукустарничка *Artemisia frigida* (Ткачук, Денисова; 2015). Отмечалось резкое снижение всех фитоценологических показателей, в том числе видового богатства сообществ, что может вызвать необратимые изменения в составе и структуре степной растительности. Восстанавливающиеся сообщества имели более равномерную и сложную структуру. Можно заключить, что огонь в большинстве случаев не грозил существованию степного типа растительности, но повторяющиеся пожары способствовали выпадению из травостоя видов, малоустойчивых к действию огня, приводя к формированию пирогенного сообщества (Ткачук, Зябликова, 2007).

Было выявлено, что периодически повторяющиеся палы приводят к иссушению местообитания, препятствуют естественному ходу восстановления растительности, замедляя увеличение проективного покрытия и продукции надземной фитомассы, а также снижая видовую устойчивость сообщества (Осичнюк, Істоміна, 1970; Кандалова, 2007).

В злаковых фитоценозах пожары, которые повторялись из года в год и сопровождалась последующим выпасом, играли роль опустынивающего фактора, но в полынных группировках они, наоборот, являлись причиной остепнения. От пожаров больше страдают эдификаторы – полыни, а злаки начинают быстро занимать освобожденное место (Буйволоу, 2013).

Влияние пожаров на растительный покров аналогов степей

Исследования, посвященные изучению влияния пирогенного фактора на растительный

покров аналогов степей (прерии, пампы, злаковники) проводились в Европе (Deák et al., 2014; Valcó et al., 2016, 2017; Pereira et al., 2015; Kertész et al., 2017), Америке (Fuhlendorf & Engle, 2001; Davies et al. 2007; Bates et al., 2009; Augustine et al., 2009, 2010; Twidwell et al., 2012; Winter et al., 2015; Dufek et al., 2018) и Австралии (Allan et al. 2003). Описанная в этих работах растительность хотя и аналогична степной, но существенно отличается по флористическому составу, структуре сообществ, сезонной динамике, имеет особенности в динамике запасов фитомассы и т.д.

Изменения проективного покрытия и видового состава под воздействием пирогенного фактора были выявлены Ruprecht et al. (2015) в степных экосистемах Венгрии. Огонь негативно повлиял на доминирующие виды *Stipa pulcherrima* и *Carex humilis*, уменьшилось видовое богатство сообществ. В северо-восточном Орегоне виды *Festuca idahoensis* и *Hesperostipa comata* (ранее *Stipa comata*), поврежденные огнем восстанавливались медленно (Weddell, 2001). На медленное восстановление полынных сообществ (*Artemisia tridentata*), их низкую устойчивость к пожарам указывают Ricardo Mata-González et al. (2018), выполнявшие исследования в течение 15 лет на ООПТ (Орегон, США). Bates et al. (2020), проводя исследования в этом же штате, выявили медленное восстановление полынных сообществ, они считали, что проективное покрытие полыни вернется к допожарному уровню через 115 лет. В горной степи с *Artemisia tridentata* в штате Юта было выявлено, что выжигание снижает покрытие кустарников в целом и *Artemisia tridentata* в частности. Удаление травянистых многолетников усиливает приживание всходов полыни после пожаров (Chambers et al., 2017).

Большинство зарубежных исследований по изучению влияния пирогенного фактора на растительный покров проводили на пастбищах, где пожары несут серьезные экологические и экономические последствия (Davies et al., 2017; Bates et al., 2009; Winter et al., 2015, Mata-González et al., 2018). Многие исследователи указывают, что рациональный выпас скота после пожара низкой тяжести не будет препятствовать восстановлению травяной растительности и может иметь нейтральные или положительные последствия для животноводства (Bates et al., 2009; Augustine et al., 2009, 2010; Pereira et al., 2013). Valkó et al. (2017) на севере Венгрии при регулярном сжигании пастбищ отмечали, что на выжженных пастбищах значительно сократилось разнообра-

растений и число цветущих побегов. На горевших участках обнаружено значительное сокращение элементов степной флоры. Изменение структуры растительного покрова (по сравнению с близлежащими негоревшими ландшафтными участками), снижение фитомассы (особенно злаков) наблюдались после пожара на пастбищах в прериях Оклахомы (Winter et al., 2015).

Объективными показателями, позволяющими оценить воздействие пожара на растительный покров, являются запасы надземной фитомассы и их динамика. Подобные работы ведутся в граслендах Турции (Erkovan et al., 2016; Gullap et al., 2018) и степях Венгрии (Valcó et al., 2016, 2017). Широко представлено это направление исследований в Северной Америке, где оценивается влияние частоты, тяжести и интенсивности пожаров на надземную фитомассу сообществ прерий (Davies et al., 2007; Augustine, Milchunas, 2009; Bates et al., 2009; Augustine et al., 2010; Dufek et al., 2018) с учетом их пастбищного использования. Рассматриваются вопросы контроля частоты и интенсивности пожаров посредством регулирования запасов фитомассы (Davies et al., 2017). Ряд авторов считает, что пожар незначительно влияет на надземную фитомассу или даже приводит к ее увеличению. Некоторые американские (Augustine et al., 2009, 2010) и европейские (Valcó et al., 2016) исследователи не отмечают снижения надземной фитомассы на сгоревших площадках. Однако сами авторы (Valcó et al., 2016) указывают, что одной из причин таких результатов является обширный выпас или сенокосение на исследуемых территориях, при которых значительная часть мертвой фитомассы уничтожается как на выжженных, так и на контрольных участках, в результате запасы ветоши и подстилки становятся одинаково низкими. В работах Pereira et al. (2015) и Valcó et al. (2016) отмечается увеличение живой фитомассы горевших площадок по отношению к контролю.

Для степных фитоценозов характерно снижение запасов подстилки после пожара и ее постепенное накопление впоследствии. Подтверждая эту тенденцию, некоторые авторы (Hansson and Fogelfors, 2000; Antonsen, Olsson, 2005) рассматривают снижение запасов подстилки как положительное влияние пожара на растительный покров степей и их аналогов (Deák et al., 2014). Сжигание уменьшает подстилку, однако этот эффект недолговечен там, где однолетние растения вторгаются на сожженные участки. В севе-

ро-восточном Орегоне сжигание первоначально уменьшило количество подстилки, но в течение нескольких лет подстилка превысила допозарный уровень из-за дополнительной биомассы, вносимой однолетними растениями (Weddell, 2001).

Закономерности влияния пожара на растительный покров степей и их аналогов во мно-

гом специфичны и определяются зональным положением исследуемой территории. Все вышеуказанное определяет разницу в результатах исследований, проводившихся на разных территориях, их оценке и формировании представлений о значении пирогенного фактора для динамики степей (и их географических аналогов) в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института степи УрО РАН (проект № ГР АААА-А21-121011190016-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Анилова Л.В., Шорина Т.С., Пятина Е.В.* К вопросу о влиянии пирогенного фактора на растительный покров степей Оренбургского Предуралья // Вестн. ОГУ. 2011. № 12 (134). С. 19–20 [*Anilova L.V., Shorina T.S., Pyatina E.V.* K voprosu o vliyaniy pirogenogo faktora na rastitel'nyy pokrov stepei Orenburgskogo Predural'ya // Vestn. OGU. 2011. № 12 (134). S. 19–20].
- Бегучев П.П.* Влияние выжигания на растительность залежных угодий // Тр. Саратовской обл. оп. станции по животноводству. 1939. Вып. 1. С. 213–222 [*Beguchev P.P.* Vliyaniye vyzhiganiya na rastitel'nost' zaleznykh ugodii // Tr. Saratovskoi obl. op. stantsii po zhivotnovodstvu. 1939. Vyp. 1. S. 213–222].
- Борисова И.В., Гордеева Т.К.* Влияние пожара на растительность участка / Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., 1976. С. 86–89 [*Borisova I.V., Gordeeva T.K.* Vliyaniye pozhara na rastitel'nost' uchastka // v kn.: Biokompleksnyye issledovaniya v Kazakhstane. Ch. 3. Kompleksnaya kharakteristika osnovnykh rastitel'nykh soobshchestv pustynnykh stepei Tsentral'nogo Kazakhstana. L., 1976. S. 86–89].
- Борисова И.В., Попова Т.А.* Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана // Ботанический журнал. 1972. Т. 57. № 7. С. 779–793 [*Borisova I.V., Popova T.A.* Dinamika chislennosti i vozrastnogo sostava tsenopopulyatsii dernovinnykh zlakov v pustynnykh stepyakh Tsentral'nogo Kazakhstana // Botanicheskii zhurnal. 1972. T. 57. № 7. S. 779–793].
- Буйволово Ю.А., Быкова Е.П., Гавриленко В.С., Грибков А.В., Баженов Ю.А., Бородин А.П., Горошко О.А., Кирилук В.Е., Корсун О.В., Крейндин М.Л., Куксин Г.В., Рябинина З.Н.* Анализ отечественного и зарубежного опыта управления пожарами в степях и связанных с ними экосистемах, в частности, в условиях ООПТ. М., 2013. 140 с. [*Buivolov Yu.A., Bykova E.P., Gavrilenko V.S., Gribkov A.V., Bazhenov Yu.A., Borodin A.P., Goroshko O.A., Kirilyuk V.E., Korsun O.V., Kreindlin M.L., Kuskhin G.V., Ryabinina Z.N.* Analiz otechestvennogo i zarubezhnogo opyta upravleniya pozharami v stepyakh i svyazannykh s nimi ekosistemakh, v chastnosti, v usloviyakh OOPT. M., 2013. 140 s.].
- Веденьков Е.П.* О роли пирогенного фактора в динамике растительности степи «Аскания-Нова» // Тр. междунар. конф. “Rezumatele lucrariilor Simpozionului jubilar “Reservatia naturala «Codrii». (19–20 sept. 1996). Lozova, 1996. С. 185–188 [*Veden'kov E.P.* O roli pirogenogo faktora v dinamike rastitel'nosti stepi «Askaniya-Nova» // Tr. mezhdunar. konf. “Rezumatele lucrariilor Simpozionului jubilar “Reservatia naturala «Codrii». (19–20 sept. 1996). Lozova, 1996. С. 185–188].
- Гавриленко В.С.* Степной пожар в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» имени Ф.Э. Фальц-Фейна // Степной бюллетень. 2005. № 19. С. 26–27 [*Gavrilenko V.S.* Stepnoi pozhar v biosfernom zapovednike «Askaniya-Nova» imeni F.E. Fal'ts-Feina // Stepnoi byulleten'. 2005. № 19. С. 26–27].
- Гофман О.П.* Возрастная структура *Festuca valesiaca* s.l. (Poaceae) при влиянии пирогенного и пасквального факторов в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова» // Мат.-лы VII международного симпозиума «Степи Северной Евразии». Оренбург, 2015. С. 270–272 [*Gofman O.P.* Vozrastnaya struktura *Festuca valesiaca* s.l. (Poaceae) pri vliyaniy pirogenogo i paskval'nogo faktorov v Biosfernom zapovednike «Askaniya-Nova» // Mat.-ly VII mezhdunarodnogo simpoziuma «Stepi Severnoi Evrazii». Orenburg, 2015. S. 270–272].
- Данилов В.И., Недосекина Т.В., Сарычева Л.А., Цуриков М.Н., Архарова О.В., Недосекин В.Ю.* Влияние различных регуляционных режимов на степные сообщества заповедника «Галичья гора» // Мат.-лы Междунар. научно-практической конференции, посвященной 70-летию Центрально-Черноземного заповедника. Тула, 2005. С. 68–70 [*Danilov V.I., Nedosekina T.V., Sarycheva L.A., Tsurikov M.N., Arkharova O.V., Nedosekin V.Yu.* Vliyaniye razlichnykh regulyatsionnykh rezhimov na stepnye soobshchestva zapovednika «Galich'ya gora» // Mat.-ly Mezhdunar. nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 70-letiyu Tsentral'no-Chernozemnogo zapovednika. Tula, 2005. S. 68–70].
- Данилов С.И.* Пал в Забайкальских степях и его влияние на растительность // Вестн. Дальневосточного филиала. Академии наук СССР. 1936. № 21. С. 63–81 [*Danilov S.I.* Pal v Zabaikal'skikh stepyakh i ego vliyaniye na rastitel'nost' // Vestn. Dal'nevostochnogo filiala. Akademii nauk SSSR. 1936. № 21. S. 63–81].

- Данылдай А.Б. Динамика видового состава под влиянием пирогенного фактора в луговой степи Центрально-Тувинской котловины // Мат-лы молодежн. науч. конф. с междунар. участием «Природные системы и экономика приграничных территорий Тувы и Монголии: фундаментальные проблемы, перспективы рационального использования». Кызыл, 2012. С. 116–117 [Dapyldai A.B. Dinamika vidovogo sostava pod vliyaniem pirogenogo faktora v lugovoi stepi Tsentral'no-Tuvinskoi kotloviny // Mat-ly molodezhn. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem «Prirodnye sistemy i ekonomika prigranichnykh territorii Tuvy i Mongolii: fundamental'nye problemy, perspektivy ratsional'nogo ispol'zovaniya». Kyzyl, 2012. S. 116–117].
- Дубинин М.Ю., Лушчекина А.А., Раделоф Ф.К. Оценка современной динамики пожаров в аридных экосистемах по материалам космической съемки (на примере Черных земель) // Аридные экосистемы. 2010. № 16 (3). С. 5–16 [Dubinin M.Yu., Lushchekina A.A., Radelof F.K. Otsenka sovremennoi dinamiki pozharov v aridnykh ekosistemakh po materialam kosmicheskoi s'emki (na primere Chernykh zemel') // Aridnye ekosistemy. 2010. № 16 (3). S. 5–16].
- Дымова Т.В. Особенности восстановления растительного покрова после пожара на песчаных почвах дельты Волги // Юг России: экология, развитие. 2008. № 4. С. 70–75 [Dymova T.V. Osobennosti vosstanovleniya rastitel'nogo pokrova posle pozhara na peschanykh pochvakh del'ty Volgi // Yug Rossii: ekologiya, razvitie. 2008. № 4. S. 70–75].
- Евсеев В.И. Рациональная система использования пастбищ в сухой и засушливой степи. М.; Куйбышев, 1935. 72 с. [Evseev V.I. Ratsional'naya sistema ispol'zovaniya pastbishch v sukhoi i zasushlivoi stepi. M.; Kuibyshev, 1935. 72 s.].
- Зданчук В.А., Артамонова А.И. Влияние выжигания на степную растительность и улучшение пастбищных угодий // Сборник «Кормодобывание». Оренбург, 1938. С. 3–20 [Zdanchuk V.A., Artamonova A.I. Vliyaniye vyzhiganiya na stepnyuyu rastitel'nost' i uluchsheniye pastbishchnykh ugodii // Sbornik «Kormodobyvaniye». Orenburg, 1938. S. 3–20].
- Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий. Карта для высших учебных заведений. М. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г.Н. Огуреевой. М., 1999 а. 2 л. [Zony i tipy poyasnosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorii. Karta dlya vysshikh uchebnykh zavedenii. M. 1 : 8 000 000 / Pod red. G.N. Ogureevoi. M., 1999a. 2 l].
- Зоны и типы поясности. Пояснительный текст и легенда к карте м. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г.Н. Огуреевой. М., 1999б. 64 с. [Zony i tipy poyasnosti. Pojasnitel'nyi tekst i legenda k karte m. 1 : 8 000 000 / Pod red. G.N. Ogureevoi. M., 1999b. 64 s.].
- Иванов В.В. К вопросу о роли степных пожаров // Бюл. МОИП. Отдел биологический. 1952. Т. 57. № 1. С. 62–69 [Ivanov V.V. K voprosu o roli stepnykh pozharov // Byul. MOIP. Otdel biologicheskii. 1952. T. 57. № 1. S. 62–69].
- Иванов В.В. Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л., 1958. 288 с. [Ivanov V.V. Step'i zapadnogo Kazakhstana v svyazi s dinamikoi ikh pokrova. M.; L., 1958. 288 s.].
- Ильина В.Н. Пирогенное воздействие на растительный покров // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20. № 2. С. 4–30 [Il'ina V.N. Pirogennoye vozdeistvie na rastitel'nyi pokrov // Samarskaya Luka: problemy regional'noi i global'noi ekologii. 2011. T. 20. № 2. S. 4–30].
- Кандалова Т.Г. Влияние степных пожаров на настоящие и луговые степи госзаповедника «Хакасский» // Степной бюллетень. 2007. № 23–24. С. 19–24 [Kandalova T.G. Vliyaniye stepnykh pozharov na nastoyashchie i lugovyye stepi goszapovednika «Khakasskii» // Stepnoi byulleten'. 2007. № 23–24. S. 19–24].
- Калмыкова О.Г. Факторы, определяющие разнообразие и особенности растительного покрова Буртинской степи // Степи Северной Евразии: Мат-лы IV междунар. симпоз. Оренбург, 2006. С. 333–337 [Kalmykova O.G. Faktory, opredelyayushchie raznoobrazie i osobennosti rastitel'nogo pokrova Burtinskoi stepi // Step'i Severnoi Evrazii: Mat-ly IV mezhdunar. simpoz. Orenburg, 2006. S. 333–337].
- Комаров Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., 1951. 328 с. [Komarov N.F. Etapy i faktory evolyutsii rastitel'nogo pokrova chernozemnykh stepei. M., 1951. 328 s.].
- Кудрявцев А.Ю. Влияние пожаров на экосистемы «Попереченской степи» // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: Мат-лы всерос. науч. школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. Пенза, 2016. С. 242–244 [Kudryavtsev A.Yu. Vliyaniye pozharov na ekosistemy «Poperechenskoi stepi» // Sovremennyye kontseptsii ekologii biosistem i ikh rol' v reshenii problem sokhraneniya prirody i prirodopol'zovaniya: Mat-ly vseros. nauch. shkoly-konferentsii, posvyashchennoi 115-letiyu so dnya rozhdeniya A.A. Uranova. Penza, 2016. S. 242–244].
- Лавренко Е.М. Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской области) // Ботан. журн. 1950. Т. 35. № 1. С. 77–78 [Lavrenko E.M. Nekotorye nablyudeniya nad vliyaniem pozhara na rastitel'nost' severnoi stepi (Poperechenskaya step' Penzenskoi oblasti) // Botan. zhurn. 1950. T. 35. № 1. S. 77–78].
- Ларин И.В. Предварительные итоги стационарных исследований Центрально-Казахстанского пустынного отряда Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР // Советская ботаника. 1941. № 1–2. С. 153–161 [Larin I.V. Predvaritel'nye itogi statsionarnykh issledovaniy Tsentral'no-Kazakhstanskogo pustynnogo otryada Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR // Sovetskaya botanika. 1941. № 1–2. S. 153–161].
- Лысенко Г.Н. Стабильность степных фитоценоструктур: термодинамический аспект // Степи Северной Евразии: Мат-лы IV междунар. симпоз. Оренбург, 2006. С. 449–451 [Lysenko G.N. Stabil'nost' stepnykh fitotsenostruktur: termodinamicheskii aspekt // Step'i Severnoi Evrazii: Mat-ly IV mezhdunar. simpoz. Orenburg, 2006. S. 449–451].
- Малышева Г.С., Малаховский П.Д. Пожары и их влияние на растительность сухих степей // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 96–103 [Malysheva G.S., Malakhovskii P.D. Pozhary i ikh vliyaniye na rastitel'nost' sukhikh stepei // Bot. zhurn. 2000. T. 85. № 1. S. 96–103].

- Мирошниченко Ю.М. Влияние выжигания на тырсовые степи в МНР // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 6. С. 857–863 [Miroshnichenko Yu.M. Vliyanie vyzhiganiya na tyrsovye stepi v MNR // Bot. zhurn. 1971. T. 56. № 6. S. 857–863].
- Осичнюк В.В., Истомина Г.Г. Вплив випалювання на степову рослинність // Український ботаничний журнал. 1970. Т. 27. № 3. С. 284–290 [Osichnyuk V.V., Istomina G.G. Vpliv vipalyuvannya na stepovu roslinnist' // Ukrainskii botanicheskii zhurnal. 1970. T. 27. № 3. S. 284–290].
- Павлейчик В.М. Многолетняя динамика природных пожаров в степных регионах (на примере Оренбургской области) // Вестн. ОГУ. 2016. № 6 (194). С. 74–80 [Pavleychik V.M. Mnogoletnyaya dinamika prirodnykh pozharov v stepnykh regionakh (na primere Orenburgskoi oblasti) // Vestn. OGU. 2016. № 6 (194). S. 74–80].
- Попова Т.А., Гордеева Т.К. Влияние пожара на растительность участка // Биокомплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л., 1976. С. 150–152 [Popova T.A., Gordeeva T.K. Vliyanie pozhara na rastitel'nost' uchastka // Biokompleksnye issledovaniya v Kazakhstane. Ch. 3. Kompleksnaya kharakteristika osnovnykh rastitel'nykh soobshchestv pustynnykh stepei Tsentral'nogo Kazakhstana. L., 1976. S. 150–152].
- Родин Л.Е. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полюнных пастбищ // Советская ботаника. 1946. № 3. С. 147–162 [Rodin L.E. Vyzhiganiye rastitel'nosti kak priem uluchsheniya zlakovo-polynnykh pastbishch // Sovetskaya botanika. 1946. № 3. S. 147–162].
- Родин Л.Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны // Ботанический журнал. 1981. Т. 66. № 12. С. 1673–1684 [Rodin L.E. Pirogennyi faktor i rastitel'nost' aridnoy zony // Botanicheskii zhurnal. 1981. T. 66. № 12. S. 1673–1684].
- Рожанец-Кучеровская С.Е. Очерк растительности Оренбургской губернии. Оренбург, 1926. 16 с. [Rozhanets-Kucherovskaya S.E. Ocherk rastitel'nosti Orenburgskoi gubernii. Orenburg, 1926. 16 s.]
- Рябинина З.Н. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область). Оренбург, 2003. 224 с. [Ryabinina Z.N. Rastitel'nyi pokrov stepei Yuzhnogo Urала (Orenburgskaya oblast'). Orenburg, 2003. 224 s.]
- Рябинина З.Н., Янтурин С.И., Рябцов С.Н., Абдулина К.Х., Юнусбаев У.Б. Роль степных пожаров в формировании растительного покрова Южного Урала. Уфа, 2010. 219 с. [Ryabinina Z.N., Yanturin S.I., Ryabtsov S.N., Abdulina K.Kh., Yunusbaev U.B. Rol' stepnykh pozharov v formirovaniy rastitel'nogo pokrova Yuzhnogo Urала. Ufa, 2010. 219 s.]
- Рябинина Н.О. Природные и антропогенные факторы изменчивости динамики биопродуктивности геосистем целинных типчаково-ковыльных степей восточно-донской гряды // Вестн. ВГУ Сер. 11. Естественные науки. 2013. № 2. С. 62–67 [Ryabinina N.O. Prirodnye i antropogennye faktory izmenchivosti dinamiki bioproduktivnosti geosistem tselinnykh tipchakovo-kovyl'nykh stepei vostochno-donskoi gryady // Vestn. VGU Ser. 11. Estestvennye nauki. 2013. № 2. S. 62–67].
- Рябинина Н.О. Влияние пожаров на степные ландшафты Восточно-Донской гряды // Антропогенная трансформация геопространства: история и современность: Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. Волгоград, 2014. С. 41–48 [Ryabinina N.O. Vliyanie pozharov na stepnye landshafty Vostochno-Donskoi gryady // Antropogennaya transformatsiya geoprostranstva: istoriya i sovremennost': Mat-ly Vseros. nauch.-prakt. konf. Volgograd, 2014. S. 41–48].
- Рябцов С.Н. К вопросу об истории изучения восстановления степной растительности после пирогенной нагрузки // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Мат-лы II междунар. конф. Оренбург, 2002. С. 106–107. [Ryabtsov S.N. K voprosu ob istorii izucheniya vosstanovleniya stepnoi rastitel'nosti posle pirogennoi nagruzki // Bioraznoobrazie i biosursy Urала i sopredel'nykh territorii: Mat-ly II mezhdunar. konf. Orenburg, 2002. S. 106–107].
- Рябцов С.Н. Влияние пирогенной нагрузки на растительный покров степи Южного Предуралья: дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2005. 203 с. [Ryabtsov S.N. Vliyanie pirogennoi nagruzki na rastitel'nyi pokrov stepi Yuzhnogo Predural'ya: dis. ... kand. biol. nauk. Orenburg, 2005. 203 s.]
- Рябцов С.Н. Динамика структуры растительных сообществ под воздействием пала. Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Мат.-лы III междунар. науч. конф. Оренбург, 2006. С. 101–103 [Ryabtsov S.N. Dinamika struktury rastitel'nykh soobshchestv pod vozdeistviem pala. Bioraznoobrazie i biosursy Urала i sopredel'nykh territorii: Mat.-ly III mezhdunar. nauch. konf. Orenburg, 2006. S. 101–103].
- Рябцов С.Н., Сафонов М.А. Влияние пирогенной нагрузки на растительность степи // Тр. Института биоресурсов и прикладной экологии. 2002. № 2. С. 41–42 [Ryabtsov S.N., Safonov M.A. Vliyanie pirogennoi nagruzki na rastitel'nost' stepi // Tr. Instituta biosursov i prikladnoi ekologii. 2002. № 2. S. 41–42].
- Сафронова И.Н., Юрковская Т.К. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте // Ботан. журн. 2015. Т. 100. № 11. С. 1121–1142 [Safronova I.N., Yurkovskaya T.K. Zonal'nye zakonomernosti rastitel'nogo pokrova ravnin Evropeiskoi Rossii i ikh otobrazhenie na karte // Botan. zhurn. 2015. T. 100. № 11. S. 1121–1142].
- Скользнев Л.Н., Скользнев Н.Я. Некоторые вопросы охраны степных экосистем // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Мат-лы III междунар. симпоз. Оренбург, 2003. С. 479–482 [Skol'zneva L.N., Skol'znev N.Ya. Nekotorye voprosy okhrany stepnykh ekosistem // Step'i Severnoi Evrazii. Etalonnnye stepnye landshafty: problemy okhrany, ekologicheskoi restavratsii i ispol'zovaniya. Mat-ly III mezhdunar. simpoz. Orenburg, 2003. S. 479–482].
- Тереножкин И.И. О влиянии пожаров на растительность полупустыни // Природа. 1936. № 9. С. 45–59 [Terenozhkin I.I. O vliyaniy pozharov na rastitel'nost' polupustyni // Priroda. 1936. № 9. S. 45–59].
- Ткачук Т.Е. Динамика площадей степных пожаров на юге Даурии в первом десятилетии XXI века // Ученые записки Забайкальского государственного университета. 2015. № 1 (60). С. 72–79 [Tkachuk T.E. Dinamika ploshchadei stepnykh pozharov na yuge Dau-

- gii v pervom desyatiletii XXI veka // Uchenye zapiski Zabaikal'skogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. № 1 (60). S. 72–79].
- Ткачук Т.Е., Денисова Ю.Ю. Влияние экспериментального выжигания на структуру степных фитоценозов на юге Даурии // Степи Северной Евразии. Мат-лы VII междунар. симпозиума. Оренбург, 2015. С. 847–849 [Tkachuk T.E., Denisova Yu.Yu. Vliyaniye eksperimental'nogo vyzhiganiya na strukturu stepnykh fitotsenozov na yuge Daurii // Stepi Severnoi Evrazii. Mat-ly VII mezhdunar. simpoziuma. Orenburg, 2015. S. 847–849].
- Ткачук Т.Е., Зябликова М.С. К изучению пирогенной динамики степной растительности Южной Даурии // Ботанические исследования в Даурском заповеднике. 2007. Вып. 4. С. 235–246 [Tkachuk T.E., Zyablikova M.S. K izucheniyu pirogennoi dinamiki stepnoi rastitel'nosti Yuzhnoi Daurii // Botanicheskie issledovaniya v Daur'skom zapovednike. 2007. Vyp. 4. S. 235–246].
- Тимошенко В.А., Тимошенко В.В. Пожары в Хомутовской степи: причины, информация, последствия // Степной бюллетень. 2007. № 23–24. С. 27–30 [Timoshenkov V.A., Timoshenkova V.V. Pozhary v Khomutovskoi stepi: prichiny, informatsiya, posledstviya // Stepnoi byulleten'. 2007. № 23–24. S. 27–30].
- Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск, 2016. 191 с. [Titlyanova A.A., Sambuu A.D. Suktsessii v travyanykh ekosistemakh. Novosibirsk, 2016. 191 s.].
- Федюнькин Д.Ф. Влияние мертвых растительных остатков и степных пожаров на развитие растительности лесостепного Зауралья // Изв. естественно-научного института при Молотовском государственном университете имени А.М. Горького. 1953. Т. 13. № 7. С. 621–639 [Fedyun'kin D.F. Vliyaniye mertvykh rastitel'nykh ostatkov i stepnykh pozharov na razvitiye rastitel'nosti lesostepnogo Zaural'ya // Izv. estestvenno-nauchnogo instituta pri Molotovskom gosudarstvennom universitete imeni A.M. Gor'kogo. 1953. T. 13. № 7. S. 621–639].
- Шалыт М.С., Калмыкова А.А. Степные пожары и их влияние на растительность // Ботан. журн. 1935. Т. 20. № 1. С. 101–110 [Shalyt M.S., Kalmykova A.A. Stepnye pozhary i ikh vliyaniye na rastitel'nost' // Botan. zhurn. 1935. T. 20. № 1. S. 101–110].
- Юнусбаев У.Б., Абдулина К.Х. Влияние разных сроков пала на отрастание надземной фитомассы степей Башкирского Зауралья // Экология. 2010. № 1. С. 63–65 [Yunusbaev U.B., Abdulina K.Kh. Vliyaniye raznykh srokov pala na otrastaniye nadzemnoi fitomassy steppei Bashkirskogo Zaural'ya // Ekologiya. 2010. № 1. S. 63–65].
- Юнусбаев У.Б., Абдулина К.Х., Янтурин С.И. Роль пожаров в формировании надземной фитомассы степных пастбищ Зауралья республики Башкортостан // Аграрная Россия. 2007. № 5. С. 24–25 [Yunusbaev U.B., Abdulina K.Kh., Yanturin S.I. Rol' pozharov v formirovaniy nadzemnoi fitomassy stepnykh pastbishch Zaural'ya respubliki Bashkortostan // Agrarnaya Rossiya. 2007. № 5. S. 24–25].
- Allan G.E., Phillips N.R., Hookey P. Learning lessons from an exceptional period of fires in Central Australia: 1999 to 2002 / «Proceedings of the 3rd International Wildland Fire Conference». Sydney, 2003. P. 163. (CD-ROM).
- Antonsen H., Olsson P.A. Relative importance of burning, mowing and species translocation in the restoration of a former boreal hayfield: responses of plant diversity and the microbial community // Journal of Applied Ecology. 2005. Vol. 42. P. 337–347.
- Augustine D.J., Derner J.D., Milchunas D.G. Prescribed fire, grazing, and herbaceous plant production in shortgrass steppe // Rangeland Ecology & Management. 2010. Vol. 63. P. 317–323.
- Augustine D.J., Milchunas, D.G. Vegetation responses to prescribed burning of grazed shortgrass steppe // Rangeland Ecology & Management. 2009. Vol. 62. P. 89–97.
- Bates J.D., Boyd C.S., Davies K.W. Longer-term post-fire succession on Wyoming big sagebrush steppe // International Journal of Wildland Fire. 2020. Vol. 29. № 3. P. 229–239.
- Bates J.D., Rhodes E., Davies K., Sharp R. Grazing after fire in the sagebrush steppe // Rangeland Ecology and Management. 2009. Vol. 62. P. 98–110.
- Chambers J.C., Beck J.L., Bradford J.B. et al. 2017. Science framework for conservation and restoration of the sagebrush biome: Linking the Department of the Interior's Integrated Rangeland Fire Management Strategy to long-term strategic conservation actions. Part 1. Science basis and applications. RMRSGTR-360. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 213 p.
- Davies K.W., Bates J.D. Short-Term Effects of Burning Wyoming Big Sagebrush Steppe in Southeast Oregon // Rangeland Ecology & Management. 2007. Vol. 60 (5). P. 515–522 (DOI: 10.2458/azu_jrm_v60i5_davies).
- Davies K.W., Gearhart A., Boyd C.S., Bates J.D. Fall and spring grazing influence fire ignitability and initial spread in shrub steppe communities // International Journal of Wildland Fire. 2017. Vol. 26. P. 485–490 (DOI: 10.1071/WF17065).
- Deák B., Valkó O., Végvári Zs., Hartel T., Kapocsi I. Grassland fires in Hungary – experiences of nature conservationists on the effects of fire on biodiversity // Applied Ecology and Environmental Research. 2014. Vol. 12 (1). P. 267–28 (DOI: 10.15666/aeer/1201_267283).
- Dufek N.A., Augustine D.J., Blumenthal D.M., Kray J.A., Derner J.D. Dormant-Season Fire Inhibits Sixweeks Fescue and Enhances Forage Production in Shortgrass Steppe // Fire Ecology. 2018. Vol. 14. N 1. P. 33–49 (DOI: 10.4996/fireecology.140132048).
- Dusaeva G.Kh., Kalmykova O.G., Dusaeva N.V. Fire influence on dynamics of above-ground phytomass in steppe plant communities in the Burtinskaya Steppe (Orenburg State Nature Reserve, Russia) // Nature Conservation Research. 2019. Vol. 4 (Suppl.1). P. 78–92 (<https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.050>).
- Erkovan Ş., Koç A., Güllap M.K., Erkovan H.İ., Bilen S. The effect of fire on the vegetation and soil properties of ungrazed shortgrass steppe rangeland of the Eastern Anatolia region of Turkey // Turkish Journal of Agriculture and Forestry. 2016. N 40. P. 290–299.
- Fuhlendorf S.D., Engle D.M. Restoring heterogeneity on rangelands: ecosystem management based on evolutionary grazing patterns // Bioscience. 2001. Vol. 51. P. 625–632 (DOI: 10.1641/0006-3568(2001)051[0625:RH OREM]2.0.CO;2).
- Güllap M.K., Erkovan S., Erkovan H.I., Koc A. Effects of fire on litter, forage dry matter production, and forage quality in steppe vegetation of Eastern Anatolia, Turkey // J. Agricultural Science and Technology. 2018. Vol. 20. N 1. P. 61–70.

- Hansson M., Fogelfors H. Management of a semi-natural grassland; results from a 15-year-old experiment in southern Sweden // *J. Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. P. 31–38 (DOI: 10.2307/3236772).
- Kertész M., Aszalós R., Lengyel A., Ónodi G. Synergistic effects of the components of global change: Increased vegetation dynamics in open, forest-steppe grasslands driven by wildfires and year-to-year precipitation differences. *PLoS ONE* Vol. 2017. 12(11). e0188260 (DOI: 10.1371/journal.pone.0188260).
- Mata-González R., Reed-Dustin C.M., Rodhouse T.J. Contrasting effects of long-term fire on sagebrush steppe shrubs mediated by topography and plant community // *Rangeland Ecology & Management*. 2018. Vol. 71. N 3. P. 336–344.
- Pereira P., Cerdà A., Lopez A.J., Zavala L.M., Mataix-Solera J., Arcenegui V., Misiune L., Keesstra S., Novara A. Vegetation recovery after a grassland fire in Lithuania. The effects of fire severity, slope position and aspect // *Land Degradation and Development*. 2015. Vol. 27. P. 1523–1534 (DOI: 10.1002/ldr.2498).
- Ruprecht E., Enyedi M.Z., Szabo A., Fenesi A. Biomass removal by clipping and raking vs burning for the restoration of abandoned Stipa-dominated European steppe-like grassland // *Applied Vegetation Science*. 2016. Vol. 19. P. 78–88 (DOI: 10.1111/avsc.12199).
- Teetzmann F. Ueber den Steppenbrand in den Taurischen steppen // *Beitr. z. Kenntn. d. Russ. Reiches*. 1845. N 11. P. 43–46.
- Twidwell D., Rogers W.E., McMahon E.A., Thomas B.R., Kreuter U.P., Blankenship T.L. Prescribed extreme fire effects on richness and invasion in coastal Prairie // *Invasive Plant Science and Management*. 2012. Vol. 5. P. 330–340 (DOI: 10.1614/IPSM-D-12-00017.1).
- Valkó O., Deák B., Magura T., Török P., Kelemen A., Tóth K., Horváth R., Nagy D.D., Debnár Z., Zsigrai G., Kapocsi I., Tóthmérész B. Supporting biodiversity by prescribed burning in grasslands — a multi-taxa approach // *Science of The Total Environment*. 2016. Vol. 572. P. 1377–1384 (DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.01.184).
- Valkó O., Kelemen A., Migléc T., Török P., Deák B., Tóth K., Tóth J.P., Tóthmérész B. Litter removal does not compensate detrimental fire effects on biodiversity in regularly burned semi-natural grasslands // *Science of The Total Environment*. 2017. Vol. 622–623. P. 783–789 (DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.11.356).
- Weddell B.J. Fire in Steppe Vegetation of the Northern Intermountain Region // *Technical bulletin / Idaho Bureau of Land Management*. 2001. № 01–14. https://www.researchgate.net/profile/Bertie_Weddell/publication/238592411_Fire_in_Steppe_Vegetation_of_the_Northern_Intermountain_Region/links/53e90a9c0cf28f342f3e60c8/Fire-in-Steppe-Vegetation-of-the-Northern-Intermountain-Region.pdf
- Winter S.L. Allred B.W., Hickman K.R., Fuhlendorf S.D. Tallgrass prairie vegetation response to spring fires and bison grazing // *The Southwestern Naturalist*. 2015. Vol. 60. N 1. P. 30–35 (DOI: 10.1894/FMO-19.1).

Поступила в редакцию / Received 07.10.2020
Принята к публикации / Accepted 20.02.2021

INFLUENCE OF FIRES ON VEGETABLE COVER OF STEPPES: LITERATURE REVIEW

G.Kh. Dusaeva¹, O.G. Kalmykova²

Assessment of the impact of fires on steppe vegetation is ambiguous: from extremely negative to considering fires as a natural and sometimes necessary condition for steppes. It was found that even within the same botanical subzone, depending on the region, differences were observed in the manifestation of the effects of impact on the steppe phytocenoses and their interpretation by researchers. Most researchers note that fires are the most destructive for the vegetation cover; opinions differ in relation to spring and autumn fires. Single fires have a rapidly passing effect, frequent fires are more destructive for the steppe vegetation cover. For incredible analogs, a decrease in projective cover and species richness is characteristic.

Key words: fires, steppe vegetation.

Acknowledgement. The work is done in the framework of the state assignment to the Institute of steppe, Ural branch of RAS (project № AAAA-A21-121011190016-1).

¹ Dusaeva G. G.Kh., Researcher at the Laboratory of Landscape Ecology, Institute of steppe Ural Branch of Russian Academy of Sciences 16guluy@mail.ru); ² Kalmykova O.G., Senior Researcher at the Laboratory of Landscape Ecology, Institute of steppe Ural Branch of Russian Academy of Sciences (o.k.81@list.ru).