

УДК 581.526.53:502.72:614.841.42 (251.3):911.2(477.72)

В.В. Шаповал¹, В.С. Ткаченко²¹Біосферний заповідник "Асканія-Нова" імені Ф.Е. Фальц-Фейна НААН

вул. Паркова, 13, смт Асканія-Нова, Чаплинський район, Херсонська обл., 75230 Україна

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601 Україна

ПОСТПІРОГЕННІ СТРУКТУРНІ ТА ЕКОТОПІЧНІ ЗМІНИ У РОСЛИННОМУ ПОКРИВІ ДІЛЯНКИ "СТАРА" АСКАНІЙСЬКОГО СТЕПУ*Типчакково-ковилові степи, степова пожежа, моніторинг, структурні зміни, постпірогенна демультиплікація, галогідрогенез*

ПОСТПІРОГЕННІ СТРУКТУРНІ ТА ЕКОТОПІЧНІ ЗМІНИ У РОСЛИННОМУ ПОКРИВІ ДІЛЯНКИ "СТАРА" АСКАНІЙСЬКОГО СТЕПУ. В.В. Шаповал, В.С. Ткаченко. – За матеріалами докладних обстежень найстарішої абсолютної заповідної ділянки "Стара" (520 га) асканійського степу, проведених напередодні та після степової пожежі 2012 р., здійснено аналіз структури основних формацій та їх постпірогенних змін. Більшість допожежних структур плакорного степу і знижень були сильно видозмінені пожежею, почасти утрачені або докорінно зруйновані. Вражає сильна зрідженість постпірогенних травостоїв та велика участь бур'янів у їх складі. Повсюди ценотична різноманітність помітно збільшилась, проте практично зникли ценози з домінуванням *Festuca valesiaca*, зросла засміченість та сформувались угруповання з домінуванням *Sisymbrium altissimum*, *Leymus ramosus*, *Galatella villosa* та ін. Значно розширились площі інтразональних фітоценозів з домінуванням кореневищних злаків. Екотопічні зміни визначались методом синфітоіндикації та графічних побудов, ординаційних схем ряду провідних екофакторів. Зміщення візуалізовані на графіках з окресленими центрами нішових значень різночасових станів, внаслідок чого отримані серцевинні зони з чітким позначенням змін та зміщень даних, що сталися після пожежі. Більшість змін були незначними і ландшафтні екопростори та їх центри з мінімальними відмінностями накладались у порівняннях, проте сильне всебічне їх стиснення обумовлювало значні скорочення серцевинних зон та великі зустрічні зміщення екотопічних центрів ряду формацій. Це характеризує появу вільних нішових просторів, які були заповнені лише почасти згідно з сучасними тенденціями галомезофітними фітокомпонентами та деякими бур'янами.

ПОСТПИРОГЕННЫЕ СТРУКТУРНЫЕ И ЭКОТОПИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ УЧАСТКА "СТАРЫЙ" АСКАНИЙСКОЙ СТЕПИ. В.В. Шаповал, В.С. Ткаченко. – По материалам подробных исследований старейшего абсолютной заповедной участка "Старый" (520 га) асканийской степи, проведенных накануне и после степного пожара 2012 г., осуществлен анализ структуры основных формаций и их постпирогенных изменений. Большинство допожарных структур плакорной степи и пониженный были сильно видоизменены пожаром, отчасти утрачены или коренным образом разрушены. Впечатляет сильная изреженность постпирогенных травостоев и большое участие сорняков в их составе. Везде ценотическое разнообразие заметно увеличилось, однако практически исчезли ценозы с доминированием *Festuca valesiaca*, возросла засоренность и сформировались сообщества с доминированием *Sisymbrium altissimum*, *Leymus ramosus*, *Galatella villosa* и др. Значительно расширились площади интразональных фитоценозов с доминированием корневых злаков. Экотопические изменения определялись методом синфитоиндикации и графических построений, ординационных схем ряда ведущих экофакторов. Смещения визуализированы на графиках с очерченными центрами нишевых значений разновременных состояний, вследствие чего получены сердцевинные зоны с четким обозначением изменений и смещений данных, произошедших после пожара. Большинство изменений были незначительными и ландшафтные экопространства и их центры с минимальными различиями накладывались в сравнениях, однако сильное всестороннее их сжатие обуславливало значительные сокращения сердцевинных зон и большие встречные смещения экотопических центров ряда формаций. Это характеризует появление свободных нишевых пространств, которые были заполнены лишь отчасти согласно современным тенденциям галомезофитными фитокомпонентами и некоторыми сорняками.

POSTPYROGENIC ECOTOPIC AND STRUCTURAL CHANGES IN THE VEGETATIONAL COVER OF THE PLOT "STARA" OF THE ASKANIYSKIY PROTECTED STEPPE AREA. V.V. Shapoval, V.S. Tkachenko. – Basing on the detailed survey materials of the oldest absolute-protected plot "Stara" (520 hectares) of askaniyskiy steppe before and after the exposure to fire in 2012, we have analyzed the structure of the main vegetational formations and postpyrogenic changes that occurred after the fire. Most steppe structures and lowlands was heavily modified because of the fire, partly lost or entirely destroyed. The thinning of the postpyrogenic vegetational cover and the vast presence of weedy species are the most pronounced visible effects after fire. Almost everywhere cenotic diversity in the steppe area has increased markedly, but cenoses dominated by *Festuca valesiaca* almost disappeared giving way to "polluted" communities dominated by *Sisymbrium altissimum*, *Leymus ramosus*, *Galatella villosa* and others. The areas of intrazonal plant communities dominated by rhizomatous grasses are significantly increased. Ecotopic changes were defined using synphytoindication methods and visualized using plots and charts, ordination schemes of the leading ecological factors. The apparent shift was visualized by the concentration of graphical information in the outlined centers of niche values corresponding to time-different states, thus a core zones are received with a clear indication of data changes and displacements that occurred after the fire. Most of the changes were minor and landscape ecological spaces and their centers with minor differences overlapped in our comparisons, but a strong compression indicated considerable reduction in their core zones and large counter transitions of ecotopic centers in a number of formations leading to a free niche spaces that were filled only partly under current trends by halomesophytic phytocomponents and weeds.

Заповідна ділянка "Стара" (520 га), виділена у 1898 р. поблизу селища Асканія-Нова господарем обширних земельних володінь – Ф.Е. Фальц-Фейном – з метою вивчення природи степу та його збереження для нащадків, є чи не найціннішим об'єктом при дослідженні структурно-функціональної організації та розвитку степових екосистем. Перші наукові спостереження на цій ділянці здійснювали відомі вчені, серед них – основоположник фітоценології Й.К. Пачоський (1904). Незабаром, базуючись на первинних даних про степи півдня України, діл. "Стара" перетворюється у полігон картографічного моніторингу. Першу спробу розробити геоботанічну карту асканійського степу здійснено у 1922 р. Ю.Д. Суховою. Згодом, у 1925 р. М.С. Шалитом складено карти рослинності діл. "Стара" та діл. "Успенівка" (Шалыт, 1938). Обстеження у серпні–вересні 1925 р. (О. Єльяшевич, С. Постригань, М. Шалит та Н. Шостенко, за редакцією проф. О. Янати) мали на меті скласти геоботанічну карту усієї території державного степового заповідника "Чаплі" – 42744 га, із них близько 32 тис. га цілини (Положення..., 1928). Результатом досліджень стала геоботанічна мапа у масштабі приблизно 1:22800, що показала загальну картину розподілу рослинності цілинного степу за ступенем її збереженості, сукупно з рельєфною приуроченістю та іншими факторами (Десятова-Шостенко, 1928; Шалыт, 1938). У 1926 р. Г.І. Поплавською здійснено спробу фітосоціологічного аналізу та розроблено схему розподілу рослинності плакорного цілинного степу. Картографічні роботи, розпочаті у травні–червні 1926 р. (О. Єльяшевич, Ф. Левіна, Я. Лепченко, А. Порецький та В. Танфільєв під керівництвом Н. Десятової-Шостенко), через технічні причини не закінчені, тому карта рослинності відобразила лише частину території заповідника.

На жаль, усі перелічені матеріали (5 карт 1922–1926 рр.) так і не були оприлюднені, а зберігались разом з іншими рукописними документами в архіві заповідника та були втрачені під час окупації 1941–1943 рр.

У 1927 р. (Т. Вернандер, Є. Галкіна, К. Ковальов, Н. Куксін, І. Сапожнікова, Л. Соколова та М. Шалит, під загальним керівництвом Н. Десятової-Шостенко та М. Шалита) почато наступний етап картографічних робіт у руслі попередньої методики 1926 р., але з дещо більшою деталізацією (Десятова-Шостенко, 1928). Практично одразу потому, на базі накопиченого картографічного матеріалу та численних оригінальних спостережень, М.С. Шалитом самостійно складено класифікацію асоціацій рослинності асканійського степу та карту їх розподілу у 1930 р. (Шалыт, 1938). Попри окремі критичні методологічні аспекти та неузгодженість, матеріали Н. Десятової-Шостенко (1928) та М.С. Шалита (Шалыт, 1938), отримані на методологічних засадах, близьких до сучасних, є аналітичним фундаментом, доступною точкою відліку у контексті оцінки багатолітньої динаміки рослинності асканійського степу, пояснень природи і тенденцій сукцесійних змін.

У подальшому геоботанічною зйомкою діл. "Стара" (спеціально або у руслі широкомасштабних картографічних робіт по території асканійської цілини) займались З.Т. Ізвекова (1939 р.), Є.І. Короткова (1952 р.) та Є.П. Веденьков (1967, 1981, 1997 рр.), завдяки чому був виявлений склад, структура і динаміка степових фітоценозів. Останній раз докладну геоботанічну карту діл. "Стара" складено нами у липні 2011 р. За результатами досліджень розкрито стан рослинного покриву і основні характеристики багаторічних змін та їх сучасні тенденції (Шаповал, 2013). Таким чином, на сьогодні накопичено значний обсяг інформації про рослинність даної території, супроводжуваної оригінальними картографічними матеріалами, проте різномасштабність карт, розбіжності у принципах побудови легенд до них, особливості інтерпретації різночасових станів значно утруднюють з'ясування процесів, що відбуваються у педосфері та рослинному покриві.

Додамо, що усупереч численним грубим порушенням заповідного режиму у минулому, діл. "Стара" лишилась ключовим абсолютно заповідним еталоном сухих типчаково-ковилизових степів. Отримані тут результати є унікальними, хоча відображають широкий спектр антропогенних змін, наслідки господарчої експлуатації та іншого роду втручання. Тому у вивченні природи Степу діл. "Стара" не має собі рівних за збереженістю фітобіоти та накопиченим фактажем з питань трансформації фітосистем і ґрунтового покриву. Безперечно, найбільшого значення набули матеріали періодичного великомасштабного геоботанічного картування степу, що охоплюють значний проміжок часу (1927–2011 рр.) і відображають тривалі зміни рослинності у часі та просторі.

Об'єкти та методи досліджень

У 2011 р. за програмою фітоценотичного моніторингу здійснено чергове картування діл. "Стара"; М 1:10000 (Шаповал, 2013). Легенда до карти налічує 21 виділ та охоплює степові (близько 150 га), лучно-степові (169,69 га), лучні (189,83 га), чагарниково-степові та деревно-чагарникові (1 га) угруповання. Картування супроводжувалось збором репрезентативного масиву описів пробних геоботанічних ділянок (150 описів на площинах 100 м² з фіксацією географічних координат GPS-навігатором). Таким чином, було встановлено сучасний флористичний склад і структуру фітоценозів, їх екологічну приуроченість та умови формування. Інтерпретація отриманих матеріалів дала змогу доповнити тривалий хроноряд попередніх досліджень, розкрити закономірності сучасного природного процесу, сутність сукцесійних змін та їх перебіг за останні десятиліття, а також вплив антропогенних факторів на природні комплекси Біосферного заповідника "Асканія-Нова", періодичність і ритміку галогідрогенезу ґрунтів. Однак, реальна картина фітоценотичного складу, структури рослинності і тенденцій її динаміки кардинально змінилась уже наступного року, оскільки у природному ядрі сталась масштабна степова пожежа, що охопила майже цілком 520 га абсолютно заповідного степу на діл. "Стара". У наш час це було одне з найбільших порушень установленого тут режиму охорони, внаслідок якого було не тільки відкинуто назад у тривалому саморозвитку фітосистеми, але й докорінно зруйновано ряд місцезростань.

З огляду на те, що Біосферний заповідник "Асканія-Нова" неухильно накопичує досвід боротьби зі степовими пожежами у природному ядрі та вивчає їх наслідки за різних умов (Веденьков, 1996; Гавриленко, 2005; Гавриленко, Дрогобич, Поліщук, 2007; Ткаченко, Шаповал, 2010 та ін.), повторне обстеження рослинного покриву діл. "Стара" для порівнянь з допожежним станом і визначення наслідків пожежі позиціонує себе цілком логічним і необхідним кроком. При тому, що у більшості випадків вивчення наслідків пожежі здійснюється на згарищах слабо вивчених напередодні степів, ми мали змогу опиратись на матеріали попередніх досліджень 2011 р., що унаочнюють стан рослинності напередодні пожежі, і дані поточних обстежень 2013 р., які характеризують постпірогенний стан. Для цього у 2013 р. було повторно описано 150 пробних геоботанічних ділянок, проведено їх статистичне опрацювання та синфітоіндикаційні обрахунки даних про зміни параметрів провідних екофакторів. Поза тим, у роботі використано окремі матеріали геоботанічної зйомки рослинності закладеного постпірогенного профілю площею 95,4 га, що проходить смугою шириною 300 м через плакор, схил та під діл. Стара" (кв. 59–61) загальною протяжністю 3260 м, охоплюючи зональне та інтразональне фіторізноманіття еколого-

ценотичного ряду. Зйомку рослинності здійснено у липні 2013 р. за попередньою методикою (Ткаченко, Шаповал, 2010; Шаповал, 2013). Масштаб 1:10000. Рекогносцирувальну розмітку території за генеральними маршрутними лініями і точками їх перетину виконано GPS навігатором Lowrance iFinder з GPS/WAAS приймачем. Окремі відстані, площі та межі обчислено через географічні координати у програмі Google Earth Pro_7.1.1.1888. Робочі ходи пройдені паралельно через кожні 150 м по лінії EW з перпендикулярними бічними перетинами NS/SN щокожні 50 м на 50–75 м углиб, до зімкнення з ходом наступного паралельного ряду).

При аналізі структурних змін рослинності використано метод синфітоіндикації (Дідух, Плюта, 1994), добре апробований нами в об'єктивізації параметрів степових екотопів, при визначенні екопросторів (нішових меж) окремих формацій та їх поєднань у ландшафтному екопросторі певного степового масиву у статичній та динамічній. Сутність методу полягає у порівнянні амплітуд толерантності видів рослин, вираженої у балах, та розрахунку відповідних абсолютних показників чи якісних характеристик екофакторів. Для визначення особливостей екотопічних характеристик рослинного покриву і порівнянь їх допожежного стану з післяпожежним були побудовані ординаційні матриці за показниками едафічних умов (режиму вологозабезпечення – Hd, загального сольового режиму – Tr, вмісту карбонатів – Ca, вмісту мінерального азоту – Nt, кислотності – Rc) та кліматичних факторів (термічного режиму – Tm, континентальності клімату – Kп та його гумідності – Om). Окресленням точок ординації всіх описів кожної формації отримано нішовий простір формації з пуансоном середніх її значень, а обрисом крайніх меж всіх формацій та угруповань даного часового зрізу – нішовий ландшафтний простір усієї ділянки степу поточного року. На інший рік (після пожежі) формуються такі ж показники ординованих екофакторів, центри яких у вигляді вістря стрілки спрямування зміщень центрів формацій (тонкі лінії стрілок) та всього ландшафтному екопростору (товста стрілка) вказують на параметри та спрямованість поступових зміщень ординованих екофакторів. Цим самим візуалізуються усі видимі зміщення і зміни нішового простору. Загальною особливістю таких зміщень є концентричне (доцентрове) зміщення центрів формацій: спрямованість зміщень до центру нішового ландшафтному простору, внаслідок якого нішовий простір степу сильно "стискається", звужується, зменшується у розмірах, іноді зовсім випадаючи за межі нішового простору у допожежному 2011 р. У межах кожного ландшафтному нішового простору ми поглиблювали концентрацію графічної інформації шляхом окреслень дисперсії центрів поформаційних нішових значень до- і післяпожежних років і отримували серединну ("серцевинну") зону ландшафтному екопростору з чітким позначенням його змін та зміщень, які інтерпретували як тимчасові зміни провідних екофакторів, що сталися внаслідок впливу потужного пірогенного фактору. Лишалося узгодити, пояснити і з'ясувати ці зміни середніх значень на полі їх локалізації як наслідок змін умов існування та внутрішньоценотичних відносин у угрупованнях на певних екотопах.

Результати досліджень

За даними натурних обстежень загальна площа згарища від пожежі 4–5 серпня 2012 р. у природному ядрі (масив "Південний") склала 1970,8 га. Його загальна протяжність – 10000 м; максимальна ширина – 3750 м. Пожежею охоплено частину цілини (у т.ч. діл. "Стара") і старі перелogi. Причиною пожежі стала блискавка, а денному поширенню вогню сприяли спека та сильний вітер, що перекидав осередки вогню (4 серпня – північно-східний з поривами до 18 м/с, 5 серпня – східний з максимальною швидкістю 34 м/с). У другій половині дня 5 серпня шквальний вітер здійняв у повітря попіл, звуглені частини рослин та дрібнозем, оголивши поверхню ґрунту на більшій частині діл. "Стара". Цим звіт-реним субстратом засипало борозни по периметру цілини, різного роду вирви та заглибини, блюдця. Під глибоким (до 20–30 см) наносним шаром у борознах ще й 7 серпня, подекуди, зберігався жар.

Наслідки пожежі 4–5 серпня 2012 р. значно посилились метеорологічною ситуацією напередодні. Зокрема, третя декада липня була дуже спекотною, з суховіями. За даними агрометеорологічної станції "Асканія-Нова" середня температура повітря за декаду склала 28,4°C, що на 5,9°C більше норми. Максимальна температура повітря досягала 39,5°C,

грунту – 59,5°C. Опадів за декаду випало 0,0 мм, при нормі 12 мм. Ситуація не змінилась і на початку серпня. Перша декада була аномально спекотною. Середня температура повітря трималась показника 27,6°C, що на 4,9°C вище норми. Максимальна температура повітря 4 серпня піднялась до 38,5°C, а 5 серпня сягнула 40,8°C (абсолютний максимум за усі роки спостережень), при мінімальному показнику відносної вологості повітря 17%. Температура на поверхні ґрунту піднімалась до 62,5°C. Опадів за декаду випало усього 0,3 мм (1 серпня), за норми 9,0 мм.

Значному прогоранню рослинної маси та ґрунту під час пожежі сприяли потужні запаси підстилки у фітоценозах діл. "Стара" напередодні події. Так, за результатами моніторингу у розпал вегетаційного сезону 2012 р. найбільші запаси сумарної фітомаси ($1260,7 \pm 39,73$ г/м²), біомаси ($268,5 \pm 8,04$ г/м²) та мортмаси ($992,2 \pm 35,59$ г/м²) були зосереджені у інтразональних ценозах поду (квартал 44) з домінуванням мезоморфних *Poa angustifolia* L. та *Carex praecox* Schreb. На схилі сумарна фітомаса складала $1133,0 \pm 57,19$ г/м², на плакорі – $918,9 \pm 109,09$ г/м², при цьому фракція підстилки та сухостою займала $886,6 \pm 63,21$ г/м² та $675,2 \pm 101,53$ г/м² відповідно (Шаповал, Гофман, 2012). Таким чином, горючого матеріалу було достатньо (у середньому близько 11 т/га) аби значно пошкодити, а подекуди цілком знищити надземні частини багаторічних щільнодернинних біоморф, домінуючих у плакорно-зональних фітоценозах степу, та приземні дернинні частини (парціальні кущі) у мезоморфних *Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Carex praecox* та ін.

Усупереч цьому, швидкому відростанню рослинності посприяла дощова погода у другій декаді серпня. Середня температура повітря стрімко знизилась до 21,8°C, що на 0,4°C менше за середньобагаторічний показник, а опади за декаду склали 54,9 мм, при нормі 10,0 мм. Однак, атмосферні опади восени 2012 та взимку 2013 рр. (з вересня по березень) випали у кількості 135,9 мм або 64,4% норми за указаний період. Квітень і травень місяці післяпожежного 2013 р. були вкрай посушливими (сума опадів усього 10,0 мм; 15,2% норми), що спричинило сильне пересихання 1 м шару ґрунту. Загальні запаси вологи у ґрунті дослідного стаціонару діл. "Стара" (43 квартал) на початку вегетаційного сезону 2013 р. були нижчими за емпірично обчислені показники вологості стійкого в'янення рослин – 141,4 мм проти 152,3 мм. Починаючи з червня по листопад 2013 р. випало 239,1 мм атмосферних опадів (понад 130% середньобагаторічного показника). За даними С.С. Звєгінцова, найменший запас вологи серед дослідженої серії точок відзначено на згайші плакорного степу діл. "Стара" (квартал 43) – 138,8 мм в однометровому шарі ґрунту, – що пояснюється значними втратами вологи у процесі випаровування з оголеної поверхні. Натомість, значна маса мертвої органічної речовини на поверхні ґрунту у негорілій частині плакорного степу (стаціонар у кварталі 68 масиву "Південний") перешкождала цьому процесу та сприяла накопиченню вологи у кількості 167,3 мм в однометровому шарі ґрунту, здебільшого у межах верхнього (0,5 м) його прошарку (Літопис..., 2014).

За рахунок осіннього відростання пошкоджених дернин *Stipa* на діл. "Стара" спостерігалась незначна кількість сухостою, проте його маса була мізерною, оскільки практично усі дернини були істотно уражені вогнем, сильно пошкоджені або й цілком відмерлі. Значною мірою ситуація пояснюється зрілими та старіючими морфофізіологічними станами більшої частини особин у ценопопуляції *Stipa ucrainica* P. Smirn. Разом з тим, дернини *S. ucrainica* відновилися набагато краще за дернини *Festuca valesiaca* Gaudin. Так, продукція першої зменшилась у 3,2 рази проти минулого 2012 р., а от фітомаса типчака – у 12,8.

У розпал вегетаційного сезону 2013 р. загальні запаси надземної фітомаси на плакорі діл. "Стара" (квартал 43) склали $151,0 \pm 10,67$ г/м², по схилу поду – $229,0 \pm 22,99$ г/м² та безпосередньо у поду – $136,1 \pm 6,31$ г/м², що на порядок нижче за попередні допожежні показники. При цьому, на схилі найбільша частка укусу належала фракції *P. angustifolia* ($193,7 \pm 21,40$ г/м²), а у поду – однорічний ліані *Vicia villosa* Roth ($51,7 \pm 14,31$ г/м²). Загалом, спостерігались потужні аспекти однорічних рослин з експлерентною фітоценотичною стратегією, здатних у короткі строки захопити вільну постпірогенну нішу за рахунок локального банку діаспор або інвазії з прилеглих сільгоспугідь (*Kali tragus* Scop., *Sisymbrium altissimum* L., *Trifolium arvense* L., *Holosteum umbellatum* L., *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Veronica arvensis* L., *Cruciata pedemontana* (Bellardi) Ehrend., *Buglossoides arvensis* (L.) I.M.

Johnst., *Crepis ramosissima* D'Urv. [*C. tectorum* auct. non L., p.p.] тощо. Маса даної фракції в укісних пробах трималась близько третини загальної. Серед багаторічних трав найбільші запаси належали *Galium ruthenicum* Willd. та *Falcaria vulgaris* Bernh. Але, у цілому рослинність була дуже розрідженою та пригніченою (Шаповал, Гофман, 2014а, 2014б).

Таким чином, за даними повторного обстеження діл. "Стара", більшість зафіксованих у дослідженнях 2011 р. фітоценотичних структур плакорного степу і знижень були пожежею сильно видозмінені або докорінно зруйновані. На фоні зростання загальної ценотичної різноманітності до мінімуму скоротили площі окремі асоціації, що знаходились у критичному, регресуючому стані. Так, практично зникли типчатники, що займали у 2011 р. усього 1,25 га (0,2%) площі (Шаповал, 2013), хоча у 1997 р. (передостання геоботанічна зйомка) асоціації типчака (ас. *Festuca valesiaca* + *Stipa ucrainica*, ас. *F. valesiaca* + *Galatella villosa*, ас. *F. valesiaca* + *Carex praecox*, ас. *F. valesiaca* + *Artemisia austriaca* та ін.) обіймали 45,7% площі ділянки (Веденьков, Веденькова, 1998).

Разом з тим, у 2013 р. на діл. "Стара" сильно зросла засміченість угрупованнями з домінуванням *Sisymbrium altissimum* – однорічної перекотипільної форми, поширеної також у минулому, але, здебільшого, у вигляді окремих плям, частіше у подах. Сталися значні просторові втрати типчаково-ковилових угруповань зонального типу за рахунок розширення ряду інтразональних фітоценозів з домінуванням *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis*, *Carex praecox*, *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvelev, появи плям *Vicia villosae*, зростання ценотичної ролі *Galatella villosa* (L.) Rchb. f. та ін. У типчаково-ковилових фітоценозах різко зменшилось загальне проективне покриття з 72,4% (середній показник) у допожежний час до 36,4% після пожежі або від 60–85% до 25–50%. Видове багатство формації теж зменшилося з 88 до 75 видів, а видова насиченість збільшилася з 24,1 до 30,7 видів на пробній ділянці, головним чином за рахунок різнотравних фітокомпонентів (з 18,2 до 25,5 видів на 100 м²). У ценотичній структурі з'явилися угруповання зі співдомінуванням *Galium ruthenicum*, *Leymus ramosus*, *Sisymbrium altissimum*. Значно зросла кількість видів з високим траплянням.

У ценозах формації *Poa angustifoliae* після пожежі відбулися подібні зміни: різко зросла ценотична різноманітність внаслідок співдомінування *Galatella villosa*, *Leymus ramosus*, *Phlomis pungens* Willd., *Sisymbrium altissimum*, *Falcaria vulgaris* та ін.; вдвоє (з 74,5 до 32,39%) зменшилось загальне проективне покриття; збільшилось видове багатство (від 44 до 73 видів) та зросла видова насиченість (з 13,8 до 19,4 видів на 100 м²); зменшилась кількість видів з високим траплянням тощо.

У пірийниках (*Elytrigia*) сталась заміна співдомінуючих *Festuca valesiaca*, *Galium ruthenicum* і *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski на такі фітокомпоненти, як *Kali tragus*, *Sisymbrium altissimum* та *Vicia villosa*. Інші співдомінанти (*Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Falcaria vulgaris*) лишилися незмінними. Різко зменшилось загальне проективне покриття (з середніх 73,8 до 31,9%). Збільшилось видове багатство формації (від 27 до 55 видів) і видове насичення фітоценозів (з 10,33 до 14,29 видів на 100 м², в т.ч. насичення різнотравними видами – від 7,18 до 9,58 видів). Зменшилась кількість константних фітокомпонентів.

Після пожежі в угрупованнях формації *Bromopsideta inermis* також значно зменшилось загальне проективне покриття (з 78,6 до 36,7 %), особливо осібне покриття домінуючої *Bromopsis inermis* (з 75–80% до 25–30%). Видове багатство формації збільшилось з 36 до 46 видів, а видова насиченість зросла з показника 10,26 до 13,21 на 100 м², в основному за рахунок різнотрав'я (від 8 до 9,42 видів на 100 м²).

Ранньоосокові угруповання (*Cariceta praecocis*) після пожежі займали незначні загальні площі, проте осока рання співдомінувала у багатьох зональних фітоценозах, поступово набираючи ценотичного значення. Загальне проективне покриття зменшилось у середньому від 65 до 35–40%, а осібне покриття домінанта – з 20 до 10%. Видове багатство багатократно збільшилось після пожежі (з 4 до 45 видів на 100 м²), внаслідок чого ці угруповання перетворились на багатовидові ценози.

Ценотична різноманітність чагарниково-степової рослинності, представленої переважно низькомигдальниками (*Amygdaleta nanae*), що оконтурюють подові місцезростання, після пожежі збільшилася, внаслідок появи серед співдомінуючих видів *Kali tragus* Scop., *Sisymbrium altissimum* та *Vicia villosa*. Загальне проективне покриття зменшилось

більше ніж вдвоє (від 79,2 до 33,7%), видове багатство зросло незначно (з 51 до 57 видів), а видова насиченість майже не змінилась (11,52 проти 10,7 видів на 100 м²). Звісно, пожежі у трав'яних біомах обумовлюють їх безлісся та пригнічують чагарники, при цьому пірогенне враження мигдальників посилюється рясною участю злаків і різнотрав'я, що формують потужну, нерідко висячу підстилку, схильну швидко та інтенсивно горіти. У чистих заростях *Amygdalus nana* L. згадана домішка незначна або майже відсутня, що рятує його куртини від суцільного вигорання. З іншого боку, значний адаптаційний потенціал і стрес-толерантність *A. nana* до пірогенного фактора реалізуються у біоморфологічній площині. Мигдаль (аналогічно до іншого аборигенного чагарничка асканійської флори – карагани скіфської *Caragana scythica* (Ком.) Pojark.) формує підземні кореневища, що слугують не лише органами розростання та розмноження, але й джерелом сплячих бруньок, що розгортаються при знищенні чи ураженні надземної сфери, допомагаючи особині, щонайменше, утримати територію, а при послабленні конкуренції і розширити простір зростання. Саме тому не спостерігалось скорочення площ під мигдальниками у постпірогенних фітоценозах схилу поду, де локалізуються розосереджені куртини *A. nana*.

Загалом, у постпірогенних травостоях вражає зрідженість та велика участь бур'янів. Серед них *Sisymbrium altissimum* є повсюдним фітокомпонентом і формує власні зарості у вигляді численних плям; у їх складі зросли кількість і трапляння таких видів, як *Galium ruthenicum*, *Phlomis pungens*, *Eryngium campestre* L., численних ефемерів та степових гало-ксерофітів. Угрупування формації *Sisymbrietum altissimum* сформувались на місці вигорілих злаково-степових фітоценозів і відзначаються значним різноманіттям ценотичних поєднань зі *Stipa ucrainica*, *Poa angustifolia*, *Crinitaria villosa*, *Falcaria vulgaris*, *Leymus ramosus* і *Trifolium arvense*. Середнє загальне проективне покриття складає 26,4%, видове багатство досягає 60 видів, видове насичення – 21,21 видів на 100 м², з них 19,35 припадає на різнотравні фітокомпоненти. Значною постійністю у згаданих ценотичних поєднаннях характеризуються *Stipa ucrainica*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Galatella villosa*, *Trifolium arvense*, *Crepis ramosissima*, *Galium ruthenicum*, *Phlomis pungens* та ефемерні *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm., *Veronica arvensis*, *Holosteum umbellatum*. Зазначимо, що висока засміченість рослинності на діл. "Стара" відзначалась і раніше, зокрема у 1997 р. (Веденьков, Веденькова, 1998), коли спостерігались темні плями бур'яново-степового різнотрав'я (*Sisymbrium altissimum* разом з низкою інших перекотипільних біоморф), частіше по східному краю ділянки. Проте, тоді ситуація багато у чому визначалась аномально високою кількістю опадів – 688,4 мм за рік (абсолютний максимум за період спостережень).

У мікрозападах та водозбірних улоговинах по схилах поду збереглися фрагменти заростей *Vicieta tenuifoliae* та сформувались численні крупні куртини *Vicieta villosae*. Загальне проективне покриття останніх складало у середньому 90%, з яких на *Vicia villosa* припадало не менше 80%. Середня видова насиченість становила 11 видів на 100 м². Видове багатство формації сягало 33 видів. Основу його складали *V. villosa*, незначні домішки *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *E. pseudocaesia* (Pacz.) Prokud., *Carex praecox*, *Bromopsis inermis*, *Vicia tenuifolia* Roth та інші мезоморфні лучні і степово-лучні фітокомпоненти. Високим траплянням відзначились також *Kali tragus*, *Sisymbrium altissimum*, *Limonium sareptanum* (A. Becker) Gams, *Galium ruthenicum* та *Phlomis pungens*. Ці зарості широкою, подекуди переривчастою, смугою оторочили днище поду.

Значного поширення на степу в процесі саморозвитку набули угруповання з рясною участю та домінуванням *Leymus ramosus* – довгокореневищного гало-ксеромезофіта, що часто маркує давні антропогенні порушення ґрунту (збої, тирла, дороги). В угрупованнях *Leymeta ramosii* співдомінантами виступають *Poa angustifolia*, *Sisymbrium altissimum*, *Arabidopsis thaliana*. Загальне проективне покриття становить 28,5%; видове багатство – 55 видів; видове насичення – 25,6 видів на 100 м². Згадані порушення ґрунтів та сучасні прояви галогідрогенезу є першорядними чинниками формування цих дигресійних угруповань та масового проникнення *Leymus ramosus* у степові фітоценози при різного роду катаклізмах. Проте смуга *L. ramosus*, що займає середню частину західного схилу поду діл. "Стара" та репрезентує еколого-ценотичний оптимум формації колосняка у асканійському степу, наразі не зберігає виразних рис антропогенної трансформації. Рос-

лини *L. ramosus* у цій зоні характеризуються більш потужними габітуальними параметрами та віталітетом, частіше плодоносять, іноді у масі (що трапляється аномально рідко у степу), формують практично чисті зарості на межі з пирійниками та стоколосниками. З іншого боку, загальна приуроченість *L. ramosus* до більш солонцюватих відмін ґрунту та порушених місцезростань є беззаперечною. Нарешті, треба підкреслити прогресуючу постпірогенну природу заростей цього фітокомпоненту. Наочними прикладами є стрімка експансія *L. ramosus* у зональних фітоценозах діл. "Стара" услід за пожежами 1972, 1974 рр. (Веденьков, 1979) та поточної 2012 р.

З цієї ж причини значно посилилась фітоценотична роль *Galatella villosa*, що посідає ксерофітніші екотопи зі співдомінуванням *Stipa ucrainica* та *Phlomis pungens*. Загальне проективне покриття становить тут 35%. Досить постійними домішками у травостоях виступають ефемери (*Arabidopsis thaliana*, *Myosotis micrantha*, *Veronica arvensis*), деякі степові бур'яни (*Sisymbrium altissimum*, *S. polymorphum* (Murray) Roth) та численні степові інгредієнти (*Festuca valesiaca*, *Leymus ramosus*, *Carex praecox*, *Trifolium arvense*, *Artemisia austriaca* Jacq., *Carduus uncinatus* M. Bieb., *Crepis ramosissima*, *Dianthus lanceolatus* Steven ex Rchb., *Falcaria vulgaris*, *Galium ruthenicum*, *Limonium sareptanum* та ін.). Загалом, домінування *Galatella villosa* та значне проникнення її у степові травостої свідчить про зміну концентрації солей у ґрунтах внаслідок гідрогенної трансформації фітосистем в автогенезі. Таким же свідченням є процеси насичення степових фітосистем видами *Carex praecox*, *Brotopsis inermis*, *Leymus ramosus*, *Elytrigia repens*, *Artemisia austriaca*, *Falcaria vulgaris* тощо, які поєднуються у минулому і тепер з антропогенними впливами різного характеру. Пожежа, як потужний фактор впливу на степові екосистеми, сприяє проявам автогенетичних тенденцій у саморозвитку фітосистем.

Кількісні показники фітоценозів у післяпожежному стані по-різному різко змінювались. Зокрема, найвиразніше це було видно по зниженню загального проективного покриття у два або й більше рази, що викликало значне зменшення щільності травостоїв і перешкоджало наступному накопиченню підстилки. Хоча зрідження травостоїв може послабити конкурентні взаємовідносини у фітоценозах, майже у всіх угрупованнях, крім ковилових, ранньоосокових та низькомигдалевих, видове багатство збільшилось удвічі. Помітно зросло також видове насичення у фітоценозах, що вказує на розширення еконіш і збільшення можливостей проникнення нових видів у ценози, формування нових ценокомбінацій (зростання ценотичного різноманіття у формаціях) та поглиблення процесів синценогенезу. Разом з тим, значне зрідження травостоїв здатне викликати послаблення ценотичного бар'єру, посилення експансії бур'янів і можливостей руйнування усталених допожежних ценоструктур, а зміни у педосфері викликають значні ускладнення ослаблених зріджуванням взаємовідносин. Непрямі пірогенні впливи (зміни альbedo поверхні, оголення її від трав і підстилки тощо) викликають зміни гідротермічного режиму, позбавляють ґрунти захисту від дефляційних процесів, збільшують доступ до проростання насіння багатьох трав, надто форми перекотиполя. Так, покращені можливості заселення звільнених після пожежі площ сприяли формуванню стійких степово-бур'янових ценозів з участю *Sisymbrium altissimum*, *S. polymorphum*, *Kali tragus*, *Atriplex oblongifolia* Waldst. & Kit., *Erigeron canadensis* L., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Lactuca serriola* L. та забур'яненню степу в цілому. Різкі зміни екотопічних характеристик місцезростань після пожежі обумовили конкурентне витіснення звичайного зонального фітокомпонента *Festuca valesiaca* такими видами, як *Galatella villosa*, *Leymus ramosus*, *Sisymbrium altissimum*, що зайняли вивільнені еконіші або посілили позиції внаслідок дифузного покриття ніш і появи нових адаптивних зон.

Таким чином, поточну ситуацію та загальну фізіономіку рослинності діл. "Стара" у 2013 р. характеризують різкі зміни у структурі зональних та інтразональних формацій степу через появу звільнених екологічних ніш у результаті пожежі та їх стрімке захоплення рослинами з експлерентною фітоценотичною стратегією, синантропними рисами та потужним банком діаспор на фоні пригніченого віталітетного стану та різко послабленої рясності щільнодернинних злаків (*Stipa ucrainica*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*). Різкі постпірогенні зміни рослинності діл. "Стара" чітко позначаються перерозподілом площ окремих асоціацій за період 2011–2013 рр. (допожежний та постпірогенний стани

рослинності). Так, у межах закладеного постпірогенного профілю (95,4 га) за матеріалами геоботанічної зйомки 2013 р. площа під типчатниками [ас. *Festuca valesiaca* + *Galatella villosa* (+ *Artemisia austriaca*)] скоротилась утричі – до 0,01 га. Типчаково-ковиліві угруповання [ас. *Stipa ucrainica* (+ *S. capillata*, *S. lessingiana*) + *Festuca valesiaca*], подекуди з розмитими переходами у ковилово-типчакові травостої [ас. *Festuca valesiaca* + *Stipa ucrainica* (+ *S. capillata*)], що займали у 2011 р. площу 31,4 га, були заміщені постпірогенними зрідженими волохатогрудницево-ковилівими угрупованнями з різко ослабленою участю типчака та рясною домішкою одно- та багаторічного різнотрав'я (*Galium ruthenicum*, *Limonium sareptanum*, *Phlomis pungens*, *Trifolium arvense*), подекуди густо засмічені *Sisymbrium altissimum* [ас. *Stipa ucrainica* (+ *S. capillata*, *S. lessingiana*) + *Galatella villosa* (+ *Galium ruthenicum*, *Phlomis pungens*) + *Festuca valesiaca*]. Причому ці постпірогенні варіанти обіймали лише 12,9 га. Решту площі захопили ценози з участю *Leymus ramosus* [ас. *Stipa ucrainica* (+ *S. capillata*) + *Leymus ramosus* + *herba varia*, ас. *Leymus ramosus* + *Stipa ucrainica* (+ *S. capillata*) + *Carex praecox*, ас. *Leymeta ramosae*]. Останні за 2013 р. збільшились у межах профілю з 9,9 до 34,1 га. Фітоценози асоціації *Stipa capillata* (+ *S. ucrainica*) + *Poa angustifolia* просторово зменшились з 14,3 до 1,1 га. Зміни мезоморфних формацій були не такими різкими, проте їх площі збільшились та зросло різноманіття. Найбільш помітна зміна – експансія ефемерних заростей *Vicieta villosae* по найбільш уражених пожежею фрагментах днища поду з дотла згорілими пирійниками, стоколосниками і тонконожниками (3,4 га). У цілому, баланс груп ксероморфних та мезоморфних формацій було кардинально зрушено пожежею у бік мезофітизації: з 54,8/44,3% [1,2:1] у 2011 р. до 36,6/59,7% [1:1,6] у 2013 р.

Візуальний аналіз графічних побудов ординації екофакторів у до- та післяпожежний час наводимо нижче. Ординація карбонатності ґрунтів (Са) з режимом вологозабезпечення (Нд) вказує на порівняно невеликі зміни ландшафтного екопростору діл. "Стара", яка відзначалась відносною бідністю ґрунтів на карбонатні сполуки, навіть у порівнянні з тривалий час експлуатованим і часто випалюваним пожежами степом масиву "Північний" (на останньому Са=7,0–9,2, на "Старій" – 7,3–8,8 балів; загалом різниця у 0,7 бала). Незначне (приблизно на 0,3 бала) загальне збільшення насиченості карбонатними сполуками супроводжувалось помітним зміщенням центрів ординаційних просторів окремих формацій, і всі ці зміщення були концентрично спрямовані до постпірогенного центру ландшафтного екопростору, переважно вздовж градієнта вологозабезпечення (Нд) з незначними змінами Са-фактора. Нарощена після пожежі частина ландшафтного екопростору зайнята показниками карбонатності формації *Poeta angustifoliae*, *Elytrigietta repentis*, *Bromopsideta inermis* та *Amygdaleta nanae*. Відмічається така загальна закономірність: кореневищнозлакові угруповання, не втрачаючи карбонатності екотопів, змістились після пожежі в "посушливішу" зону Нд-фактора, а дерниннозлакові формації навпаки – до ліпших умов вологозабезпечення (сюди відносились також угруповання *Cariceta praecox*). Найбільші зміщення в серцевинній зоні ландшафтного екопростору у бік погіршення Нд-фактора зазнали вказані вище кореневищнозлакові формації (рис. 1). Отже, після пожежі карбонатність екотопів на ділянці виявила тенденцію до збільшення, проте у структурі фітоценозів рясність карбонатofilів збільшилася незначно. Це добре візуалізується у зміщеннях ландшафтних ніш та у піднятті серцевинної зони 2013 р. над аналогічною 2011 р. Проте основні зміни торкались переважно Нд-фактора, який змінювався залежно від водозабезпеченості екотопу так, що вологіші місцезростання ксерофітизувались після пожежі, а сухіші мезофітизувались. Ще однією загальною особливістю постпірогенних змін екофакторів є сильне і всебічне звуження екотопічних параметрів, внаслідок чого нішові простори і серединні (серцевинні) зони всебічно стискалися і зміщувались, іноді зовсім випадаючи з серединної зони, але утримуючи у своїх межах центр ландшафтного нішового простору.

Загальний сольовий режим (Тг – трофність) ґрунтів змінювався внаслідок пожежі незначною мірою, але помітними були тенденції до звуження діапазону цього фактора на екотопах дерниннозлакових угруповань з протилежним його розширенням на екотопах формацій *Bromopsideta inermis*, *Elytrigietta repentis*, *Leymeta ramosii* та *Amygdaleta nanae*.

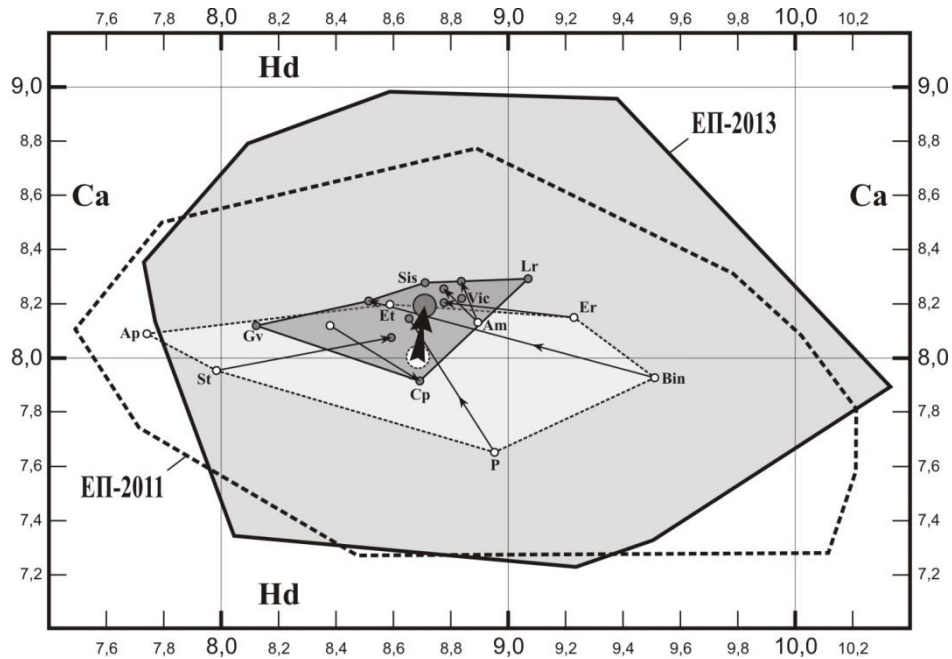


Рис. 1. Зміни ландшафтних екопросторів на діл. "Стара" природного ядра Біосферного заповідника "Асканія-Нова", отримані за параметрами вологозабезпечення (Hd) і карбонатності ґрунтів (Ca) у допожежному (2011 р.) та післяпожежному (2013 р.) станах, та зміщення відповідних серцевинних зон ландшафтної екониші і центрів основних формацій

Прийняті скорочення (на рис. 1–7): ЕП-2011 – екопростір (ландшафтна ніша) станом на 2011 р.; ЕП-2013 – ландшафтна ніша станом на 2013 р.; Am – *Amygdaleta nanae*; Ap – *Agropyreta pectinati*; Bin – *Bromopsideta inermis*; Cp – *Cariceta praecocis*; Gv – *Galatella villosii*; Er – *Elytrigietta repentis*; Et – *Elytrigietta trichophorae*; Fv – *Festuceta valesiaca*; Lr – *Leymeta ramosii*; P – *Poeta angustifoliae*; St – *Stipeta* (Sc – *Stipeta capillatae*; Su – *Stipeta ucrainicae*); Sis – бур'янові угруповання з домінуванням *Sisymbrium altissimum*; Vic – *Vicieta villosae*.

Докладні пояснення у тексті.

Екопростори обох станів були малозмінними за формою та розмірами, а зміщення їх меж були незначними, що може вказувати на тотожність параметрів ординованих факторів до і після пожежі (рис. 2). Центри ландшафтних ніш ступу зміщувались у бік послаблення (зниження) загального сольового режиму приблизно на 0,2 бала. Помітніше проявляються відмінності у різностанових екопросторах в обрисах і розташуванні серцевинних зон ландшафтних ніш у до- та післяпожежному станах. У допожежному стані ця зона була майже вдвічі ширшою по градієнту Hd-фактора та настільки ж звуженою по Tr-параметру. Доцентрові зміщення центрів ординаційних просторів основних формацій були досить великими і нерідко спрямованими у взаємовиключних, протилежних напрямках. Зокрема, це стосується зміщення центру ординаційних просторів ковилових угруповань, спрямованих на поліпшення Hd-фактора, та угруповань формацій *Bromopsideta inermis* та *Elytrigietta repentis*, спрямованих на зменшення параметрів Hd-фактора. Показники Tr-фактора зменшувались в ектопах *Poeta angustifoliae* і збільшувались на місцезростаннях угруповань *Cariceta praecocis*. Центри ландшафтних ніш ступу зміщувались незначно в бік зниження загального сольового режиму, що в цілому відповідає даним ординації. Типчатники (*Festuceta valesiaca*) трансформувались у післяпожежні ценози з домінуванням *Galatella villosa*, які за значеннями Tr-фактора **відстоють** на трохи більше засолених ектопах. Загалом, пожежа помітно вплинула на структуру фітосистем шляхом зміщень у доцентрових спрямуваннях усіх угруповань щодо ординованих екофакторів, проте сам Tr-фактор лишався малозмінним, зміщення центрів ландшафтних ніш було незначним (див. рис. 2). В загальних рисах це співпадає з висновком про підвищення концентрації легкорозчинних солей та про зміну типу засолення після пожежі (Моргун, Ушачова, 2008б).

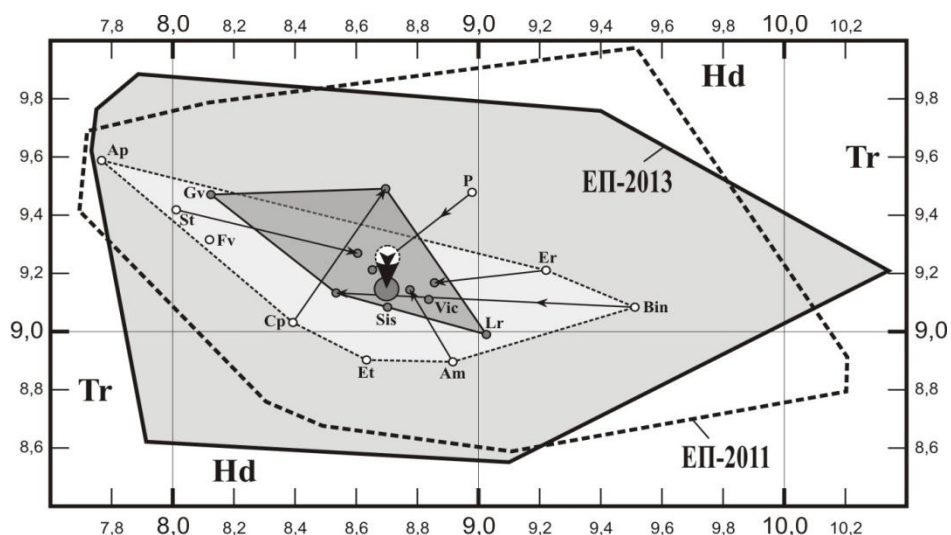


Рис. 2. Схема зміщень ландшафтних екопросторів і центрів ординаційних просторів основних формацій діл. "Стара" внаслідок пожежі у липні 2012 р. за синфітоіндикаційними параметрами вологозабезпечення (Hd) і вмісту солей (трофності, Tr) у ґрунтах

У постпірогенному стані на діл. "Стара" спостерігалось зміщення ландшафтного нішового простору щодо фактора кислотності ґрунтів (Rc). Усі зміни були спрямовані на збільшення кислотності ґрунтів, позначене зміщенням центрів ординаційних просторів формацій та ландшафтних ніш степової ділянки приблизно на 0,3 бала (рис. 3). Ландшафтний екопростір після пожежі істотно розширився по градієнту Rc, у порівнянні з його обрисами у допожежному стані, а по градієнту Hd сталися невеликі втрати екопростору у "найсухішій" його частині. Тому значна площа ландшафтного екопростору у постпірогенному стані стала новим здобутком нішового простору з "кислотністю" нижче 9 балів (від 9,6 до 8,0 балів – нейтральні та слабко кислі ґрунти). Нові ділянки екопростору 2013 р. зайняли екотопи формацій *Poeta angustifoliae*, ценози з домінуванням *Sisymbrium altissimum*, *Elytrigietea repentis* та *Bromopsideta inermis*. Більшість ординаційних просторів основних формацій мала зміщення екотопів у діапазоні Hd-фактора. В цілому, зважаючи на важливість незначних і тимчасових змін у педосфері, такі зміни кислотності/лужності ґрунтів мають значно сприяти структуризації фітосистем та грати значну роль у процесах ґрунтоутворення. Про ефективність впливу пожежі на кислотність ґрунтів може свідчити розділення та відособлення різностанових серцевин зон ландшафтної ніші (див. рис. 3).

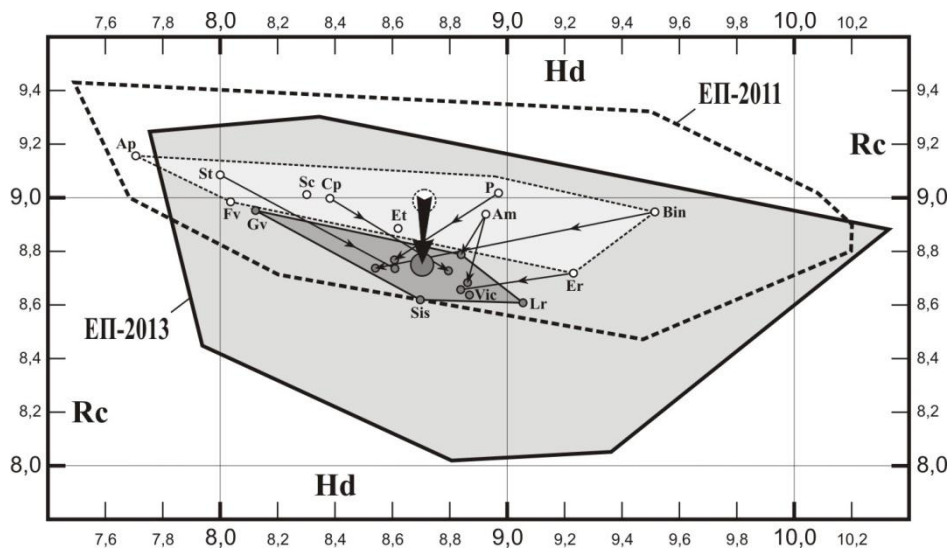


Рис. 3. Зміщення ландшафтних нішових просторів на діл. "Стара" внаслідок пожежі за даними ординації екофакторів кислотності ґрунтів (Rc) і режиму вологозабезпечення (Hd) у 2011–2013 рр.

Зміщення центрів (середніх значень ординованих екофакторів) ландшафтних екопросторів тут добре помітне і чітко спрямоване на зменшення лужності ґрунтів (з 8,97 до 8,70 балів). Однак, результати фітоіндикації ідуть у розріз з фактичними даними щодо змін рН унаслідок пожежі. Так, за матеріалами аналізу реакції ґрунтового розчину на початку вегетаційного сезону 2012 р. показник рН на цілині 43 кварталу діл. "Стара" становив 6,6–7,0 за майже рівномірного розподілу значень по профілю 0–100 см (Літопис..., 2013). У післяпожежному 2013 р. спостерігалось значне підлугування – до показника 7,4 на глибині 0–20 см та 9,2 у товщі 80–100 см (Літопис..., 2014), з наступним незначним підкисленням у бік вихідних допожежних значень – 6,9 (0–20 см) та 9,2 (80–100 см) у 2014 р. (Літопис..., 2015). Пояснити подібну розбіжність можна, зокрема, локальним характером проб та різною силою вигорання місцезростань діл. "Стара". Є.М. Моргун та Т.І. Ушачова (2008а) при дослідженні впливу пірогенного фактора на ґрунти Біосферного заповідника "Асканія-Нова" стверджують про слабе підкислення показника рН згорілих площ у верхньому 0–10 см шарі ґрунту (контрольний варіант рН=6,5, постпірогенні проби різні за часом – 6,1–6,2), причому у нижніх прошарках ґрунту достовірних відмін не виявлено. Однак, на вигорілих мурашниках у подах асканійського степу відмічалось підлугування до рН=7,13 (Моргун, 2010), що може бути пояснено різницею температури горіння і довгим (декілька діб) тлінням органіки у куполі мурашника. За літературними даними (Прокушкін, Токарева, 2007) переходу значень рН у лужну область сприяє значне нагрівання ґрунту до 300°C. Експериментальні дослідження характерних температур у фронті горіння під час натурної пожежі у степу (Гришин и др., 2011) показують, що температура у фронті степової пожежі не перебільшує 1100 К і з плином часу змінюється у межах 730–950 К, а максимальні значення температури знаходяться на висоті 0,2–0,7 м від поверхні ґрунту. При цьому, по завершенню експерименту температура ґрунту на поверхні у середньому зростала усього на 12°. Таким чином, підлугування унаслідок дії високих температур могло спостерігатись лише фрагментарно, за критичної маси підстилки або у зоогенно-трансформованих, переритих ґрунтах з більшою часткою органіки. У даному разі, подібну роль могли зіграти поширені на стаціонарі колонії нориць, з зануреними рослинними рештками. При цьому, вихідні значення рН у ґрунтовому профілі колоній з темно-каштановими вилугуваними ґрунтами нижчі за аналогічні показники у автоморфних плакорних ґрунтах.

Разом з тим, більш вірогідною та вагомою причиною зменшення кислотності виглядає зміна концентрації солей, причому не лише як прямий наслідок пожежі (оскільки золу одразу здуло), але й через тотальне оголення ґрунту, що полегшило накопичення солей аерального переносу. За класичними даними Є.С. Бурксера (Геохимическая обстановка..., 1956) у степах України за рік з атмосферними опадами і пилом випадає до 300 кг солей на 1 га при переносі з морських узбереж (у більшості хлориди і сульфати натрію). З огляду на непромивний водний режим, ці солі вмиваються на глибину максимального промочування (у плакорних ґрунтах асканійського степу цей показник складає 70–80 см). Таким чином, саме збільшена кількість принесеного та поглинутого натрію здатна була спричинити указаний факт підлугування, причому з більшою виразністю у глибших горизонтах. Не останню роль могла зіграти й описана посуха у вегетаційний сезон 2013 р. Доречно зазначити, що згідно з даними В.Д. Кисіля (Кисель, 1981), за низької вологості ґрунту складається ситуація, коли активність іонів Na^+ значно перебільшує активність "конкуруючого" Ca^{2+} , тим самим забезпечуючи перехід Na^+ у поглинутий стан з наступним підлугуванням ґрунтового розчину. Хоча, щодо аналізу післяпожежної картини на діл. "Стара" у 2013 р., усе це лише припущення, що потребують спеціальних конкретних досліджень. Тому, розглянуті постпірогенні зниження Rс-фактора, отримані за результатами синфітоіндикації, позиціонують себе не стільки артефактом, а більше робочим матеріалом, аналітичним доробком до глибшого та комплексного аналізу даної проблеми.

Після пожежі сталося розширення діапазону забезпеченості доступними формами азоту (Nt) на 0,3–0,4 бала, як у бік зростання Nt в ектопах мезофільніших угруповань (*Elytrigietta repentis*, *Bromopsideta inermis*, *Leymeta ramosii*, *Amygdaleta nanae*), так і зменшення приблизно на 0,2 бала у групі ценозів *Agropyreta pectinati*, *Stipeta ucrainicae*, *Cariceta praecocis* та *Galatellata villosi*. На ординаційній матриці NtHd проявилась чітка позитивна залежність між ординованими екофакторами, яка посилилась після пожежі (рис. 4). Відбуло-

ся помітне розширення ландшафтного нішового простору, і новосформовану частину його охоплювали екотопи згаданої групи інтразональних мезоморфних угруповань *Poeta angustifoliae*, *Elytrigietea repentis*, *Bromopsideta inermis* та *Amygdaleta nanae*. Всі інші еконіші тіснилися і почасти перекривалися в серединних зонах ординаційного простору. Центри ландшафтних екопросторів майже не змістилися, ледве позначивши тенденцію на зміщення вниз по градієнту Nt приблизно на 0,04 бала. Серцевинні зони ландшафтних екопросторів наклались у співпадаючих по параметрах Nt їх частинах, проте зі зміщенням у післяпожежному стані у бік погіршення Nt та значними доцентровими зміщеннями центрів ординаційних просторів основних формацій степу. Звуження нішових просторів по градієнту Nt могло бути причиною напруження конкурентних взаємовідносин у фітоценозах.

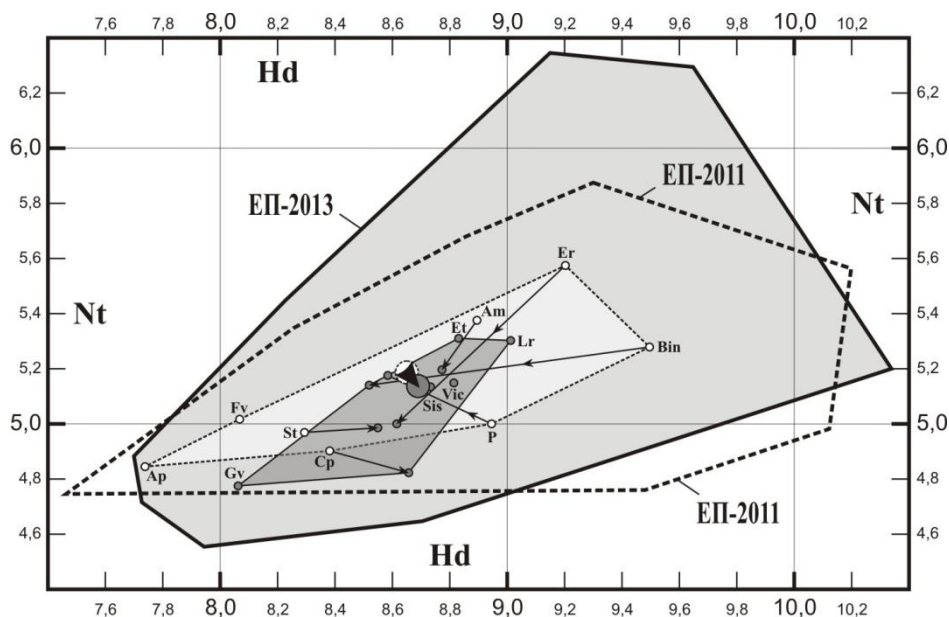


Рис. 4. Графічний вираз заміщень ландшафтних нішових просторів на діл. "Стара" асканійського степу, які сталися після пожежі у 2012 р. за даними ординації екофакторів багатства ґрунтів на доступні форми азоту (Nt) та вологозабезпечення (Hd)

Ординація екофакторів терморегіму (Tm) і вологозабезпечення (Hd) виявляє оберненопропорційну залежність між ними, тому зрозуміло, що за гірших умов вологозабезпечення (Hd=7–8 балів) термозони наближаються від неморальної (9 балів) до середземноморської (11 балів). Різностанові ландшафтні екопростори майже повністю співпали у накладанні, втративши лише крайні високі та найнижчі параметри Tm (рис. 5). Центри ландшафтних нішових просторів майже не змістились після пожежі, що може свідчити про низьку чутливість Tm-фактора до впливу останньої. Серединні зони ландшафтних нішових просторів накладаються меншою мірою, виявляючи різну локалізацію та відмінні параметри у різностанових показниках (ширшу серцевинну зону в допожежному і сильно звужену у постпірогенному стані; див. рис. 5). Післяпожежна зона мала вкрай концентровані розташування середніх значень екопросторів основних формацій. Центри ландшафтних екопросторів майже збіглися при накладанні різностанових матриць, не виявляючи тенденцій у постпірогенних змінах рослинності. У диференціації угруповань помітно змістилися екотопи фітоценозів *Bromopsideta inermis* та ковилові екотопи, переважно в зустрічному русі вздовж градієнта Hd-фактора. Крайні значення ландшафтного екопростору в допожежному стані – пирієнні та почасти мигдальні екотопи – можна вважати втраченими після пожежі. Параметри всіх угруповань внаслідок доцентрової спрямованості у русі конвергентно зміщувалися до центрів ландшафтних екопросторів, а звільнені ділянки екопростору займали нові ценози з домінуванням *Galatella villosa*, *Leymus ramosus*, *Vicia villosa* та *Sisymbrium altissimum*. Саме ці структурні трансформації були характерними у постпірогенних змінах рослинного покриву степу. Важливу роль у цьому процесі зіграла диференціація еконіш домінантів, їх конкурентна специфіка та здатність енергійно рефлексувати нові екотопи.

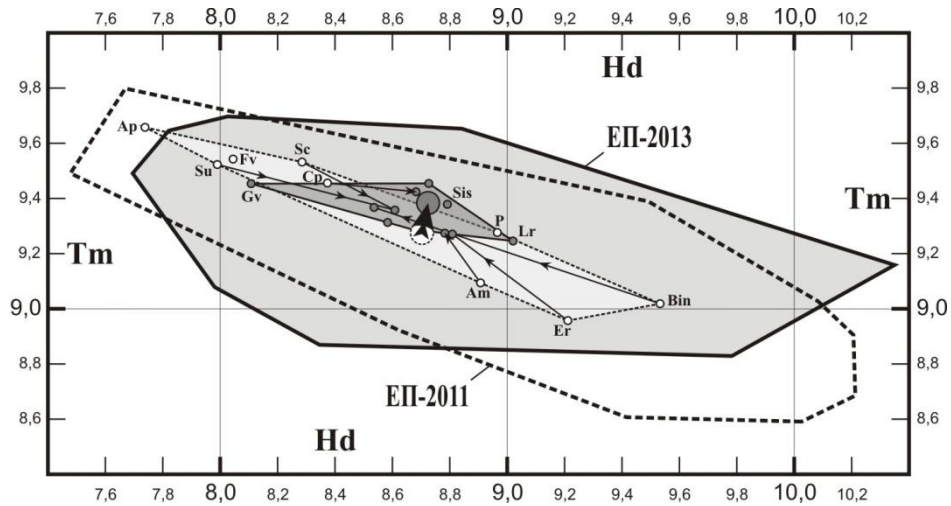


Рис. 5. Графічна схема зміщення ландшафтних нішових просторів на діл. "Стара" до і після степової пожежі у 2012 р. за даними ординації терморегіму (Тм) та вологозабезпечення (Hd)

Найбільше зміщення ландшафтних екопросторів після пожежі було виявлено ординацією екофакторів континентальності клімату (Кп) та режиму вологозабезпечення (Hd; рис. 6). Висока концентрація середніх значень ординованих екофакторів основних формацій, розсіяних у допожежному стані переважно по градієнту вологозабезпечення, свідчить про істотні зміни контрасторежиму (за шкалою Кп), який після пожежі зазнав пом'якшення і значного розширення ландшафтної ніші. Лишився втраченим окрес ландшафтного екопростору, що характеризувався відносно жорсткішим контрасторежимом, пов'язаним з екотопами формацій *Agropyreta pectinati*, *Cariceta praecocis* та *Elytrigietia trichophorae*. У 2013 р. на їх місці домінували, головним чином, формації *Sisymbrieta altissimum*, *Vicieta villosae* та *Poeta angustifoliae*. Помітним було зміщення центрів ландшафтних екопросторів (на 0,4 бала), спрямоване на послаблення контрастності клімату (див. рис. 6).

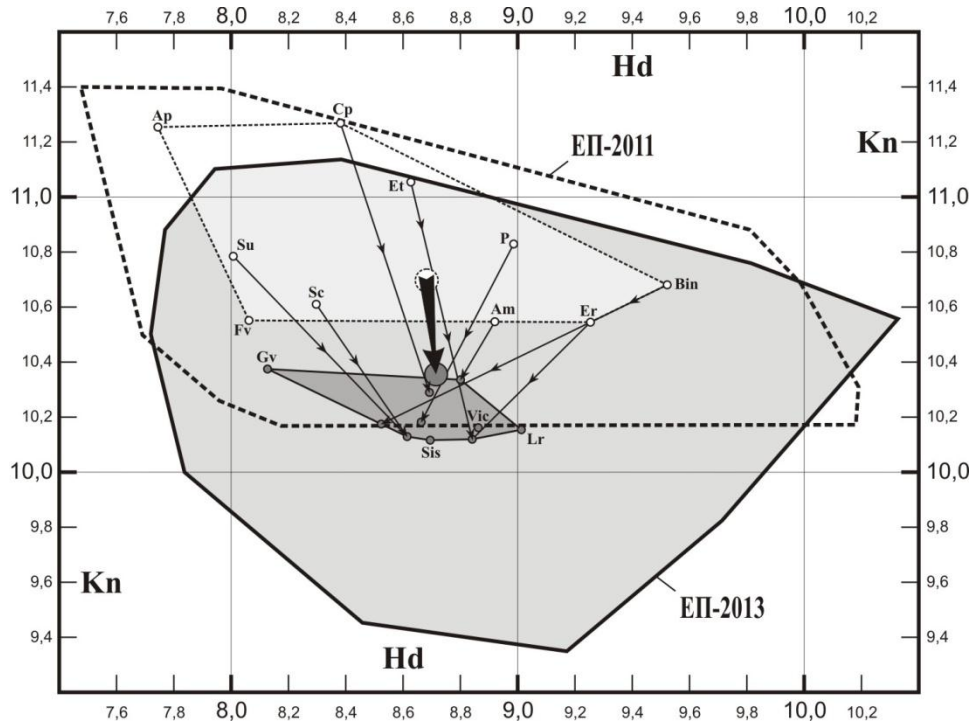


Рис. 6. Графічна схема зміщень ландшафтних нішових просторів на діл. "Стара" до і після пожежі 2012 р. за ординацією екофакторів континентальності клімату (Кп) та умов вологозабезпечення (Hd)

Описані зміни могли сприяти поширенню ксеромезофітних фітокомпонентів, у тому числі бур'янів. Отже, континентальність досить сильно змінилася після пожежі, хоча наслідки цього у структуруванні фітосистем були неоднозначними. Ми вважаємо, що високі контрасторежими, що були властиві допожежному стану, сприяють остепненню травостоїв, пригніченню лігнозних біоморф, в цілому – формуванню степу. Поява на окраїнах післяпожежного екопростору таких видів, як *Leymus ramosus* та *Galatella villosa* свідчить про сприяння Кп-фактора процесам осолонцювання.

Степова пожежа на діл. "Стара" сильно вплинула на показники гумідності–аридності (Om; рис. 7): субгумідний характер ландшафтного нішового простору в допожежному стані степу виявив ознаки обернено пропорційної залежності ординованих екофакторів OmHd. Після пожежі дана залежність не спостерігалась, натомість означилось розширення діапазону омброклімату – від субгумідного (Om=10 балів) до гумідного (Om=12 балів). Центри ландшафтних нішових просторів змістились донизу у гумідному спрямуванні лише на 0,2 бала. Концентричні (доцентрові) зміщення формаційних центрів нішових просторів були значними, внаслідок чого серцевинна зона ландшафтної післяпожежної ніші була дуже стиснутою на обмеженій частині ординаційного простору. Великих зміщень зазнали центри ординаційного поля формацій *Bromopsideta inermis*, *Elytrigieteta repentis*, *Amygdaleta nana* та *Stipeta ucrainicae*, при цьому виникли "вільні" місця для угруповань з домінуванням *Galatella villosa*, *Sisymbrium altissimum*, *Vicia villosa* та ін. Втраченими можна вважати крайні щодо Hd-фактора значення екоотопів *Agropyreteta pectinati*, почасти *Poeta angustifoliae*, *Elytrigieteta repentis* та *Bromopsideta inermis*. Очевидно, диференціація рослинного покриву прямо чи опосередковано визначалась також впливом омброклімату.

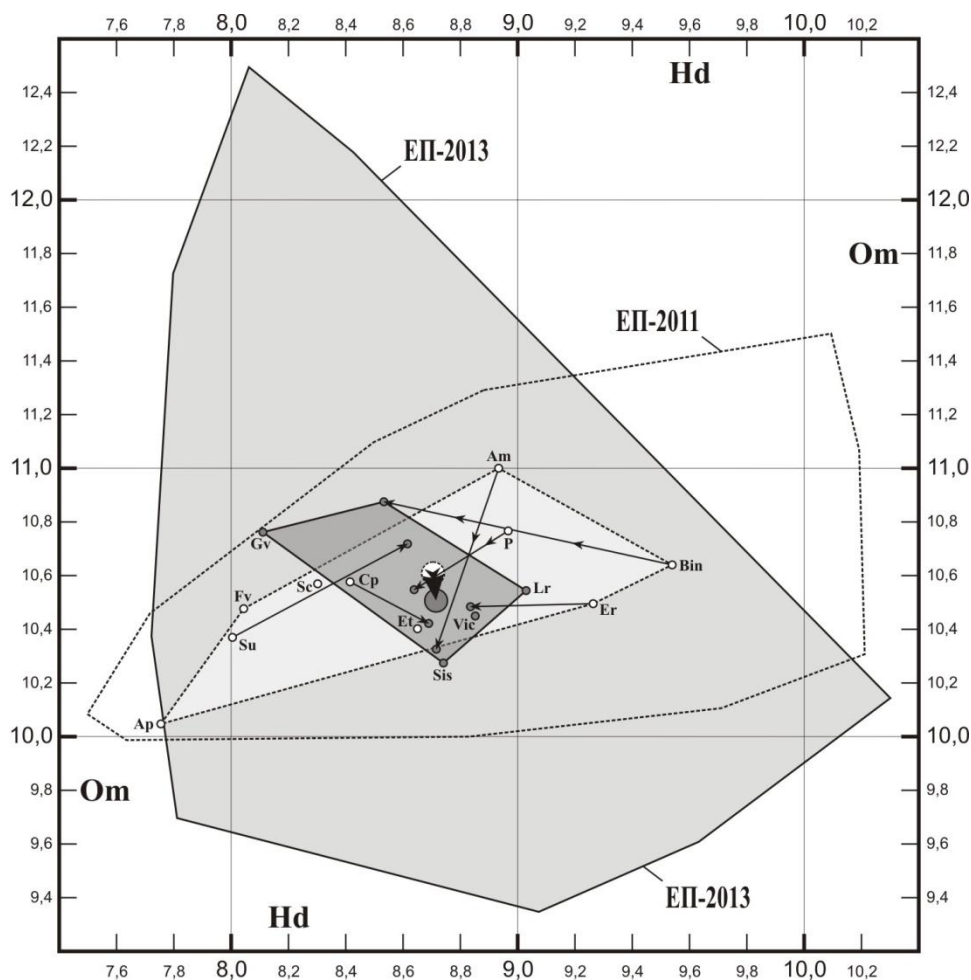


Рис. 7. Графічна схема зміщень та руху ландшафтних ординаційних просторів (ніш) та їх серцевинних зон за даними ординації омброклімату (Om) та вологозабезпечення (Hd)

Висновки

Аналіз ординаційних схем виявив переважно слабкі і невеликі зміни ландшафтних екопросторів та зміщення їх центрів на ординаційному полі, тому різностанові екопростори з незначними відмінностями накладались у порівняннях. Проте, всебічне і сильне їх стиснення обумовило добре помітні скорочення і зміщення екотопічних центрів більшості формацій та призвело до появи вільних нішових просторів. Послаблення конкурентних взаємовідносин, переважно внаслідок великого зрідження травостоїв, спричинило відносно швидке заповнення цих вільних ніш, згідно з сучасними тенденціями, галомезофітними фітокомпонентами та бур'янами. Високу активність у зміні екотопів та інтразональних мезоморфних і різною мірою галофітних ценозів виявила група видів кореневищних злаків та галофітного степового комплексу (*Leymus ramosus*, *Galatella villosa*, *Carex praecox*, *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*, *E. pseudocaesia* та ін.), а також бур'яни з їх експлерентною ценотичною стратегією (*Sisymbrium altissimum*, *Kali tragus*, *Falcaria vulgaris*). У цілому, перші етапи постпірогенної сукцесії рослинності діл. "Стара" у 2013 р. позначилися кардинальними змінами усталеного за попередній допожежний період балансу груп ксеноморфних та мезоморфних формацій у бік мезофітизації.

- Веденьков Е. П. К вопросу о влиянии заповедного режима на коренную растительность Аскании-Нова / Е. П. Веденьков // Актуальные вопросы современной ботаники. – К. : Наук. думка, 1979. – С. 31–35.
- Веденьков Е. П. О роли пирогенного фактора в динамике растительности заповедной степи "Аскания-Нова" / Е. П. Веденьков // Rezervatia Naturala "Codrii" – 25 de Ani. Realizari, probleme, perspective : Rezumatele Lucrarilor Simpozionului Jubiliar, Rezervatia naturala "Codrii", 19–20 septembrie 1996. – Comuna Lozova, 1996. – P. 185–188.
- Веденьков Е. П. Современное состояние и динамика растительности старейшего заповедного участка асканийской степи / Е. П. Веденьков, А. Г. Веденькова // Актуальні питання збереження і відновлення степових екосистем : міжнар. наук. конф., присв. 100-річчю заповідання асканійського степу, смт Асканія-Нова, 21–23 травня 1998 р. : матер. – Асканія-Нова, 1998. – С. 20–25.
- Гавриленко В. С. Степной пожар в Биосферном заповеднике "Аскания-Нова" имени Ф.Э. Фальц-Фейна / В. С. Гавриленко // Степной бюллетень. – 2005. – № 5. – С. 26–27.
- Гавриленко В. С. Вплив степових пожеж на стан фіто- та зооценозів Біосферного заповідника "Асканія-Нова" / В. С. Гавриленко, Н. Ю. Дрогобич, І. К. Поліщук // Заповідні степи України. Сучасний стан та перспективи їх збереження : міжнар. наук. конф., смт Асканія-Нова, 18–22 вересня 2007 р. : матер. – Армянськ : ПП Андреев О. В., 2007. – С. 20–23.
- Геохимическая обстановка в южных районах Украинской ССР и прогнозы ее возможных изменений в результате орошения / [Е. С. Бурксер, П. К. Заморий, А. П. Ромоданова и др.]. – К. : Изд. АН УССР. – 1956. – 136 с.
- Гришин А. М. Экспериментальные исследования возникновения и распространения степного пожара в природных условиях / А. М. Гришин, А. И. Фильков, Е. Л. Лобода [и др.] // Вестник Томского государственного университета "Математика и механика". – 2011. – № 2. – С. 91–102.
- Десятова-Шостенко Н. Ботаничне обслідування степів Держзаповідника "Чаплі" (кол. Асканія-Нова) на весні 1927 р. / Н. Десятова-Шостенко // Вісті Державного Степового Заповідника "Чаплі". – Асканія-Нова, 1928. – Т. VII. – С. 153–163.
- Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух, П. Г. Плюта. – К. : Наук. думка, 1994. – 280 с.
- Кисель В. Д. О генезисе солонцеватых почв Украины / В. Д. Кисель // Почвоведение. – 1981. – № 12. – С. 16–22.
- Літопис природи Біосферного заповідника "Асканія-Нова" за 2012 рік. Том 30: Звіт про НДР (проміжний) / Біосферний заповідник "Асканія-Нова" НААН; Держ. реєстр. № 0111U001637; Держ. облік. № 0214U000856. – Асканія-Нова, 2013. – 351 с.
- Літопис природи Біосферного заповідника "Асканія-Нова" за 2013 рік. Том 31: Звіт про НДР (проміжний) / Біосферний заповідник "Асканія-Нова" НААН; Держ. реєстр. № 0111U001637; Держ. облік. № 0214U001669. – Асканія-Нова, 2014. – 373 с.
- Літопис природи Біосферного заповідника "Асканія-Нова" за 2014 рік. Том 32: Звіт про НДР (проміжний) / Біосферний заповідник "Асканія-Нова" НААН; Держ. реєстр. № 0111U001637; Держ. облік. № 0215U004441. – Асканія-Нова, 2015. – 349 с.
- Моргун С. М. Вплив пірогенного фактору на вміст гумусу в темно-каштанових ґрунтах заповідного степу Асканії-Нова / С. М. Моргун, Т. І. Ушачова // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2008а. – Т. 10. – С. 127–130.

- Моргун Є. М. Трансформація сольового складу в темно-каштанових ґрунтах Біосферного заповідника "Асканія-Нова" під впливом пірогенного фактору / Є. М. Моргун, Т. І. Ушачова // Відділенню Українського степового природного заповідника "Михайлівська цілина" 80 років – сучасний стан, проблеми, перспективи розвитку : міжнар. наук.-практ. конф., м. Суми, 23–25 вересня 2008 р. : тези доп. – Суми, 2008б. – С. 41–42.
- Моргун Є. М. Особливості постпірогенної трансформації мурашників у заповідному степу "Асканія-Нова" / Є. М. Моргун // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2010. – Т. 12. – С. 96–99.
- Пачоский И. К. Очерк растительности Днепровского уезда Таврической губернии / И. К. Пачоский // Записки Новороссийского общества естествоиспытателей. – Одесса, 1904. – Т. XXVI. – С. 1–152.
- Положення про Перший Державний Степовий заповідник "Чаплі" // Вісті Державного Степового Заповідника "Чаплі". – Харків : Держ. вид-во України, 1928. – Т. 5. – С. 199–202.
- Прокушкин А. С. Влияние нагревания на органическое вещество лесных подстилок и почв в условиях эксперимента / А. С. Прокушкин, И. В. Токарева // Почвоведение. – 2007. – № 6. – С. 698–706.
- Ткаченко В. С. Сукцесії фітосистем ділянки "Північна" новоасканійського заповідного степу у другій половині ХХ і на початку ХХІ ст. / В. С. Ткаченко, В. В. Шаповал // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2010. – Т. 12. – С. 27–32.
- Шалыт М. С. Растительность степей Аскании-Нова / М. С. Шалыт // Известия Крымского Педагогического института имени М. В. Фрунзе. – Симферополь, 1938. – Т. VII. – С. 45–133.
- Шаповал В. В. Сучасний стан та структура рослинності найстарішої ділянки асканійського степу – "Старої" (охороняється з 1898 р.) / В. В. Шаповал // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2013. – Т. 15. – С. 22–39. – (карта).
- Шаповал В. В. Матеріали до аналізу надземної фітомаси корінних формацій рослинності асканійського степу / В. В. Шаповал, О. П. Гофман // Актуальні проблеми ботаніки та екології : міжнар. конф. молодих учених, м. Ужгород, 19–23 вересня 2012 р. : мат. – Ужгород : Вид-во ФОП Бреза А. Е., 2012. – С. 174–175.
- Шаповал В. В. Про сучасний постпірогенний стан рослинності діл. "Стара" асканійського степу / В. В. Шаповал, О. П. Гофман // VI Ботанічні читання пам'яті Й. К. Пачоського : міжнар. наук. конф., м. Херсон, 19–22 травня 2014 р. : зб. тез доп. – Херсон : Айлант, 2014а. – С. 78–80.
- Шаповал В. В. Результати моніторингу укісної маси у постпірогенних фітоценозах зональної рослинності асканійського степу / В. В. Шаповал, О. П. Гофман // Національні природні парки – минуле, сьогодення, майбутнє : міжнар. наук.-практич. конф. до 30-річчя створення Шацького НПП, м. Світязь, 23–25 квітня 2014 р. : мат. – К. : ЦП Компринт, 2014б. – С. 407–409.

Рекомендує до
друку Мойсієнко І.І.