

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ СТЕПИ УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК**

на правах рукописи



Дусаева Гульнара Хусаиновна

**Динамика степных фитоценозов в первые годы после пожара
(на примере участка «Буртинская степь» ГПЗ «Оренбургский»)**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата наук

Научный руководитель:
Калмыкова Ольга Геннадьевна,
кандидат биологических наук

Оренбург 2018

Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....		3
ГЛАВА 1.	ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СТЕПЕЙ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	8
1.1.	Влияние пожаров на основные характеристики степных фитоценозов.....	9
1.2.	Зональные и региональные особенности воздействия пожаров на степную растительность.....	19
1.3.	Значение сезона возникновения пожаров для динамики растительного покрова степей.....	27
1.4.	Значение частоты повторяемости пожаров для динамики растительного покрова степей.....	30
ГЛАВА 2.	РАЙОН, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	33
2.1.	Краткая физико-географическая характеристика участка «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский».....	33
2.2.	Материалы и методы исследования.....	36
2.3.	Характеристика ключевых (мониторинговых) участков.....	40
ГЛАВА 3.	ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ СОСТАВ И СТРУКТУРУ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ.....	53
ГЛАВА 4.	ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА ДИНАМИКУ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ».....	61
ГЛАВА 5.	ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА ДИНАМИКУ ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ».....	81
ГЛАВА 6.	ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА ПРОДУКЦИОННО-ДЕСТРУКЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ».....	89
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....		96
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....		98
ПРИЛОЖЕНИЕ		114

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. В последние годы воздействие пожаров на степные ландшафты достигает катастрофических масштабов. Зафиксирована активизация пожарных явлений и в степях Заволжско-Уральского региона. Анализ доступных космических изображений Landsat за период 1984-2014 гг. по различным территориям Заволжско-Уральского региона свидетельствует о резком увеличении количества и площади пожаров повсеместно с конца 1990-х годов (Павлейчик, 2016). Сходные выводы сформулированы и по другим регионам РФ (Дубинин и др., 2010; Ткачук, 2015 и др.).

Территории, занятые степными ландшафтами, являются одними из наиболее значимых в аграрно-промышленном комплексе страны, поэтому остро стоит вопрос сохранения и восстановления степных ландшафтов, подвергшихся воздействию пирогенного фактора.

В связи с повсеместной активизацией пожарных явлений, значительную роль этот фактор приобретает и на особо охраняемых природных территориях (ООПТ). Даже в заповеднике пожары являются трудно контролируемой составляющей антропогенного воздействия. Они возникают, как правило, в результате хозяйственной деятельности и стремительно переходят с сопредельных территорий на заповедные участки (Калмыкова, 2006). Так, заповедный кластер «Буртинская степь» за счет частых пожаров может выгореть полностью в течение 5-6 лет (Павлейчик, 2015).

Необходимость изучения последствий пожаров на экосистемы в заповеднике «Оренбургский» назрела давно, как только стало ясно, что в связи со спецификой (значительная протяженность фронта и площадь выгорания, высокая скорость распространения при сильном ветре и т.д.) и учащением степных пожаров, охрана заповедной территории не всегда решает проблему обеспечения сохранности степей. Данная проблема актуальна не только для территории заповедника «Оренбургский», но и для других ООПТ степной зоны (Опыт организации мониторинга..., 2017). В то же время, именно на заповедных территориях, с сохранившимися и подверженными наименьшему влиянию антропогенного фактора экосистемами, представляется возможным и наиболее доступным проведение экологических исследований, в том числе ввиду возможности исключения влияния прочих воздействий (Калмыкова, 2008; Опыт организации мониторинга..., 2017) и использования данных, накопленных ранее в ходе многолетних наблюдений за природными системами.

Разработка способов и подходов к сохранению степей от воздействия пирогенного фактора и предотвращению выгорания возможна только на основе глубокого понимания явлений, происходящих в степных экосистемах до и после воздействия пожара. Особую роль в формировании адекватных представлений о направлении экосистемных процессов играет изучение растительного покрова степей. Влияние пожаров отражается на всех компонентах

степных фитоценозов, вызывая значительные преобразования сообществ, внося существенные коррективы в их структуру, процессы образования и переработки живой фитомассы и мортмассы, изменяя состав сообществ, дестабилизируя их.

Несмотря на значительное количество трудов, посвященных исследованию степных пожаров и их воздействия на растительный покров степей, до настоящего времени имеется дефицит оригинальных, фактических и аналитических данных по этой проблеме, опираясь на которые можно было бы судить о знаке и силе влияния пирогенного фактора на степную растительность. Это связано с тем, что учитывая признанный факт зональных и региональных различий в воздействии пожара на степи, некоторые данные не могут напрямую сопоставляться друг с другом. Кроме того, часть имеющихся сведений и выводов получена 60 и более лет назад и не учитывает современное состояние и преобразование степей.

Цель работы – анализ динамики растительного покрова степей участка «Буртинская степь» Государственного природного заповедника (ГПЗ) «Оренбургский» в первые годы после пожара.

Для реализации цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Проследить изменение состава и структуры степных фитоценозов после воздействия пожара.
2. Выявить специфику влияния пожара на динамику запасов надземной фитомассы и ее компонентов в степных сообществах.
3. Изучить динамику запасов подземной фитомассы в степных фитоценозах после пожара.
4. Рассмотреть особенности продукционно-деструкционного процесса в степных сообществах после пожара.

Научная новизна исследований. Впервые выявлены региональные особенности сезонной динамики запасов надземной и подземной фитомассы, установлены закономерности протекания постпирогенного продукционно-деструкционного процесса в степных фитоценозах в условиях Южного Предуралья. Впервые проведено комплексное изучение изменения степных фитоценозов участка «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский» после пожара, включающее изменение основных характеристик фитоценозов, как в надземной, так и подземной его частях. Впервые создана система мониторинговых объектов и разработана схема наблюдений за состоянием растительного покрова после пожара в условиях заповедного участка, которая позволяет вести многолетний мониторинг, отсутствовавший ранее в заповеднике.

Теоретическая значимость. Полученные результаты расширяют представления о специфике протекания восстановительных процессов в степных экосистемах после пожара и

дополняют картину, характеризующую особенности динамики фитоценозов после пожаров в различных подзонах степной зоны. Выявленные закономерности имеют значение для расшифровки механизмов и составления обобщенных фундаментальных схем сукцессионных процессов в степных экосистемах после пожара. Результаты исследований вносят вклад в решение теоретических вопросов оценки регенерационных возможностей степных экосистем и специфики их восстановления в зависимости от компонентного состава. Полученные данные важны для территориального планирования и противопожарного устройства в условиях степной зоны, формирования подходов к решению проблемы сохранения степных ООПТ и разработки теоретических основ сохранения степей.

Практическая значимость работы. Результаты исследований растительного покрова позволили выявить изменения в составе и строении степных фитоценозов, являются важнейшим звеном в программе мониторинговых наблюдений за состоянием экосистем ГПЗ «Оренбургский» и включены в «Летопись природы» заповедника. Материалы диссертации могут служить основой для сохранения экосистем ООПТ и учитываться при разработке региональных схем территориального планирования и противопожарного устройства степных территорий.

Полученные данные являются частью научно-исследовательских работ по «Составлению программы и заложению основы постпирогенного мониторинга экосистем на участке «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский» и «Завершению создания базы постпирогенного мониторинга экосистем на участке «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский»», поддержанных ПРООН/ГЭФ/МПП РФ «Современные системы и механизмы управления ООПТ в степном биоме России». Исследования поддержаны грантом РФФИ 16-45-560071 р_а «Закономерности и современные тенденции развития природных пожаров в аспекте оптимизации степного природопользования и формирования региональной системы пожарного мониторинга (на примере Оренбургской области)».

Результаты исследований используются на практических занятиях в ходе учебного процесса по курсу «Экология» в Оренбургском государственном университете.

Защищаемые положения.

1. В первые два года после пожара полного восстановления растительного покрова степей не происходит, ряд характеристик горевших фитоценозов (общее проективное покрытие, обилие и покрытие отдельных видов, общие запасы надземной фитомассы, запасы мортмассы, общие запасы ветоши, запасы ветоши злаков, запасы подстилки) не достигают соответствия таковым на контрольных участках

2. Особенности процессов динамики степной растительности после пожара связаны с антропогенным воздействием на растительный покров, оказывавшимся до пожара (выпас, распашка), даже в отдаленный период.

3. После пожара в наземной части степных фитоценозов происходит активизация деструкционных процессов.

Апробация исследований. Основные положения и материалы исследований докладывались и обсуждались в ходе научно-практических конференций: Всероссийская научно-практическая конференция «Фундаментальная наука Оренбуржья: итоги и перспективы сотрудничества Российского фонда фундаментальных исследований и Правительства Оренбургской области» (Оренбург, 2015); IV Международная школа-семинар молодых ученых «Геоэкологические проблемы степных регионов» (пос. Партизанский, 2016); Международная научно-практическая конференция, «Сохранение разнообразия растительного мира Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии: история, современность, перспективы» (Кызыл, 2016); VI Всероссийская молодежная научная конференция с международным участием «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Тольятти, 2017); Международная научно-практическая конференция и школа-семинара молодых ученых-степеведов «Геоэкологические проблемы степных регионов» (Оренбург, 2017); VIII Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Проблемы экологии Южного Урала» (Оренбург, 2017); IV международная научная конференция «Экология и география растений и растительных сообществ» (Екатеринбург, 2018).

Публикации.

По теме диссертации опубликованы 11 работ, в том числе три статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, и одна коллективная монография.

Декларация личного участия автора.

Автором лично осуществлен весь комплекс полевых исследований, камеральная и статистическая обработка материалов, обобщены данные и обоснованы оригинальные выводы. Текст диссертации и автореферата написаны лично автором по плану, согласованному с научным руководителем. Вклад автора в совместных публикациях пропорционален числу соавторов.

Структура и объем диссертации.

Диссертация изложена на 174 страницах текста, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы (178 наименований, в том числе 18 на иностранных языках) и 14 приложений. Работа содержит 20 рисунков и 6 таблиц.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю к.б.н. О.Г. Калмыковой, а также сотрудникам лаборатории биогеографии и мониторинга

биоразнообразия. За содействие в проведении полевых исследований и интерес, проявленный к данной работе, благодарим заместителя директора по научной работе Госзаповедника «Оренбургский» О.В. Сороку и инспекторов участка «Буртинская степь».

1. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ НА РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ СТЕПЕЙ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Пожары происходят в различных типах растительности, но особенно широко они распространены в степях и пустынях (Родин, 1981). Пожары являются одним из экзогенных факторов среды, оказывающих влияние на растительный покров этих зон.

Степные пожары, возникавшие, в большинстве случаев, в результате деятельности человека, представляли собой обычные явления во многих районах степной зоны. В условиях обычного здесь жаркого и сухого лета, степи, особенно злаковые с мощным густым и достаточно высоким травостоем содержат превосходный горючий материал, что обеспечивало быстрое распространение огня иногда на больших пространствах (Иванов, 1952). По мнению некоторых исследователей (Лавренко, 1940; Родин, 1946; Комаров, 1951; Иванов, 1958; Семенова-Тян-Шанская, 1966; Работнов, 1978; Лысенко, 2006), современная растительность степей сложилась и сформировалась в значительной степени под влиянием огня. При этом деятельность человека привела к многократному возрастанию частоты пожаров (Ильина, 2011).

Большая роль палов в преобразовании степных экосистем и их прямое и косвенное влияние на растительность, стали причиной значительного интереса к изучению пожаров и оценке их последствий для растительности степей.

Влияние пожаров на степную растительность изучалось и изучается всесторонне, но до сих пор оценивается неоднозначно. Наиболее активно исследование воздействия пожаров проводилось в начале-середине XX века – в период масштабного изучения растительного покрова степей и его особенностей (Мальцев, 1923; Шалыт, Калмыкова, 1935; Данилов, 1936; Комаров, 1951; Федюнькин, 1953; Leisky, 1955; Иванов, 1958) и в начале XXI века – в связи с повсеместной интенсификацией степных палов (Попов, 2004; Юнусбаев и др., 2007; Самбуу, Хомушку, 2015; Самбуу, Дапылдай, 2016; Ткачук, 2015; Ткачук, Денисова, 2015 и др.). О региональных и зональных особенностях влияния пожаров на аридные и субаридные экосистемы упоминали Лавренко (1940); Иванов (1958); Опарин, Опарина (2003), Попов (2004).

Пожары, в контексте их воздействия на степную растительность, изучались в Оренбургской (Рожанец-Кучеровская, 1926; Рябцов, Сафонов, 2002; Рябина, 2003, 2010; Рябцов, 2002, 2005, 2006; Калмыкова, 2008) Волгоградской (Рябина, 2013, 2014), Самарской (Ильина, 2011) областях, Башкирии (Юнусбаев и др., 2007; Юнусбаев и др. 2010), Туве (Самбуу, 2014; Титлянова, Самбуу, 2016), Даурии (Ткачук, 2015; Ткачук, Денисова, 2015) и других регионах России и ближнего зарубежья (Мальцев, 1923; Дрогобыч, 2000; Лысенко, 2006;

Ruprecht et al., 2016; Kertész et al., 2017 и др.). Такая география научных работ по данному вопросу связана с границами степного биома и наличием степных экосистем.

Воздействие пирогенного фактора имеет большое значение и изучается также в ландшафтных аналогах степей – прериях и пампах и других грассландах (Lieberberg, 1934; Hulbert, 1988; Тишков, 2003; Rostagno et al., 2006; Bates et al., 2009; Twidwell et al., 2012; Winter et al., 2013, 2015; Hanna, Fulgham, 2015; Davies et al., 2017; Gullap et al., 2018; Mata-González et al., 2018).

В последнее время, благодаря развитию различных вариаций ГИС-технологий, как зарубежные (Allan G.E. et al., 2003; Wang, C. et al., 2009; Sparks et al., 2015 и др.), так и отечественные (Мячина, 2011; Павлейчик, 2015, 2016) специалисты используют их для изучения влияния пожаров на растительный покров и прогнозирования.

Ниже обобщены имеющиеся литературные данные о влиянии пожаров на растительный покров степей с учетом времени (сезона) их воздействия, частоты повторяемости, географического положения. Более подробно описываются результаты исследований, касающиеся влияния пожара на запас и продукцию надземной и подземной фитомассы.

1.1. Влияние пожаров на основные характеристики степных фитоценозов

К основным характеристикам фитоценозов, для которых отмечались изменения после пожара относятся: общее проективное покрытие, флористический состав, фитоценотическая роль видов, состав, соотношение и роль жизненных форм (злаков, разнотравья, полукустарничков и др.), разнообразие, количество и обилие сорных видов, запас надземной фитомассы и ее компонентов (живой надземной фитомассы, мортмассы, запасов фитомассы различных жизненных форм и т.д.), продуктивность и др.

Причиной изменения фитоценозов и их отдельных компонентов может быть как прямое (непосредственное выгорание), так и косвенное воздействие пожара на степные экосистемы.

Н.Ф. Комаров (1951) отмечал, что велико косвенное значение степных пожаров, выражающееся в заметном изменении условий обитания. Сжигая «ветошь», огонь препятствует образованию степного войлока и на определенный период лишает почву всякого покрова. В связи с этим заметно изменяется тепловой режим почвы и условия накопления и расхода влаги на испарение с ничем не защищенной поверхности почвы, уменьшается поступление в почву органических веществ, идущих на образование гумуса. Удаление степного войлока и уменьшение весной сомкнутости травостоя благоприятствует лучшему развитию семенных всходов растений, что способно привести к существенным изменениям в отношениях между видами внедрению в травостой совершенно новых видов.

В.М. Павлейчик с соавторами (2016) при изучении микроклиматических условий гарей, показали, что сгоревшие участки имеют характерные особенности и в значительной мере контрастируют с фоновыми территориями. Наиболее явными последствиями пожаров в этом аспекте являются: а) изменение теплового режима поверхности; б) пониженная мощность снегового покрова, сокращение продолжительности его залегания; в) усиленное промерзание зимой и пониженное увлажнение весной почвенного покрова. Эти трансформации, носящие системный характер, формируют особые экотопические условия, на фоне которых происходят восстановительные процессы. При этом, растительность в условиях гарей после позднелетних и осенних пожаров находится в довольно специфических гидротермических условиях.

После пожара с оголенного участка ветром выносятся мелкозем, пыль, гравий, отмечается снижение плодородность почвы, вынос пепла ведет к отчуждению значительного запаса зольных элементов (Евсеев, 1935; Данилов, 1936; Комаров, 1951; Мирошниченко, 1971; Шагаипов, Булахтина, 2011). Пал препятствует образованию подстилки, являющейся основным источником гумуса. После осеннего пожара с оголенной почвы сметается снежный покров, что ведет за собой недостаток влаги в весенний период. Весною оголенная почва быстрее прогревается, что обуславливает более раннюю вегетацию (Данилов, 1936). На оголенном участке в ближайшие 2-3 месяца после пожара на поверхности почвы резко увеличивается испарение, повышается горизонт вскипания, лишенная растительности земля слабо противостоит воздействию ветровой эрозии (Степные пожары..., 2015).

Оценка влияния пожаров на степную растительность неоднозначна: от крайне отрицательной, представляющей пожар катастрофическим стрессирующим фактором, значительно изменяющим растительный покров степей, до рассмотрения пожаров как естественного и порой необходимого условия для сохранения степей.

Основной причиной такого расхождения во мнениях В.В. Иванов (1952) считал случайность и спорадичность наблюдений, а также «независящую чаще всего от автора односторонность исследований, заключающуюся в том, что влияние пала описывалось обычно для какого-либо района без достаточной связи с другими условиями, также влияющими на конечные результаты пожара. Это обстоятельство приводит к тому, что итоги наблюдений, совершенно верные, неоспоримые для данной совокупности факторов, оказываются противоречащими при сравнении их материалами из другой среды» (Иванов, 1952).

Из таблицы 1 видно, что противоречивые результаты изучения воздействия пожаров присутствуют при анализе данных почти всех показателей, изменяющихся в фитоценозе после пожара.

Сравнение результатов исследований изменения основных характеристик степных фитоценозов после пожара

Показатель	Результат наблюдений	
Общее проективное покрытие (ОПП)	Под влиянием пожара общее проективное покрытие фитоценоза уменьшается на 20-65% (Иванов, 1952; Кандалова, 2007; Абатуров, Кулакова, 2010; Рябина, 2014; Ткачук, Денисова, 2015).	
	Спустя четыре года ОПП восстанавливается (Кандалова, 2007).	Через три года после пожара ОПП составляет 55-60% по сравнению с 90-95% на контрольных участках (Иванов, 1952).
Флористический состав и количество видов в фитоценозе	В первый год после пала количество видов растений на выгоревших участках меньше, чем на контрольной точке. Но уже на второй год растительность практически, а на третий – полностью восстанавливается (Дапылдай, 2012).	Увеличивается видовой состав фитоценоза (Малышева, Малаховский, 2000; Титлянова, Самбуу, 2016; Kertész et al., 2017).
Фитоценотическая роль видов	Пирогенный фактор незначительно влияет на доминирующие виды степных сообществ, особенно дерновинные злаки, пространственная структура растительного покрова существенно не изменяется (Калмыкова, 2006).	Происходит смена доминантных видов, наблюдается изменение структуры фитоценоза, и вместо ковылей доминантами становятся типчаки (Малышева, Малаховский, 2000; Рябина, 2014).
		Пожары негативно влияют на доминирующие виды их видовое богатство уменьшается, после серии засушливых лет после пожара происходят значительные изменения в растительном покрове, уменьшение обилия доминирующих

		плотнoderновинных злаков (в частности <i>Stipa pulcherrima</i>) и увеличение обилия субдоминантных многолетних трав (Ruprecht et al., 2016).
Жизненность и фитоценотическая роль злаков	После пожара усиливается роль злаков в травостое, особенно дерновинных и корневищных (Teetzmann, 1845; Бегучев, 1939; Ларин 1933, 1939, 1941; Родин, 1981). Ряд корневищных злаков, которые имеют глубоко погруженные в землю корневища мало страдают от пожара, в следующие годы цветут и плодоносят обильно (Данилов, 1936).	Злаки после пожаров оказываются всегда значительно угнетенными, что находит отражение в выпадении рыхлокустовых растений и отмирании части плотнокустовых (Иванов, 1952). У плотно- и рыхлокустовых злаков снижается обилие в травостое, под влиянием многократно повторяющихся пожаров они значительно понижают свое участие в травостое (Данилов, 1936). Происходит сокращение проективного покрытия плотнoderновинных злаков после пожара (Ткачук, Денисова, 2015).
	Ковыли мало страдают от пожаров т.к. их почки возобновления находятся ниже поверхности почвы. Несколько больше страдает типчак, поскольку его дерновины менее погружены в почву (Шалыт, Калмыкова, 1935; Танфильев, 1936; Тереножкин, 1936; Зданчук, Артамонова, 1938; Лавренко, 1941; Родин 1946). После пожара ковыли почти не сокращают своей площади и обилия (Ильина, 2011).	Происходит значительное повреждение дерновин ковылей или по крайней мере их угнетение или снижение урожайности (Евсеев, 1935; Данилов, 1936; Иванов, 1952; Калинина, 1954; Мирошниченко, 1971; Борисова, Попова, 1972). После пожара плохо восстанавливается ковылок, что объясняется приподнятостью дернины над поверхностью почвы (Мальшева, Малаховский, 2000; Рябина, 2014). Наблюдается

		отсутствие цветения ковылей через год после пожара (Степные пожары..., 2015).
	Дерновинные злаки – ковыли, типчак (<i>Festuca valesiaca</i>), тонконог (<i>Koeleria cristata</i>) – после воздействия огня отрастают очень быстро (Федюнькин, 1953; Опарин, Опарина, 2003).	Важное последствие пожара – отмирание дернин доминантов степей – ковылей и типчака. Восстановление погибших растений происходит очень медленно и даже на третий год после пожара численность кустов типчака и ковыля на 30% меньше чем, в окрестной пощаженной огнем степи (Иванов, 1952).
	Отмечено хорошее генеративное развитие и жизненность типчака (Малышева, Малаховский, 2000).	После огневого воздействия типчак резко уменьшался в количестве (Ильина, 2011).
Жизненность и фитоценотическая роль разнотравья	Пожары полезны для подавляющего большинства двудольных растений (Данилов, 1936). В травянистых фитоценозах после пала, уничтожившего ветошь, возрастает роль разнотравья (Федюнькин, 1953). Многолетники и двулетники почти не уничтожаются огнем, а влияние последнего сводится к временной приостановке роста и к значительному отставанию стадий развития растений как проявлению временного угнетения последних (Степные пожары..., 2015).	После пожара исчезает мезофитное разнотравье (Рябинина, 2014).
Фитоценотическая роль бобовых	После пожара возрастает роль бобовых растений в травостое (Бегучев, 1939).	После пожара исчезают бобовые (Рябинина, 2014).

<p>Жизненность и фитоценотическая роль однолетников</p>	<p>Число однолетников уменьшается (Ларин, 1933; Шалыт, Калмыкова, 1935; Иванов, 1952). Однолетники-эфемеры в значительной части уничтожаются пожаром, однако их зачатки, сохраняющиеся в почве, повреждаются огнем, по-видимому, лишь частично, так что нормальное количество однолетников в степи восстанавливается через несколько лет (Степные пожары..., 2015).</p>	<p>Заметно лучше после пожара развиваются однолетники, а именно <i>Ceratocarpus arenarius</i> и <i>Descurainia sophia</i> (Тереножкин, 1936; Родин, 1946). К пожару устойчивы однолетники из числа разнотравья, значительно увеличивается их численность и встречаемость, за счет однолетних видов увеличивается видовой состав фитоценоза (Малышева, Малаховский, 2000).</p>
<p>Жизненность и фитоценотическая роль полукустарничков</p>	<p>Происходит увеличение числа полыней, главным образом, <i>Artemisia maritima</i> реже <i>Artemisia austriaca</i>, численность кустов возрастает в среднем на 25-30% (Иванов, 1952). После пожара увеличивается доля полыней на степных залежах (Рябинина, 2012). Устойчивы к огню и не выбывают из травостоя <i>Artemisia dracunculus</i>, <i>Artemisia campestris</i> и др. (Федюнкин, 1953).</p>	<p>Проводимые палы негативно влияют в большей степени на полукустарнички, почки возобновления которых находятся над уровнем почвы (Кандалова, 2003; Рябцов, 2006). Очень заметно ослабляется роль полыней в травостое (Тереножкин, 1936; Бейдеман, 1940; Ларин, 1941; Комаров, 1951; Родин, 1946; Шагаипов, Булахтина, 2011). Наблюдается снижение проективного покрытия <i>Artemisia frigida</i> (Ткачук, Денисова; 2015).</p>
<p>Жизненность и фитоценотическая роль кустарников</p>	<p>При пожаре в большой степени повреждаются степные кустарники, кустарнички и полукустарнички. У видов этих жизненных форм полностью сгорают или сильно повреждаются надземные одревесневшие части. Популяции степных кустарников могут в</p>	<p>Такие виды кустарников, как терн, миндаль, карагана кустистая, шиповники, успешно переносят степные пожары. Несмотря на обгорание надземной части кустарников, они уже через два года, восстанавливаются в степи корнеотпрысковым путем в</p>

	<p>большой или меньшей степени восстановиться лишь через 20-25 лет после пожара (Ильина, 2011).</p>	<p>количественных характеристиках, предшествовавших пожару (Гавриленко, 2008).</p>
<p>Жизненность и фитоценотическая роль сорных растений</p>	<p>Пожаром уничтожаются сорняки и малоценные в кормовом отношении виды, уменьшается их количество (Ларин, 1933), иногда констатируется отсутствие сорных видов в горевших сообществах (Титлянова, Самбуу, 2016).</p>	<p>После пожара создается очаг сорной растительности (Бейдеман, 1940).</p>
<p>Запас надземной фитомассы</p>	<p>Увеличивается запас (урожайность) растительной массы (Данилов, 1936; Бегучев, 1939; Ларин, 1937; 1941, Танфильев, 1936; Родин, 1946). По некоторым данным, урожайность на выгоревших участках ниже лишь в первый год после пала, а в последующие годы она выше, чем на негоревших участках, а в отношении разнотравья этот показатель выше в два раза (Федюнькин, 1953).</p>	<p>После летних пожаров запас фитомассы степи снижается на 50% (в случае выпадения августовских осадков) и даже на 75% (если осадков мало) (Рожанец-Кучеровская, 1926). Снижается запас надземной фитомассы (Евсеев, 1935; Мартынова, 2016). Происходит снижение продуктивности надземной фитомассы (под продуктивностью автор понимает запас надземной фитомассы) в среднем на 40-50% (Рябинина, 2014).</p>
<p>Запас живой надземной фитомассы</p>	<p>Увеличиваются запасы живой надземной фитомассы после ранневесенних пожаров (Юнусбаев, Абдуллина, 2010), в том числе на степных пастбищах на 40% (Иванов, 1958).</p>	<p>Происходит снижение запасов зеленой фитомассы после пожара (Федюнькин, 1953), такое снижение может достигать 25% (Мирошниченко, 1971). Наблюдается снижение запасов живой надземной фитомассы после летнего пожара (Юнусбаев, Абдуллина, 2010).</p>

Запас надземной мортмассы	Запасы ветоши и подстилки после пожара постоянно нарастают и через 5-6 лет надземная мортмасса начинает превышать зеленую (Титлянова, Самбуу, 2016).	
Запасы надземной фитомассы различных групп растений	Снижаются запасы надземной фитомассы злаков на 27%. Возрастает запас двудольных растений до 40% (Мирошниченко, 1971).	
Продуктивность	Увеличивается продуктивность живой надземной фитомассы в первый год после пожара, с последующем ее снижением (Титлянова, Самбуу, 2016).	
Сроки вегетации	После пожара в сообществе начинается более ранняя (Ларин, 1933; Данилов, 1936; Бегучев, 1939) и длительная (Ларин, 1939) вегетация.	При более позднем (летнем, осеннем) воздействии огня развитие вегетативных злаков подавляется, смещаются фенофазы и цветение и плодоношение растений в этот сезон не происходит (Ильина, 2011).

Регулирование продукционно-деструкционных процессов в степных фитоценозах с целью снижения запасов мертвой фитомассы (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, а также продуктивность степных фитоценозов, который в контексте нашего исследования рассматривается наиболее подробно.

Наиболее детально последствия воздействия пожаров на надземную и подземную фитомассу степей (на примере степной растительности Тувы) рассматриваются в работах А.Д. Самбуу (2014), А.Д. Самбуу, А.Б. Дапылдай (2016), А.А. Титляновой, А.Д. Самбуу (2016), А.Б. Дапылдай (2016). В частности, А.А. Титлянова, А.Д. Самбуу (2016), изучая изменение структуры растительного вещества в степных экосистемах Тувы, выявили увеличение зеленой фитомассы (G) сообществ в первые годы после пожара, и постепенное ее снижение в последующие годы. Отметим постоянное нарастание величин ветоши и подстилки (D+L) и выявили, что через 5–6 лет в фитоценозах выгоревших участков надземная мортмасса (D+L)

вновь начинает превышать зеленую фитомассу (G). За шесть лет восстановления сообществ запасы живых и мертвых подземных органов (B+V) увеличивались. Масса живых подземных органов в сообществах ключевых участков возросла приблизительно в 2 раза. Подземная мортмасса увеличилась в 1,2–1,5 раза в фитоценозах луговой и настоящей степей, в 3,5 раза – сухой степи. Увеличение массы живых и мертвых подземных органов, по мнению авторов, свидетельствовало об ускорении образования и одновременно отмирании новых корней, корневищ и луковиц, в связи со стимуляцией продукционного процесса в сообществе после пала. В то же время замедление разложения подземной мортмассы связывалось ими с изменением структуры почвенных деструкторов во время пожара.

Помимо изменения запасов фитомассы и отдельных ее компонентов, которые также рассматриваются неоднозначно, пожары влияют на сезонную динамику этих показателей. Н.Е. Дрогобыч (2000), изучая восстановление надземной фитомассы в ковыльно-типчаковом сообществе Асканийской степи с весны 1976 г. до лета 1979 г., отмечала бурное нарастание зеленой массы, которая наибольшей интенсивности достигает к концу весны – началу лета (май – июнь). В разгар вегетации ковыльно-типчаковое сообщество производило урожай 22,6 ц/га (май), что близко к средним за 18 лет результатам, полученным для этого сообщества – 21,4 ц/га (по Веденькову, Водопьяновой, 1974). Летом, по мере истощения запасов влаги в почве, прирост затормаживался, растения переходили в состояние полупокоя, в травостое преобладали процессы отмирания ассимилирующих органов. Осенью, если запасы влаги были пополнены, вегетация снова возобновлялась, а затем медленно замирала, образуя зимний спад. Таким образом, в создании живого вещества наблюдалось два максимума: основной (поздневесенне-раннелетний) и второстепенный (осенний), которые разделяются двумя минимумами (позднелетним и поздnezимним). Депрессиям накопления живого вещества соответствовали подъемы мертвого. В структуре урожая количество мертвых растительных остатков прогрессивно повышалось.

Отмечено, что восстановление степной растительности после пала происходит значительно сложнее на антропогенно нарушенных территориях (рекреация, выпас). Весенние палы в степных фитоценозах Хакасии, деградированных под влиянием сильного перевыпаса, препятствовали естественному ходу восстановления растительности, замедляя рост проективного покрытия, продукции надземной фитомассы, снижая видовую устойчивость сообщества 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 массы имело место не только в год пожара, но и после него, независимо от количества осадков (Кандалова, 2007).

Некоторые результаты изучения воздействия пожаров на степную растительность, в том числе приведенные в таблице 1, согласуются с данными, полученными в ландшафтах аналогичных степям. Так, долгосрочные (почти 30 лет) исследования пожарных сукцессий S. K. Hanna, K. O. Fulgham (2015) в северо-восточной Калифорнии показали увеличение роли инвазивных однолетних трав в первые годы после пожара наряду с последующей успешной конкуренцией с ними местных многолетних трав и кустарников. Как и В.Н. Ильина (2011) для степей, эти авторы констатируют медленное восстановление кустарников для территории своего исследования. На медленное восстановление полынных сообществ (*Artemisia tridentata*), их низкую устойчивость к пожарам и увеличение роли однолетних видов указывают Kirk W. Davies et al. (2017), Ricardo Mata-González et al. (2018), проводившие исследования в Орегоне (США). Вхождение впоследствии пожара в сообщества инвазивных видов и снижение биомассы разнотравья после пожара подтверждаются исследованиями пожаров в прериях штата Техас (США) (Dirac Twidwell et al., 2012). Изменение структуры растительного покрова (по сравнению с близлежащими негоревшими ландшафтными участками), снижение фитомассы (особенно злаков) наблюдались после пожара на пастбищах в прериях Оклахомы (США) (Winter et al., 2013, 2015). В высокогорных степных пастбищах Восточной Анатолии после наблюдалось снижение массы подстилки и ее последующее восстановление до уровня контрольных участков в течение двух лет (Gullap et al., 2018).

Также неоднозначно оцениваются и сроки восстановления фитоценозов после пожара. В работах различных авторов они варьируют от нескольких месяцев до десятков лет. Так, М.С. Шалыт и А.А. Калмыкова (1935) считают, что восстановление растительной массы идет настолько быстро, что выгоревшие участки уже через несколько месяцев могут быть использованы как пастбища. С.Н. Рябцов (2005) утверждает, что в условиях заповедного режима (на примере заповедника «Оренбургский») и при благоприятном ходе метеорологических условий растительный покров степи восстанавливался в течение 9-17 месяцев. Не столь оптимистичен В.С. Гавриленко (2005), наблюдавший за степью в заповеднике «Аскания-Нова» и определивший, что период пирогенной сукцессии, в зависимости от погодных условий, длился здесь 7-9 лет. Последнее согласуется с данными о восстановлении запасов ветоши и подстилки, в результате постепенного нарастания которых, только через 5-6 лет надземная мортмасса начинает превышать зеленую, что свойственно негоревшим степям. Основываясь на шестилетнем наблюдении за продукционно-деструкционными процессами в фитоценозах после пожаров, А.А. Титлянова, А.Д. Самбуу (2016) предположили, что последствие пожара или пала длится около 10 лет, после чего экосистема возвращается в терминальное состояние. За десятилетие эффект выжигания, по-

видимому, теряется, в связи с чем видовой состав фитоценозов и структура растительного вещества полностью восстанавливаются.

Такое разнообразие оценок определяется, прежде всего, субъективным пониманием каждого автора того состояния степной растительности, при котором ее можно считать восстановившейся. При этом каждый исследователь опирается на данные об определенных компонентах или показателях, характеризующих фитоценоз (ОПП, структура доминирования, флористический состав, запасы фитомассы их динамика и т.д.). Определенное значение имеют также внешние условия, складывающиеся до и после пожара (в том числе зональное положение, режим погоды, антропогенное воздействие и т.д.).

1.2. 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. Следует отметить, что и такой подход также не всегда обеспечивает формирование единого мнения при анализе трудов различных исследователей.

В связи с тем, что различные авторы по-разному определяли зональное положение исследуемой ими территории и пользовались различными терминами для обозначения зональных типов степей, для обобщения имеющихся данных мы использовали схему зонального и подзонального деления, предложенную в работе И.Н. Сафроновой, Т.К. Юрковской (2015). Расположение и границы зон и подзон определяли, исходя из карты, представленной в вышеуказанной работе, а также с использованием 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, остепненные луга и луговые степи на черноземах. Луговые степи характеризуются высокой видовой насыщенностью со сплошным или почти сплошным покровом (Зоны и типы поясности..., 1999 б; Сафронова, Юрковская, 2015).

По указаниям ряда авторов (Артамонов, 2000; Скользнева, Скользнев, 2003; Данилов и др., 2005), в луговых степях пожары, как правило, возникают не ежегодно, а лишь в засушливые годы. Восстановительные сукцессии идут достаточно быстро. В то же время Е.М. Лавренко (1950) при изучении влияния осеннего пожара в Попереченской степи (Пензенская область) отмечал, что пожар оказывал очень большое, почти катастрофическое воздействие на растительность луговых степей. Это объяснялось следующим: очень густым травостоем,

наличием более или менее значительного количества ветоши и сплошным моховым покровом. Выгорала большая часть дернины, вместе с включенными в нее корневищами растений, в результате чего обнажилась почва на которой поселились 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 размеры. Это можно связать с накоплением большого количества ветоши. При этом велика степень повреждения мелких кустарников. Тем не менее автор считает, что пожары, воздействуя на растительные сообщества лесостепи с различной степенью интенсивности, тем самым формируют мозаичность растительного покрова, способствуя увеличению экосистемного и поддержанию видового разнообразия (Кудрявцев, 2016).

На примере заповедника «Михайловская целина» было показано, что сильно страдают от пожара сухая древесно-кустарниковая растительность и фитоценозы абсолютно заповедного участка, где обильны деревья, куртины терна степного, шиповника и бузины (Лысенко, 2006). Запас мортмассы сгоревших участков, репрезентирующих все исследуемые фитоценозы, был значительно ниже, что свидетельствует о существенном воздействии огня на слой мертвых растительных остатков. Вместе с тем, величины фитомассы (живой фитомассы) сгоревших и негорелых участков практически совпадают. Поэтому различие общего веса укосов объясняется разным количеством подстилки. Тем не менее автор считает, что единовременное воздействие пирогенного фактора на луговую степь «Михайловской целины» не оказало существенного, а тем более катастрофического влияния ни на растительный покров, ни на ряд экотопических характеристик и предполагает наличие у лугово-степных экосистем адаптационных механизмов, противодействующих степным палам (Лысенко, 2006; Степные пожары..., 2015).

В луговых и настоящих степях заповедника «Стрельцовская степь» (Луганская область Украины) после летнего пожара отмечалось массовое выгорание дерновинных злаков, на некоторых участках – полное выгорание растительности. Фрагменты относительно неповрежденного растительного покрова наблюдались только на периферийных участках, где, видимо, сила огня была значительно слабее (Степные пожары..., 2015).

Л.Н. Скользнева (2013) при изучении влияния пожаров на луговые степи в заповеднике «Галичья гора» оценила воздействие огня на лугово-степные сообщества как катастрофическое. Произошли существенные структурные изменения растительного покрова. Лугово-степные сообщества с доминированием *Arrhenatherum elatius* и *Fragaria viridis* сменились на сообщества с доминированием разнотравья (*Centaurea scabiosa*, *Lavatera thuringiaca*, *Verbascum lychnitis* и др.) и злаков (преимущественно *Bromopsis riparia*, *Elytrigia repens*, *E. intermedia*). Пожар и последовавшая за ним постпирогенная сукцессия оказали влияние на комплекс редких лугово-

степных видов. Некоторые из них проявили относительную устойчивость к воздействию огня: *Stipa pennata*, *S. pulcherrima*, *S. tirsia*, *Elymus fibrosus*, *Helictotrichon schellianum*, *Potentilla pimpinelloides*, *Galatella villosa*, *Scutellaria supina*, *Aster amellus*, *Allium inaequale*, *Iris aphylla*, *Clematis integrifolia*, *Fritillaria ruthenica*, *Hyacinthella leucophaea*, *Adonis vernalis*, *Delphinium cuneatum*, *Amygdalus nana*, *Rosa corymbifera*, *R. subafzeliana*, *R. kujmanica*, *Crataegus ambigua*, *Cotoneaster alaunicus*, *Asplenium ruta-muraria*, *Centaurea ruthenica*, *Jurinea arachnoidea*, *Carex buekii*, *Iris pineticola*, *Linum perenne*, *Helichrysum arenarium*, *Ephedra distachya*, *Artemisia latifolia*, *A. armeniaca*, *A. sericea*. У перечисленных видов уже в первый год после пала отмечалось успешное отрастание надземной биомассы, а у некоторых и вторичное цветение. На второй год у большинства видов восстановилась численность популяций. Другие виды редких растений оказались более чувствительны к воздействию пала: *Anemone sylvestris*, *Astragalus dasyanthus*, *Onosma simplicissima*, *Schivereckia podolica*, *Polygala sibirica*, *Pulsatilla patens*, *Trifolium lupinaster*, *Linum flavum*, *Clausia aprica*. У большинства перечисленных видов снизилась численность популяций и жизненность особей. Полностью погибли старые и молодые растения (Л.Н. Скользнева, 2013).

При оценке действия пожара в Троицком заповеднике (лесостепное Зауралье) Д.Ф. Федюнькин (1953) показал, что в первый год после пала видовое разнообразие растений на выгоревших участках меньше, чем на сохранившихся от воздействия огня. Дерновинные злаки – *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Stipa* и др. – после воздействия огня отрастали очень быстро. Уже через 10-15 дней после пожара степь покрывалась яркой сочной зеленью. Многолетние рыхлокустовые и корневищные злаки, которые занимали в лугово-степных фитоценозах большое место, также устойчивы к воздействию огня. Значительная часть многолетних двудольных растений задерживалась в развитии или даже временно выпадала из травостоя. Это в основном мезофильные растения: *Anemone narcissiflora*, *Adonis volgensis*, *Galium boreale*, *Pulsatilla vernalis*, *Achyrophorus maculatus*, *Hieracium umbellatum*, *Verbascum phoeniceum* и др. Наиболее устойчивыми к воздействию пала оказались: *Artemisia dracuncululus*, *A. campestris*, *Thymus marschallianus*, *Silaus besseri*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Limonium gmelinii*, *Asparagus officinalis*, *Galatella villosa*, *Fragaria viridis*, *Phlomis tuberosa*. Перечисленные виды активно вегетировали, цвели и плодоносили. На второй год после пожара растительность полностью восстановилась. На третий год – видовой состав всех фитоценозов, подвергшихся пожару, становился значительно богаче, чем на несгоревших участках. Через пять лет после пожара масса ветоши вновь начала превышать вес зеленых частей растений, видовой состав и структура фитоценозов сгоревших участков луговой степи не отличались от сообществ, не затронутых палом (Федюнькин, 1953; Скользнева, 2013).

Исследования луговых степей в Азиатской части Евразии привели авторов к выводам, что весенние пожары оказывают воздействие лишь в первые годы восстановления растительного покрова в луговых степях, а разовые весенние палы не оказывали серьезного влияния на растительность и не приводят к большим изменениям 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 много цветущих и плодоносящих видов. Уже на второй год после пожара происходит увеличение количества видов почти в 2 раза. На шестой год число видов и проективное покрытие почти полностью восстанавливается (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*, *Festuca*, *Agropyron*, *Koeleria*, *Poa*, *Cleistogenes*, *Helictotrichon* и др. В разных экологических условиях формируются сообщества из некоторых дерновинных осок (*Carex humilis*, *C. pediformis*), луков (видов *Allium*), разнотравья (из родов *Salvia*, *Galatella*, *Crinitaria*, *Tanacetum* и др.) полукустарничков (из родов *Artemisia*, *Thymus* и др.) и кустарников (из родов *Spiraea*, *Caragana*, *Cerasus*, *Prunus*, *Amygdalus* и др.) Степная зона делится на три широтные подзоны: северную, среднюю и южную (Зоны и типы поясности..., 1999 б).

В северной подзоне степной зоны зональными являются разнотравно-типчакоковыльные (засушливые) степи, характеризующиеся участием в сообществах обильного ксеромезофильного и мезоксерофильного разнотравья (Зоны и типы поясности..., 1999 б, Сафронова, Юрковская, 2015).

В этой подзоне степной зоны работа по изучению влияния пожара на растительный покров проводилась в Оренбургской области, на заповедном участке «Буртинская степь» (Рябцов, 2005), позже использованном нами в качестве модельной территории. Следует отметить, что данные об изменении растительного покрова после пожара и оценка таких изменений разнятся даже в работах одного и того же автора, нередко противоречивы и не всегда подтверждены фактическим материалом. Так, С.Н. Рябцов (2002) указывает, что после пожара в большой степени страдали старовозрастные растения ковыля Лессинга и типчака «вследствие накопления ими отмерших сухих побегов». В качестве примера приводит смену ковылково-типчакково-мохнатогрудницевой (*Crinitaria villosa* + *Festuca valesiaca* + *Stipa lessingiana*) ассоциации на полынно-типчакково-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) констатируется появление в составе сообщества через некоторое время после

пожара бобовых и семейство *Fabaceae* даже относится автором к числу семейств, для которых характерно увеличение количества видов в фитоценозах после пожара (Рябцов, 2005). Этот же автор (Рябцов, 2006) впоследствии уже отмечает, что бобовые, особенно полукустарнички (в том числе виды рода *Oxytropis*), в значительной степени страдают от пожаров (Ильина, 2011). По наблюдениям С.Н. Рябцова (2005) проективное покрытие фитоценозов после пожара менялось в пределах 10-25 %, анализ динамики продуктивности зеленой массы растений показывал отсутствие резких изменений, основным отличием в данном случае являлось уничтожение старики, высохших стеблей растений, на смену которым приходили зеленые, свежие стебли.

На стационарных участках С.Н. Рябцовым (2005) отмечалось изменение, как видового состава сообщества, так и числа видов в некоторых семействах. На основании динамики числа видов растений, представленных в каждом семействе они были выделены три группы: 1) наиболее неустойчивые к пожарам (*Poaceae*, *Rosaceae*, *Rubiaceae*); 2) практически неизменные по количеству видов (*Liliaceae*, *Iridaceae*, *Brassicaceae* и др.); 3) семейства, в которых отмечено увеличение числа видов (*Fabaceae*, *Euphorbiaceae*, *Caryophyllaceae*). Однако такой способ оценки устойчивости таксономической группы к пожарам, на наш взгляд не вполне обоснован.

Эффекты воздействия на растительный покров автор разделил на положительные и отрицательные. К положительному воздействию автор относит: уничтожение огнем ветоши, изменение возрастного состава сообществ, выпадение сорных видов растений, обогащение зольными элементами почвенных горизонтов. Отрицательными факторами воздействия пирогенной нагрузки на растительность степи С.Н. Рябцов (2005) считает: выпадение из травостоя некоторых видов однолетних растений, повышение температуры верхних слоев почвы, вымерзали подземные побеги и семена в зимний период. С экологической точки зрения такой подход и разделение представляется, по меньшей мере, сомнительным, непоследовательным, а в некоторых моментах – противоречивым.

С.Н. Рябцов (2005) полагает, что пожар не нанес растительному покрову степи катастрофических изменений. После пожара повышалась степень проростаемости семян из-за отсутствия ветоши, увеличивалось кормовое качество травостоя, пополнялись зольными элементами почвенные горизонты. Однако эти выводы автор делает, не приводя каких-либо фактических данных и результатов проведенных исследований.

На основании наблюдений за пирогенными изменениями растительности на территории мелкосопочника в районе урочища Шимбутак и в долине Ташкак (участок «Айтуарская степь» заповедника «Оренбургский») З.Н. Рябикина (2003) также делает вывод, что собственно степные сообщества легко переносят беглый огонь и быстро восстанавливаются после нарушений, вызванных палами, в то время как больше всего страдают заросли степных

кустарников (*Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*, *Spiraea hypericifolia*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Amygdalus nana*) и березово-осиновые (*Betula verrucosa*, *Populus tremula*) колки, расположенные на склонах холмов и в долинах.

В **средней подзоне** степной зоны к зональному типу относятся типчаково-ковыльные (сухие) степи. Они значительно беднее разнотравьем (по количеству видов и обилию), которое представлено здесь более ксерофильными видами (Зоны и типы поясности..., 1999 б, Сафронова, Юрковская, 2015).

В.И. Евсеев (1935) при изучении влияния пожаров на типчаково-ковыльные пастбища в Чкаловской (ныне Оренбургской) области, указывал на снижение урожайности под влиянием огня, связывая это со значительным повреждением «кустовых злаков, в особенности ковылей», а также невозможностью задерживаться снегу на выжженных участках.

Г.С. Малышева и П.Д. Малаховский (2000) при изучении восстановления ковыльково-типчакового фитоценоза в сухой степи Саратовского Заволжья наблюдали преобразование сообщества в типчаковое с другим видовым составом, другой структурой и другими фитоценотическими отношениями, снижение конкуренции в фитоценозе, усиление эдификаторной роли типчака, появление новых видов из разнотравья.

Существенные изменения растительного покрова после пожара в полосе средних (сухих) степей в северо-восточной части Восточно-Донской гряды на протяжении многих лет наблюдала Н.О. Рябинина (2013, 2014). Под влиянием пожаров, по данным автора, в целинных ковыльниках происходит снижение продуктивности наземной фитомассы, из травостоя на 2–4 год практически исчезали бобовые и представители мезофильного разнотравья, полностью погиб мохово-лишайниковый покров и напочвенные водоросли (*Nostoc* и др.). Запасы ветоши, составлявшие до пожара в среднем 6,5-7 ц/га, сгорели полностью и начали восстанавливаться при благоприятных условиях на второй – третий год, а в условиях многолетней засухи (2010-2012 гг.) – только на пятый год. В результате количество гумуса снизилось на 20-25 %. Если пожары повторялись каждые 3-4 года, то в целинных ковыльниках наблюдались изменения структуры фитоценоза, и вместо ковылей доминантами становились типчаки. Общее проективное покрытие снижалось с 80% до 50 %. Из травостоя исчезали или были представлены единично виды разнотравья (подмаренник русский, марьянник степной, люцерны, гвоздики). На 30 % сократилось количество экземпляров ириса низкого, на 50-60 % – адониса и луков, большинство из них зацветало на 2-3 год после пала. Тюльпаны пожар переносили лучше, сокращения взрослых растений не наблюдалось, гибли молодые экземпляры и семена. Погибли 20-30 % кустарников спиреи и ракитника русского и до 80-90 % миндаля низкого, выжившие отрастали медленно. Из-за отсутствия ветоши, мхов и лишайников усиливалось вымывание и выдувание мелкозема из верхнего слоя почвы.

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%, сократилось обилие и ухудшилось виталететное состояние плотнoderновинных злаков. Однако в отличие от варианта изменения растительного покрова, описанного Н.О. Рябининой (2013, 2014), в данном случае в травостое возросло участие однолетнего и многолетнего разнотравья (Гофман, 2015).

Противоположенную 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», констатируя, что степные пожары не наносили растительности ощутимого вреда. Растительность после пожара восстанавливалась довольно быстро, и уже через несколько месяцев сообщества могли быть использованы для выпаса. Многолетники и двулетники почти не уничтожались огнем. Влияние последнего сводилось к временной приостановке роста и к значительному отставанию стадий развития (цветения и плодоношения). Некоторые растения, например, ковыли, не цвели в течение 1-2-х лет после пожара. Однолетники в значительной части уничтожались пожаром, однако их зачатки, сохранившиеся в почве, повреждались огнем лишь частично. Нормальное число однолетников в степи восстановилось через несколько лет. Лишайниковый покров, довольно обильный в типчаково-ковыльных степях и состоявший в основном из *Cladonia rangiformis*, *C. convoluta*, *Cornicularia steppae*, *Parmelia ryssolea*. практически полностью уничтожался огнем и восстанавливался очень медленно, годами (Опарин, Опарина, 2003).

Вывод о быстром восстановлении растительного покрова абсолютно заповедной степи был сделан В.А. Тимошенковым и В.В. Тимошенковой (2007) по результатам наблюдений за влиянием пожара на Хомутовскую степь в Украинском степном заповеднике. При этом отмечалось, что из растений больше всего пострадали степные кустарники и полукустарнички. У последних полностью сгорала надземная часть. Большинство кустарников хоть и не сгорели, однако их надземная часть погибла под воздействием высокой температуры. Живыми растения остались лишь в глубине зарослей. Гибель надземной части таких кустарников, как терн степной (*Prunus stepposa*), карагана (*Caragana frutex*), миндаль степной (*Amygdalus nana*) привела к их интенсивному порослевому возобновлению – не только среди зарослей, но и на участках, ранее занятых травянистой растительностью (Тимошенков, Тимошенкова, 2007).

В южной подзоне зональный тип представлен полукустарничково-типчаково-ковыльными (опустыненными) степями, характеризующимися участием полукустарничков в

качестве содоминантов в составе ковыльных сообществ (Зоны и типы поясности., 1999 б, Сафронова, Юрковская, 2015).

В южной подзоне степной зоны повсеместно отмечается, что одним из наиболее уязвимых компонентов степных фитоценозов являются полыни (Борисова, Гордеева, 1976; Попова, Гордеева, 1976; Дымова, 2008). Наблюдалась смена доминантов в фитоценозах и выпадение некоторых видов из травостоя или из числа преобладающих видов (например, происходило преобразование тонковатополынно-типчаково-ковылкового фитоценоза в типчаково-ковылковое, тонковатополынно-тырсикового и злаково-тонковатополынного сообщества – в монодоминантное тырсиковое сообщество с *Festuca sulcata*, т.к. из травостоя выпал подъярус *Artemisia gracilescens*) (Борисова, Гордеева, 1976; Попова, Гордеева, 1976).

Со старикой сгорало значительное количество семян растений, вследствие чего в изучаемом сообществе уменьшилась роль терофитов и гемикриптофитов, размножающихся семенами, в травостое уменьшалось участие многолетников, почки возобновления которых находились над поверхностью почвы, в том числе полыней (Дымова, 2008). Подтверждая снижение фитоценотической роли полыней, Т.А. Попова и Т.К. Гордеева (1976) наоборот указывали на прибавление в составе фитоценозов нескольких видов эфемеров-однолетников.

Отмечено, что у дерновинных злаков хуже всего переносят пожар молодые и средневозрастные особи. В ценопопуляции ковылка и типчака преобладали стареющие и старые особи. В связи с изменением численности доминирующих видов становилось иным соотношение их в надземной фитомассе. Значительно увеличивалась масса ковылка на горелом участке, уменьшилось количество типчака, ничтожной стала масса полыни тонковатой, на горелом участке совсем исчез опад (Борисова, Гордеева, 1976). По наблюдениям Т.А. Поповой и Т.К. Гордеевой (1976) в некоторых сообществах, напротив, после пожара возрастало число взрослых особей *Festuca sulcata*, который меньше других страдал от пожара. *Stipa sareptana* был поврежден пожаром сильнее, чем типчак (Попова, Гордеева, 1976).

Из представленного обзора видно, что даже в пределах одной подзоны и региона наблюдаются различия в проявлении эффектов воздействия пожара в растительном покрове и их интерпретации исследователями. Разнятся субъективные оценки авторами происходящих явлений. Иногда с течением времени меняются взгляды одного и того же автора на происходящие процессы.

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 и 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 такого разрушительного воздействия и оставляют структуру степного травостоя мало нарушенной, в отличие от луговой степи.

1.3. Значение сезона возникновения пожаров для динамики растительного покрова степей

Влияние выжигания на растительность неодинаково и зависит от типа степи, времени пожара и его повторяемости, последующей погоды, а также от характера использования пожарищ. 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 географическим положением и экологическими условиями исследуемой территории.

Большинство исследователей придерживается мнения, что **весенние** пожары менее губительны для растительного покрова степей (Иванов, 1952; Джапова, 2006; Матецкая, 2006; Лысенко, 2008; Ильина, 2011; Имескенова, и др., 2011 и др.). Отдельные исследователи (Е.П. Веденьков (1996) при изучении степных фитоценозов заповедника «Аскания-Нова») отмечают, что более 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. Цель его – либо очистка выпасаемого участка от «старика» для улучшения качества кормов, либо освобождение от травяного покрова, затрудняющего пахоту. Обычно степь поджигали после схода снега. Ни по своим размерам, ни по своей силе огня весенние пожары не могут быть сравнимы с летними. Сыроватая в отдельных местах, зачастую с полегшим травостоем степь горит очень медленно, в полосе огня создаются прорывы, высота его настолько незначительна, что свободно можно переходить через горящую полосу. Рост растений на выгоревших участках шел быстрее, и они достигали значительно большей величины (Иванов, 1952).

В.Н. Ильина (2011) при изучении влияния пожаров на степную растительность Самарской области писала, что ранневесенние пожары менее губительны для вегетативных органов растений и их диаспор, поскольку почва еще насыщена влагой, при этом большинство видов трав успевали накопить значительную фитомассу, отличающуюся высоким содержанием воды. Несмотря на некоторую устойчивость, воздействие огня все же проявлялось: сгоревшие растения повторно отрастали в более поздние сроки, что влечет за собой смещение фаз развития.

Ранневесенние палы сказываются на весенних аспектах травостоя (Комаров, 1951). После весеннего пала резко уменьшаются запасы живой надземной фитомассы степного травостоя (Мирошниченко, 1971; Веденьков, 1996; Дапылдай, 2016). По наблюдениям К.Х. Абдулиной и др. (2008), Юнусбаева и др. (2007, 2010) при ранневесенних пожарах полностью сгорал опад, в то же время при ранних сроках выжигания пожар, как экологический фактор, не влиял на продукцию живой надземной фитомассы. В то же время Е.П. Веденьков (1996) констатировал снижение последней после пожара в первой половине вегетационного сезона в заповедной степи «Аскания-Нова».

Ряд исследователей не наблюдали изменения флористического состава (Мирошниченко, 1971), губительного воздействия на составляющие основу растительного сообщества многолетние дерновинные злаки и осоки и большую часть видов разнотравья, затруднения нормального хода семенного возобновления (Джапова, 2006; Матецкая, 2006; Лысенко, 2008; Имескенова, и др., 2011; др.), другие – указывали на значительное влияние огня на злаки, бобовые и осоки (Дапылдай, 2016). В некоторых случаях растения в данный вегетационный сезон не успевали проходить стадии цветения и плодоношения из-за наступления периода низких температур (ковыль Лессинга, онома простейшая). В ряде случаев не вызревали завязавшиеся плоды. Таким образом, огневое воздействие привело к уменьшению семенной продуктивности, вследствие чего происходило постепенное старение фитоценопопуляций (Ильина, 2011).

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, которым служил полуметровый сухой травостой, летние пожары во время созревания семян, полностью оголяли за собой почву, выжигали значительную часть полупогруженных дерновин злаков, что неизбежно влекло за собой более или менее четкие изменения в составе степи. В этом случае с особенной яркостью выступала роль метеорологической обстановки после пожара. Если выпадали дожди – смена покрова задерживалась, замедлялась, при отсутствии осадков сукцессии протекали с наибольшей быстротой. Учитывая небольшой удельный вес осадков второй половины лета, роль которых к тому же уменьшалась высокими температурами и колоссальным испарением влаги с оголенного черного пространства, легко прийти к выводу, что именно летние пожары оказывали максимальное влияние на растительность. (Иванов, 1952)

Летние пожары приводят к снижению проективного покрытия, величины надземной биомассы и общего запаса органического вещества растений в почве (Анилова и др., 2011),

продуктивности фитоценозов (Иванов, 1958), в сухих степях – к частичному выпадению и уменьшению численности экземпляров злаков (ковыль, типчак, тонконог), взамен которых начинают появляться полыни (Евсеев, 1935).

При поздневесенних и особенно раннелетних пожарах отмечается значительная потеря живой надземной фитомассы (Абдулина и др., 2008; Юнусбаев и др., 2007, 2010; Дапылдай, 2016), однако масса опада иногда оказывается выше за счет осыпания зеленых растений, пострадавших в ходе пожара (Абдулина и др., 2008; Юнусбаев и др., 2007, 2010). Летний пал может не только приводить к снижению живой фитомассы, но и оказывать губительное влияние на ее отрастание. При этом степные виды бобовых и осок прекращают формирование надземной фитомассы до конца вегетационного периода (Дапылдай, 2016).

Летние пожары с трудом подавляются и охватывают нередко площади по несколько десятков километров в поперечнике, нанося экосистеме более существенный вред (Рябинина и др., 2010).

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, как и ранневесенний пал, он сказывается на весенних аспектах травостоя (Комаров, 1951).

В.С. Гавриленко (2005) при изучении влияния пожаров в заповеднике «Аскания-Нова» отмечал, что осенний пожар не затрагивал покоящиеся луковицы и корневища редких видов растений. Пострадала определенная часть куртин трех видов ковылей – Лессинга, украинского и волосистого. Как правило, на следующий после пожара год уцелевшие куртины приносили обильный урожай семян. То есть включался компенсаторный механизм восстановления степного травостоя.

Тем не менее, 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 – 5-7 лет.

Описывается ряд эффектов от пожаров, которые не зависят от времени их возникновения.

На примере степей Башкирского Зауралья (Рябинина и др., 2010; Степные пожары...2015) было установлено, что пожар в любой сезон (апрель, май, июнь, октябрь) вызывает снижение проективного покрытия, средней высоты травостоя, фитомассы и мортмассы сообщества, однако большая часть показателей восстанавливается уже на второй год после пала (независимо от сезона его проведения), только масса растительного опада (ветоши и

подстилки) восстанавливается до контрольных значений дольше – к третьему году даже после апрельского пожара (Рябинина и др., 2010; Степные пожары...2015). При степных пожарах ветошь, уничтожается полностью независимо от сроков пала (Абдулина и др., 2008; Юнусбаев и др., 2007, 2010).

Выжигание залежей (как весеннее, так и летнее) очищало поле от ряда сорняков и ускоряло переход залежи из стадии бурьянов в стадию корневищных злаков (Евсеев, 1935).

Интересный подход в 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 типчаково-ковыльные, типчаковые, ковыльные фитоценозы степных пастбищ на территории Актюбинской и Сталинградской (ныне Волгоградской) областей. На развитие растительности после пожара в большой степени влияла фаза развития растений, в которой они были подвергнуты выжиганию. Выжигания на поздних стадиях растения переносили трудно, потому что значительное количество пластических веществ уже было израсходовано в процессе их роста. Наоборот, на ранних стадиях развития растения переносили 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 потому и на формировании и развитии в будущем ростковых почек. В результате становится понятным замедление в энергии роста выжженных растений, наблюдавшееся при поздних сроках выжигания (Зданчук, Артамонова, 1938).

1.4. Значение частоты повторяемости пожаров для динамики растительного покрова степей

Различные эффекты воздействия достигаются в результате однократного и повторяющихся пожаров. Нередко частая повторяемость пожаров является ключевым фактором, обеспечивающим проявление и усугубление действия палов (Иванов, 1958; Осичнюк, Істоміна, 1970; Калмыкова, 2006; Кандалова, 2007; Ткачук, 2007; Дымова, 2008; Дапылдай, 2012 и др.).

Однократные, случайные пожары при прочих благоприятных условиях (отсутствие выпаса скота, сравнительно влажный год) оказывают быстро проходящее воздействие, но систематически повторяющиеся пожары приводят к совершенно новому типу покрова, рождая качественно новые ассоциации (Иванов, 1958; Дымова, 2008).

Т.Е. Ткачук (2007) при изучении влияния однократных пожаров на степные фитоценозы в Даурском заповеднике, наблюдала лишь кратковременные флуктуации в структуре

сообществ. Как правило, через несколько первых лет после однократного пожара фитоценозы аридных районов восстанавливались полностью и имели первоначальные экологические и фитоценологические характеристики. Это было подтверждено и в условиях луговой степи на примере «Михайловской целины», где единовременное воздействие огня резко снизило лишь количество мортмассы, показатели фитомассы изменились мало, причем это показано для всех типов сообществ (дерновинно-злаковых, корневищно-злаковых и разнотравных) (Лысенко, 2006; Степные пожары..., 2015). В степях Тувы разовые весенние палы не оказывали серьезного влияния на его восстановление растительности и не привели к большим изменениям ее видового состава (Дапылдай, 2012), хотя иногда отмечалось увеличение количества видов в сообществе, изменении видового состава сообществ и структуры растительного вещества (Титлянова, Самбуу, 2016). Одиночный пожар стимулировал продукционный процесс в фитоценозе, что особенно ярко проявлялось в подземной сфере и наиболее интенсивно в сухой степи (Титлянова, Самбуу, 2016).

Для сравнения, 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. Пожар в большинстве случаев способствовал повышению видового разнообразия фитоценозов. Восстанавливающиеся сообщества имели более равномерную и сложную структуру. Поэтому можно сказать, 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, 2007).

Было выявлено, что периодически (каждые два–три года) повторяющиеся и особенно многолетние палы препятствуют естественному ходу восстановления растительности, замедляя рост проективного покрытия, продукции надземной фитомассы, снижая видовую устойчивость сообщества и приводя к прогрессирующему иссушению местообитания (Осичнюк, Истомина, 1970; Кандалова, 2007).

Повторяющиеся пожары по-разному сказываются на растительном покрове в зависимости от его состава и исходного состояния. В злаковых ассоциациях часто повторявшиеся пожары, особенно совпадающие с сухими годами, когда влаги выпадало весьма ограниченное количество, вели к подавлению злаков и созданию разреженного типа травостоя. И.В. Ларин пришел к выводу, что восстановление ковылей происходило через 8-10 лет (Иванов, 1958).

В злаковых ассоциациях пожары, повторяющиеся из года в год, сопровождавшиеся последующим выпасом, играли роль опустынивающего фактора, но в полынных группировках они, наоборот, являлись причиной остепнения. В результате выжигания злаки высвобождались из-под гнета эдификатора — полыни, их мощного конкурента в ценозе, и начинали быстро занимать освобожденное место. При этом возрастало не только общее количество особей на единицу поверхности, но и увеличивалось площадь, занимаемая отдельными экземплярами. Особенно пышно разрастается *Stipa capillata*, *Agropyron desertorum*. В итоге возникает новый фитоценоз, в котором оба участника как бы поменялись местами. Многолетники и двулетники почти не уничтожаются огнем, а влияние последнего сводится к временной приостановке роста и к значительному отставанию стадий развития растений как проявлению временного угнетения последних. Так, ковыли не цветут и через год после пожара. Однолетники-эфемеры в значительной части уничтожаются пожаром, однако их зачатки, сохраняющиеся в почве, повреждаются огнем, по-видимому, лишь частично, так что нормальное количество однолетников в степи восстанавливается через несколько лет (Буйволлов, 2015).

ГЛАВА 2. РАЙОН, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве модельной территории для проведения исследования был выбран участок «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский». В связи с произошедшим в августе 2014 года пожаром, возникла необходимость и возможность оценки влияния пожара на степную растительность заповедника и наблюдения за ее восстановительной динамикой.

Исследования проводились на территории заповедного участка и в его охранной зоне. При этом, методы проведения которых предполагают нарушение экосистем, изъятие отдельных компонентов, нарушение почвенно-растительного покрова, были преимущественно вынесены за границы участка – в его охранную зону.

Несомненными преимуществами выбора заповедной территории для проведения многолетних исследований являются возможность обеспечения сохранности мониторинговых объектов, минимизация антропогенного воздействия на них, а также наличие некоторого объема необходимых данных (метеоданных, флористических списков и др.) за предшествующий период.

2.1. Краткая физико-географическая характеристика участка «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский»

Буртинская степь расположена в центральной части Оренбургской области в 25 км к юго-востоку от районного центра с. Беляевка и в 15 км к югу от п. Бурлыкский (Рисунок 1). Общая площадь участка составляет 4500 га.

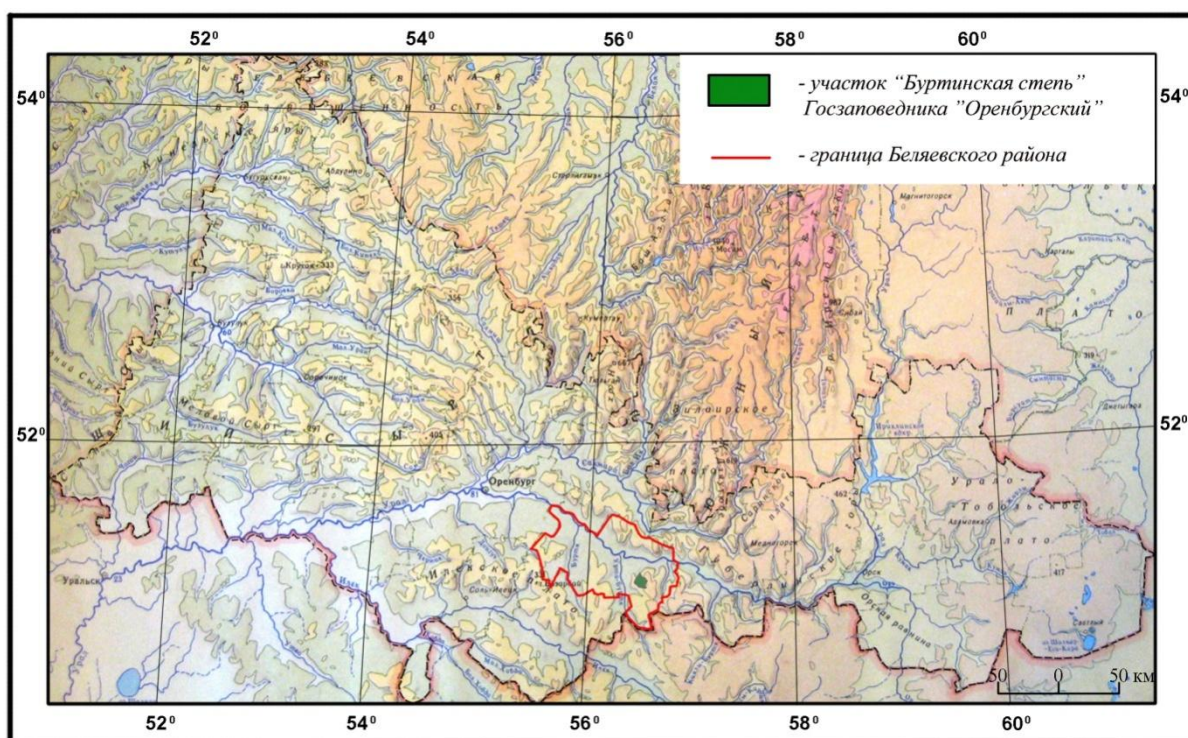


Рисунок 1. Расположение Буртинской степи на территории Оренбургской области

Основными чертами климата Буртинской степи являются: континентальность (с резкими амплитудами климатических элементов в отдельные месяцы), жаркое сухое лето (средняя температура июля $+22^{\circ}\text{C}$), довольно холодная зима (средняя температура января $-15,8^{\circ}\text{C}$), быстрый переход от зимы к лету, короткий, интенсивно проходящий весенний период, неустойчивость и недостаточность атмосферных осадков (среднегодовое количество осадков 327 мм), сухость воздуха, интенсивность процессов испарения, частые засухи и суховеи (Борисов, 1967, Степной заповедник..., 1996). Сумма активных температур - 2600 $^{\circ}\text{C}$. Длительность залегания снежного покрова 136 дней, его средняя высота 20-25 см (Степной заповедник..., 1996).

Годы исследования по погодным условиям (основываясь на значениях гидротермического коэффициента Селянинова) характеризовались как слабо засушливый – 2015 и удовлетворительно влажный – 2016. Следует отметить, что 2014 год был очень засушливым, что, по-видимому, повлияло на распространение пожара (Таблица 2).

Таблица 2

Метеоданные по пункту Беляевка в годы исследований

Месяц	Годы исследования		
	2014	2015	2016
Температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$			
Май	18	15,7	16,2
Июнь	20,9	23,4	18,8
Июль	19,9	21,5	21,6
Август	24,5	19,5	26
Сентябрь	14,89	17,2	14,6
Осадки, мм			
Май	41,5	90,3	77,2
Июнь	31,6	56,8	81,9
Июль	26,4	28,9	71,3
Август	16,6	25,3	8,3
Сентябрь	12,9	14,5	62,2
ГТК (по Селянинову) за основной период вегетации	0,4	0,7	1

Гидрографическая сеть Буртинской степи, представлена истоками и верховьями малых рек – притоков Урала: Карагашты, Кайнар (Тузлукколь), а также пересыхающими ручьями Белоглинка, Кызылсай, Таволгасай, Дусансай (Степной заповедник..., 1996), выходы подземных вод и крупные временные водотоки определяют присутствие в растительном покрове азональных элементов, а в некоторых случаях способствуют формированию галофитных комплексов (Калмыкова, 2008).

Современный денудационный холмисто-увалистый рельеф территории участка начал формироваться еще в донеогеновое время на месте бывшей аккумулятивной равнины (Летопись природы..., 1993). Плато Муелды является главной водораздельной формой рельефа на участке, с него берут начало балки Кулинсай, Таволгасай, Кызылсай и Белоглинка. Абсолютные отметки в пределах Буртинской степи колеблются от 230 до 420,9 м (Степной заповедник..., 1996).

Буртинская степь расположена в подзоне южных черноземов, одна из особенностей почв которой – усиление комплексности (Блохин, 1997). Следствием этого является неоднородность растительного покрова. Особенности почвенного покрова Буртинской степи связаны с близким залеганием от поверхности плотных коренных пород и ландшафтно-экологическими особенностями территории. Почвы участка представлены черноземами южными (обычными), карбонатными, неполноразвитыми. Все они характеризуются укороченным почвенным профилем и наличием щебенки (гальки) с поверхности и по всему профилю (Красная книга почв..., 2001).

В ботанико-географическом отношении Буртинская степь расположена в подзоне разнотравно-дерновиннозлаковых Заволжско-Казахстанских степей (Зоны и типы поясности..., 1999, Сафронова, Калмыкова, 2012).

Растительный покров Буртинской степи довольно разнообразен. Господствуют степи. Наиболее распространенными на данном участке являются залесскоковыльные степи (*Stipeta zaleskii*), часто встречаются, занимая соответствующие им местообитания, сообщества ковылковой (*Stipeta lessingiana*), овсецовой (*Helictotricheta desertorum*), степномятликовой (*Poeta transbaicalica*), типчаковой (*Festuceta valesiaca*), мохнатогрудницевой (*Galatellata villosae*) формаций. Нередки степи с кустарниками, кустарниковые степи и заросли кустарников, с участием *Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Caragana frutex*, *Spiraea crenata* и *S. hypericifolia*. По берегам ручьев и в местах близкого залегания грунтовых вод формируются луга и черноольшаники. По балкам встречаются осиновые и березово-осиновые колки (Калмыкова, 2012).

Буртинская степь является своеобразным ландшафтно-экологическим ядром Урало-Илекского Предуралья. Здесь на сравнительно малой территории сосредоточено большинство

редких и характерных типов урочищ региона (Чибилёв, 1992). Наряду с другими участками заповедника, она составляет основу природоохранного каркаса Оренбургской области.

Исключая собственно заповедный режим, влияние антропогенных факторов в Буртинской степи существенно снижено (что связано с природоохранным статусом территории) и не является определяющим в формировании экосистем. Тем не менее, отдаленные последствия действия этой группы факторов проявляются, находя своё отражение в особенностях растительности участка (Калмыкова, 2008).

До создания заповедника (1989 г.) участок использовался в основном под сенокосы и пастбища. Несмотря на малопродуктивную почву (из-за большого количества щебня и малой мощности гумусового горизонта), часть территории Буртинской степи все же распахивалась. Всего за 1976 и 1982 гг. было распаханно и оставлено под залежь около 300 га земель (Летописи природы., 1993). На территории Буртинской степи было отмечено 3 участка, почвенно-растительный покров которых нарушался когда-то распашкой (Калмыкова, 2007, 2008).

До создания заповедника довольно значительной была пастбищная нагрузка на территорию участка. До 1988 г. здесь находились 8 гуртов скота. Основная доля приходилась на овец и крупный рогатый скот. Выпас проводился в основном на склонах водоразделов, в лощинах и неудобьях возвышенности Кармен (Летопись природы., 1993).

С момента организации заповедника (1989 год) на территории «Буртинской степи» (общая площадь участка 4500 га) произошло 9 пожаров различных по срокам возникновения (с апреля по октябрь) и площади распространения (от 12 до 4200 га). Последнее крупное возгорание произошло на территории участка в августе 2014 года. Площадь, пройденная пожаром составила около 2000 га.

2.2. Материалы и методы исследования

Для проведения исследований было организовано 7 стационарных участков наблюдений, расположенных на территории участка «Буртинская степь» госзаповедника «Оренбургский» и его охранной зоны, каждый из которых включал 2 части – горевшую (А) и негоревшую (Б) (Рисунок 2).

Выбор стационарных мониторинговых полигонов базировался на соображениях их доступности, разнообразия участков (положения в рельефе, растительного покрова и пр.), сравнимости пар (горевшее – негоревшее). В связи с необходимостью выполнения последнего условия мониторинговые участки были расположены по контуру гари 2014 г., где негоревшие (контрольные) площади могли быть выбраны в максимально возможной близости и сходных условиях с горевшими.

точную географическую привязку, что позволяет применить полученные данные при продолжении мониторинговых исследований. При обработке картографического материала использовались геоинформационные сервисы (SASPlanet, GoogleEarth), программное обеспечение (GlobalMapper, MapInfo и др.) в сочетании с архивом спутниковых снимков Landsat.

В пределах выделенных участков было заложено 14 постоянных геоботанических площадей – по две на каждом участке – одна на горевшей территории, второе – на негоревшей.

Геоботанические описания выполнялись с использованием стандартных геоботанических методик (Вальтер, Алехин, 1936; Краткое руководство..., 1952; Ярошенко, 1961; Полевая геоботаника, 1964, 1972; Работнов, 1992) на пробных площадях размером 10x10 м, размещенных в наиболее типичных местах характеризуемых фитоценозов.

При описании фитоценоза устанавливали его флористический состав, указывали аспект, определяли общее проективное покрытие (ОПП) (в %). Для каждого вида, входящего в состав сообщества определялось проективное покрытие (в %), обилие (по шкале Друде) и характер размещения.

Определение растений проводилось на базе лаборатории биогеографии и мониторинга биоразнообразия Института степи УрО РАН с помощью определителей и атласов-определителей (Флора европейской части СССР Т. I-VIII, 1974-1989; Цвелёв, 1976; Флора Восточной Европы Т. IX-XI, 1996-2004; Егорова, 1999; Рябинина, Князев, 2009 и др.). Латинские названия видов в основном приводились из сводки С.К. Черепанова (1995), в отдельных случаях – из Флоры Восточной Европы, Т. IX-XI (1996-2004).

Анализировался состав жизненных форм (на основе классификации Серебрякова (1962), экологических и ценологических групп растений, представленных в сообществах с учетом трудов Т.И. Плаксиной (2001), Т.Е. Дарбаевой (2002), П.В. Куликова (2005), В.В. Тарасова (2005) и собственных наблюдений.

Учет надземной фитомассы проводился на 6 мониторинговых участках (12-ти площадках) – № 1, № 2, №№ 4-7, и на 2 мониторинговых участках (на 4-х площадках) из них – № 5, 6 осуществлялся учет подземной фитомассы.

В связи с различиями в понимании исследователями терминов, характеризующих растительное вещество фитоценозов, его накопление и отмирание, ниже приведем определения терминов в том объеме, в котором мы понимали и использовали их при выполнении исследования.

Фитомасса – общая масса живого и мертвого вещества растений, приходящаяся на единицу поверхности или объема. Фитомасса подразделялась на надземную (G+D+L) и подземную (R+V), в каждой из которых выделяли живой и мертвый (мортмасса) компоненты:

- живая надземная фитомасса (G),

- живая подземная фитомасса (R),
- надземная мортмасса (включая ветошь (D), т.е. еще стоящие на корню, не потерявшие связи с материнским организмом сухие отмершие побеги – стебли или листья и подстилку (L), т.е. лежащие на земле, оторвавшиеся, измельченные и затронутые разложением мертвые остатки),
- подземная мортмасса (V).

Запас фитомассы – та масса органов растений (надземных и подземных), которая находится на единице площади в момент измерения. Конкретизируя компонент фитомассы, мы употребляем понятия запас живой фитомассы, запас мортмассы, запас надземной фитомассы, запас подземной фитомассы, запас живой надземной фитомассы, запас живой подземной фитомассы, запас надземной мортмассы (а также отдельно запас ветоши, запас подстилки), запас подземной мортмассы, подразумевая массу органов растений каждого компонента в отдельности на единице площади в момент измерения.

Учет надземной фитомассы проводился методом укосных площадей (Родин, Ремезов и др., 1968; Базилевич, Титлянова и др., 1978). Укосы производились в каждом сообществе в течение вегетационного сезона (в весенний – май, летний – июнь, позднелетний – август и осенний – сентябрь, – периоды). Растения срезались вровень с почвой, на площадках по 0,25 м² в 3-кратной повторности и разделялись по группам: злаки, бобовые, разнотравье, осоки, полукустарнички, кустарнички, кустарники, полукустарники. В составе мертвых остатков различали ветошь, т.е. еще стоящие на корню, не потерявшие связи с материнским организмом сухие отмершие побеги – стебли или листья, и подстилку (войлок), т.е. лежащие на земле, оторвавшиеся, измельченные и затронутые разложением мертвые остатки. Полученные образцы высушивались до воздушно сухой массы. Отбор ветоши в каждой группе и взвешивание образцов (г/м²) осуществлялось в лабораторных условиях. Подстилку отбирали вручную на укосных площадках, после того, как с них срезали травостой и ветошь. Пробы очищались от почвы до и после высушивания. Попавшие в пробы живые ростки высших растений прибавлялись к фитомассе.

Учет подземных органов производился на 2 мониторинговых участках методом монолитов (Шалыт, 1949, 1960) на площадках заложенных для учета надземной фитомассы. После проведения укосов и сбора подстилки вынимали монолит размером 0,25 м² каждые 10 см до глубины 50 см в 3-кратной повторности с каждого участка. Глубина отбора монолитов определялась тем, что основная масса корней (80-97%) сосредоточена именно в этих слоях (Фартушина, 1996, Природно-ресурсный потенциал..., 1998).

Отобранные пробы отмывались в воде с помощью сеток и сит с небольшими отверстиями. Разделение подземной фитомассы на живую и мертвую проводилось с помощью

методики С.А. Алиева (1966). В емкость (например, ведро) набирали воду, погружали весь образец и медленно перемешивали рукой: живые корни тонули, а мертвые всплывали. Далее образцы просушивали и взвешивали до воздушно сухого состояния.

В лаборатории живые и мертвые корни высушивали при 105 °С до абсолютно сухого состояния (пока величина навески между взвешиваниями не изменялась) в сушильном шкафу (ШС-40ПЗ). Обработанные навески, соответствующие определенной части растительного покрова, собранные в один период и с одного участка суммировали и пересчитывали в г/м².

Продукционно-деструкционные процессы изучались с помощью балансовых уравнений (Титлянова, 1971, Базилевич, Титлянова и др., 1978). В работе использовалась единая терминология и система обозначения. Знаками ΔG , ΔD , ΔL , ΔR , ΔV – обозначали прирост в соответствующих блоках. Разложение подстилки обозначали символом – ΔM , а подземных растительных остатков – ΔW (Титлянова, 1988). Интенсивность процессов обозначали следующими символами: ANP – первичная надземная продукция, BNP – первичная подземная продукция, первичная продукция $NPP = ANP + BNP$. Единица измерения запасов и приростов – г/м²·год. Годичный прирост надземной массы и корней вычисляли при помощи балансовых уравнений А.А. Титляновой (1971). По этим же уравнениям вычисляли приход ветоши, подстилки и мертвых корней, а также убыль подстилки и мертвых корней при их минерализации.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью программы Statistica 6.1. Для оценки статистической значимости различий запасов фитомассы и ее компонентов на горевших и контрольных площадках применяли *U*-критерий Манна-Уитни ($\alpha=0,05$).

2.3. Характеристика ключевых (мониторинговых) участков

Площадь 1Б

Местоположение: балка Белоглинка, 1,21 км северо-восточнее стационара

Общий характер рельефа: пологонаклонная к западу равнина

Повторяемость пожаров: 1991 г., 1998 г., 2003 г.

Примечание: в дозаповедный период (до 1989 г. – территория повышенной пастбищной нагрузки)

Координаты сообщества: N51°14'02,57" E56°40'53,55"

Фитоценологическая характеристика 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-типчаково-степномятликово-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Poa transbaicalica*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) со *Spiraea crenata* сообщество.

Всего в фитоценозе выявлено 38 видов сосудистых растений. Общее проективное покрытие сообщества – 97- 98%. Аспект солomисто-зеленый с белыми крапинами *Eremogone biebersteinii* (Schlecht.) Holub. Эдификатором сообщества является плотнодерновинный ксерофитный злак – *Stipa zalesskii* Wilensky. В качестве содоминанта выступают степные злаки: рыхлодерновинный мезоксерофит – *Poa transbaicalica* Roshevitz и плотнодерновинный ксерофит – *Festuca valesiaca* Gaudin. В разнотравье наибольшую фитоценологическую роль играют степные ксерофитные и мезоксерофитные виды *Galatella villosa* (L.) Reichenb.fil., *Galium ruthenicum* Willd., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Ferula tatarica* Fisch. ex Spreng. и лугово-степной мезоксерофит – *Phlomis tuberosa* (L.) Moench. Среди полукустарничков наиболее обильны степные полыни: *Artemisia austriaca* Jacq., *A. marschalliana* Spreng. В составе сообщества присутствует мезоксерофитный степной кустарник – *Spiraea crenata* L.

Фитоценологическая характеристика 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-типчачково-степномятликов-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Poa transbaicalica*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) со *Spiraea crenata* и *Artemisia austriaca* сообщество.

Общее проективное покрытие фитоценоза – 95-97%, в сообществе зафиксировано 46 видов высших сосудистых растений. Аспект фитоценоза солomисто-зеленый с ярко зелеными пятнами кустарников. Роль эдификатора в сообществе принадлежит плотнодерновинному ксерофитному злаку – *Stipa zalesskii*, содоминанты фитоценоза рыхлодерновинный мезоксерофит *Poa transbaicalica* и плотнодерновинный ксерофит *Festuca valesiaca*. В разнотравье преобладают степные мезоксерофиты и ксерофиты: *Galium ruthenicum*, *Falcaria vulgaris*, *Ferula tatarica*, *Galatella villosa*, *Eremogone biebersteinii*. Среди полукустарничков наиболее обильны степной ксерофитный вид *Artemisia austriaca*. В сообществе зафиксирован степной кустарник *Spiraea crenata*.

Площадь 1 А

Местоположение: балка Белоглинка, 1,12 км северо-восточнее стационара

Общий характер рельефа: пологонаклонная к западу равнина

Повторяемость пожаров: 1991 г., 1998 г., 2003 г., 2014 г.

Примечание: в дозаповедный период (до 1989 г. – территория повышенной пастбищной нагрузки)

Координаты сообщества: N51°13'59,16" E56°40'50,84"

Фитоценологическая характеристика 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-полыньково-залесскоковыльно-типчачковое (*Festuca valesiaca*, *Stipa zalesskii*, *Artemisia austriaca*, *Herbae stepposae*) со *Spiraea crenata* сообщество.

Общее проективное покрытие составляет 50%, в сообществе зафиксировано 30 видов высших сосудистых растений. Аспект сообщества ярко зеленый с сизоватыми вкраплениями *Artemisia austriaca*. Эдификаторами и создателями сообщества являются плотнодерновинные ксерофитные злаки *Stipa zalesskii* и *Festuca valesiaca*. Из злаков, помимо преобладающих видов в сообществе отмечен рыхлодерновинный степной мезоксерофит - *Poa bulbosa* L. Среди разнотравья наибольшую фитоценологическую роль играют мезоксерофитные степные виды: *Falcaria vulgaris*, *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth, *Scorzonera austriaca* Willd., *Ferula tatarica*. Степной ксерофит *Artemisia austriaca* наиболее обилен среди полукустарничков.

Фитоценологическая характеристика 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-типчаково-полынно-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Artemisia austriaca*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) со *Spiraea crenata* и *Poa transbaicalica*.

В фитоценозе на второй год после пожара зафиксировано 35 видов высших сосудистых растений, общее проективное покрытие составляет 55-57%. Аспект участка сизо-соломистый (*Artemisia austriaca*). Эдификаторами и создателями сообщества являются плотнодерновинные ксерофитные злаки *Stipa zalesskii* и *Festuca valesiaca*, которые увеличивают своё обилие. Среди злаков появляется рыхлодерновинный мезоксерофит – *Poa transbaicalica*, плотнодерновинный степной ксерофит - *Koeleria cristata* (L.) Pers., по-прежнему отмечается степной мезоксерофит, эфемероид – *Poa bulbosa*. В разнотравье наиболее обильны многолетние мезоксерофитные и ксерофитные виды: *Ferula tatarica*, *Falcaria vulgaris*, *Galium ruthenicum* *Eremogone biebersteinii*. Увеличивают свое проективное покрытие полукустарнички ксерофитный *Artemisia austriaca* и мезоксерофитный *Artemisia marschalliana*.

Площадь 2 Б

Название сообщества: Разнотравно-овсецово-типчаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Herbae stepposae*) с *Poa transbaicalica* и *Spiraea crenata*.

Местоположение: восточный склон плато Муелды, 4,75 км восточнее стационара

Общий характер рельефа: средняя часть склона восточной экспозиции

Повторяемость пожаров: 1995 г., 1998 г., 2003 г., 2009 г.

Фитоценологическая характеристика сообщества 2015 г.:

Травянистый покров сомкнутый – 95-97% общего проективного покрытия. Всего в фитоценозе обнаружено 37 видов высших сосудистых растений. Аспект фитоценоза солоомисто-зеленый. Эдификатор сообщества плотнодерновинный ксерофитный злак *Stipa zalesskii*, создатели сообщества плотнодерновинные злаки: ксерофит *Festuca valesiaca* и ксеромезофит

Helictotrichon desertorum (Less.) Nevski. Помимо этого в сообществе обильны рыхлодерновинный мезоксерофит *Poa transbaicalica* и плотнодерновинный ксерофит *Koeleria cristata*. В разнотравье господствуют многолетние травы: ксерофиты *Galatella villosa*, *Salvia stepposa* Des.-Shost. и мезоксерофиты: *Hieracium virosus* Pall., *Medicago romanica* Prod. Полукустарнички в фитоценозе не обильны, представлены ксерофитным видом *Eremogone koriniana* (Fisch. ex Fenzl) Ikonn. и мезоксерофитом *Astragalus macropus* Bunge. Среди кустарников встречается только один мезоксерофитный вид *Spiraea crenata*.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-овсецово-тичаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Herbae stepposae*) с *Poa transbaicalica* и *Spiraea crenata*.

В 2016 году общее проективное покрытие данной площадки составляло 97-98%, в фитоценозе зафиксирован 41 вид высших сосудистых растений. Аспект сообщества солomисто-зеленый с яркими крапинами разнотравья и пятнами *Galatella villosa*. В 2016 доминанты и эдификаторы сообщества остаются прежними. В разнотравье значительную роль играет степной ксерофит *Galatella villosa*, обильны в сообществе степные мезоксерофиты: *Galium octonarium* (Klok.) Soo., *Medicago romanica*, *Scorzonera austriaca*. Среди полукустарничков наибольшую роль в сложении фитоценоза принадлежит степным мезоксерофитам: *Artemisia marschalliana*, *Onosma simplicissima* L., *Oxytropis spicata* (Pall.) O. & B.Fedtsch. и ксерофиту *Eremogone koriniana*.

Площадь 2 А

Местоположение: восточный склон плато Муелды, 4,75 км восточнее стационара

Общий характер рельефа: средняя часть склона восточной экспозиции

Повторяемость пожаров: 1995 г., 1998 г., 2003 г., 2009 г., 2014 г.

Координаты сообщества: N51°12'49,63" E56°43'48,47"

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Песчанково-разнотравно-овсецово-тичаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Herbae stepposae*, *Eremogone koriniana*) сообщество.

В состав фитоценоза входят 34 вида высших сосудистых растений, общее проективное покрытие сообщества – 45-47%. Аспект сообщества бело-зеленый из-за *Eremogone koriniana* и злаков. В качестве эдификатора в данном сообществе выступает плотнодерновинный степной злак *Stipa zalesskii*, содоминанты представлены плотнодерновинными ксерофитными злаками: *Helictotrichon desertorum* и *Festuca valesiaca*. В разнотравье преобладают степные мезоксерофиты: *Hieracium virosus*, *Scabiosa isetensis* L., *Verbascum phoeniceum* L., но наиболее

обилен – степной ксерофит - *Galatella villosa*. Обилие большинства полукустарничков невелико, за исключением степного ксерофита *Eremogone koriniana* и степного мезоксерофита *Onosma simplicissima*.

Фитоценологическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-овсецово-тичаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Herbae stepposae*) с полукустарничками (*Eremogone koriniana*).

Количество видов высших сосудистых растений зафиксированных в сообществе составляет 38, общее проективное покрытие – 65-67%. Эдификатором сообщества по-прежнему остается плотнoderновинный ксерофитный злак *Stipa zalesskii*, который увеличивает свое проективное покрытие. Остальные плотнoderновинные содоминантные злаки: *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*, *Koeleria cristata* увеличивают свое обилие. В разнотравье преобладают степные мезоксерофиты: *Scorzonera austriaca*, *Scorzonera stricta* Hornem, *Hieracium virosum*. Степной ксерофит *Galatella villosa* незначительно уменьшает свое участие в сложении фитоценоза. Среди полукустарничков наиболее обилен степной ксерофит *Eremogone koriniana*. Остальные виды степных мезоксерофитных полукустарничков: *Onosma simplicissima*, *Artemisia marschalliana*, *Oxytropis spicata* разрежено встречаются в сообществе.

Площадь 3 Б

Местоположение: южная окраина плато Муелды, 3,6 км юго-восточнее стационара

Общий характер рельефа: пологонаклонная к югу равнина

Повторяемость пожаров: 1995 г., 1998 г., 2003 г., 2009 г.

Фитоценологическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Грудницево-тичаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*) с *Artemisia marschalliana*.

Сообщество сложено 39 видами, общее проективное покрытие составляет 92-95%. Аспект фитоценоза солоmistый из-за злаков. Доминант сообщества – степной ксерофит *Stipa zalesskii*, содоминантами в сообществе являются степные ксерофиты *Festuca valesiaca* и *Galatella villosa*. Также в фитоценозе обильны плотнoderновинные ксерофитные степные злаки *Helictotrichon desertorum* и *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr. К числу доминантов разнотравья преимущественно относятся многолетние степные мезоксерофитные травы: *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad. ex Roem. & Schult., *Galium octonarium*, *Centaurea marschalliana* Sprengel. Из полукустарничков наиболее обильны степные мезоксерофиты: *Onosma simplicissima*, *Artemisia marschalliana*.

Фитоценологическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Грудницево-типчаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*) с *Artemisia marschalliana*.

В фитоценозе в 2016 году зафиксировано 47 видов, проективное покрытие – 95%. Аспект сообщества солоmistый с сизыми крапинами *Galatella villosa*. Эдификаторы и соэдификаторы сообщества остаются прежними, обилие их в фитоценозе не меняется. В разнотравье свое обилие увеличивают некоторые степные мезоксерофиты: *Galium octonarium*, *Scorzonera austriaca*, *Scabiosa isetensis*. Полукустарнички в сложении фитоценоза занимают прежние позиции.

Площадь 3 А

Местоположение: южная окраина плато Муелды, 3,6 км юго-восточнее стационара

Общий характер рельефа: пологонаклонная к югу равнина

Повторяемость пожаров: 1985 г., 1995 г., 1998 г., 2003 г., 2009 г., 2014 г.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Грудницево-залесскоковыльно-типчаковое (*Festuca valesiaca*, *Stipa zalesskii*, *Galatella villosa*).

Сообщество образовано 33 видами, проективное покрытие – 50%. Аспект фитоценоза сизо-солоmistый из-за обилия *Galatella villosa* и злаков. Эдификатор сообщества становится степной ксерофит *Festuca valesiaca*, соэдификатор – *Stipa zalesskii*. Роль плотнодерновинных злаков *Helictotrichon desertorum*, *Koeleria cristata*, *Stipa lessingiana*, представленных в данном фитоценозе, незначительна. Значительную роль в формировании фитоценоза играет содоминант из разнотравья – *Galatella villosa*. Незначительное участие в сложении сообщества принимают степные мезоксерофитные полукустарнички: *Onosma simplicissima*, *Artemisia marschalliana*, *Astragalus macropus*.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Грудницево-залесскоковыльно-типчаковое (*Festuca valesiaca*, *Stipa zalesskii*, *Galatella villosa*)

В состав фитоценоза входят 42 вида высших сосудистых растений, общее проективное покрытие составляет 60-62%. Аспект сообщества солоmistый с сизыми пятнами *Galatella villosa*. Эдификатором сообщества по-прежнему остается степной ксерофит *Festuca valesiaca*, соэдификатором – *Stipa zalesskii*, оба вида увеличивают свое обилие. Плотнодерновинные злаки *Helictotrichon desertorum*, *Koeleria cristata*, *Stipa lessingiana* увеличивают свое обилие, в составе сообщества появляется рыхлодерновинный мезоксерофитный степной злак *Poa bulbosa*. Содоминант из разнотравья *Galatella villosa* уменьшает свое обилие. К числу доминантов из разнотравья относятся степные мезоксерофиты: *Galium octonarium*, *Scorzonera stricta*, *Scabiosa*

isetensis. Среди полукустарничков встречаются степные мезоксерофиты *Onosma simplicissima* и *Artemisia marschalliana*, обилие которых невелико.

Площадь 4 Б

Местоположение: равнина близ урочища Луноевое, 603 м северо-западнее стационара

Общий характер рельефа: равнина

Повторяемость пожаров: 1991 г., 1997 г., 1998 г., 2003 г.

Примечание: в дозаповедный период (до 1989 г. – территория повышенной пастбищной нагрузки)

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-тырсово-типчаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia austriaca*.

Фитоценоз сложен 33 видами высших сосудистых растений, общее проективное покрытие составляет 100%. Аспект сообщества солоmistый из-за злаков. Роль эдификатора выполняет плотнoderновинный степной ксерофитный злак *Stipa zalesskii*. Созидификаторами являются плотнoderновинные степные ксерофиты *Festuca valesiaca* и *Stipa capillata* L. В разнотравье велико обилие степных мезоксерофитов: *Potentilla orientalis* Juz., *Falcaria vulgaris*, *Salvia tesquicola* Клоков & Pobed., *Galium ruthenicum*. Среди полукустарничков наиболее обилён степной ксерофит *Artemisia austriaca*.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-тырсово-типчаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia austriaca*

В сообществе зафиксировано 36 видов, проективное покрытие – 100%. Аспект фитоценоза зелёный с белыми пятнами цветущих ковылей и *Eremogone longifolia* (Bieb.) Fenzl. Доминанты и их доля в сообществе остаются прежними. В разнотравье также наиболее обильны: *Potentilla orientalis*, *Falcaria vulgaris*, *Salvia tesquicola*. На фоне равномерного распределения видов в сообществе небольшие группы образует степной ксерофитный полукустарничек – *Artemisia austriaca*.

Площадь 4 А

Местоположение: равнина близ урочища Луноевое, 575 м северо-западнее стационара

Общий характер рельефа: равнина

Повторяемость пожаров: 1991 г., 1997 г., 1998 г., 2003 г., 2014 г.

Примечание: в дозаповедный период (до 1989 г. – территория повышенной пастбищной нагрузки)

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-залесскоковыльно-типчаковое (*Festuca valesiaca*, *Stipa zalesskii*, *Chenopodium strictum*, *Herbae stepposae*).

Сообщество представлено 30 видами, общее проективное покрытие 45-47%. Аспект фитоценоза солоmistый из-за злаков. Основной эдификатор сообщества – степной ксерофит *Festuca valesiaca*, создателем – степной ксерофит *Stipa zalesskii*. Из злаков, помимо преобладающих в сообществе видов отмечены степные ксерофиты *Stipa capillata* и *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv. Среди разнотравья наиболее обильны степные мезоксерофиты: *Potentilla orientalis*, *Falcaria vulgaris*, *Galium ruthenicum*. Однако в разнотравье велико обилие сорных или степных мезоксерофитных однолетников: *Polygonum patulum* M. Bieb., *Draba nemorosa* L., *Chenopodium strictum* Roth.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-залесскоковыльно-типчаковое (*Festuca valesiaca*, *Stipa zalesskii*, *Chenopodium strictum*, *Herbae stepposae*).

Сообщество образовано 36 видами высших сосудистых растений, проективное покрытие – 65-67%. Аспект фитоценоза зеленый с солоmistыми пятнами *Festuca valesiaca*. Эдификатор сообщества по-прежнему *Festuca valesiaca*, который увеличивает свое обилие, создателем – степной ксерофит *Stipa zalesskii*. Среди злаков в небольшом обилии встречаются *Stipa capillata* и *Agropyron pectinatum*. Среди разнотравья доминирует *Falcaria vulgaris*, к числу преобладающих видов добавляются сорные однолетние мезоксерофиты *Chenopodium strictum* и *Polygonum patulum*. Единственный полукустарничек сообщества степной мезоксерофит *Artemisia austriaca* необилён.

Площадь 5Б

Название сообщества: Разнотравно-типчаково-ковылковое (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia marschalliana*.

Местоположение: Охранная зона, равнина южнее балки Таволгасай, 2,93 км южнее стационара

Общий характер рельефа: равнина

Повторяемость пожаров: 1998 г., 2003 г., 2009 г.

Примечание: старая залежь, дерновинная стадия

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

В фитоценозе зафиксировано 35 видов высших сосудистых растений, проективное покрытие составляет 90%. Аспект сообщества солоmistо-зеленый с разноцветными крапинами разнотравья. Эдификатором фитоценоза является плотнодерновинный степной ксерофитный злак *Stipa lessingiana*, создателем *Festuca valesiaca*. Значительную роль в сложении фитоценоза играет степное мезоксерофитное разнотравье: *Scorzonera austriaca*, *Potentilla*

humifusa Willd. ex Schldl., *Taraxacum serotinum* (Waldst. & Kit.) Poiret, *Medicago romanica*. Среди полукустарничков наиболее обильны степные мезоксерофиты *Artemisia marschalliana* и *Astragalus macropus*.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-типчаково-ковылковое (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia marschalliana*.

Сообщество образовано 35 видами высших сосудистых растений, общее проективное покрытие – 90%. Аспект фитоценоза соломисто-зеленый. Эдификаторы и создатели сообщества остаются прежними, их доля в проективном покрытии незначительно увеличивается. В разнотравье преобладают степные мезоксерофиты: *Taraxacum serotinum*, *Medicago romanica*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia seguierana* Necker. Среди полукустарничков наиболее обильны степной мезоксерофит *Artemisia marschalliana*.

Площадь 5А

Название сообщества: Разнотравно-типчаково-ковылковое (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*).

Местоположение: Охранная зона, равнина южнее балки Таволгасай, 2,97 км южнее стационара

Общий характер рельефа: пологонаклонная к северо-западу равнина

Повторяемость пожаров: 1998 г., 2003 г., 2009 г., 2014г.

Примечание: старая залежь, дерновинная стадия

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

В состав фитоценоза входит 31 вид, общее проективное покрытие – 45-47%. Аспект сообщества зеленый с разноцветными крапинами разнотравья. Роль эдификатора выполняет степной ксерофит *Stipa lessingiana*, создатель *Festuca valesiaca*. Среди злаков значительного обилия достигают плотнодерновинные степные ксерофиты *Stipa zalesskii* и *Koeleria cristata*, заметен в составе фитоценоза рыхлодерновинный степной мезоксерофитный злак – *Poa bulbosa*. Среди многолетних травянистых растений преобладают мезоксерофитные степные петрофитные виды: *Galium octonarium*, *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb. и псаммофит *Potentilla glaucescens* Schldl., В разнотравье также присутствуют однолетние и двулетние виды *Sisymbrium polymorphum* и *Draba nemorosa*. Полукустарнички в фитоценозе необильны.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Луковичномятликово-разнотравно-типчаково-ковылковое (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia marschalliana*.

Фитоценоз сложен 34 видами, общее проективное покрытие составляет 55%. Аспект сообщества солоmistый с сизыми вкраплениями. Роль эдификатора выполняет степной

ксерофит *Stipa lessingiana*, соэдификатор *Festuca valesiaca*. К числу доминантов добавляется рыхлодерновинный злак степной мезоксерофит *Poa bulbosa*. В разнотравье велико обилие степных мезоксерофитов: *Taraxacum serotinum*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Scorzonera austriaca*. Степной мезоксерофит *Artemisia marschalliana* наиболее обилен среди полукустарничков.

Площадь 6Б

Название сообщества: Разнотравно-ковылково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *S. lessingiana*, *Herbae stepposae*) с *Helictotrichon desertorum* и петрофитными элементами.

Местоположение: Охранная зона, увалы восточнее балки Кызылсай, 5,42 км восточнее стационара.

Общий характер рельефа: верхняя выровненная часть склона увала.

Повторяемость пожаров: 1998 г., 2003 г., 2005 г., 2009 г.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Сообщество образовано 48 видами, общее проективное покрытие составляет 97-98%. Аспект фитоценоза солomисто-зеленый с разноцветными крапинами разнотравья. Доминантом сообщества является степной ксерофит *Stipa zalesskii*, содоминантами *Stipa lessingiana*. Среди злаков заметного обилия достигают степные ксерофиты и мезоксерофиты: *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*, *Koeleria cristata*, *Helictotrichon desertorum*. В разнотравье преобладает степной мезоксерофит *Galium octonarium*, остальные виды не столь обильны. Из полукустарничков наиболее обильны степные мезоксерофиты: *Onosma simplicissima*, *Eremogone koriniana*, *Artemisia marschalliana*. Единичное в сообществе встречается степной кустарник *Spiraea crenata*.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-ковылково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *S. lessingiana*, *Herbae stepposae*) с *Helictotrichon desertorum* и петрофитными элементами.

В состав фитоценоза входят 53 вида, общее проективное покрытие – 95-97%. Аспект сообщества солomисто-зеленый с белыми крапинами *Galium octonarium* и розовыми *Oxytropis spicata*. В сообществе отмечено 7 видов злаков, среди них доминирует *Stipa zalesskii*, содоминантами являются плотнодерновинные степные ксерофиты *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*. Заметного обилия достигают степные ксерофиты *Stipa capillata*, *Koeleria cristata*, *Helictotrichon desertorum* и мезоксерофит *Poa transbaicalica*. Разнообразно разнотравье, основу которого составляют мезоксерофитные степные виды: *Galium octonarium*, *Scabiosa isetensis*, *Medicago romanica*, *Nepeta ucrainica* L. Значительную роль в сложении фитоценоза играют степные мезоксерофитные полукустарнички: *Onosma simplicissima*, *Artemisia marschalliana*, *Oxytropis spicata* и ксерофит *Eremogone koriniana*. В сообществе единично отмечается степной кустарник – *Spiraea crenata*.

Площадь 6А

Местоположение: Охранная зона, увалы восточнее балки Кызылсай, 5,35 км восточнее стационара

Общий характер рельефа: верхняя выровненная часть склона увала

Повторяемость пожаров: 1998 г., 2003 г., 2005 г., 2009 г., 2014

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-ковылково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *S. lessingiana*, *Herbae stepposae*) с *Helictotrichon desertorum*, *Poa transbaicalica* и петрофитными элементами.

В сообществе выявлено 50 видов, проективное покрытие – 55%. Аспект фитоценоза пестро (*Eremogone koriniana*, *Sisymbrium polymorphum*, *Salvia stepposa*) - зеленый (злаки). Эдификатор сообщества степной ксерофитный плотнoderновинный злак – *Stipa zalesskii*. Содоминантом в сообществе выступают степной ксерофитный плотнoderновинный злак *Stipa lessingiana*. Среди злаков заметного обилия достигают степные ксерофиты: *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* и мезоксерофиты *Helictotrichon desertorum*, *Poa transbaicalica*. В разнотравье преобладают *Salvia stepposa*, *Medicago romanica*, *Galatella villosa*. В фитоценозе единично встречается сорный ксерофит *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh. Из полукустарничков обилён степной ксерофит *Eremogone koriniana*.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-ковылково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *S. lessingiana*, *Herbae stepposae*) с *Helictotrichon desertorum* и петрофитными элементами.

ОПП – 78-80%, количество видов высших сосудистых растений – 50. Аспект фитоценоза солomисто-зеленый. Эдификатор сообщества степной ксерофит *Stipa zalesskii* и создикаторы степные ксерофитные плотнoderновинные злаки *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca* увеличивают свое обилие. Степной мезоксерофит *Poa transbaicalica* уменьшает свое присутствие в сообществе. К числу доминантов разнотравья преимущественно относятся многолетние степные мезоксерофиты: *Nepeta ucrainica*, *Galium octonarium*, *Palimbia salsa* (L. fil.) Bess., последний вид является галофитом. В небольшом обилии в сообществе появляются однолетние и двулетние виды: *Sisymbrium polymorphum*, *Androsace maxima* L., *Draba nemorosa*. В сообществе обильны степные петрофитные полукустарнички: *Eremogone koriniana*, *Oxytropis spicata*, *Onosma simplicissima*. Кустарник *Spiraea crenata* не играет значительной фитоценотической роли и встречается единично.

Площадь 7Б

Местоположение: Охранная зона, северный склон хребта Кармен, 4,77 км северо-восточнее стационара

Общий характер рельефа: вершина невысокого увала пологонаклонного к северу

Повторяемость пожаров: 2003 г., 2010 г.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-злаково-красивейшековывильно-залесскоковывильное (*Stipa zalesskii*, *S. pulcherrima*, *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Poa transbaicalica*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia austriaca*.

В фитоценозе зафиксировано 43 вида высших сосудистых растений, общее проективное покрытие составляет 95-97%. Аспект сообщества зеленовато-соломистый. Эдификатор сообщества степной ксерофит *Stipa zalesskii*. Созидификаторы представлены мезоксерофитом *Stipa pulcherrima* С. Koch. и степными ксерофитными плотнодерновинными злаками: *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*. Среди злаков обильны рыхлодерновинные степные ксерофитные и мезоксерофитные виды *Agropyron pectinatum* и *Poa transbaicalica*. В разнотравье наиболее обилён степной ксерофит *Galatella villosa* и ксеромезофиты: *Galium octonarium*, *G. ruthenicum*, *Medicago romanica*, *Scorzonera stricta*. Степной ксерофит *Artemisia austriaca* наиболее обилён среди полукустарничков.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-злаково-красивейшековывильно-залесскоковывильное (*Stipa zalesskii*, *S. pulcherrima*, *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia austriaca*.

Сообщество образовано 40 видами, общее проективное покрытие составляет 96-98%. Аспект зеленовато-соломистый с сизыми крапинами *Galatella villosa*. В 2016 доминанты и эдификаторы сообщества остаются прежними. В разнотравье значительную роль играет степной ксерофит *Galatella villosa*. Среди полукустарничков наибольшую роль в сложении фитоценоза принадлежит степному мезоксерофиту *Artemisia marschalliana* и ксерофиту *Artemisia austriaca*.

Площадь 7 А

Местоположение: Охранная зона, северный склон хребта Кармен, 4,74 км северо-восточнее стационара

Общий характер рельефа: вершина невысокого увала пологонаклонного к северу

Повторяемость пожаров: 1984, 1988, 2003 г., 2010 г., 2014г.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2015 г.:

Название сообщества: Разнотравно-злаково-типчаково-залесскоковывильное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Stipa pulcherrima*, *Poa transbaicalica*, *Stipa lessingiana*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia austriaca*

В сообществе насчитывается 37 видов высших сосудистых растений, общее проективное покрытие – 45-47%. Аспект сообщества сизовато (*Galatella villosa*, *Artemisia austriaca*)-зеленый (злаки) с пестрыми крапинами разнотравья. Доминант сообщества степной ксерофит *Stipa zalesskii*, содоминант *Festuca valesiaca*. Значительную роль в сложении фитоценоза играют степные плотнодерновинные злаки: *Stipa pulcherrima*, *S. capillata*, *S. lessingiana*. Из рыхлодерновинных злаков значительного обилия достигают *Agropyron pectinatum* и *Poa transbaicalica*. В разнотравье доминируют степные мезоксерофитные виды: *Galium octonarium*, *Gypsophila altissima* L., *Verbascum phoenicium*. Обилие большинства полукустарничков, за исключением *Artemisia austriaca*, в сообществе невелико.

Фитоценотическая характеристика сообщества 2016 г.:

Название сообщества: Разнотравно-ковылково-типчаково-залесскоковыльное (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*, *Herbae stepposae*) со *Stipa pulcherrima* и *Artemisia austriaca*.

Количество видов в фитоценозе – 42, проективное покрытие составляет 60-62%. Аспект сообщества зеленовато-соломистый с сизыми пятнами *Galatella villosa*. Эдификатор – степной ксерофит *Stipa zalesskii*, значительно увеличивают обилие содоминанты *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*. Заметного обилия в фитоценозе достигает степной плотнодерновинный злак – *S. pulcherrima*. Рыхлодерновинный злак *Agropyron pectinatum* увеличивает свое обилие. В разнотравье преобладает степной ксерофит *Galatella villosa*. Среди полукустарничков наибольшую роль в сложении сообщества принадлежит *Artemisia austriaca*.

ГЛАВА 3. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРОВ СОСТАВ И СТРУКТУРУ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ

При наблюдении за растительным покровом отмечено, что в первый год общее проективное покрытие степных растительных сообществ пострадавших от пожара сокращается почти вдвое, и увеличиваясь на второй год примерно на 20%, так и не достигает показателей характерных для аналогичных негоревших фитоценозов (Таблица 3). Значительно снижается проективное покрытие дерновинных злаков, особенно рода *Stipa*, частично или полностью выгорает подстилка.

Количество видов, как в первый, так и во второй год наблюдений, различается между горевшими сообществами и их негоревшими аналогами как в большую, так и в меньшую сторону. Разница медиан этого показателя во второй год значительно меньше, чем в первый.

В ходе наблюдений было отмечено, что на горевших участках по сравнению с негоревшими происходит смещение сроков массового цветения видов в фитоценозах (примерно на одну-полторы недели, в зависимости от местообитаний), особенно четко проявляющееся в весенний период и несколько выравнивающееся в дальнейшем. В первые годы после пожара на горевших участках возрастает обилие эфемероидов (*Valeriana tuberosa* L., виды рода *Tulipa*, *Allium tulipifolium* Ledeb., *Poa bulbosa* и др.), некоторых двулетников (*Sisymbrium polymorphum*, *Verbascum phoenicium*, *Falcaria vulgaris*), многолетников (*Ferula caspica* Bieb., *F. tatarica*), а местами и полукустарничков (*Eremogone koriniana*, *Artemisia austriaca*). Причем наиболее отчетливо и часто такие «вспышки численности» отдельных видов проявляются на территориях, подвергавшихся в прошлом перевыпасу, а для некоторых из приведенных видов характерны только в таких местах.

Одним из наиболее очевидных эффектов влияния пожаров на растительный покров является прямое воздействие на доминантов и содоминантов растительных сообществ, приводящее к изменению их обилия и проективного покрытия, а нередко и роли в фитоценозе на какой-то период. В исследованных сообществах наблюдалось два сценария изменений основных геоботанических показателей доминирующей группы видов:

- равномерное выгорание всех доминантов и содоминантов и их последующее восстановление в том же соотношении, что и до пожара с более менее равнозначной потерей проективного покрытия;
- более значительное повреждение доминирующего (доминирующих) и менее устойчивых содоминирующих видов и замещение их роли в сообществе более быстро восстанавливающимися содоминантами.

Характеристики биоморфологического состава исследованных степных фитоценозов

	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
	5А	5А	5Б	5Б	6А	6А	6Б	6Б	7А	7А	7Б	7Б
ОПП (%)	45-47	55	90	90	55	78-80	95-97	95-97	45-47	60-62	95-97	96-98
Количество видов	31	34	35	38	50	50	48	53	37	42	43	40
из них:												
Злаки	6	6	7	8	8	9	8	7	8	8	7	8
<i>а)плотнoderновинные</i>	4	4	4	5	6	6	6	6	6	6	5	6
<i>б)рыхлoderновинные</i>	2	2	3	3	1	2	2	1	2	2	2	2
<i>в)корневищные</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Осоки	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Разнотравье	22	24	25	26	35	35	32	38	25	29	31	27
<i>а)многолетники</i>	18	21	22	23	30	27	28	34	21	22	24	23
<i>б) двулетники</i>	3	3	2	2	4	6	3	3	4	5	5	4
<i>в) однолетники</i>	1	0	1	1	1	2	1	1	0	2	2	0
Полукустарнички	3	4	3	4	5	4	6	6	4	4	4	4
Кустарники	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Кустарнички	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1

В качестве примера второго варианта изменения фитоценозов, можно привести смену после пожара грудницево-типчаково-залесскоковыльного (*Stipa zalesskii*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*) сообщества грудницево-залесскоковыльно-типчаковым (*Festuca valesiaca*, *Stipa zalesskii*, *Galatella villosa*) на одном из мониторинговых участков.

Повторные описания на второй год после пожара показали, что восстановления структуры доминирования в таких сообществах к этому времени еще не происходит, а лишь наблюдается постепенное увеличение проективного покрытия видов.

Очевидно, что изменения в составе сообществ касаются всех входящих в них групп: злаков, разнотравья, полукустарничков, кустарников и др.

Мода общего количества видов злаков в исследованных фитоценозах всегда больше на негоревших участках. Минимальное число видов плотнодерновинных злаков всегда выше на негоревших участках, а максимальное число видов и медиана одинаковы в первый год и отличаются в большую сторону в негоревших фитоценозах во второй. Максимум, мода и медиана количества видов рыхлодерновинных злаков меньше на горевших территориях в первый год, но сравниваются с негоревшими - во второй (Таблица 3).

Наблюдения показали, что из достигающих обычно наиболее заметного обилия в сообществах злаков, после воздействия пожара наиболее сильно изменяются в сторону уменьшения и медленно восстанавливаются фитоцетонические характеристики (особенно проективное покрытие) *Stipa zalesskii*. Этот вид наиболее часто доминирует и содоминирует в фитоценозах и встречается во все описанных сообществах. Достигнув в первом году 1/2-1/3 от контрольного (исходного) значения, проективное покрытие *Stipa zalesskii* на второй год замедляет темпы восстановления и прибавляется менее, чем на 10% (обычно на 5-7 %) или остается на прошлогоднем уровне.

В меньшей степени страдает *Stipa lessingiana*, который менее интенсивно восстанавливает проективное покрытие, если значительно преобладал в исходном фитоценозе и более интенсивно, если являлся содоминантом или отмечался в небольшом обилии. Одним из наиболее динамично восстанавливающихся компонентов сообщества является *Festuca valesiaca*. Как видно из приведенного выше примера, этот вид может даже замещать другие плотнодерновинные злаки в роли доминанта. *Koeleria cristata* значительно снижают обилие в первый год после пожара и интенсивно восстанавливаются во второй. При этом для *Koeleria cristata* отмечено некоторое увеличение обилия и покрытия и на негоревших участках во второй, более влажный, год исследования. Незначительно изменяется и быстро восстанавливается роль в сообществах *Helictotrichon desertorum*.

Из рыхлодерновинных злаков наиболее показательное изменение обилия и проективного покрытия мезоксерофитного степного эфемероида – *Poa bulbosa*, который нередко появляется

на горевших участках на второй год после пожара, а в случае его присутствия в сообществах уже в первый год, во второй – значительно увеличивает обилие и проективное покрытие. При этом, встречаясь на горевших участках, вид не изменяет этих показателей, а местами на втором году вообще выпадает из состава сообщества.

Из рыхлодерновинных злаков в описанных сообществах встречаются также степной мезоксерофит *Poa transbicalica*, который обычно присутствует в фитоценозах уже в первый после пожара вегетационный сезон и лишь незначительно увеличивает обилие во второй, а также степной ксерофит *Agropyron pectinatum*, характеризующийся небольшим обилием и нередко несколько увеличивающий проективное покрытие на второй год.

Минимальное количество видов разнотравья в оба года исследования больше в негоревших фитоценозах, а максимальное, как и медиана выше в первый год в горевших, а во второй – негоревших сообществах. Видно, что изменение количественных показателей разнотравья происходит не за счет многолетников, минимальное значение количества видов которого, а также мода и медиана в оба года исследования выше на негоревших участках. В то же время мода числа видов двулетников всегда выше на горевших территориях, несмотря на разницу в максимальных, минимальных показателях и медиане.

Максимальное количество видов однолетников в составе исследованных сообществ значительно изменяется по годам. В первый год оно одинаково на пострадавших и не пострадавших от пожара участках, в то время как во второй год значительно увеличивается на горевших и несколько снижается на негоревших участках, различаясь в 3 раза. Не так существенно, но все же увеличивается и мода этого показателя в подвергавшихся воздействию огня фитоценозах на второй год наблюдений. Противоположено изменяется медиана (Таблица 3).

Один из наиболее часто достигающих заметного обилия в сообществах представитель разнотравья – степной ксерофит *Galatella villosa*– в большинстве случаев восстанавливает обилие и проективное покрытие до значений близких к контрольным (и даже несколько выше) уже в первый вегетационный сезон после пожара, лишь в некоторых сообществах появляясь и увеличивая обилие на второй год.

Такие виды как *Galium ruthenicum*, *Medicago romanica*, *Salvia tesquicola*, *Scabiosa isetensis*, часто наряду с грудницей составляющие основу разнотравья степных сообществ, появляясь в составе сообщества уже в первый год после пожара, сохраняют или постепенно увеличивают проективное покрытие и обилие ко второму году, хотя у первых трех из указанных видов, оно продолжает оставаться ниже, чем в аналогичных не горевших фитоценозах.

В отличие от указанного выше степного мезоксерофитного шалфея - *Salvia tesquicola* - другой вид этого рода, также являющийся обычным компонентом степных сообществ, ксерофит - *Salvia stepposa* на горевших участках был более обилен, чем на контрольных в оба года наблюдений.

Как и *Galatella villosa Galium octonarium* в большинстве сообществ, где он встречается, после пожара достигает заметного обилия уже в первый год. Проективное покрытие этого вида в это время близко или даже заметно больше, чем на аналогичных негоревших участках. Ко второму году динамика проективного покрытия *Galium octonarium* идет по-разному в разных сообществах, всегда в направлении стабилизации и приближения к контрольным сообществам. В случае, если в первый год обилие и проективное покрытие не достигли характерных для данной территории значений – увеличивается, а если превышали – уменьшаются.

Обилие и проективное покрытие таких видов как *Adonis wolgensis* Steven, *Astragalus onobrychis* L., *A. scopaeformis* Ledeb., *A. testiculatus* Pall., *A. wolgensis* Bunge, *Veronica incana* L., *Centaurea marschalliana*, *Euphorbia seguierana*, *Hieracium virosum* и некоторых других с первого вегетационного сезона соответствует этим показателям на контрольных участках и изменяется в дальнейшем так же как на них.

В некоторых сообществах *Pulsatilla patens* (L.) Mill. имеет высокое обилие и проективное покрытие в первый год после пожара, которые значительно снижаются на второй год до соответствующих контрольным участкам значений. Такая же динамика наблюдалась у многолетнего луковичного эфемероида *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. f., а на некоторых участках также у мезоксерофитных двулетников *Sisymbrium polymorphum* и *Verbascum phoenicium*.

На второй год в горевших сообществах увеличивается обилие и разнообразие многолетних луковичных ксеромезофитов. Нередко к уже присутствующим в растительных сообществах *Allium tulipifolium*, *A. lineare* L. на второй год добавляются *Allium globosum* M. Bieb. ex Redouté, *A. flavescens* Besser и эфемероид - *Gagea pusilla* (F.W. Schmidt) Schult. & Schult. f.

В характерном для него небольшом обилии *Erysimum leucanthemum* (Stephan) B. Fedtsch. появляется в горевших сообществах только на второй год.

Ксеромезофитные однолетник *Polygonum patulum* и двулетник *Falcaria vulgaris*, появляясь в составе горевших сообществ уже в первый год, значительно повышают обилие и покрытие (в 2 и более раз) на следующий год на подвергавшихся в прошлом перевыпасу участках. В остальных случаях эти показатели *Falcaria vulgaris* соответствуют таковым в окружающих не горевших фитоценозах, а *Polygonum patulum* - не встречается. Также в

горевших, подвергавшихся пасторальной дигрессии сообществах в оба года исследования высокого обилия достигает *Chenopodium strictum*.

Galatella divaricata (Fisch. ex Bieb.) Novopokr., *Cephalaria uralensis* – в разных сообществах демонстрируют противоположные тенденции динамики их присутствия, обилия и проективного покрытия.

Четкую тенденцию к выпадению из состава растительных сообществ в ходе сукцессионных изменений после пожара проявляет *Hylotelephium stepposum* (Boriss.) Tzvelev. Из пяти горевших сообществ, в которых этот вид был отмечен в первый год после пожара в трех он не встречался уже на второй год. Однако в этих случаях не регистрировался он и на негоревших (контрольных) участках. Возможно, само его появление в первый вегетационный сезон после пожара связано с воздействием этого фактора. Нередко из состава горевших сообществ выпадает *Astragalus rupifragus* Pall., встречавшийся в них в первый вегетационный сезон после пожара. Лишь на одном исследуемом участке отмечены *Eremogone longifolia*, *Seseli libanotis* (L.) W.D.J. Koch и *Hedysarum razoumovianum* Fisch. & Helm. выпавшие из состава горевшего сообщества на второй год. Исчезает из состава сообществ на горевших участках или снижает степень проективного покрытия *Gypsophila altissima*. В то время как в более влажный второй год исследования этот вид сохраняет значения обилия и проективного покрытия (и даже появляется там, где отсутствовал) на негоревших участках. В трех фитоценозах в первый год после пожара отмечен *Taraxacum serotinum*, в двух из них он не найден при повторном описании на следующий год и лишь на одной геоботанической площади, расположенной на старовозрастной залежи, заметно увеличил обилие.

В исследованных сообществах отмечен только один вид осок – *Carex supine* Willd. ex Wahlenb., с первого года восстанавливающая обилие и покрытие до контрольных значений и сохраняющая этот результат на следующий год.

По-разному изменяется на горевших территориях фитоценотическая роль полукустарничков. Так, *Artemisia marschalliana* в первый год после пожара на некоторых участках характеризуется более низким обилием проективным покрытием, чем в контрольных сообществах, увеличивающимися ко второму году наблюдений, а на некоторых, встречаясь с заметным обилием в негоревших сообществах отсутствует в горевших. На подвергавшихся в прошлом перевыпасу горевших участках в большом обилии появляется *Artemisia austriaca* и даже увеличивает его на второй год. *Eremogone koriniana* достигает высоких (местами значительно выше, чем на соседних контрольных участках) значений обилия и проективного покрытия в горевших фитоценозах в первый год наблюдений, снижая эти показатели на второй год. Иногда встречается на горевших участках, отсутствуя при этом на контрольных негоревших. *Oxytropis spicata* и *Thymus marschallianus* Willd. с первого вегетационного сезона

соответствовали по фитоценотической роли контрольным участкам и изменяли обилие и проективное покрытие в дальнейшем так же как на них.

Единственный отмеченный в исследуемых сообществах кустарник - *Spiraea crenata* - после пожара сохраняет обилие, но проективное покрытие значительно снижается и на второй год после пожара остается стабильно ниже, чем на аналогичных не горевших участках.

Таким образом, лишь небольшое число видов растений однонаправленно реагирует на изменение условий среды после пожара, увеличивая или уменьшая свое обилие. Динамика роли большинства видов в фитоценозах нередко разнонаправленна и зависит, по-видимому, от исходных условий обитания сообщества, а также хода и условий протекания сукцессионных процессов. При этом наиболее динамичными компонентами флористического состава сообществ являются двулетники, а также однолетники. Изменение флористического состава сообществ в форме значительного увеличения роли отдельных видов (чаще эфемероидов и двулетников) в течение одного вегетационного периода характерно для участков, подвергавшихся в прошлом перевыпасу.

В результате выгорания растительного покрова может происходить смена доминантов и содоминантов растительных сообществ, при этом на второй год исследования возврата к исходной структуре доминирования не происходит. Чаще всего в степных сообществах при угнетении после пожара ковылей место доминанта занимает *Festuca valesiaca*.

ГЛАВА 4. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА ДИНАМИКУ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ»

Запас надземной фитомассы является достаточно универсальным критерием для сравнительной оценки структуры фитоценозов (Овчарова, Терехина, 2014). Данные о динамике запасов надземной фитомассы, исследованных фитоценозов позволяют дополнить представления об основных закономерностях изменения растительного покрова после пожара.

Общие запасы надземной фитомассы в негоревших сообществах варьировали в засушливом 2015 г. от 225 г/м² до 715 г/м², в теплом и влажном 2016 г. от 386 г/м² до 913 г/м². На горевших участках в первый год после пожара запасы надземной фитомассы были гораздо ниже и изменялись от 48 г/м² до 189 г/м², на следующий год запасы возросли в 1,1-4 раза, изменяясь от 134 г/м² до 344 г/м². Запасы общей надземной фитомассы не затронутых пожаром сообществ в 2015 г. превышали запасы горевших в 2-11 раз, а в 2016 г. в 1,5-3 раза. Наибольшими показателями запасов надземной фитомассы в негоревших фитоценозах в течение двух лет характеризовался мониторинговый участок № 4 представленный разнотравно-тырсово-типчачово-залесскоковыльным сообществом с *Artemisia austriaca* – 363-715 г/м² в 2015 г., и 620-913 г/м² в 2016 г., а наименьшими мониторинговый участок № 7 представленный разнотравно-злаково-красивейшековыльно-залесскоковыльным сообществом с *Artemisia austriaca* – 225-424 г/м² в 2015 г. и 418-556 г/м² в 2016 г. На горевших участках наибольшие показатели были отмечены на мониторинговом участке № 7 представленным разнотравно-злаково-типчачово-залесскоковыльным сообществом с *Artemisia austriaca* – 77-189 г/м² в 2015 г., и на мониторинговом участке № 6 представленным разнотравно-ковылково-залесскоковыльным сообществом с *Helictotrichon desertorum* и петрофитными элементами – 224-344 г/м² в 2016 г. Наименьшие запасы надземной фитомассы были характерны для мониторингового участка № 1 представленного разнотравно-полынно-залесскоковыльно-типчачовом сообществе со *Spiraea crenata* – 54-142 г/м² и для мониторингового участка № 4 представленного разнотравно-залесскоковыльно-типчачовым сообществом – 48-147 г/м² в 2015 г., в 2016 г. наименьшие запасы были характерны для участка № 1 - 134-241 г/м²

Максимальные запасы надземной фитомассы негоревших сообществ в основном приурочены к началу или концу вегетационного сезона на протяжении двух лет, что определяется увеличением мортмассы в этот период. В горевших фитоценозах, напротив, наибольшие запасы надземной фитомассы всегда связаны с наибольшими запасами живой надземной фитомассы, которая преобладает в них чаще всего в первой половине сезона – в июне (Рисунки 3, 4).

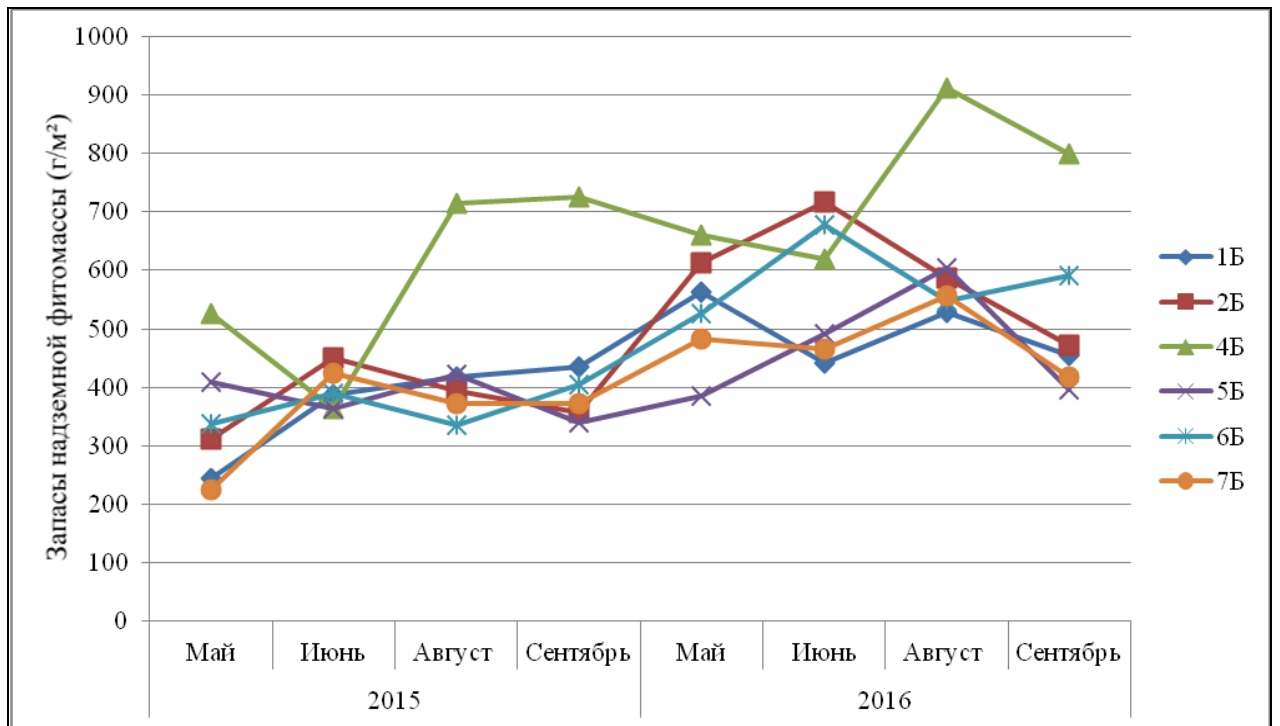


Рисунок 3. Динамика запасов надземной фитомассы в негоревших сообществах

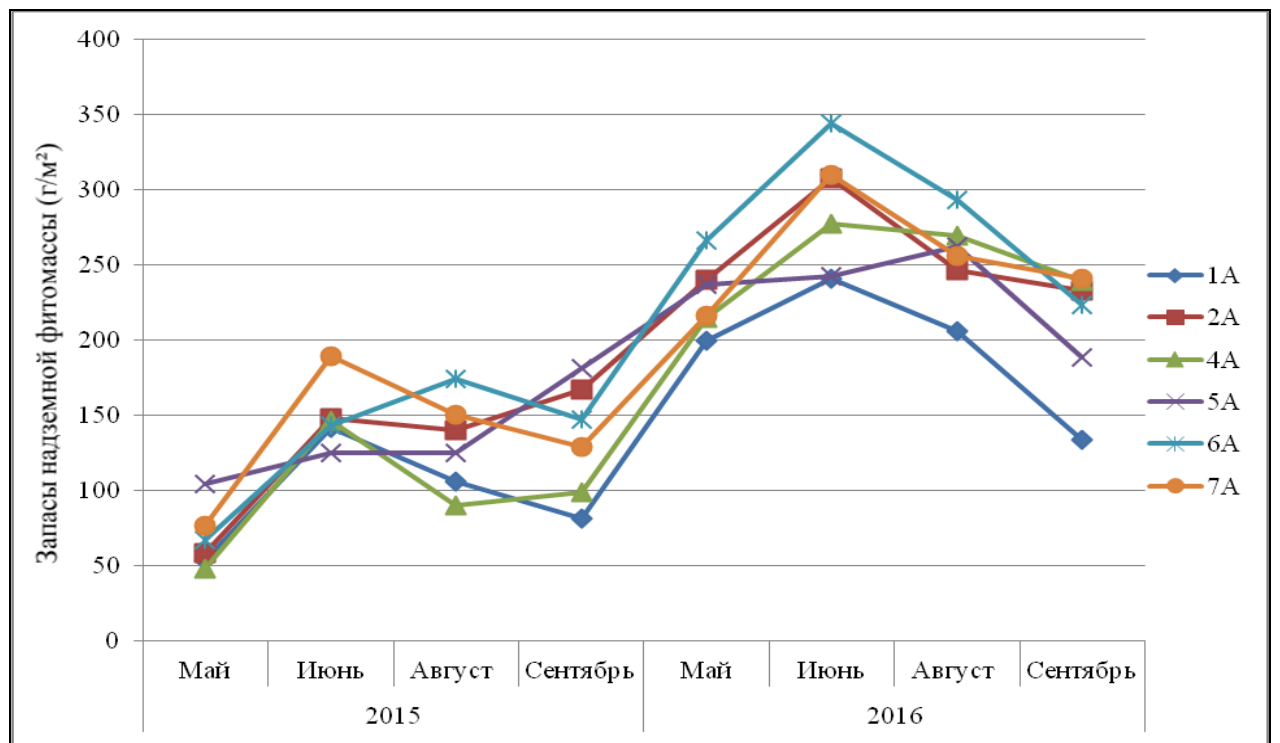


Рисунок 4. Динамика запасов надземной фитомассы в горевших сообществах

Динамика запасов надземной фитомассы всех шести фитоценозов, подвергавшихся воздействию пожара, была сходной (с пиком в июне и снижением их в следующие месяцы),

тогда как в контрольных (негоревших) сообществах она была более разнообразной в различных фитоценозах (Рисунки 3, 4). Это объясняется упрощением состава и структуры фитоценозов после пожара, изменением соотношения компонентов надземной фитомассы, роли отдельных видов в ее формировании и напротив, бóльшей экологической и биоморфологической полнотностью негоревших фитоценозов с сохранением фитоценотической роли видов, а также их экологических и биоморфологических групп, проявляющейся в определенный период вегетационного сезона.

На протяжении всего периода исследования запасы надземной фитомассы всех горевших сообществ всегда были ниже, чем запасы контрольных. Статистически значимые различия подтверждаются по *U*-критерию Манна-Уитни, при уровне значимости $\alpha < 0,05$ для всех мониторинговых участков в течение всего периода исследования. Несмотря на увеличение в 2016 г. запасов надземной фитомассы выгоревших растительных сообществ, разница с фитоценозами контрольных участков еще достаточно велика. Запасы надземной фитомассы горевших и эталонных сообществ в течение двух первых лет после пожара различались на каждом участке в каждый месяц вегетационного сезона, что проиллюстрировано на диаграммах размаха и категоризованных графиках (Приложении 1).

Весь период наблюдения в эталонных сообществах запасы надземной мортмассы превышали запасы живой фитомассы в 1,2-9 раз. На горевших участках в начале и середине вегетационного сезона 2015 г. складывалась противоположная ситуация: запасы живой надземной фитомассы были больше запасов мортмассы в 1,2 – 7 раз, а в некоторых случаях (в мае на участках № 4 и № 7) – в сотни раз. Соотношение характерное для контрольных фитоценозов было достигнуто горевшими фитоценозами в августе (участок № 4) и сентябре 2015 г. (остальные участки, кроме № 5, на котором до конца сезона живая фитомасса была больше мортмассы), когда в них мортмасса превышала живую фитомассу в 1,3-2,2 раза или эти показатели были равны (участок № 2) (Рисунок 5). В 2016 г. такое соотношение с весны наблюдалось только в фитоценозе на участке № 5, остальные сообщества достигали его к августу, при этом мертвая надземная фитомасса была больше живой в 1,2-2,2 раза. Несмотря на то, что к концу (в 2015 г.) и середине (в 2016 г.) вегетационного сезона надземная мортмасса горевших фитоценозов превышала живую как и в сообществах контрольных (негоревших) участков, различия между первой и второй всегда были значительно больше в негоревших фитоценозах (Рисунок 6).

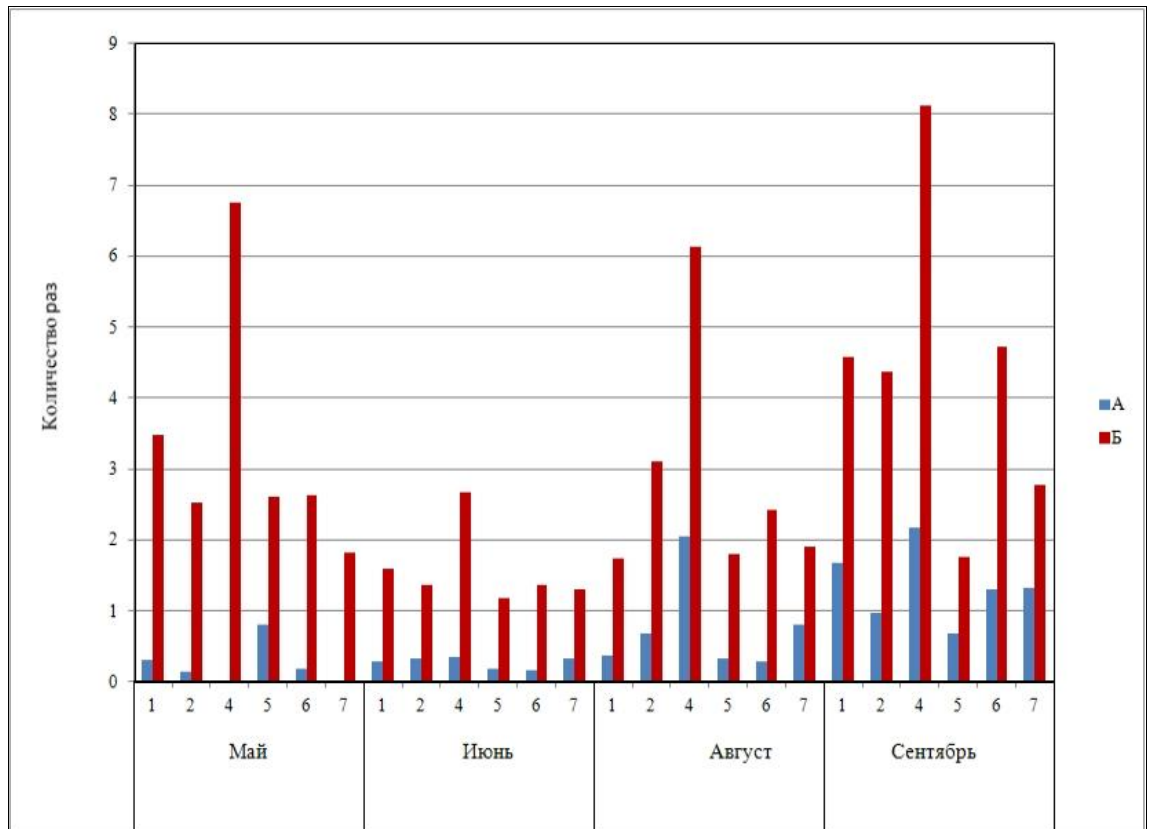


Рисунок 5. Сравнение отношения величины запасов надземной мортмассы к величине запасов живой фитомассы в горевших (А) и контрольных (негоревших) (Б) фитоценозах в 2015 г.

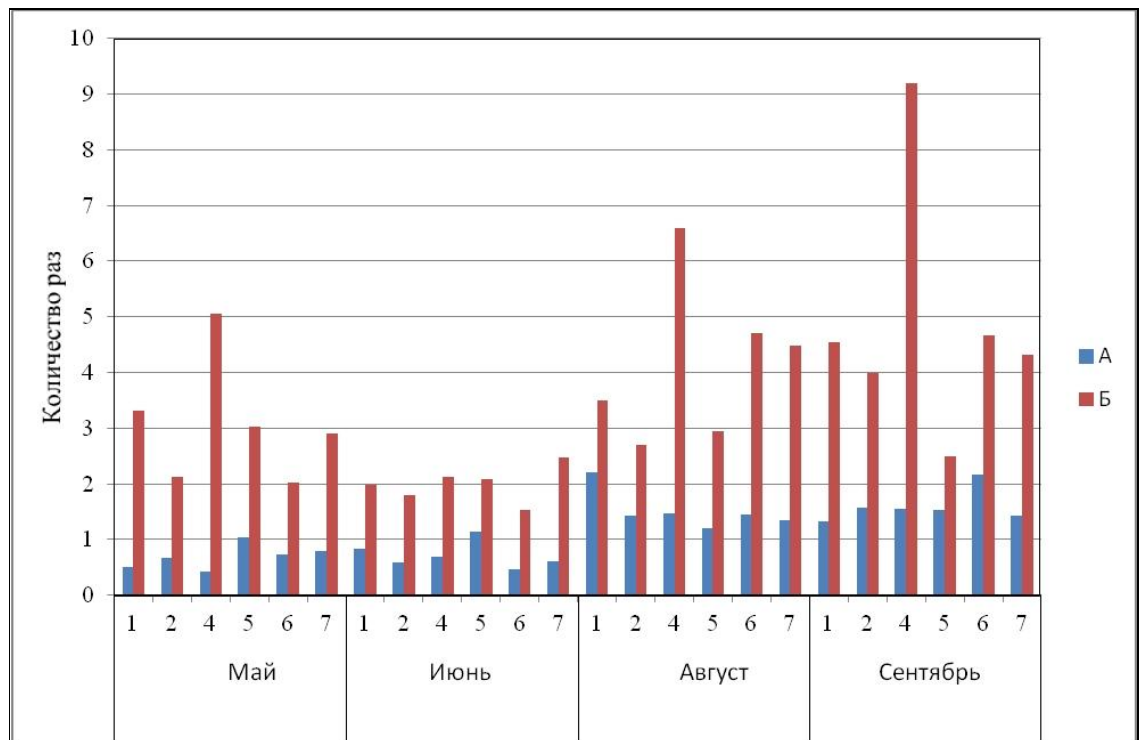


Рисунок 6. Сравнение отношения величины запасов надземной мортмассы к величине запасов живой фитомассы в горевших (А) и контрольных (негоревших) (Б) фитоценозах в 2016 г.

Таким образом, хотя динамика надземной фитомассы и ее компонентов (живого и мертвого растительного вещества) проходит в горевших фитоценозах сходным образом, некоторые ее особенности могут изменяться в зависимости от флористического состава растительных сообществ.

Запасы живой надземной фитомассы в эталонных и подвергшихся пожару сообществах накапливались сходно, в основном они возрастали с мая по июнь, за счет активного развития доминирующих плотнoderновинных злаков и разнотравья (Рисунки 7, 8), а к концу вегетационного сезона плавно снижались, когда большая часть живой фитомассы переходила в ветошь или подстилку, достигая минимальных значений.

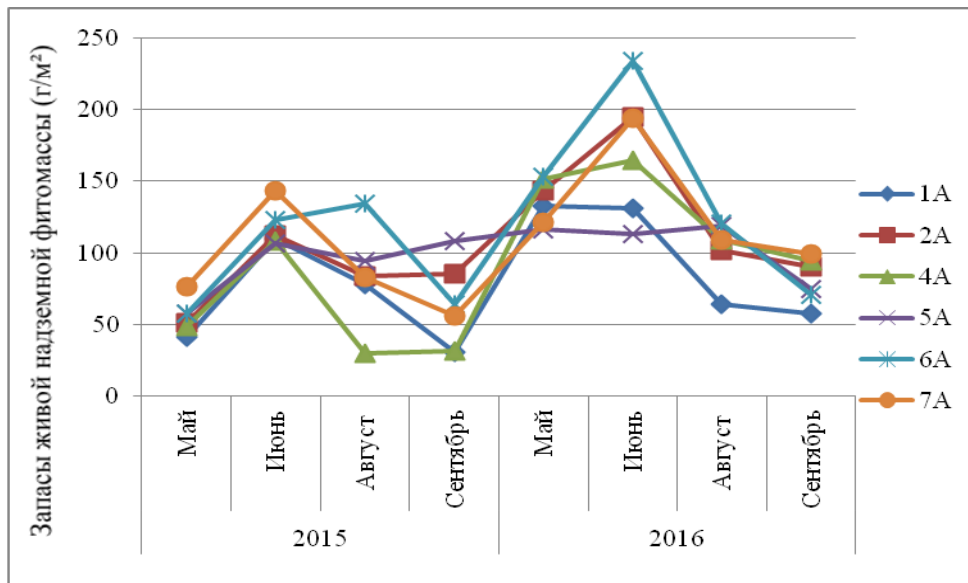


Рисунок 7. Динамика запасов живой надземной фитомассы в горевших сообществах

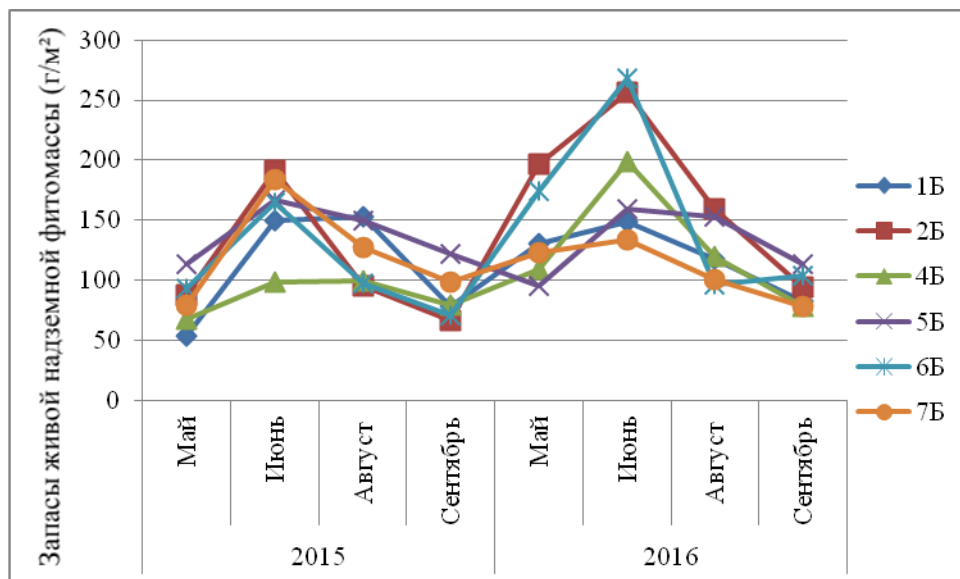


Рисунок 8. Динамика запасов живой надземной фитомассы в негоревших сообществах

Запасы живой надземной фитомассы в горевших сообществах варьировали от 30-143 г/м² в 2015 г. до 58-195 г/м² в 2016 г., в не затронутых пожаром фитоценозах они изменялись от 54-191 г/м² в 2015 г., до 78-268 г/м² в 2016 г. Запасы живой надземной фитомассы в горевших сообществах в 2015 г. были меньше, чем контрольных в 1,1-3 раза и на некоторых площадках были равны или немного больше. В 2016 г. величины запасов живой фитомассы горевших и негоревших сообществ были схожи, а иногда запасы живой фитомассы горевших сообществ превышали запасы контрольных.

Различия в величинах запасов живой надземной фитомассы горевших и эталонных сообществ в течение двух первых лет представлены на диаграммах размаха и категоризированных графиках по месяцам и по годам (Приложение 2).

При сравнении результатов измерения запасов живой надземной фитомассы за весь год по парам фитоценозов (горевший с негоревшим), объединенных в пределах одного мониторингового участка, при помощи *U*-критерия Манна-Уитни (при уровне значимости $\alpha < 0,05$) было выявлено, что на площадках № 1, 4, 5 этот показатель на горевших участках достоверно отличался от контрольных в 2015 г. На остальных площадках различий не было. Такое разделение фитоценозов на две группы позволяет предположить интересную закономерность в изменении запасов живой надземной фитомассы, связанную с особенностями исходных фитоценозов. Статистически значимые отличия величин запасов живой надземной фитомассы от контрольных установлены для фитоценозов на участках с интенсивным выпасом до создания заповедника (участки № 1 и № 4) и антропогенно измененных в прошлом (старовозрастная залежь - участок № 5). На графиках (Приложение 2), иллюстрирующих распределение запасов живой надземной фитомассы на площадках по месяцам, видно, что на площадке № 1 эти отличия определяются разницей запасов в августе и сентябре, а на площадках №№ 4 и 5 – в мае и июне в 2015 г. На площадке № 1 это определялось существенной разницей в запасах живого разнотравья, которого в негоревшем фитоценозе было в 8 раз больше, чем в горевшем, а на площадках № 4 и № 5 – разницей в запасах живых злаков, которых в негоревших фитоценозах было в 1,5-2,5 раза больше. Во второй год после пожара *U*-критерий Манна-Уитни не показал статистически значимых различий между среднегодовыми запасами живой надземной фитомассы в горевших и негоревших сообществах ни на одной из пар площадок. Следовательно, живая надземная фитомасса горевших сообществ достигла контрольных (или близких к ним) значений уже на второй год после пожара.

Доля живой надземной фитомассы в общих запасах сильно варьировала на горевших участках по сравнению с негоревшими. Максимальная доля в горевших сообществах отмечалась в начале вегетационного сезона 2015 г. - 76-100%, а по мере накопления ветоши и подстилки она снижалась до 31-60%. На негоревших участках максимальная доля была

отмечена в начале летнего периода - 27-46%, что объясняется активным ростом растений в самый благоприятный период вегетационного сезона, затем она снижалась за счет перехода растений в ветошь до 11-36% в сентябре. В 2016 г. доля живой фитомассы в горевших фитоценозах в начале вегетационного сезона составила 50-70%, а в конце вегетации до 32-43%, по мере накопления в сообществах мортмассы. В негоревших сообществах данные показатели оставались стабильными - 16-33% в начале лета и 9-28% в конце вегетации.

Сезонные изменения всего сообщества определяются развитием отдельных растений, причем первостепенную роль играют феноритмы доминантов (Борисова, 1976). В контрольных сообществах в фитоценотическом отношении и в живой надземной фитомассе доминирующими видами являлись плотнодерновинные злаки: *Stipa zalesskii*, *Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata*. В подвергшихся воздействию пала сообществах в первый год доминантами остаются злаки, однако в живой фитомассе они часто уступают разнотравью или полукустарничкам. Существует несколько мнений по поводу влияния пожаров на дерновинные злаки, которые подробно описаны в 1 главе.

На большинстве горевших участков запас надземной фитомассы живых злаков в первый год после пожара достигал наибольшей величины к августу 56-97 г/м², а на нетронутых пожаром участках пик приходился на июнь во все годы исследования от 90 г/м² до 148 г/м² в 2015 г., и от 98 г/м² до 145 г/м² в 2016 г. Такое смещение пиков накопления фитомассы злаков – результат прямого воздействия огня на эту группу растений. Во второй год этого уже не наблюдалось и максимум приходился на май-июнь 52-163 г/м².

В 2015 г. значения запасов живой фитомассы злаков на негоревших участках в 1,1 - 4 раза превышали запасы горевших сообществ (кроме участков № 2 и № 6 в августе, где наблюдалось обратное соотношение), во второй год в 1,1-2,3 раза или (в некоторые месяцы на площадках № 4, 5, 6, 7) почти близки по значению, реже несколько превышали значения негоревших.

При сравнении запасов фитомассы живых злаков с помощью *U*-критерия Манна-Уитни ($\alpha < 0,05$) были выявлены статистически значимые различия между горевшими и негоревшими площадками на участках № 4 и № 5 в 2015 г. и на участках № 1 и № 5 в 2016 г. *G* злаков в контрольных сообществах на этих участках были больше, чем в горевших. На остальных площадках различий не было выявлено, хотя увеличения проективного покрытия злаков до контрольных значений в сообществах еще не произошло. Таким образом, статистически значимые различия установлены для участков имевших в прошлом антропогенную нагрузку. Кроме того, на категоризированных графиках видно, что в первый год после пожара на площадках № 2, 6, а во второй на участках № 6, 7 запасы живой фитомассы злаков горевших сообществ в некоторые месяцы были больше, чем в контрольных (Приложение 3).

Доля злаков от запасов живой фитомассы в негоревших сообществах во все годы исследования варьировала от 40% до 92%. В горевших фитоценозах в первый год после пожара она изменялась от 31% до 97%, во второй год от 33% до 91%.

Влияние пожара на различные группы степных растений далеко не однородно. С.И. Даниловым (1936) при описании палов в Забайкалье указано, что для подавляющего большинства двудольных растений степей он пал полезен: защищенная кутикулой и волокнистой или чешуйчатой покровом верхняя часть корня совершенно не страдает от огня, великолепно предохранены и зачатки ростков. Уничтожение прошлогодней, стоящей на корню ветоши для них даже полезно. По данным Г.С. Малышевой, П.Д. Малаховского (2000), к пожару устойчивы однолетники из числа разнотравья и луковичные растения, при этом после пожара значительно увеличивается численность и встречаемость однолетников, что объясняется обновлением субстрата.

В наших исследованиях после пожара конкуренция в сообществах ослаблялась, злаки находились в угнетенном состоянии, а стержнекорневые многолетние травы увеличивали свое обилие и запасы живой фитомассы, также на горевших участках увеличивалось обилие малолетних видов, в том числе некоторых сорных.

Максимальные запасы живой фитомассы разнотравья¹ (включая бобовые) на контрольных участках приурочены во все годы наблюдения к июню (20-62 г/м² в 2015 г. и 11-129 г/м² в 2016 г.). В 2015 г. в горевших сообществах максимальные запасы были приурочены к июню в первый год после пожара 20-69 г/м² в 2015 г. и к маю 35-67 г/м² во второй. Это связано с увеличением после пожара фитоценотической роли весеннецветущих видов из числа многолетников *Scorzonera austriaca*, *S. stricta*, *Potentilla humifusa* в том числе эфемероидов (*Tulipa biebersteiniana*, *Allium tulipifolium*, *Gagea pusilla*) и малолетников *Sisymbrium polymorphum*, *Androsace maxima*, *Draba nemorosa*. Н.Ф. Комаров (1951) писал о благоприятном воздействии пожаров на малолетние виды, отмечал, что их семена не затрагиваются пожаром. Об этом говорит их массовое появление на пожарищах. В контрольных сообществах доминировали летнецветущие виды: *Galium ruthenicum*, *Eremogone biebersteinii*, *Salvia stepposa*, *S. tesquicola* и многие другие.

Величины запасов живой фитомассы разнотравья в основном были выше в контрольных фитоценозах, чем на горевших в 1,1-8 раз, однако на всех площадках были месяцы, когда запасы живого разнотравья горевших площадок были больше контрольных. Во второй год исследования различия между запасами были незначительными.

¹ Здесь и далее разнотравье рассматривается нами как фитоценотическая группа и включает в себя травянистые бобовые.

Статистически значимых различий не было выявлено между запасами контрольных и горевших сообществ каждого мониторингового участка в течение двух лет исследования по U -критерию Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$), что отражено также на диаграммах размаха и категоризированных графиках (Приложение 4).

В горевших фитоценозах, как и в контрольных, доля живого разнотравья в общих запасах надземной фитомассы никогда не превышала доли живых злаков, за исключением площадки № 1 в мае 2015 г., мае-июне 2016 г. и площадки № 4 в июне 2015 г. И в горевших и в негоревших фитоценозах доля разнотравья от запасов живой фитомассы колебалась в зависимости от сезона. Во все годы исследования максимальной она была в горевших сообществах в мае, а в эталонных – в июне. В 2015 г. на горевших участках она составляла от 0,3 до 63%, в 2016 г. – от 0,2 до 50%, в контрольных сообществах в 2015 г. – от 0,9 до 40%, в 2016 г. от 2 до 49%. При этом в 2015 г. на горевших площадках мониторинговых участков № 4 и № 5 доля разнотравья в запасах живой фитомассы была выше, чем на негоревших в течение всего вегетационного сезона.

Запасы живой надземной фитомассы полукустарничков горевших площадок, в случае если они присутствовали в укосах, составляли в разных фитоценозах в 2015 г. от 0,4 г/м² до 27 г/м², в 2016 от 0,5 г/м² до 32 г/м². В незатронутых пожаром сообществах живая фитомасса колебалась в 2015 г. от 0,5 г/м² до 57 г/м², в 2016 г. от 2 г/м² до 53 г/м².

Запасы живой фитомассы полукустарничков горевших и эталонных сообществ в течение двух лет были малы. Статистически значимых различий (по U -критерию Манна-Уитни, при $\alpha < 0,05$) запасов этого компонента надземной фитомассы не было выявлено ни для одной из пар площадей ни для первого ни для второго года исследования. Однако в отдельные месяцы 2015 г. запасы живой фитомассы полукустарничков негоревших сообществ были больше горевших в 1,3 - 13 раз, а в 2016 г. на каждой площадке были месяцы, в которые запасы живой массы полукустарничков горевших сообществ были больше контрольных (Приложении 5).

На горевших и негоревших участках в зависимости от феноритмов преобладающих видов полукустарничков в сообществе изменялись значения их фитомассы. На мониторинговом участке № 6 доминировали летнецветущие виды: *Eremogone koriniana*, *Onosma simplicissima*, *Oxytropis spicata* и максимальные запасы живых полукустарничков приходились на июнь на горевших участках 6 г/м² (в 2015 г.) и 22 г/м² (в 2016 г.), на июнь в 2015 г. (10 г/м²), май в 2016 г. (40 г/м²) – на негоревших. На остальных участках, где в основном доминировали позднецветущие *Artemisia austriaca*, *A. marschalliana* максимальные запасы увеличивались к концу вегетационного сезона. Например, на мониторинговом участке № 5, где среди полукустарничков господствовали полыни, максимальные запасы наблюдались в 2015 г. в

августе (12 г/м^2 в горевших фитоценозах и 19 г/м^2 – в негоревших) и в 2016 г. в сентябре (18 г/м^2 – в горевших сообществах, 14 г/м^2 – в негоревших).

По нашим наблюдениям, часть летнецветущих видов долго остается зеленой и может составлять значительную часть живой фитомассы в августе и сентябре. Доля полукустарничков на горевших и негоревших участках чаще всего увеличивалась к концу вегетационного сезона. В нетронутых пожаром сообществах максимальная доля полукустарничков в общих запасах зеленой фитомассы, в случае если они присутствовали в укосах, в 2015 г. изменялась от 2 до 44%, в 2016 г. от 2 до 42%, в горевших фитоценозах в 2015 г. доля полукустарничков варьировала в широком диапазоне от 0,5 до 68%, в 2016 г. доля изменялась от 0,5 до 38%.

Незначительную ценоотическую роль в сообществах и небольшой вклад в формирование живой надземной фитомассы в течение всего периода наблюдения вносили осоки и кустарнички.

Косвенное влияние степных пожаров, выражается в заметном изменении условий местообитания. Сжигая ветошь, огонь препятствует образованию степного войлока и на определенный период лишает почву всякого покрова. В связи с этим заметно изменяется тепловой режим почвы и условия накопления и расхода влаги, усиливается поверхностный сток весенних вод. В весенние и зимние время больше расходуется влаги на испарение с не защищенной поверхности почвы; уменьшается поступление в почву органических веществ, идущих на обрабатывание гумуса. Удаление степного войлока и уменьшение весной сомкнутости травостоя благоприятствует развитию семенных всходов растений, что способно привести к существенным изменениям в отношениях между видами и что благоприятствует внедрению в травостой совершенно новых видов. Оголение почвенной поверхности после пожара влечет за собой развитие эоловых процессов. С пожарища может быть вынесен пепел и мелкозем поверхностного слоя почвы (Данилов, 1936; Комаров, 1951).

При пожаре в 2014 г. сгорела надземная мортмасса сообществ, почва оголилась и в ветреные периоды часть вновь образовавшийся мортмассы сдувалась. В первый год после пожара запасы мортмассы горевших фитоценозов варьировали от $0,1 \text{ г/м}^2$ до 83 г/м^2 , на всех участках они постепенно увеличивались с мая по сентябрь. В незатронутых пожаром сообществах данные показатели изменялись от 145 г/м^2 до 646 г/м^2 . Максимальные запасы были приурочены к сентябрю в обоих случаях. Во второй год в горевших сообществах запасы мортмассы колебались от 63 г/м^2 до 173 г/м^2 , в негоревших фитоценозах они изменялись от 283 г/м^2 до 792 г/м^2 , а максимальные запасы были характерны для августа. В течение всего периода исследования на всех площадках во все месяцы запасы мортмассы в контрольных сообществах всегда были выше, чем в горевших (Приложение 6). Величины запасов мортмассы негоревших сообществ превышали величины запасов горевших в 3,5-31 раз (а в отдельных случаях – в мае

на участках № 4 и № 7 – в несколько сот и даже тысяч раз) в 2015 г. и 2-9 раз в 2016 г. Статистически значимые различия в течение всего периода исследования между запасами надземной мортмассы горевших и негоревших сообществ в пределах каждого мониторингового участка подтверждены непараметрическим U -критерием Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$).

В негоревших фитоценозах доля мортмассы в общих запасах надземной фитомассы в 2015 г. колебалась в пределах 54-89%, в 2016 г. – 60-90%. В горевших фитоценозах она изменялась в 2015 г. от 0% до 68%, однако в 2016 г. доля изменялась от 29% до 69%.

Весь период исследования в структуре мортмассы горевших сообществ преобладала ветошь. В негоревших сообществах наблюдалось несколько вариантов распределения мортмассы: первый – на мониторинговых участках № 1, 4, 6, где подстилка доминировала над ветошью весь период исследования, второй – на мониторинговых участках № 2, 5, 7, где подстилка преобладала в начале и конце вегетационного сезона, когда ветошь интенсивно переходила в подстилку.

Накопление на поверхности почвы отмерших растительных остатков было обусловлено ритмикой развития травянистых растений, у которых при наступлении неблагоприятных условий наблюдается понижение жизнедеятельности, характеризующееся отмиранием ассимилирующих органов (Семенова-Тян-Шанская, 1977). Сезонная динамика запасов ветоши и подстилки закономерно различалась в годы исследования вслед за сезонными особенностями изменения живой фитомассы и ее отдельных компонентов.

Запасы ветоши в негоревших фитоценозах варьировали в 2015 г. от 53 г/м² до 256 г/м², в 2016 г. от 113 г/м² до 276 г/м². В горевших сообществах они изменялись в 2015 г. от 1 г/м² до 76 г/м², в 2016 г. возросли в среднем в 2 раза, и варьировали в разных фитоценозах в разные сезоны от 29 г/м² до 103 г/м².

Во все годы исследования запасы ветоши были больше в негоревших фитоценозах на всех площадках во все месяцы (Приложение 7), в первый год после пожара – в 1,5-50 раз (а в отдельных случаях – участки № 4 и 7 в мае – в сотни раз), во второй год в 1,3-4 раза. При сравнении запасов ветоши по парам площадок в пределах каждого мониторингового участка с помощью U -критерия Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$) были выявлены статистически значимые различия характерные для всего периода исследования. А.А. Титлянова, А.Д. Самбуу (2016) отмечали, что запасы ветоши восстанавливаются к 5-6 году после пожара.

В не затронутых пожаром сообществах в 2015 г. доля ветоши в общих запасах надземной фитомассы варьировала от 14% до 57%, а в горевших от 0,2% до 67%, в 2016 г. эти показатели сравнялись – в негоревших - 21-45% в горевших - 21-51%.

У травянистых растений разных жизненных форм процессы отмирания отдельных органов, их последующая сохранность, а затем разложение и разрушение протекали различно.

Запасы ветоши злаков в первый год после пожара на горевших участках были от 0,1 г/м² до 57 г/м² и закономерно увеличивались к концу вегетационного периода. На следующий год наибольшие запасы были зафиксированы в начале вегетационного сезона – 26-88 г/м². В негоревших сообществах наибольшие запасы ветоши варьировали в течение вегетационного сезона в 2015 г. – 76-231 г/м², в 2016 г. – 121-257 г/м².

В оба года исследования запасы ветоши злаков контрольных сообществ статистически значимо отличались от запасов выгоревших фитоценозов (по непараметрическому *U*-критерию Манна-Уитни, $\alpha < 0,05$) на всех участках. В течение вегетационного сезона запасы ветоши фитоценозов по участкам на негоревших площадках были больше горевших в первый год после пожара в 1,5-24 раза, во второй год 1,5-6 раз (Приложение 8).

Доля злаков от общих запасов ветоши на негоревших участках колебалась в пределах 53-97% в течение двух лет, на горевших доля в первый год различалась в разных фитоценозах от 12% до 100%. На следующий год эти различия несколько сокращались до 40-91% причем наибольшая доля отмечалась в начале вегетации в обоих сообществах (горевшее и негоревшее). Подобную картину описывала в своих исследованиях А.М. Семенова-Тян-Шанская (1977) при работе в Центрально-Черноземном заповеднике, где ветошь злаков была доминирующей в общих запасах ветоши в весенний период.

Основную массу ветоши в контрольных сообществах составляли отмершие листья и стебли дерновинных злаков. По классификации И.В. Борисовой (1965, 1972) дерновинные и короткостебельные злаки относятся к зимнезеленым растениям с периодом летнего полупокоя, у них образуются две генерации листьев - весенняя и осенняя. В наших исследованиях, также можно выявить два пика возрастания запасов ветоши – в весенний и позднелетний период, которые более четко выражены в негоревших сообществах. Первый (весенний или раннелетний) пик запасов ветоши в контрольных сообществах, объясняется наличием сохранившихся в течение зимнего периода листьев злаков предыдущей осенней генерации. Второй пик связан с засыханием листьев весенней генерации текущего года. Для горевших сообществ характерен один пик накопления запасов ветоши в позднелетний период в 2015 г. и раннелетний в 2016 г. (Рисунки 9, 10).

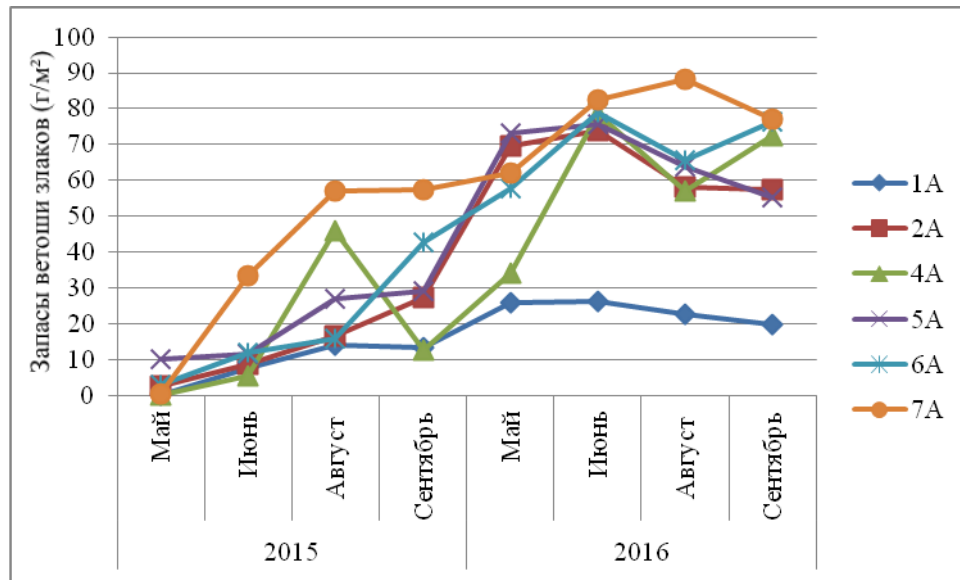


Рисунок 9. Динамика запасов ветоши злаков горевших сообществ 2015-2016 гг.

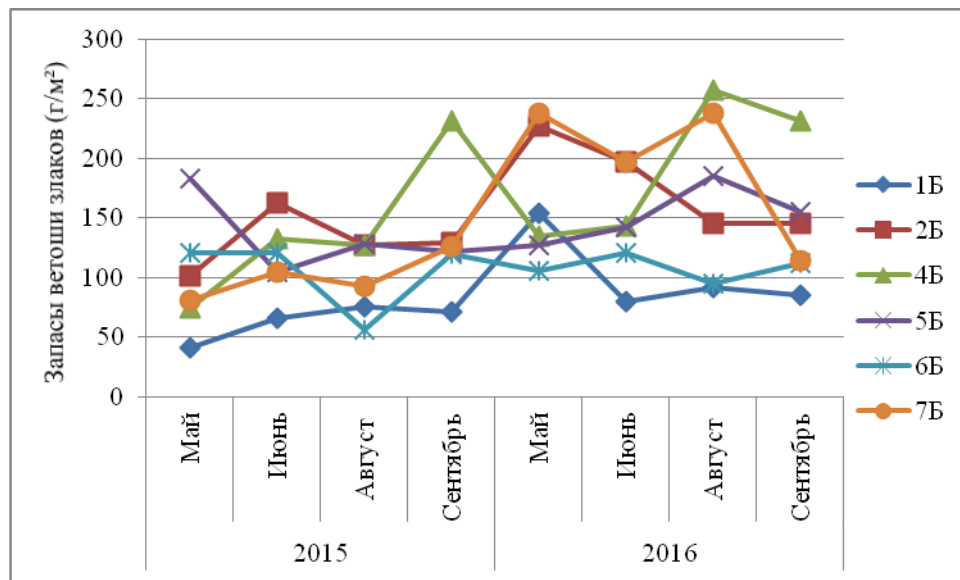


Рисунок 10. Динамика запасов ветоши злаков негоревших сообществ 2015-2016 гг.

И.В. Борисова и Т.А. Попова (1972) в течение многих лет изучавшие злаки в Центральном Казахстане показали, что на первых этапах развития дерновинных злаков преобладают процессы образования новых побегов, на последнем – отмирания. В каждой дерновине присутствуют побеги разных поколений, а следовательно отмершие части находятся на разных стадиях разрушения и разложения. Отмершие листья дерновинных злаков в силу своего химических и физических качеств обладают значительной сохранностью (Семенова-Тян-Шанская, 1977). А.А. Горшкова (1973) отмечала при изучении пастбищ Забайкалья, что злаки и осоки очень хорошо сохраняются в ветошном травостое, их отмершие побеги удерживаются на корню в течение 2-х лет, а побеги двудольных сохраняются не более года.

В степных сообществах встречаются представители разнотравья нескольких основных типов феноритмов (Борисова, 1965; Борисова, Попова, 1972; Семенова-Тян-Шанская, 1977):

- длительновегетирующие - летнезеленные растения с зимним покоем. Все они зимуют без зеленых листьев, почки их защищены от мороза чешуйками, волосками, слизью и остатками отмерших листьев. Вегетация весной и продолжается 6-7 месяцев, а осеннее отмирание листьев начинается в августе, происходит очень постепенно и продолжается до начала зимы.

- коротковегетирующие растения – это многолетние растения, вегетирующие только в наиболее благоприятное время года - весной или осенью, в течение 3-5 месяцев. Весенне-раннелетние растения с одним длительным периодом покоя (гемиэфемероиды). Особенность этой группы состоит в том, что у них генеративные побеги отмирают в период плодоношения и обсеменение происходит уже на сухих высохших плодах.

- настоящие эфемеры. Вегетируют 1,5-3 месяца, с наступлением лета все надземные органы отмирают (Борисова, 1965; Борисова, Попова, 1972; Семенова-Тян-Шанская, 1977).

Различия в распределении этих групп на горевших и контрольных участках определяют особенности динамики запасов разнотравья и перехода его в ветошь.

В негоревших сообществах запасы ветоши разнотравья в 2015 г. были от 0 до 34 г/м² пострадавших от огня фитоценозах и от 2 до 57 г/м² – в негоревших, в 2016 г. – 4-39 г/м² и 4-66 г/м² соответственно.

При сравнении запасов ветоши разнотравья по парам площадок объединенных в мониторинговый участок в течение двух лет с помощью *U*-критерия Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$) были выявлены статистически значимые различия на участках № 6 и № 7 в 2015 г. и на участках № 2 и № 6 в 2016 г. На указанных участках обилие *Galatella villosa*, *Galium octonarium*, *Galium ruthenicum* в контрольных фитоценозах было гораздо выше, чем на горевших. В то же время в горевших фитоценозах запасы разнотравья формировались в том числе за счет увеличения доли весенцветущих и малолетних видов, они быстро отцветали и переходили в ветошь, но недолго входили в ее состав, т.к. быстро переходили в подстилку.

Рассмотрение запасов ветоши разнотравья по парам площадок (горевшая – негоревшая) показало, что в первый год после пожара запасы ветоши разнотравья в незатронутых пожаром сообществах были больше, чем в горевших на участках № 2, 6, 7 в 1,2-13 раз в 2015 г. и в 1,1-8 раз – в 2016 г. На площадках № 1, 4, 5 (а в 2016 г. еще и № 7) в некоторые месяцы запасы ветоши горевших участков превышали запасы контрольных (Приложение 9). Такие отклонения в указанном соотношении на площадках № 1, 4, 5 могут быть связаны с антропогенной нагрузкой в прошлом (площадки № 1 и 4 – интенсивный выпас, площадка 5 – распашка).

И в контрольных и в горевших сообществах максимальные запасы ветоши разнотравья отмечались к концу вегетационного сезона, а доля разнотравья в запасах ветоши в горевших

сообществах велика в весенний и раннелетний период, что связано с уменьшением доли злаков и полукустарничков; в негоревших сообществах она увеличивалась чаще всего к концу вегетации.

Доля ветоши разнотравья в общих запасах ветоши в горевших сообществах в 2015 г. составляла от 0 до 87% в горевших фитоценозах и от 2% до 39% – в негоревших, а в 2016 г. 4-41% и 2-37% соответственно. В парах площадок этот показатель в горевших растительных сообществах чаще всего был гораздо выше, чем в негоревших.

Полукустарнички относятся к летнезеленым растениям с зимним покоем, и отмирание у них происходит в позднелетний и осенний период (Борисова, 1965; Борисова, Попова, 1972). Запасы ветоши полукустарничков в горевших сообществах все два года исследования были очень малы и накапливались к осени в 2015 г. до 13 г/м², в 2016 г. до 16 г/м². На незатронутых пожаром площадках максимальные запасы ветоши полукустарничков также характерны для конца вегетации в 2015 г. – до 64 г/м², в 2016 г. – до 38 г/м².

При сравнении запасов ветоши полукустарничков горевших и контрольных сообществ каждого мониторингового участка по *U*-критерию Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$) были выявлены статистически значимые различия на участках № 1 и № 7 в 2015 г. и на участке № 2 в 2016 г. Во всех этих случаях запасы ветоши этой группы в контрольных фитоценозах были выше, чем в горевших. Это объясняется тем, что на площадках № 1 и № 7 после пожара из состава фитоценоза выпала *Artemisia marschalliana*, а *Astragalus macropus* сократил свое обилие по сравнению с контрольными фитоценозами. В 2016 г. на участке № 2 значимых различий в обилии полукустарничков горевших и контрольных сообществ не выявлено, различия вероятно связаны с неравномерностью распределения полукустарничков на площадке.

Запасы ветоши полукустарничков в горевших и контрольных сообществах накапливались в малом количестве, к концу вегетационного сезона доля ветоши полукустарничков в общих запасах увеличивалась в обоих сообществах (Приложение 10). Хотя масса ветоши полукустарничков на горевших участках была меньше, чем на негоревших, однако доли их в общих запасах ветоши примерно равные. Доля ветоши полукустарничков в горевших фитоценозах составляла достигала 22% в 2015 г. и 19% в 2016 г., в негоревших – 28% в 2015 г. и 18% в 2016 г. Снижение этого показателя в 2016 г. связано с увеличением доли ветоши злаков и разнотравья.

Скорость разложения поступающих в подстилку растительных остатков во всех типах степных сообществ отстает от их поступления, в силу чего образуется так называемый степной войлок или подстилка (Семенова-Тян-Шанская, 1960; Базилевич, 1962; Родин, Базилевич, 1965). Количество органического вещества, накопившегося в степном войлоке, превышает массу зеленых надземных частей. Оно сильно подвержено сезонной изменчивости,

обусловленной различной скоростью накопления и разложения опада. Минимальные запасы степного войлока отмечаются летом, максимальные — осенью и ранней весной (Родин, Базилевич, 1965).

Запасы подстилки в не подвергавшихся воздействию пожара сообществах и в горевших накапливались к концу вегетационного сезона. В первом случае они в 2015 г. изменялись от 60 г/м² до 443 г/м², в 2016 г. от 112 г/м² до 518 г/м², во втором в 2015 г. от 0 до 27 г/м², в 2016 г. от 9 г/м² до 91 г/м².

Во все годы исследования различия в величине запасов подстилки контрольных и горевших сообществ были статистически значимы для каждого мониторингового участка (по непараметрическому *U*-критерию Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$). Различия проиллюстрированы в Приложении 11.

После пожара 2014 г. вся подстилка сообществ полностью сгорела. В мае и в августе 2015 г. на многих горевших площадках подстилки не было, возможно из-за выдувания ветром. С 2015 г. по 2016 г. она увеличивалась в 1,5-4 раза в горевших сообществах, в не тронутых пожаром фитоценозах в 1,2-3 раза. Запасы подстилки контрольных сообществ были больше запасов подстилки горевших фитоценозов в 4-25 раз в 2015 г., в 2016 г. в 2-15 раз. Н.О. Рябинина (2012) в сухих степях Волгоградской области отмечала восстановление запасов подстилки на второй, третий год после пожара, в наших исследованиях увеличение подстилки до уровня контрольных участков ко второму году не выявлено.

Доля запасов подстилки от всей надземной фитомассы в негоревших сообществах варьировала в пределах 14-72% в 2015 г. и 23-60% в 2016 г., причем наименьшие показатели характерны для июня, когда значительно увеличивались запасы живой фитомассы; а наибольшей долей характеризовались август и сентябрь. В сгоревших фитоценозах доля запасов подстилки значительно ниже, чем в негоревших в 2015 г. она колебалась от 0 до 28%, на следующий год от 4% до 44%. При этом при сравнении пар сообществ (горевшего с контрольным), значения доли подстилки были гораздо выше в контрольных фитоценозах.

2014 г. был сухим (ГТК Селянинова 0,4), зима 2014-2015 гг. отличалась малоснежностью, максимальная высота снежного покрова отмечалась в начале февраля - 34 см. Отсутствие травяного (и местами сопутствующего кустарникового) покрова на гари ко времени формирования снегового покрова, определило фрагментарный характер его распространения, преимущественно на пониженных элементах рельефа. На выровненных и возвышенных поверхностях, преобладающих как на рассматриваемой территории в целом, так и в сети мониторинга, снеговой покров за весь холодный период 2014-2015 годов практически полностью отсутствовал (Павлейчик и др., 2016) (Рисунки 11, 12).



Рисунок 11. Распределение снега на горевшем и негоревшем участках в Буртинской степи. Декабрь 2014 г.



Рисунок 12. Снегомерная рейка на горевшем участке в Буртинской степи. Декабрь 2014 г.

М.М. Кононова (1963) указывала, что слабое разложение органических веществ начинается около 0°C . Весенний период 2015 г. был теплым и умеренно влажным. (Павлейчик и др., 2016). В исследуемых нами фитоценозах разложение подстилки началось еще в апреле и продолжалось до июня. В мае 2015 г. среднемесячная температура воздуха составила $15,7^{\circ}\text{C}$, средний показатель осадков 90 мм. В этот благоприятный период с мая по июнь подстилка на негоревших участках постепенно начинала переходить в почву. На горевших участках количество подстилки было минимально, большую часть ее составляли недогоревшие остатки (Рисунки 13, 14).

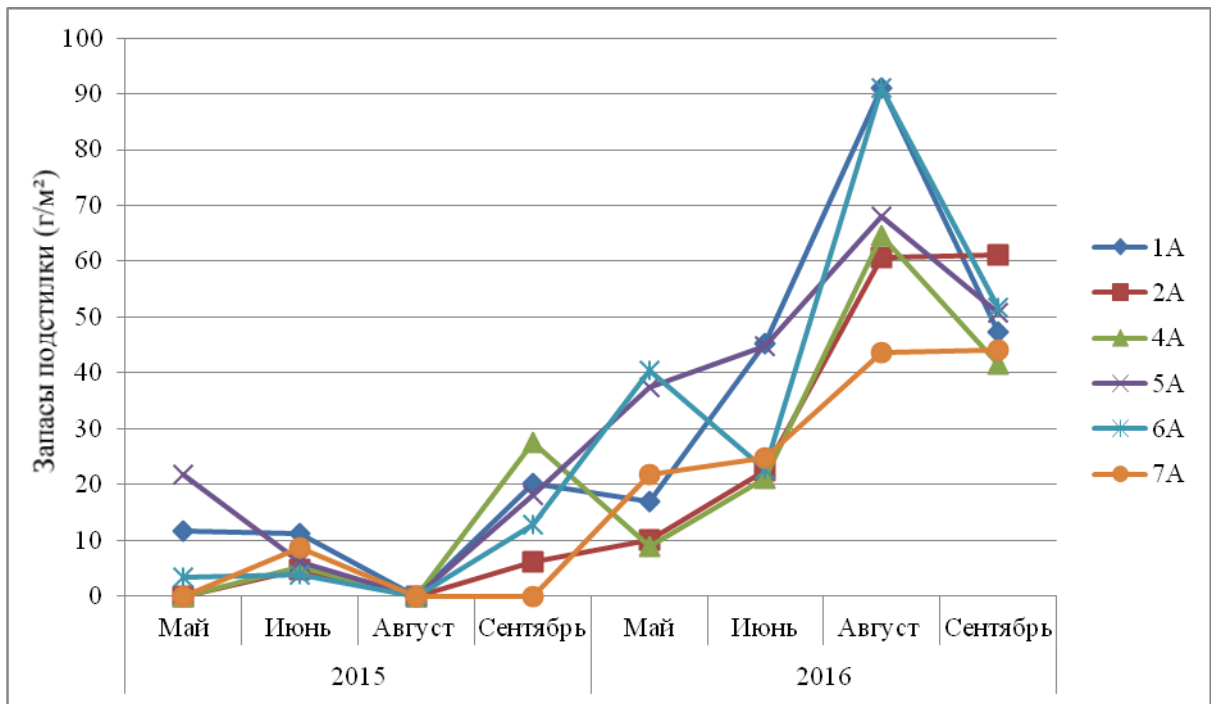


Рисунок 13. Динамика запасов подстилки в горевших сообществах

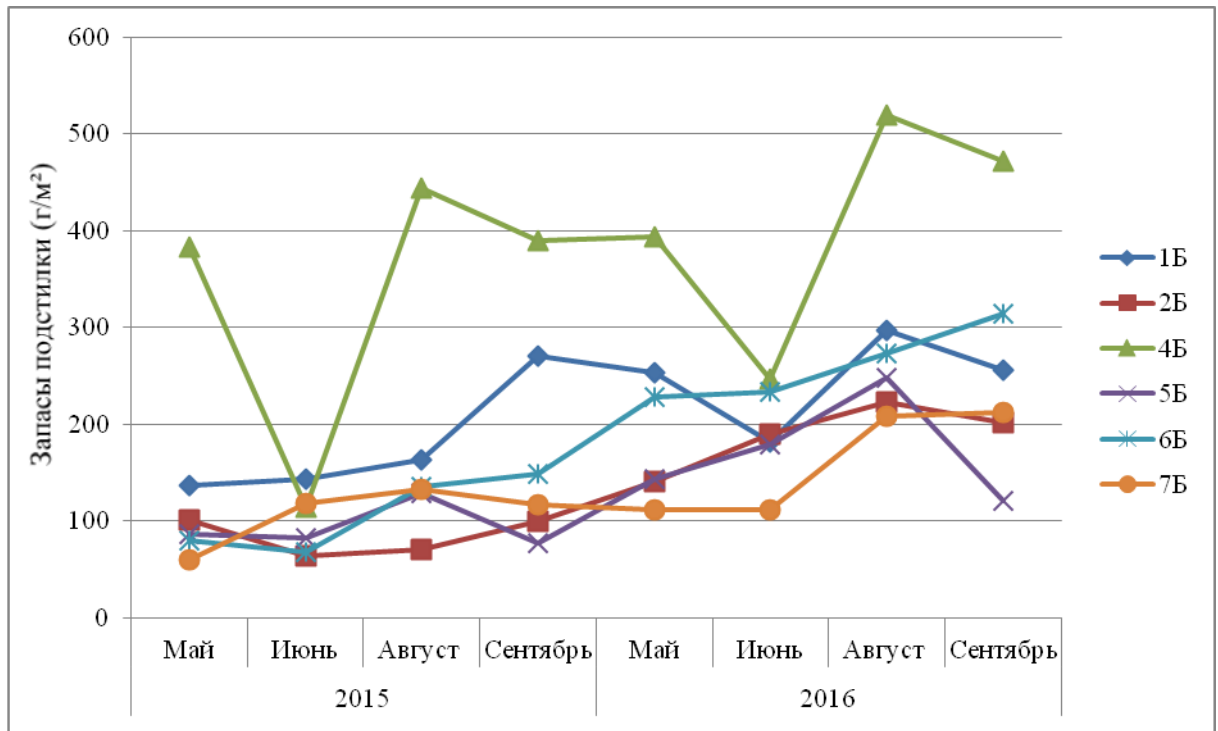


Рисунок 14. Динамика запасов подстилки в негоревших сообществах

Летом температура продолжала повышаться. По области фиксировались суховеи. К концу июня среднесуточные температуры воздуха доходили до 30-32°C при относительной влажности воздуха намного ниже нормы. А.М. Семенова-Тян-Шанская (1977) отмечала, что при сильном иссушении поверхности и высоких температурах воздуха распад подстилки практически прекращается. В разгар лета с середины и до конца лета, в связи с резким подъемом температуры воздуха разложение подстилки в изучаемых нами фитоценозах замедлилось. В августе на некоторых площадках отмечались максимальные запасы подстилки. Они увеличивались во всех негоревших сообществах, а в горевших они не были зафиксированы из-за выдувания незакрепленной подстилки ветром. До конца лета атмосферная засуха сохранялась.

Первый осенний месяц был теплым и средняя температура составили 17,2°C. В сентябре на негоревших участках № 4, 5, 7 отмечалось снижение запасов подстилки, что говорит о продолжении процессов деструкции, на остальных участках продолжались процессы накопления, что возможно связано с малым количеством осадков в этот период - 14,5 мм. На всех горевших участках подстилка продолжала накапливаться (Рисунки 13, 14).

Зимний период 2015-2016 г. отличался обилием атмосферных осадков и повышенным температурным фоном в сочетании с серией оттепелей. Подобные погодные условия и частичное восстановление растительного покрова за вегетационный сезон 2015 г. определили более равномерное распределение снегового покрова, что не могло не способствовать

выравниванию температур на мониторинговых парах (В.М. Павлейчик и др., 2016). С сентября 2015 г. до мая 2016 г. на большинстве незатронутых пожаром участков масса подстилки увеличивалась, как и на горевших. В мае средняя температура, составила 16,2°C, сумма осадков за май – 77,2 мм. Несмотря на благоприятную для разложения подстилки температуру и влажность в негоревших сообществах на участках № 2, 5, 6, 7 подстилка продолжает увеличиваться, а на участках № 1, 4 (оба в прошлом подвергались интенсивной пастбищной нагрузке) наоборот происходит резкий переход подстилки в почву. На большинстве горевших участков мортмасса накапливалась. Среднесуточная температура воздуха в августе достигала 26°C, дожди выпадали редко, месячная сумма осадков составляла 8,3 мм. С июня по август на горевших и негоревших участках масса подстилки на всех мониторинговых участках увеличивалась. В первый осенний месяц среднемесячная температура составляла 14,6°C, сумма осадков достигала 62,2 мм, что сказывалось на подстилке как горевших так и негоревших участков, ее масса уменьшалась.

Развитие толстого слоя подстилки или его удаление его может играть заметную роль в разложении растительных остатках. О.И. Белякова (2001) отмечала, что выгорание степного войлока и нагревание солнечными лучами поверхности вызвало интенсификацию процессов потери почвами влаги, что может негативно отразиться на процессах разложения в горевших сообществах и привязывает этот процесс к количеству атмосферных осадков. По наблюдениям Беляковой (2001) скорость разложения травяного опада на абсолютно заповедном степном участке степи выше, чем на степных участках с разным режимом охраны и антропогенной нагрузкой.

По результатам проведенного исследования можно отметить, что после пожара происходило преобразование растительного сообщества, в том числе:

- общие запасы надземной фитомассы всех исследованных сообществ после пожара во все годы исследования были ниже, чем на контрольных участках; в горевших фитоценозах они накапливались в весенний и раннелетний период; а наибольший вклад в их образование вносила живая фитомасса; в контрольных фитоценозах накопление происходило в позднелетний и осенний период при наибольшей роли мортмассы;

- запасы живой надземной фитомассы достигали контрольных или близких к ним значений в не нарушавшихся ранее фитоценозах уже в первый год исследования, в местах перевыпаса и на залежи – во второй;

- статистически значимых различий в запасах живой фитомассы разнотравья и полукустарничков горевших и негоревших фитоценозов не выявлено ни в один из вегетационных сезонов, а для живой фитомассы злаков в оба года исследования они установлены на участках № 1, 4, 5 (антропогенно нарушавшиеся в дозаповедный период);

- на горевших участках происходило смещение пиков накопления живой надземной фитомассы злаков в первый год исследования (на более поздний период с выравниванием этого показателя относительно контрольных сообществ ко второму году). Пик накопления живой надземной фитомассы разнотравья на горях смещался ко второму году исследования (при схожей динамике накопления в первый год);

- как в горевших, так и в контрольных фитоценозах доля живого разнотравья в общих запасах надземной фитомассы никогда не превышала доли живых злаков, за исключением некоторых месяцев на участках, наиболее пострадавших от выпаса в прошлом (№№ 1, 4);

- запасы надземной мортмассы превышали запасы живой в негоревших фитоценозах на всем протяжении вегетационного сезона, а в большинстве горевших – только к его концу;

- в течение всего периода исследования на всех участках во все месяцы величины запасов мортмассы, ветоши и подстилки, ветоши злаков, в контрольных фитоценозах всегда были выше, чем в горевших, а в структуре мортмассы горевших фитоценозов преобладала ветошь (тогда как в контрольных фитоценозах – преимущественно подстилка).

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА ДИНАМИКУ ПОДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ»

Основной запас фитомассы (растительного вещества) в степных экосистемах депонирован в почве. Сосредоточенность основного запаса фитомассы в почве является результатом приспособлением растительных сообществ к условиям аридного климата степной зоны (Базилевич, 1993; Титлянова, 1994; Степи Центральной Азии, 2002; Романова, 2002; Титлянова, Самбуу, 2016).

Подземная фитомасса является основным источником гумусовых веществ в почвах степных биогеоценозов (Кононова, 1963; Титлянова, 1984). В этой связи становится особенно актуальным изучение сезонных и многолетних закономерностей накопления подземной фитомассы (Ушачева, 1998). Показатели запасов подземной фитомассы дают представление о количестве растительного вещества, протекании биологического круговорота, а также позволяют определить влияние на растения факторов внешней среды и приспособления к ним (Титлянова, 1994).

В исследованных нами фитоценозах в течение двух лет запасы подземной фитомассы контрольных сообществ незначительно превышали запасы горевших, за исключением июля 2015 г. (площадка 5А) (Рисунок 15).

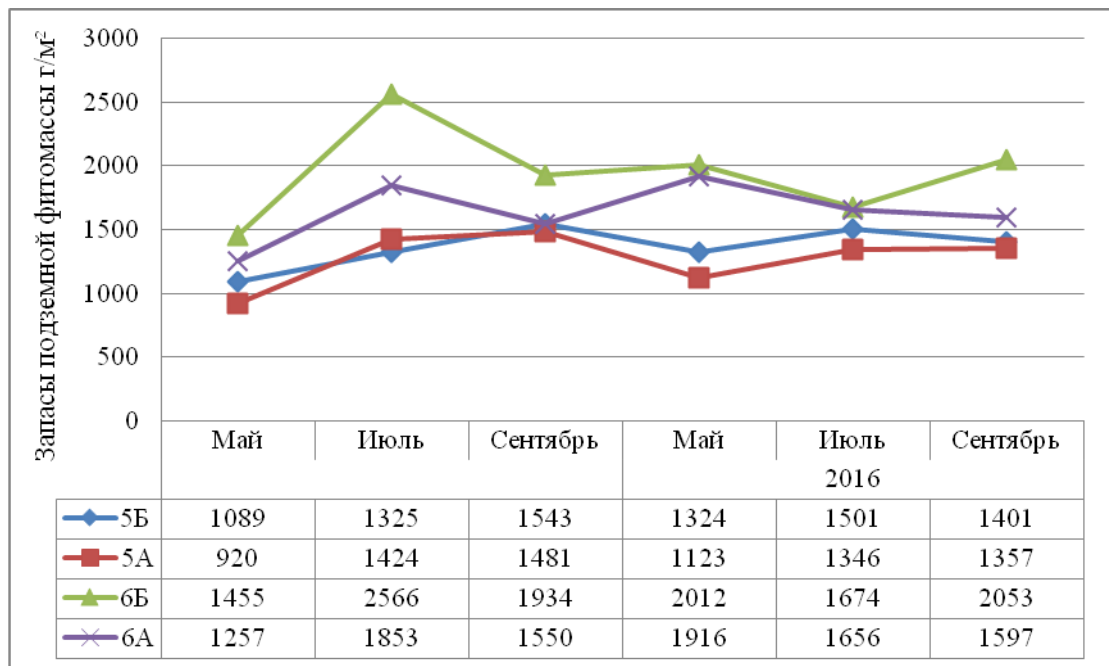


Рисунок 15. Динамика запасов подземной фитомассы в 2015-2016 гг. в горевших (А) и негоревших (Б) фитоценозах

Общие запасы подземной фитомассы в слое 0-50 см в контрольных сообществах изменялись в 2015 г. от 1089 г/м² до 2566 г/м², а в горевших от 920 г/м² до 1853 г/м². В

следующем году запасы негоревших фитоценозов варьировали от 1324 г/м² до 2053 г/м², в горевших сообществах от 1123 г/м² до 1916 г/м². И в контрольных и в горевших сообществах максимальный запас подземной фитомассы в основном приходился на летне-осенний период, когда максимального развития достигли основные доминанты сообщества (злаки, разнотравье). Минимальные показатели на обоих участках характерны для весеннего периода (Рисунок 15).

Основная масса подземного растительного вещества концентрируется в гумусовом горизонте, некоторые корни степных видов проникают на глубину 80-150 см (Титлянова, 1996). В наших исследованиях в верхнем слое 0-20 см было сосредоточено от 74% до 88% подземной фитомассы горевших и контрольных сообществ, что согласуется с данными А.А. Титляновой (1996). Она описывала, что в слое 0-20 см сконцентрировано от 50% до 90% подземной растительной массы.

Статистически значимых различий между величинами запасов подземной фитомассы горевших и негоревших растительных сообществ не выявлено при анализе данных с помощью непараметрического *U*-критерия Манна-Уитни ($\alpha < 0,05$) ни для одной исследованной площадки в оба года исследования. Сходство этого показателя видно и на диаграммах размаха и категоризированных графиках (Приложение 12). Следовательно, выгорание степных фитоценозов незначительно влияет на величину запасов подземной фитомассы.

В структуре подземной фитомассы во все сезоны значительно преобладал живой компонент. Запасы живой подземной (R) фитомассы в 2015 г. в контрольных сообществах изменялись от 734 г/м² до 2061 г/м², на горевших участках – от 736 г/м² до 1315 г/м². В 2016 г. в не затронутых пожаром сообществах они составляли от 930 г/м² до 1558 г/м², в горевших фитоценозах – от 852 г/м² до 1354 г/м² (Рисунок 16).

Доля живой подземной фитомассы в естественных степных экосистемах по данным А.А. Титляновой (1994) составляет 20-50% от общего запаса подземной фитомассы. Мортмасса может составлять от 30% до 70% всего подземного вещества (Титлянова, 1994). Н.И. Базилевич (1986) писала, что запасы живых подземных органов травяных сообществ часто составляют более половины, а иногда 1/3 и 1/4 от общих запасов живой и мертвой подземной массы. В настоящих степях и в известной мере в северной части сухих степей на Европейской территории СССР доля живых подземных органов составляет 50-80%. По данным Н.И. Саввиной, Н.А. Панковой (1942) в сухих степях Саратовской области на темно-каштановых почвах доля живых подземных органов превышает 60% (Базилевич, Гребенщиков, 1986).

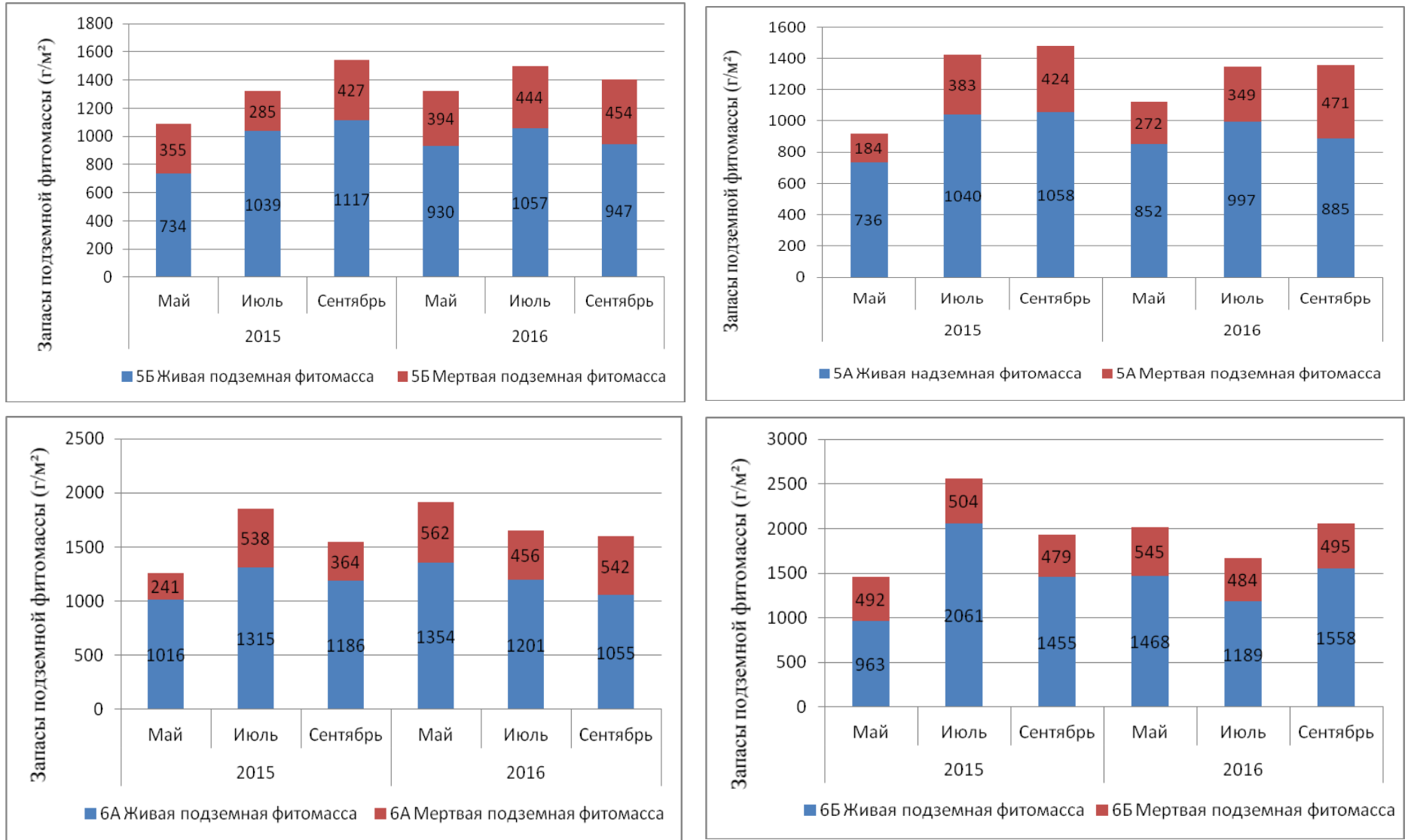


Рисунок 16. Динамика запасов живой и мертвой подземной фитомассы в 2015-2016 гг.

На мониторинговых участках «Буртинской степи» доля живой подземной фитомассы от общих запасов подземной фитомассы в горевших сообществах в мае 2015 г. составляла 80-81%, тогда как в контрольных фитоценозах этот показатель изменялся в пределах 66-67%, причем запасы живой фитомассы в парах площадок (горевшая негоревшая) были примерно одинаковыми. Такой эффект достигался за счет значительного снижения в горевших фитоценозах мертвой подземной фитомассы. В остальной период доля запасов живой подземной фитомассы варьировала в пределах 70-80% в горевших и контрольных сообществах. Во второй год исследования доля запасов живой подземной фитомассы в горевших и контрольных сообществах изменялась от 65 до 75%.

Сезонная динамика запасов живой подземной фитомассы была сходной в пределах мониторингового участка и определялась скорее типом сообщества, а не его повреждением пожаром (Рисунок 17). Например, на площадке № 5 запасы живой надземной фитомассы горевших и контрольных сообществ в 2015 г. увеличивались с мая по сентябрь, а в 2016 г. увеличивались с мая по июль и снижались к сентябрю, при этом величины запасов этого компонента в горевшем и аналогичном ему негоревшем фитоценозах были очень близки друг к другу, что говорит о минимальном воздействии пирогенного фактора. На площадке №6 сезонная динамика этого показателя в горевшем и негоревшем фитоценозах в целом была сходной (за исключением сентября 2016 г.), но величина запасов горевших сообществ – значительно ниже в летне-осенний период 2015 г. и осенний 2016 г.

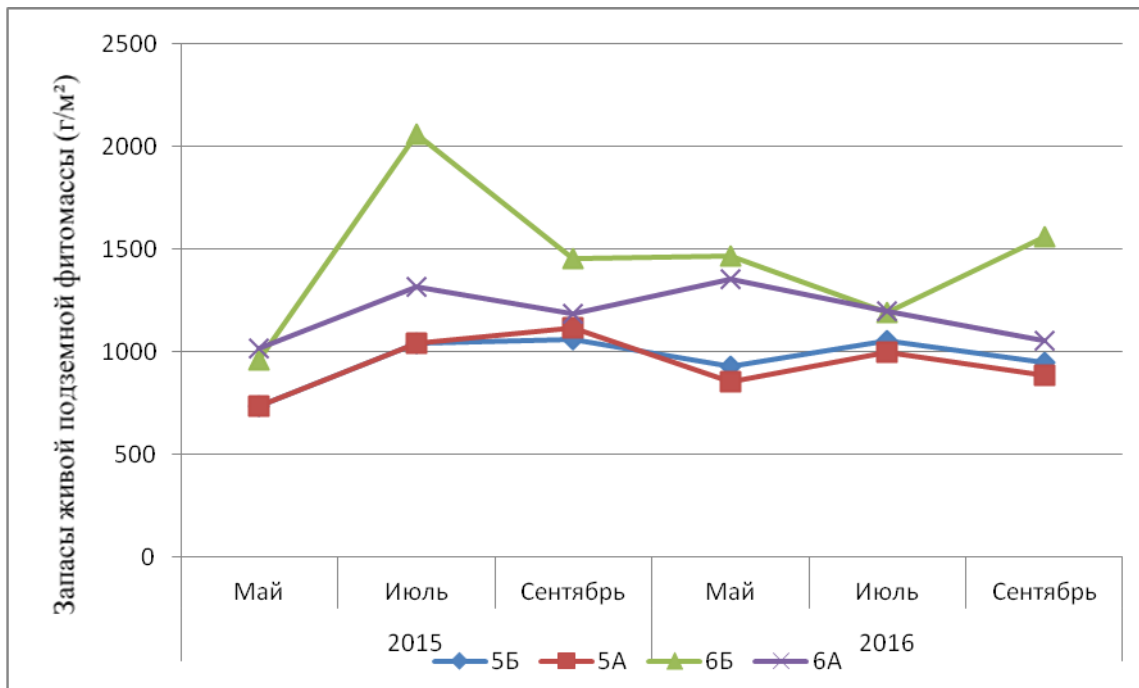


Рисунок 17. Динамика запасов живой подземной фитомассы в 2015-2015 гг.

А.А. Тилянова и А.Д. Самбуу (2016), описывали возрастание запасов живой подземной фитомассы после пожара. Они отмечали, что пал стимулировал рост новых корней и корневищ и отмирание старых. В то же время под действием высоких температур отмирали еще живые до пала, но старые подземные органы. Большое накопление живых подземных органов и быстрое использование хранящихся в них запасных веществ в случае необходимости – адаптивная стратегия растений (Титлянова, 1996).

Нам не удалось пронаблюдать эффекта повышения запасов подземной фитомассы после пожара. Статистически значимых различий по U - критерию Манна-Уитни ($\alpha < 0,05$) между запасами живой подземной фитомассы горевших и контрольных сообществ не выявлено ни в один из вегетационных сезонов. Не проявляются они и на графиках и диаграммах размаха для всех площадок во все сезоны (Приложение 13).

Запасы мертвой подземной фитомассы в горевших сообществах изменялись в 2015 г. от 184 г/м² до 538 г/м² - в горевших фитоценозах и от 285 г/м² до 504 г/м² – в негоревших, а во второй год после пожара – от 272 г/м² до 562 г/м² и от 394 до 545 г/м² соответственно.

Сезонная динамика запасов мертвой подземной фитомассы горевших сообществ на обоих участках была сходной. В мае 2015 г. ее запасы и доля были значительно ниже, чем в контрольных сообществах, что связано с интенсификацией процессов деструкции на горячих в первое время после пожара (Рисунок 18). Доля подземной мортмассы от общих запасов подземной фитомассы в горевших и контрольных сообществах изменялась в пределах - 18-19% и 32-34% соответственно. В летний период запас мертвой подземной фитомассы на горячих резко возрос, что связано с усиленным переходом живых корней в мортмассу. К концу вегетационного сезона величины запасов мертвого подземного вещества горевших и контрольных сообществ сравнялись. Доля подземной мортмассы летнее-осенний период в сравниваемых парах горевших и контрольных сообществ была очень близкой друг к другу и изменялась в пределах от 20 до 29%.

В 2016 г. запасы мертвой подземной фитомассы горевших фитоценозах приходят в соответствие с контрольными участками. Динамика запасов мертвой подземной фитомассы горевших и контрольных площадок № 5 и 6 имеет сходный тренд. И только на площадке № 5 различаются величины запасов. Доля подземной мортмассы от общих запасов подземной фитомассы варьировала в течение этого вегетационного периода от 24% до 34%, увеличиваясь к осеннему периоду.

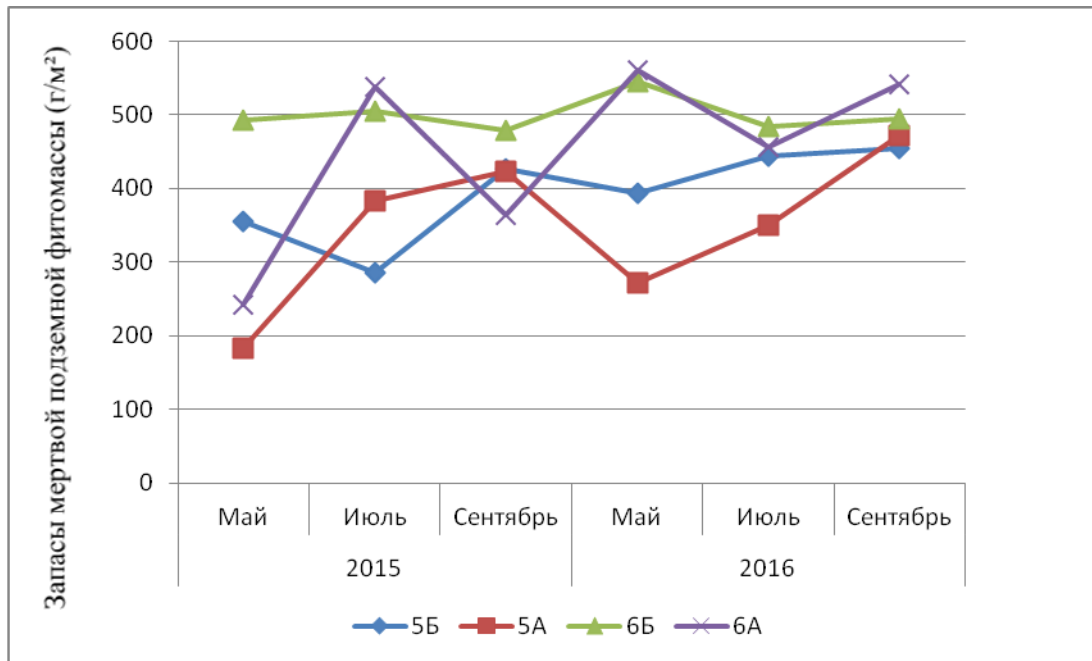


Рисунок 18. Динамика запасов мертвой подземной фитомассы в 2015-2016 гг.

При сравнении значений запасов подземной мортмассы при помощи непараметрического U -критерия Манна-Уитни ($\alpha < 0,05$) в 2015 г. статистически значимых различий между этим показателем в горевшем и негоревшем фитоценозе не было выявлено ни на участке № 5, ни на участке № 6. Незаметно существенных различий и по месяцам на категоризированных графиках (Приложение 14). В 2016 г. на площадке № 5 запасы мертвой подземной фитомассы негоревших сообществ статистически значимо отличались (по непараметрическому U -критерию Манна-Уитни, $\alpha < 0,05$) от горевших и были больше в начале вегетационного периода в 1,5 раза (Приложение 14). На площадке № 6 сохранилась тенденция 2015 г.

При рассмотрении запасов надземной и подземной фитомассы на эталонных и горевших участках можно отметить, что запасы надземной фитомассы в первые два года после пожара меньше запасов контрольных сообществ на протяжении всего вегетационного периода (Рисунки 19, 20). В первые годы после пожара величины запасов надземной фитомассы не достигает значений, характерных для контрольных участков и статистически значимо отличаются (по непараметрическому U – критерию Манна-Уитни ($\alpha < 0,05$), что подтверждается и данными проективного покрытия фитоценозов. Величины запасов подземной фитомассы горевших и негоревших сообществ были очень близки, и статистически значимых различий между ними (по непараметрическому U - критерию Манна-Уитни $\alpha < 0,05$) в течение всего периода исследования не было выявлено. Эти результаты согласуются и подтверждают мнение А.А. Титляновой (2017) отмечавшей, что надземная и подземная части растительного

сообщества имеют различную устойчивость к факторам окружающей среды. Любой фактор оказывает меньшее влияние на подземный ярус по сравнению с надземным.

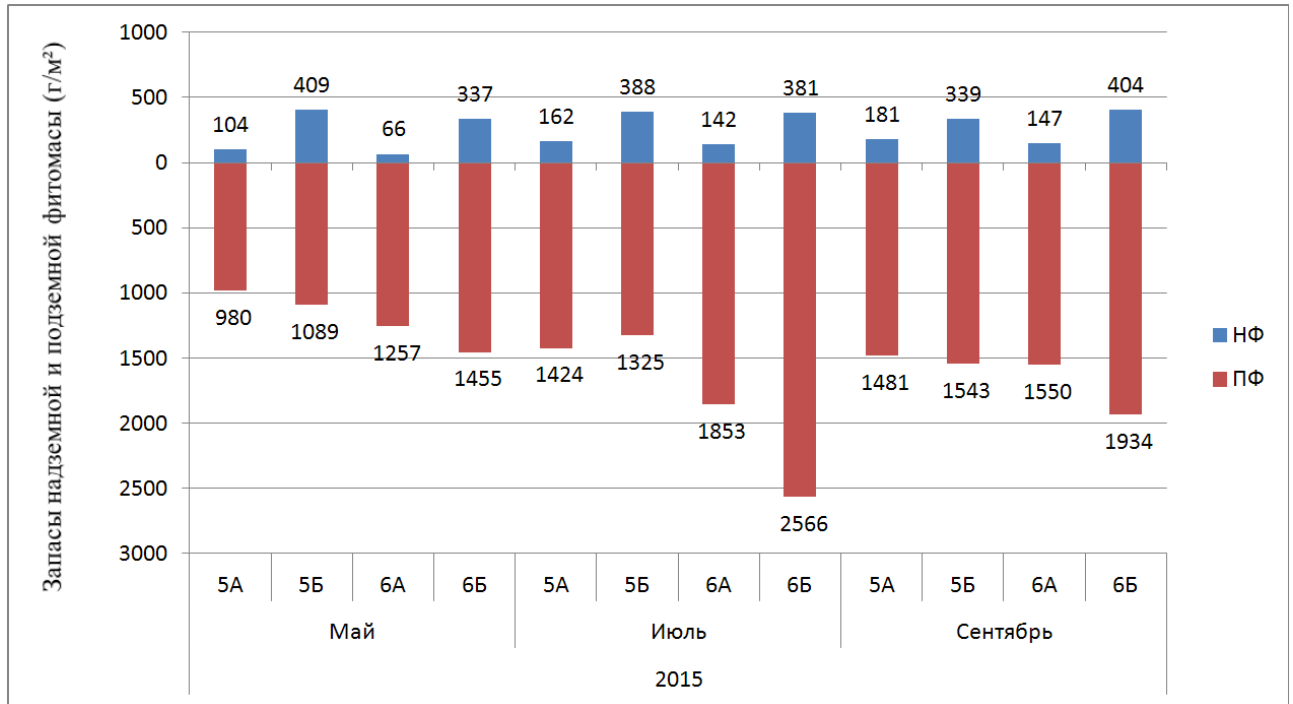


Рисунок 19. Динамика запасов надземной (НФ) и подземной фитомассы (ПФ) в 2015 г.

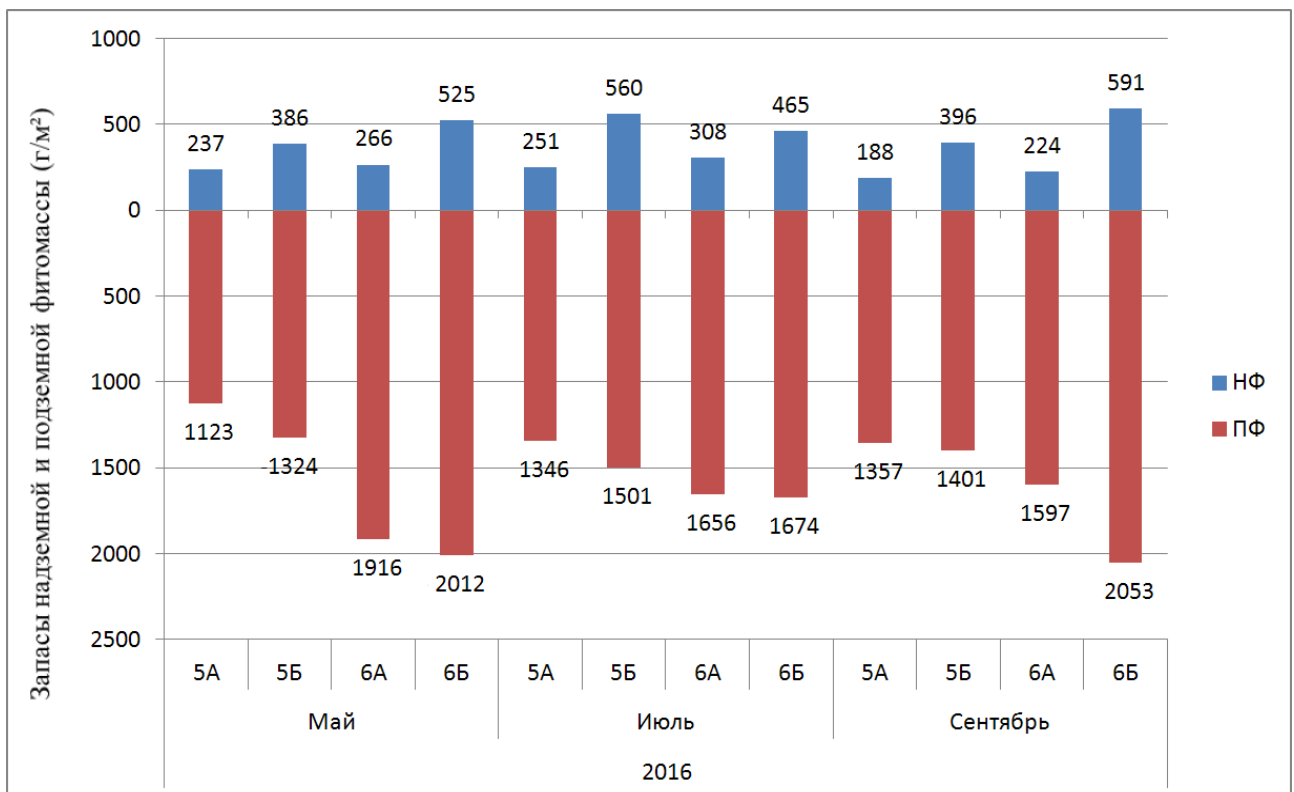


Рисунок 20. Динамика запасов надземной (НФ) и подземной (ПФ) фитомассы в 2016 г.

Структура запасов растительного вещества – одна из важнейших характеристик экосистемы. Значительные запасы зеленой фитомассы и живых корней свидетельствуют о высокой интенсивности продукционного процесса, а большие запасы мортмассы о низких скоростях деструкционного процесса. По изменению соотношению запасов можно судить об изменении скорости созидания и разрушения растительного вещества. Для характеристики структуры растительного вещества существует несколько соотношений R/V , R/G , $R+V/G+D+L$ (Титлянова, 1996; Романова, 2002).

Запасы подземной фитомассы в сравниваемых фитоценозах превышают запасы надземной массы ($R+V/G+D+L$) в горевших сообществах в 8-19 раз в первый год после пожара и в 5-7 раз во второй (Рисунки 19, 20). Поскольку величины запасов подземной фитомассы существенно не отклонялись от значений контрольных фитоценозов и, по-видимому, мало изменялись после пожара, то такое уменьшение различий обозначенных показателей ко второму году исследования следует связывать с увеличением запасов надземной фитомассы и приближением их к контрольным.

Таким образом, соотношение запасов надземной и подземной фитомассы горевших сообществ также постепенно приближаются к значениям, характерным для негоревших фитоценозов, в которых оно составляло в 2015 г. – 2,5-7, в 2016 г. – 2,5-4.

Отношение R/V в горевших и негоревших сообществах было почти одинаковым: в 2015 г. 2,5 - 4 в горевших и 2-4 негоревших, в 2016 г. от 2 - 3 и в тех и в других.

Соотношение R/G показывает, что в горевших сообществах для обеспечения 1 грамма живой надземной фитомассы водой и питательными веществами требовалось 8-18,5 г живых подземных органов в 2015 г., и 7-15 г в 2016 г. В контрольных сообществах в 2015-2016 гг. для 1 г живой надземной фитомассы требуется 6-15 г подземной фитомассы.

Общие запасы подземной фитомассы контрольных и горевших сообществ в течение двух лет были очень близки и при статистической обработке данных значимых различий между запасами не выявлено, что свидетельствует о минимальном влиянии пожара на подземный ярус. Оно более отчетливо проявилось на мертвой подземной фитомассе: динамика запасов в первый год после пожара значительно изменилась, а запасы в горевших сообществах были ниже в первый послепожарный период.

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ ПОЖАРА НА ПРОДУКЦИОННО-ДЕСТРУКЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В СТЕПНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ «БУРТИНСКОЙ СТЕПИ»

Под продукционным процессом понимается сочетание процессов, приводящих к созиданию растительного органического вещества. Деструкционные процессы включают в себя процессы отмирания растений или их отдельных частей, образования мортмассы и распада последней до простых минеральных веществ (Титлянова, 1988). Еще во второй половине XX века многочисленные отечественные и зарубежные экологи неоднократно подчеркивали необходимость сравнения условно ненарушенных и модифицированных человеком экосистем с использованием количественных критериев, и в частности по параметрам биологической продуктивности (Родин, Базилевич, 1965).

Интенсивность продукционно-деструкционных процессов может быть использована в качестве одного из критериев оценки влияния пожаров на растительный покров.

Годы исследования по значению гидротермического коэффициента Селянинова были переходными от слабо засушливого 2015 г. (ГТК = 0,7) до удовлетворительно влажного 2016 г. (ГТК = 1).

Первичная продукция надземной части контрольных степных сообществ изменялась на разных участках от 141 до 520 г/м²·год в 2015 г. и от 101 до 398 г/м²·год в 2016 г. В горевших сообществах она составляла в 2015 г. от 88 до 115 г/м²·год, в 2016 г. – от 26 до 95 г/м²·год. Этот показатель (Таблица 4) существенно различался в зависимости от типа растительного сообщества, его флористического состава и хозяйственного использования в прошлом (в дозаповедный период).

Из полученных данных (Таблица 4) видно, что во второй год надземная продукция снизилась на горевших и почти на всех негоревших участках. При этом запасы живой надземной фитомассы в горевших сообществах увеличивались в 2016 г. по сравнению с 2015 г. (статистически значимые различия подтверждены *U*-критерием Манна-Уитни, $\alpha < 0,05$). В запасах контрольных сообществ таких различий установлено не было.

Первичная продукция горевших сообществ в 2016 г. была в 1,1-4 раза меньше, чем в предыдущий год, в негоревших – в 1,3-2 раза (кроме площадей № 5Б, 6Б, где продукция 2016 г. была больше продукции 2015 г. в 1,4-2 раза).

Уменьшение продукции при увеличении запасов в горевших фитоценозах связано с увеличением запасов ветоши и подстилки, которые накапливались в течение двух лет и интенсификацией процессов деструкции.

Интенсивность продукционно-деструкционного процесса надземной фитомассы в г/м²·год

Год	2015											
Площадь Параметр	1А	1Б	2А	2Б	4А	4Б	5А	5Б	6А	6Б	7А	7Б
Первичная продукция (АНР)	88	192	115	175	107	520	110	112	111	141	113	216
ΔD	99	168	81	197	124	508	56	103	104	164	133	197
ΔL	69	134	12	130	83	329	36	160	40	143	69	125
ΔM	61	0 ²	6	130	56	321	27	169	30	74	42	69
	2016											
Первичная продукция (АНР)	42	103	67	103	62	398	26	218	95	196	93	101
ΔD	117	151	121	205	120	430	67	200	178	266	115	146
ΔL	131	214	125	305	121	339	88	184	148	216	91	266
ΔM	107	211	79	215	38	260	74	79	137	131	69	166

² За ноль принята интенсивность по условиям методики минимальной оценки интенсивности процессов образования и разложения растительной органической массы (Базилевич, Титлянова, 1978).

В первый год после пожара продукция контрольных сообществ превышала продукцию горевших в 1,2-5 раз, (за исключением площадки №5 на которой эти величины были практически равны), во второй год в 1,5 - 8 раз (за исключением площадки № 7 - по той же причине).

Продукционный процесс в степных горевших и негоревших сообществах в основном характеризовался наиболее интенсивным приростом зеленой фитомассы в весенне-летний период, а именно с мая по июнь, позже прирост снижался. Этот период характеризуется развитием и цветением основных доминантов – плотнодерновинных злаков *Stipa zalesskii*, *S. lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Helictotrichon desertorum*. Наибольшая часть разнотравья также продуцировала зеленую фитомассу в весенне-летний период. У полукустарничков в зависимости от фенологических особенностей чистая первичная продукция увеличивается в начале или в конце вегетационного сезона.

Наиболее быстро после выгорания в растительных сообществах восстанавливалось разнотравье, т.к. его запасы и в первый, и во второй год очень близки к запасам контрольных сообществ. Статистических различий между запасами живого разнотравья горевших и контрольных участков в течение двух лет по непараметрическому *U*-критерию Манна-Уитни (при $\alpha < 0,05$) не выявлено.

Отмирание листьев, стеблей, цветков происходит в течение всего вегетационного периода. Прирост ветоши (ΔD) в 2015 г. в горевших сообществах изменялся от 56 до 133 г/м²·год, на следующий год – от 67 до 178 г/м²·год, в контрольных фитоценозах – в 2015 г. от 103 до 509 г/м²·год, в 2016 г. от 146 до 430 г/м²·год (Таблица 4). В первый год после пожара из-за небольшого количества зеленой фитомассы на горевших участках по сравнению с контрольными сообществами, образовывалось и меньшее количество ветоши. Прирост ветоши (ΔD) в контрольных фитоценозах в 2015 г. в 1,5-4 раза, а в 2016 г. в 1,3-3,5 раза больше этого показателя на горевших участках. ΔD сильно зависит от фенологических особенностей различных видов степных растений. Прирост ветоши был отмечен во все периоды, он возрастал в поздне-летний и осенний период, что связано с переходом основной части растений в стадию покоя и отмирания надземных органов.

Прирост подстилки (ΔL) в горевших сообществах в первый год после пожара был очень мал и изменялся от 12 до 83 г/м²·год. В 2015 г. по мере восстановления сообществ повышались запасы живой фитомассы, которая в течение вегетационного периода переходила в ветошь и способствовала приросту подстилки. В 2016 г. интенсивность перехода ветоши в подстилку увеличилась в 1,1-10 раз, и колебалась в разных сообществах от 88 до 148 г/м²·год. В контрольных сообществах прирост подстилки изменялся от 125 до 329 г/м²·год в 2015 г., в 2016 г. от 184 до 339 г/м²·год (Таблица 4). В 2016 г. он увеличился во всех фитоценозах в 1,1-2 раза,

но при сравнении пар площадок (горевшая - негоревшая) видно, что в каждой из них это увеличение было больше выражено в горевших фитоценозах, чем в негоревших.

Количество степного войлока сильно подвержено сезонной изменчивости, обусловленной различной скоростью накопления и разложения опада. Наибольший прирост подстилки был отмечен поздне-летний, осенний и весенний период. В контрольных сообществах прирост подстилки в 2015 г. в 2-10 раз был больше этого показателя на горевших участках, в 2016 г. – в 1,5 до 3 раза.

Величины минерализации (ΔM) в 2015 г. варьировали в горевших сообществах от 6 до 61 г/м²·год, в 2016 г. – от 38 до 137 г/м²·год. Минерализация подстилки в горевших фитоценозах была небольшой, что прежде всего связано с малыми запасами подстилки. В контрольных сообществах в 2015 г. величина минерализации в разных фитоценозах изменялась от 69 до 321 г/м²·год, в 2016 г. – от 79 до 260 г/м²·год (Таблица 4).

Наиболее интенсивное разложение подстилки (ΔM) отмечено в 2015 г. в весенний, ранелетний период, когда увеличение количества осадков (см. Таблицу 2) приводило к активизации минерализационных процессов в сообществах. В 2016 г. минерализация растительных остатков происходила в течение всего вегетационного периода, однако в позднелетний, осенний период она шла интенсивнее, за счет увеличения количества осадков и пополнения блока мортмассы (см. Таблицу 2). В большинстве исследованных фитоценозов процесс минерализации более интенсивен во влажный 2016 год, чем в засушливый 2015 г., за исключением негоревших площадок № 4, 5 и горевшей № 4 площадки, где в 2015 г. минерализация шла интенсивней. В 2015 г. величины минерализации были в 1,5-22 раза выше в контрольных сообществах по сравнению с горевшими, кроме негоревшей площадки № 1, где минерализация была минимальной. В 2016 г. величины минерализации возросли как на контрольных, так и на горевших участках, первые превышали вторые в 2-7 раз.

Из приведенного выше анализа видно, что отклонения от общих тенденций в динамике минерализации происходят на антропогенно нарушенных в прошлом участках (№ 1, 4, 5).

Запасы подземной фитомассы определялись только на участках № 5, 6 в весенний, летний и осенний период, поэтому продукция рассчитывалась в два периода: с мая по июнь и с июня по сентябрь.

Продукция подземной фитомассы в 2015 г. на контрольных площадках изменялась в пределах 525-1100 г/м²·год, на горевших – 562-596 г/м²·год. На следующий год в контрольных фитоценозах она варьировала от 177 до 380 г/м²·год, а в горевших сообществах величина доходила до 232 г/м²·год (Таблица 5).

Таблица 5. Интенсивность продукционно-деструкционных процессов в подземной части фитоценозов

Год	2015				2016			
Площадь Параметр	5А	5Б	6А	6Б	5А	5Б	6А	6Б
ΔR (BNP)	562	525	596	1100	232	177	0	380
ΔV	240	142	426	618	199	160	299	290
ΔW	0 ³	70	303	581	0	100	319	340

Интенсивность продукционного процесса в блоке подземной фитомассы различалась на двух горевших площадках. На площадке № 5 продукция была выше контрольных сообществ в течение двух лет, а на площадке № 6 ниже. Это можно было бы связать с фитоценотической структурой горевших и контрольных сообществ участка № 5 в 2015 г., где в горевших фитоценозах проективное покрытие разнотравья, которое этот период играет значительную роль и в формировании надземной фитомассы было больше по сравнению с контрольным фитоценозом (за счет возросшего обилия *Galium octonarium*, *Hedysarum argyrophyllum*, *Potentilla glaucescens* и др.), что влияет и на увеличение подземной продукции. Проективное покрытие остальных групп на горевшей площадке в 2015 г., было меньше значений контрольных. Однако во второй год исследования проективное покрытие всех жизненных форм на контрольном участке было выше, чем на горевшем, хотя интенсивность продукции по-прежнему была больше на гари.

На участке № 6 в течение двух лет подземная продукция негоревшего фитоценоза была больше горевшего, как и совокупные величины проективного покрытия различных фракций фитоценоза.

Различия в интенсивности продукционного процесса разных мониторинговых участков могут быть связаны: с характером рельефа участок № 5 – пологонаклонная равнина, а № 6 – вершина увала; с прошлым хозяйственным использованием территории площадка № 5 – старовозрастная залежь, на площадке № 6 – целинная степь, с различиями в фитоценотической структуре растительный покров площадки № 5 представлен фитоценозом формации *Stipeta lessingiana*, площадки № 6 – *Stipeta zaleskii*.

В 2015 г. продукция подземной фитомассы горевшего сообщества на площадке № 5 незначительно превышала продукцию контрольного, что может быть связано с тем, что отмиранием части живых подземных органов после пожара и необходимости компенсации этого в весенний период. На площадке № 6, продукция контрольного сообщества была

³ За ноль принята интенсивность по условиям методики минимальной оценки интенсивности процессов образования и разложения растительной органической массы (Базилевич, Титлянова, 1978).

практически в два раза больше продукции горевшего фитоценоза. Прирост живых корней наиболее интенсивен в весенне-летний период, когда уже сформировалась надземная фитомасса злаков, а после чего начинает активно продуцироваться подземная фитомасса, у разнотравья надземная и подземная фитомасса продуцируются одновременно в этот же период (Титлянова, 1988; Шатохина, 1987).

Прирост мертвой подземной фитомассы (ΔV) в 2015 г. на контрольных участках менялся в пределах 142-618 г/м²-год, в горевших от 240 г/м²-год до 426 г/м²-год. Из полученных данных (Таблица 5) видно, что горевшие фитоценозы характеризуются высокими значениями показателя, описывающего переход живых корней в мертвые.

На следующий год ΔV в горевших сообществах составлял 199-299 г/м²-год, в контрольных фитоценозах он изменялся от 160 г/м²-год до 290 г/м²-год. В этот год на участке № 6 в контрольных и горевших сообществах ΔV был практически равен, а на участке № 5 в горевших фитоценозах в 1,2 больше, чем на негоревших. Возможно, определенное значение для выравнивания величин ΔV в подвергавшихся пожару и контрольных фитоценозах имеет то, что участок № 5 представляет собой старовозрастную залежь, а участок № 6 – целинный. В последнем ΔV быстрее достигал соответствия со значениями в контрольном фитоценозе. При этом на контрольных участках ΔV возрастает во второй половине вегетационного сезона, а на горевших в первой половине.

В подземной сфере процесс продукции и прирост мертвых корней интенсивнее шел на участке №5 в горевшем фитоценозе, а на участке № 6 – в негоревшем.

Минерализация (ΔW) подземной фитомассы в горевших сообществах в первый год после пожара достигала 303 г/м²-год, во второй год - 319 г/м²-год, в контрольных от 70 до 518 г/м²-год и от 100 до 340 г/м²-год соответственно. В оба года исследования величины минерализации в контрольных сообществах были выше, чем горевших. Процесс минерализации равномерно протекал в течение всего вегетационного сезона, явного преобладания по месяцам не выявлено.

Общая продукция (NPP) в контрольных сообществах в 2015 г. изменялась от 637 до 1241 г/м²-год, в 2016 г. от 395 до 576 г/м²-год. На второй год после пожара она снизилась в 1,5-2 раза. В горевших сообществах в 2015 г. варьировала от 672 до 707 г/м²-год, во второй год чистая первичная продукция изменялась от 95 до 258 г/м²-год, продукция снизилась с 2015 по 2016 г. в 2,5-7 раз. Общая первичная продукция контрольных сообществ в течение двух лет закономерно была больше продукции горевших участков, за исключением площадки № 5, где она немного отличалась в большую сторону на контрольном участке за счет небольшой разницы BNP при почти одинаковой ANP (Таблица 6).

Данные, характеризующие продукционный процесс за 2015-2016 гг.

Год	2015				2016			
Площадь Параметр	5А	5Б	6А	6Б	5А	5Б	6А	6Б
ANP	110	112	111	141	26	218	95	196
BNP	562	525	596	1100	232	177	0	380
NPP	672	637	707	1241	258	395	95	576

Величины продукции, прироста и убывания компонентов надземной фитомассы после пожара в оба года выше в контрольных фитоценозах. При общей тенденции большинства фитоценозов во второй год исследования к снижению надземной продукции и накоплению подстилки, первый процесс интенсивнее проходил в горевших фитоценозах, подвергавшихся в прошлом антропогенному воздействию, а во второй – практически во всех горевших сообществах. В подземной сфере на горевшей площадке № 5 и на контрольной площадке № 6 более интенсивно происходили процессы продукции и увеличивался прирост мертвых корней. Процессы минерализации в подземном ярусе весь период исследования были интенсивнее на контрольных участках

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе выполнения задач диссертационной работы выявлены некоторые особенности постпирогенного изменения степных фитоценозов, в том числе динамики запасов надземной, подземной фитомассы и продукционно-деструкционных процессов, которые могут учитываться при оптимизации сохранения степных ООПТ, а также организации, проведении и интерпретации результатов научных исследований на их территории. Результаты проведенного исследования дополняют данные о воздействии пожаров на растительный покров степей, на их основании можно сделать следующие **выводы**:

1. В первые два года после пожара полного восстановления растительного покрова степей не происходит: ряд характеристик горевших фитоценозов (общее проективное покрытие, обилие и покрытие отдельных видов, общие запасы надземной фитомассы, запасы мортмассы, общие запасы ветоши, запасы ветоши злаков, запасы подстилки) не достигают соответствия таковым на контрольных участках.

2. В первые годы после пожара на горевших участках возрастает обилие эфемероидов, а местами и некоторых полукустарничков, наиболее динамичными компонентами флористического состава сообществ являются двулетники и однолетники. В результате выгорания растительного покрова может происходить смена доминантов и содоминантов растительных сообществ, при этом на второй год исследования возврата к исходной структуре доминирования не происходит. Чаще всего в степных сообществах при угнетении после пожара ковылей место доминанта занимает *Festuca valesiaca*.

3. Общие запасы надземной фитомассы и мортмассы всех исследованных фитоценозов после пожара во все годы исследования ниже, чем на контрольных участках. После пожара наблюдается изменение характера сезонной динамики надземной фитомассы и некоторых ее компонентов, а также смещаются сезонные пики накопления. Запасы живой фитомассы достигают контрольных или близких к ним значений быстрее, чем мортмассы. В структуре мортмассы горевших фитоценозов преобладает ветошь (тогда как в контрольных фитоценозах – преимущественно подстилка). Различия между величиной надземной мортмассы и живой фитомассы всегда значительно больше в негоревших фитоценозах.

4. Величины общих запасов подземной фитомассы, а также запасов подземной живой фитомассы и мортмассы контрольных и горевших сообществ в течение двух лет очень близки и при статистической обработке данных значимых различий не показывают (по критерию Манна-Уитни, $\alpha=0,05$). Однако в первый год после пожара сезонная динамика подземной мортмассы на горевших участках отличается по сравнению с контрольными. Разница между запасами

подземной и надземной фитомассы в оба года выше в горевших фитоценозах, но во второй год существенно сокращается.

5. Величины продукции, прироста и убывания компонентов надземной фитомассы после пожара в оба года выше в контрольных фитоценозах. При общей тенденции большинства фитоценозов во второй год исследования к снижению надземной продукции и накоплению подстилки, первый процесс интенсивнее проходит в горевших фитоценозах, подвергавшихся в прошлом антропогенному воздействию, а во второй – практически во всех горевших сообществах. Процессы минерализации в подземной сфере весь период исследования интенсивнее на контрольных участках.

6. Особенности процессов динамики степной растительности после пожара связаны с антропогенным воздействием на растительный покров, оказывавшимся до пожара (выпас, распашка) даже в отдаленный период (более 25 лет), которое сказывается на особенностях послепожарного изменения флористического состава, запасов живой надземной фитомассы и ее компонентов, процессах продукции и деструкции в фитоценозах.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абатуров, Б.Д. Роль выпаса животных и степных палов в круговороте азота и зольных элементов в степных пастбищных экосистемах / Б.Д. Абатуров, Н.Ю. Кулакова // Арид. экосистемы. – 2010. – Т. 16. – № 2 (42). – С. 54-64.
2. Абдулина, К.Х. Влияние разных сроков пала на видовой состав степных сообществ / К.Х. Абдулина, У.Б. Юнусбаев, С.И. Янтурин // В сборнике: VI Международной научно-практической конференции «Природноресурсный потенциал, экология и устойчивое развитие регионов России» – Пенза: РИО ПГСХА, 2008. – С. 3-5.
3. Алиев, С.А. Условия накопления и природа органического вещества почв / С.А. Алиев. – Баку: АН АССР, 1966. – 281 с.
4. Анилова, Л.В. К вопросу о влиянии пирогенного фактора на растительный покров степей Оренбургского Предуралья / Л.В. Анилова, Т.С. Шорина, Е.В. Пятина // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2011. – № 12 (134). – С. 19–20.
5. Артамонов, А.А. Ковыль перистый на режимных участках заповедника «Галичья гора» / А.А. Артамонов // Степи Северной Евразии: стратегии сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке. Материалы II Международного симпозиума. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ», 2000. – С. 50-52.
6. Базилевич, Н.И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных каштановых почвах и солонцах / Н.И. Базилевич // Проблемы почвоведения. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – С. 148-206.
7. Базилевич, Н.И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов, Л.Е. Родин, Н.И. Нечаева, Ф.И. Левин. – М.: Мысль, 1978. – 183 с.
8. Базилевич, Н.И. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем / Н.И. Базилевич, О.С. Гребенщиков, А.А. Тишков. – М.: Наука, 1986. – 296 с.
9. Базилевич, Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии / Н.И. Базилевич. – М.: Наука, 1993. – 293 с.
10. Бейдеман, И.Н. Итоги наблюдений над восстановлением растительности после пожара / И.Н. Бейдеман // Тр. Бот. инст. Аз. ФАН. – 1940. – № 9. – С. 15-22.
11. Белякова, О.И. Многолетняя динамика разложения растительного опада в основных экосистемах Центральной лесостепи : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Белякова Ольга Ивановна. – Воронеж, 2001. – 201 с.
12. Бегучев, П.П. Влияние выжигания на растительность залежных угодий / П.П. Бегучев // Тр. Саратовской обл. оп. станции по животноводству. – 1939. – Вып. 1. – С. 213-222.

13. Блохин, Е.В. Экология почв Оренбургской области: Почвенные ресурсы, мониторинг, агро-экологическое районирование / Е.В. Блохин. – Екатеринбург: УрО РАН, 1997. – 228с.
14. Борисов, А.А. Климаты СССР / А.А. Борисов. М.: Просвещение, 1967. – 296 с.
15. Борисова, И.В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана / И.В. Борисова // Биология и экология растений целинных районов Казахстана. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 64-100.
16. Борисова, И.В. Сезонная динамика растительного сообщества. / И.В. Борисова // Полевая геоботаника. Т. 4. – Л.: Наука, 1972. – С. 5-95.
17. Борисова, И.В. Динамика численности и возрастного состава ценопопуляций дерновинных злаков в пустынных степях Центрального Казахстана / И.В. Борисова, Т.А. Попова // Ботанический журнал. – 1972. – Т. 57. – № 7. – С. 779-793.
18. Борисова, И.В. Фенологическое развитие растений / И.В. Борисова // в кн.: Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. – Л.: Наука, 1976. – С. 40-50.
19. Борисова, И.В. Влияние пожара на растительность участка / И.В. Борисова, Т.К. Гордеева // в кн.: Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. – Л.: Наука, 1976. – С. 86-89.
20. Буйволов, Ю.А. Анализ отечественного и зарубежного опыта управления пожарами в степях и связанных с ними экосистемах, в частности, в условиях ООПТ / Ю.А. Буйволов, Е.П. Быкова, В.С. Гавриленко, А.В. Грибков, Ю.А. Баженов, А.П. Бородин, О.А. Горошко, В.Е. Кирилюк, О.В. Корсун, М.Л. Крейндли, Г.В. Куксин, З.Н. Рябинина З.Н. – М.: Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, 2013. – 140 с.
21. Вальтер, Г. Основы ботанической географии / Г. Вальтер, В. Алексин. – М.; Л.: Биомедгиз, 1936. – 715 с.
22. Веденьков, Є.П. Динаміка корінних фітоценозів заповідного степу «Асканія-Нова» / Є.П. Веденьков, В.Г. Водоп'янова // В кн.: Рослинні багатства заповідного степу і ботанічного парку «Асканія-Нова». – Київ: Наук. думка, 1974. – С. 209-211.
23. Веденьков, Е.П. О роли пирогенного фактора в динамике растительности степи «Аскания-Нова» / Е.П. Веденьков // Тр. междунар. конф. "Rezumatelucrarilor Simpozionului jubilar "Reservatia naturala «Codrii». (19-20 sept. 1996). – Lozova. – 1996. – С. 185-188.
24. Гавриленко, В.С. Степной пожар в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» имени Ф.Э. Фальц-Фейна / В.С. Гавриленко // Степной бюллетень. – 2005. – № 19. – С. 26-27.

25. Гавриленко, В.С. Современные режимы заповедной степи «Аскании-Нова» и некоторые результаты их влияния на сохранения биоразнообразия / В.С. Гавриленко // Заповідна справа в Україні. – 2008. – Т. 14. – Вып. 1. – С. 53-61.
26. Горшкова, А.А. Пастбища Забайкалья. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1973. – 160 с.
27. Гофман, О.П. Возрастная структура *Festuca valesiaca* s.l. (Poaceae) при влиянии пирогенного и пасквального факторов в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова»/ О.П. Гофман // Степи Северной Евразии: Материалы VII международного симпозиума. – Оренбург: ПД «Димур», 2015. – С. 270-272.
28. Данилов, В.И. Влияние различных регуляционных режимов на степные сообщества заповедника «Галичья гора» / В.И. Данилов, Т.В. Недосекина, Л.А. Сарычева, М.Н. Цуриков, О.В. Архарова, В.Ю. Недосекин // Изучение и сохранение природных экосистем лесостепной зоны. Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 70-летию Центрально-Черноземного заповедника (пос. Заповедный, Курская область, 22-26 мая 2005 г.) – Тула: ИП «Гри и К», – 2005. – С. 68–70.
29. Данилов, С.И. Пал в Забайкальских степях и его влияние на растительность/ С.И. Данилов // Вест. Дальневост. фил. АН СССР. – 1936. – № 21. – С. 63 – 81.
30. Дарбаева, Т.Е. Конспект флоры меловых возвышенностей Северо-Западного Казахстана / Т.Е. Дарбаева. – Уральск: РИО ЗКГУ им. М. Утемисова, 2002. – 132 с.
31. Дапылдай, А.Б. Динамика видового состава под влиянием пирогенного фактора в луговой степи Центрально-Тувинской котловины / А.Б. Дапылдай // Природные системы и экономика приграничных территорий Тувы и Монголии: фундаментальные проблемы, перспективы рационального использования: Материалы Молодёжн. науч. конф. с междунар. участием. – Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2012. – С. 116–117.
32. Дапылдай, А.Б. Динамика пирогенной степной растительности Тувинской котловины / А.Б. Дапылдай // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2016, – № 12, – С. 959-961.
33. Джапова, Р.Р. Воздействие пожара на динамику популяций доминантов злаково-белопопынного сообщества / Р.Р. Джапова // Особь и популяция – стратегия жизни: Сб. материалов IX Всеросс. популяционного семинара. Ч. 1. (2-6 октября 2006 г.). – Уфа: Издательский дом ООО «Вилли Окслер», 2006. – Т.1. – С. 316-321.
34. Дрогобыч, Н.Е. Постпирогенная динамика надземной фитомассы степных фитоценозов Причерноморья / Н.Е. Дрогобыч // Степи Северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке: Материалы II Междунар. симп. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ», 2000. – С. 148–150.

35. Дубинин, М.Ю. Оценка современной динамики пожаров в аридных экосистемах по материалам космической съемки (на примере Черных земель) / М.Ю. Дубинин, А.А. Лущкина, Ф.К. Раделоф // Аридные экосистемы. – 2010. – № 16 (3). – С. 5-16.
36. Дымова, Т.В. Особенности восстановления растительного покрова после пожара на песчаных почвах дельты Волги / Т.В. Дымова // Юг России: экология, развитие. – 2008. – № 4. – С. 70-75.
37. Евсеев, В.И. Рациональная система использования пастбищ в сухой и засушливой степи [Текст] / В.И. Евсеев / под ред. Б.П. Каткова. – М.; Куйбышев: Куйбышевское краевое издательство, 1935. – 72 с.
38. Егорова, Т.В. Осоки (*Сагex L.*) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР. / Т.В. Егорова / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. – СПб.: С.-Петерб. гос. хим.-фармацевт. акад.; Сент-Луис : Миссур. ботан. сад, 1999. – 772 с.
39. Зданчук, В.А. Влияние выжигания на степную растительность и улучшение пастбищных угодий / В.А. Зданчук, А.И. Артамонова // Сборник «Кормодобывание». – Оренбург: Оренбургское книжно-журнальное издательство, – 1938. – С. 3-20.
40. 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.: Интеграция, 1999 а. – 2 л.
41. Зоны и типы поясности. Пояснительный текст и легенда к карте м. 1 : 8 000 000 / Под ред. Г.Н. Огуреевой. – М.: Интеграция, 1999 б. – 64 с.
42. Иванов, В.В. К вопросу о роли степных пожаров / В.В. Иванов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1952. – Т. 57. – Вып. 1. – С. 62-69.
43. Иванов, В.В. Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова / В.В. Иванов – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – 288 с.
44. Ильина, В.Н. Пирогенное воздействие на растительный покров / В.Н. Ильина // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2011. – Т. 20. – №2. – С.4-30.
45. Имескенова, Э.Г. Влияние пирогенного фактора на особенности структуры и продуктивность луго-степных сообществ юго-западного Забайкалья / Э.Г. Имескенова, В.И. Молчанов, А.Б. Бутуханов // Вестник Бурятской сельскохозяйственной академии им. В.Р. Филиппова. – 2011. – № 4. – С. 82-89.
46. Калинина, А.В. Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики / А.В. Калинина. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – 103 с.

47. Калмыкова, О.Г. Факторы, определяющие разнообразие и особенности растительного покрова Буртинской степи / О.Г. Калмыкова // Степи Северной Евразии: Материалы IV международного симпозиума. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2006. – С. 333-337.
48. Калмыкова, О.Г. Растительный покров залежей «Буртинской степи» / О.Г. Калмыкова // Вестник ОГУ. Специальный выпуск (67): «Ключевые природные территории степной зоны Северной Евразии». – 2007. – С. 100-105.
49. Калмыкова, О.Г. Закономерности распределения степной растительности «Буртинской степи» (Госзаповедник «Оренбургский») : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Калмыкова Ольга Геннадьевна. – СПб., 2008. – 230 с.
50. Калмыкова, О.Г. О растительном покрове Госзаповедника «Оренбургский» / О.Г. Калмыкова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. – Т. 14, – №1 (4). – С. 1024-1026.
51. Кандалова, Т.Г. Влияние степных пожаров на настоящие и луговые степи госзаповедника «Хакасский» / Т.Г. Кандалова // Степной бюллетень. – 2007. – № 23-24. – С. 19-24.
52. Красная книга почв Оренбургской области / А.И. Климентьев, А.А. Чибилёв, Е.В. Блохин, И.В. Грошев. – Екатеринбург, 2001. – 295 с.
53. Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР / Под. ред. Сукачева В.Н., Лавренко Е.М., Ларина И.В. – М.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1952. – 191 с.
54. Комаров, Н.Ф. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей [Текст] / Н.Ф. Комаров. – Москва: Географгиз, 1951. – 328 с.
55. Кононова, М.М. Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. – М.: АН СССР, 1963. – 314 с.
56. Кудрявцев, А.Ю. Влияние пожаров на экосистемы «Попереченской степи» / А.Ю. Кудрявцев // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: Материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А.А. Уранова. – Пенза: Пензенский государственный университет, 2016. – С. 242–244.
57. Куликов, П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) / П. В. Куликов. – Екатеринбург; Миасс: «Геотур», 2005. — 537 с.
58. Лавренко, Е.М. Степи СССР/ Е.М. Лавренко // Растительность СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, – 1940. – Т.2. – С.1-265.

59. Лавренко, Е.М. Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской области) / Е.М. Лавренко // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35. – № 1. – С. 77 – 78.
60. Ларин, И. В. Кормовые угодья и основы кормодобывания в молочно-зерновой зоне Западной Сибири / И.В. Ларин. – Омск: Омск. кн. изд-во, 1933. – 252 с.
61. Ларин, И.В. Рационализация использования и улучшение сенокосов и пастбищ в лесостепных, степных и пустынных районах СССР / И.В. Ларин // Сб. «Вопросы кормодобывания». – М., ВАСХНИЛ, – 1937. – Вып. 21. – С. 26-31.
62. Ларин, И.В. Кормовые угодья полупустынь и пустынь СССР, их рациональное использование и улучшение / И.В. Ларин // Сб. «Освоение пустынь, полупустынь и высокогорий». – М.: ВАСХНИЛ, 1939. – С. 23-24.
63. Ларин, И.В. Предварительные итоги стационарных исследований Центрально-Казахстанского пустынного отряда Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР / И.В. Ларин // Советская ботаника. – 1941. – № 1-2. – С. 153-161.
64. Летопись природы Госзаповедника «Оренбургский» за 1992-2006 гг. Кн. 1-14. – Оренбург, – 1993-2007.
65. Лысенко, Г.Н. Стабильность степных фитоценоструктур: термодинамический аспект / Г.Н. Лысенко // Степи Северной Евразии: Материалы IV международного симпозиума. – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», – 2006. – С. 449-451.
66. Лысенко, Г.Н. Пирогенные аспекты абиотической регуляции степных резерватных экосистем / Г.Н. Лысенко // Экологія та ноосферологія. – 2008. – Т. 19. – № 1–2. – С. 143-147.
67. Малышева, Г.С. Пожары и их влияние на растительность сухих степей/ Г.С. Малышева, П.Д. Малаховский // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85, – № 1. – С.96-103.
68. Мальцев, А.И. Фитосоциологические исследования в Каменной степи (к вопросу о происхождении и сменах растительности степей) / А.И. Мальцев // Труды Бюро по прикладной ботанике и селекции. – 1923. – Т. 13. – Вып. 2. – С. 135–254.
69. Мартынова, Л.В. Сравнительная оценка воздействия пирогенного фактора на растительный покров степной зоны / Л.В. Мартынова // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 6. – С 112-119.
70. Матецкая, А.Ю. Влияние ранневесеннего пожара на видовой состав различных растительных ассоциаций сухой степи (на примере заповедника «Ростовский») / А.Ю. Матецкая // Роль особо охраняемых территорий в сохранении биоразнообразия: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 10-летию Государственного

природного заповедника «Ростовский». Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского государственного университета, 2006. – С. 221-226.

71. Мирошниченко, Ю.М. Влияние выжигания на тырсовые степи в МНР./ Ю.М. Мирошниченко // Ботанический журнал. – 1971. – Т. 56. – № 6. – С. 857-863.

72. Мячина, К.В. Анализ пожарных рисков в регионе (на примере Оренбургской области) / К.В. Мячина // Вестник ОГУ.– 2011. – № 12 (17-136). – С. 180-182.

73. Овчарова, Н.В. Продуктивность надземной фитомассы травяных сообществ Алтайского края в ходе восстановительной сукцессии / Н.В. Овчарова, Т.А. Терехина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы XIII Междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул: [Концепт], 2014. – С. 148–152.

74. Опарин, М.Л. Влияние палов на динамику степной растительности / М.Л. Опарин, О.С. Опарина // Приволжский экологический журнал – 2003. – № 2. – С. 158-171.

75. Опыт организации мониторинговых исследований изменений степных экосистем после пожара: подходы и методы : монография / А.Г. Бакиев, А.С. Балкин, Е.В. Барбазюк, Л.В. Галактионова, Р.А. Горелов, Г.Х. Дусаева, О.Г. Калмыкова, Н.О. Кин, А.А. Клёнина, Н.В. МаксUTOва, В.А. Немков, В.М. Павлейчик, А.О. Плотников, Д.Г. Поляков, О.В. Сорока, Ю.А. Хлопко, Ю.А. Храмова, О.С. Ширяева, О.А. Шумяцкая; под. общ. ред. О.Г. Калмыкова, О.В. Сорока. – Оренбург: ООО Типография «Южный Урал», 2017. –108 с.

76. Осичнюк, В.В. Вплив випалювання на степову рослинність / В.В. Осичнюк, Г.Г. Істоміна // Укр. ботан. журн. – 1970. – Т. 27. № 3. – С. 284-290.

77. Павлейчик, В.М. Пространственно-временная структура пожаров на заповедном участке «Буртинская степь» / В.М. Павлейчик // Бюллетень Оренбургского научного центра УРО РАН. – 2015. – № 4. – С. 1-12.

78. Павлейчик, В.М. Многолетняя динамика природных пожаров в степных регионах (на примере Оренбургской области) / В.М. Павлейчик // Вестник ОГУ. – 2016. – № 6 (194). – С. 74-80.

79. Павлейчик, В.М. Особенности микроклиматического режима степных гарей на заповедном участке «Буртинская степь» / В.М. Павлейчик, О.Г. Калмыкова, О.В. Сорока // Проблемы региональной экологии. – 2016. – № 4. – С. 69-74.

80. Плаксина, Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона / Т.И. Плаксина. – Самара: Самарский ун-т, 2001. – 388 с.

81. Полевая геоботаника. Т. III. / под общей редакцией Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.: Издательство Акад. Наук СССР, 1964. – 530 с.

82. Полевая геоботаника. Т. IV. / под общей редакцией Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – Л.: Наука, 1972. 330 с.

83. Попов, А.В. Степные пожары и сохранение биоразнообразия ООПТ Северного Прикаспия / А.В. Попов // Заповедное дело: проблемы охраны и экологической реставрации степных экосистем: Материалы международной конференции, посвященной 15-летию государственного заповедника «Оренбургский». – Оренбург: ИПК «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», – 2004. – С. 152-153.
84. Попова, Т.А. Влияние пожара на растительность участка / Т.А. Попова, Т.К. Гордеева // Биоконплексные исследования в Казахстане. Ч. 3. Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. – Л.: Наука, 1976. – С. 150-152.
85. Природно-ресурсный потенциал и проектируемые объекты заповедного фонда Западно-Казахстанской области / Петренко А.З., Джубанов А.А., Фартушина М.М., Иркалиева Р.М., Рамазанов С.К., Сдыков М.Н., Дарбаева Т.Е., Кольченко О.Т., Чернышов Д.М. – Уральск: Изд-во Западно-Казахстанский гуманитарный университет им. А.С. Пушкина, 1998. – 176 с.
86. Работнов, Т.А. О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова / Т.А. Работнов // Ботанический журнал. – 1978. – Т. 63. – № 11. – С. 1605-1611.
87. Работнов, Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – 3-е изд. перераб. и доп. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 350 с.
88. Родин, Л.Е. Выжигание растительности как прием улучшения злаково-полынных пастбищ / Л.Е. Родин // Советская ботаника. – 1946. – № 3. – С.147-162.
89. Родин, Л.Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот азота и зольных элементов в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич. – М.; Л.: Наука, 1965. – 223 с.
90. Родин, Л.Е. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах [Текст] / Л.Е. Родин, Н. П. Ремезов, Н. И. Базилевич. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. – 143 с.
91. Родин, Л.Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны / Л.Е. Родин // Ботанический журнал – 1981. – Т. 66, № 12. – С. 1673-1684.
92. Рожанец-Кучеровская, С.Е. Очерк растительности Оренбургской губернии / С.Е. Рожанец-Кучеровская. – Оренбург: 5-я Гостип. Полиграфтреста, 1926. – 16 с.
93. Романова, И.П. Структура надземной и подземной фитомассы и ее связь с почвенным органическим веществом в степях Тувы: На примере Убсу-Нурской котловины : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Романова Ирина Петровна. – Томск, 2002. – 213 с.
94. Рябинина, З.Н. Растительный покров степей Южного Урала (Оренбургская область) / З.Н. Рябинина. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2003. – 224 с.

95. Рябина, З.Н. Определитель сосудистых растений Оренбургской области / З.Н. Рябина, М.С. Князев. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. – 758 с.
96. Рябина, З.Н. Роль степных пожаров в формировании растительного покрова Южного Урала / З.Н. Рябина, С.И. Янтурин, С.Н. Рябцов, К.Х. Абдулина, У.Б. Юнусбаев. – Уфа: АН РБ, Гилем, 2010. – 219 с.
97. Рябина, Н.О. Влияние пожаров на геосистемы сухих степей Донского природного парка Волгоградской области [Электронный ресурс] / Н.О. Рябина // Режимы степных особо охраняемых природных территорий: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 130-летию со дня рождения профессора В.В. Алехина. – Курск, 2012. – Режим доступа: <http://docplayer.ru/27911137-Rezhimy-stepnyh-osoboohranyaemyh-prirodnih-territoriy.html>.
98. Рябина, Н.О. Природные и антропогенные факторы изменчивости динамики биопродуктивности геосистем целинных типчаково-ковыльных степей восточно-донской гряды/ Н.О. Рябина // Вестник Волгоградского государственного университета Серия 11. Естественные науки. – 2013. – № 2 – С. 62-67.
99. Рябина, Н.О. Влияние пожаров на степные ландшафты Восточно-Донской гряды / Н.О. Рябина // Антропогенная трансформация геопространства: история и современность: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., (28-29 апр. 2014 г.) / ред. кол.: С.Н. Канищев. – Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2014. – С. 41 - 48.
100. Рябцов, С.Н. К вопросу об истории изучения восстановления степной растительности после пирогенной нагрузки / С.Н. Рябцов // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Материалы II междунар. конф. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2002. – С. 106-107.
101. Рябцов, С.Н. Влияние пирогенной нагрузки на растительность степи / С.Н. Рябцов, М.А. Сафонов // Тр. Ин-та биоресурсов и прикладной экологии. Выпуск 2. – Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2002. – С. 41-42.
102. Рябцов, С.Н. Влияние пирогенной нагрузки на растительный покров степи Южного Предуралья : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.05 / Рябцов Сергей Николаевич. – Оренбург, 2005. – 203 с.
103. Рябцов, С.Н. Динамика структуры растительных сообществ под воздействием пала / С.Н. Рябцов // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Материалы III междунар. научной конф. – Оренбург: Принтсервис, 2006. – С. 101-103.
104. Савиннова, Н.И. Корневая система растительности целинных участков степей Заволжья и новый метод ее изучения / Н.И. Савиннова, Н.А. Панкова – в кн. памяти академика В.Р. Вильямса. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942. – С. 177-218.

105. Самбуу, А.Д. Сукцессии растительных сообществ в травяных экосистемах Тувы : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.01 / Самбуу Анна Доржуевна. – Новосибирск, 2014. – 382 с.

106. Самбуу, А.Д., Проблема лесных и степных пожаров на территории Республики Тыва [Электронный ресурс] / А.Д. Самбуу, Н.Г. Хомушку // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 2-2. – Режим доступа: <http://science-education.ru/ru/article/view?id=21607>.

107. Самбуу, А.Д. Пожары степной растительности на территории Тувы и их последствия/ А.Д. Самбуу, А.Б. Дапылдай //Сохранение разнообразия растительного мира Тувы и сопредельных регионов Центральной Азии: история, современность, перспективы: Материалы 1-й Международной научно-практической конференции. Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов Сибирского отделения Российской Академии наук; Отв. ред. А.Д. Самбуу. – Кызыл: ТувИКОПР СО РАН, 2016. – С. 135-141.

108. Сафронова, И.Н. Вопросы зональности и роль заповедников в их решении / И.Н. Сафронова, О.Г. Калмыкова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2012. —Т. 14. – № 1(6). – С. 1638-1641.

109. Сафронова, И.Н. Зональные закономерности растительного покрова равнин Европейской России и их отображение на карте / И.Н. Сафронова, Т.К. Юрковская // Ботанический журнал. – 2015, – Т. 100. – № 11. – С. 1121-1142.

110. Семенова-Тян-Шанская, А.М. Взаимоотношения между живой зеленой массой и мертвыми растительными остатками в луговых и степных сообществах / А.М. Семенова-Тян-Шанская // Журн. общ. биол. – 1960. – Т. 21. – № 2. – С. 145-151.

111. Семенова-Тян-Шанская, А.М. Динамика степной растительности / А.М. Семенова-Тян-Шанская – М.: Наука, 1966. – 172 с.

112. Семенова-Тян-Шанская, А.М. Накопление и роль подстилки в травяных сообществах / А.М. Семенова-Тян-Шанская. – Л.: Наука, 1977. – 191 с.

113. Серебряков, И.Г. Экологическая морфология растений / И.Г. Серебряков. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.

114. Скользнева, Л.Н. Некоторые вопросы охраны степных экосистем / Л.Н. Скользнева, Н.Я. Скользнев // Степи Северной Евразии. Эталонные степные ландшафты: проблемы охраны, экологической реставрации и использования. Материалы III междунар.симпоз. – Оренбург: ИКП «Газпромпечатъ» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2003. – С. 479-482.

115. Скользнева, Л.Н. Роль пирогенного фактора в трансформации степных и лесных экосистем / Л.Н. Скользнева, Т.В. Недосекина, Н.Я. Скользнев // Научный потенциал мира:

Материалы IX научной конференции. / Главный редактор: М.Л. Петков. – София: «Бял ГРАД-БГ» ООД (София), 2013. – С. 10–19.

116. Степной заповедник «Оренбургский»: физико-географическая и экологическая характеристика / отв. ред. А.А. Чибилёв. – Екатеринбург: УрО РАН, 1996. – 167 с.

117. Степные пожары и управление пожарной ситуацией в степных ООПТ: экологические и природоохранные аспекты. Аналитический обзор / И.Э. Смелянский, Ю.А. Буйволова, Ю.А. Баженов, Р.Т. Бакирова, Л.П. Боровик, А.П. Бородин, Е.П. Быкова, А.А. Власов, В.С. Гавриленко, О.А. Горошко, А.В. Грибков, В.Е. Кирилук, О.В. Корсун, М.Л. Крейншлин, Г.В. Куксин, Г.Н. Лысенко, Н.Ю. Полчанинова, А.И. Пуляев, О.В. Рыжков, З.Н. Рябинина, Т.Е. Ткачук / отв. ред. И.Э. Смелянский. – М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2015. – 144 с.

118. Степи Центральной Азии / И.М. Гаджиев, А.Ю. Королук, А.А. Титлянова, В.С. Андриевский, Б. Баяртогтох, Л.Г. Гришина, Н.П. Косых, Ч.О. Кыргыз, Н.П. Миронычева-Токарева, И.П. Романова, А.Д. Самбуу, И.Э. Смелянский. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 299 с.

119. Танфильев, В.Г. Опыты по выжиганию старой сухой травы в условиях степной зоны / В.Г. Танфильев // Советская ботаника. – 1936. – № 6. – С. 82-88.

120. Тарасов, В.В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей / В. В. Тарасов. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського нац. ун-ту, 2005. – 276 с.

121. Тереножкин, И.И. О влиянии пожаров на растительность полупустыни / И.И. Тереножкин // Природа. – 1936. – № 9. – С. 45 – 59.

122. Тецманн, Ф. Степные пожги и пожары в Таврической губернии / Ф. Тецманн // Земледельческая газета. – 1840. – № 43. – С. 16-23.

123. Тимошенко, В.А. Пожары в Хомутовской степи: причины, информация, последствия / В.А. Тимошенко, В.В. Тимошенко // Степной бюллетень. – 2007. – № 23-24. – С. 27-30.

124. Титлянова, А.А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах (методическое руководство) / А.А. Титлянова. – Новосибирск: Наука, 1971. – С. 136.

125. Титлянова, А.А. Изменение продуктивности степей при пастбищной нагрузке и при их восстановлении / А.А. Титлянова // Проблемы охраны генофонда и управление экосистемами в заповедниках степной и полупустынной зон.: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. (21-25 мая 1984 г.) – Аскания-Нова. – М., 1984. – С. 118-182.

126. Титлянова, А.А. Биологическая продуктивность травяных экосистем / А.А. Титлянова, Н.И. Базилевич, В.А. Снытко, С.С. Дубынина, Т.А. Копотева, Л.Н. Магомедова,

Н.П. Миронычева-Токарева, Л.Г. Нефедьева, Н.В. Семенюк, А.А. Тишков, Тран Ти, Ф.И. Хакимзянова, Н.Г. Шатохина, Е.И. Шмакова. – Новосибирск: Наука, 1988. – 134 с.

127. Титлянова, А.А. Корни, как компонент биоты почв Сибири в травяных экосистемах / А.А. Титлянова, Н.П. Косых, Н.П. Миронычева-Токарева // Почвоведение. – 1994. – № 12. – С. 43-50.

128. Титлянова, А.А. Подземные органы растений в травяных экосистемах / А.А. Титлянова, Н.П. Косых, Н.П. Миронычева-Токарева, И.П. Романова. – Новосибирск: Наука, 1996. – 128 с.

129. Титлянова, А.А. Сукцессии в травяных экосистемах / А.А. Титлянова, А.Д. Самбуу. / отв. ред. В.Г. Мордкович. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. – 191 с.

130. Титлянова, А.А. Новые оценки запасов фитомассы и чистая первичная продукция степных экосистем Сибири и Казахстана / А.А. Титлянова, С.В. Шибарева // Известия РАН, серия географическая. – 2017. – № 4. – С. 43-55.

131. Тишков, А.А. Пожары в степях и саваннах / А.А. Тишков // Вопросы степеведения. – 2003. – Вып. 4. – С. 9-22.

132. Ткачук, Т.Е. К изучению пирогенной динамики степной растительности Южной Даурии / Т.Е. Ткачук, М.С. Зябликова // Ботанические исследования в Даурском заповеднике. – 2007. – Вып. 4. – С. 235–246.

133. Ткачук, Т.Е. Динамика площадей степных пожаров на юге Даурии в первом десятилетии XXI века / Т.Е. Ткачук // Ученые записки Забайкальского государственного университета. Серия: Естественные науки. – 2015. – № 1 (60). – С. 72-79.

134. Ткачук, Т.Е. Разногодичная динамика степных пожаров в Даурии / Т.Е. Ткачук // – Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2-10. – С. 2185-2189.

135. Ткачук, Т.Е. Влияние экспериментального выжигания на структуру степных фитоценозов на юге Даурии / Т.Е. Ткачук, Ю.Ю. Денисова // Степи Северной Евразии. Материалы VII международного симпозиума. – Оренбург: ПД «Димур», 2015. – С. 847-849.

136. Ушачева, Т.И. Динамика накопления подземной фитомассы в почвах заповедника «Аскания-Нова» / Т.И. Ушачева // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова» ім. Ф.Е. Фальц-Фейна: Проблеми екомоніторингу та збереження біорізноманіття. – Асканія-Нова, 1998, – С. 136-139.

137. Фартушина, М.М. Движение вещества и энергии в растительных сообществах пустынно-степного комплекса Северного Прикаспия: Дис. .док. биолог, наук. А-А., 1996.

138. Федюнькин, Д.Ф. Влияние мертвых растительных остатков и степных пожаров на развитие растительности лесостепного Зауралья / Д.Ф. Федюнькин // Изв. естеств.-науч. ин-та при Молотовском гос. ун-те им. А.М. Горького. – 1953. – Т. 13. – Вып. 7. – С. 621 – 639.

139. Флора Восточной Европы. Т. 9. / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Мир и семья, 1994. – 456 с.
140. Флора Восточной Европы. Т. 10. / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Мир и семья, 2001. – 670 с.
141. Флора Восточной Европы. Т. 11. / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 536 с.
142. Флора Европейской части СССР. Т. 1. / Под ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1974. – 404 с.
143. Флора Европейской части СССР. Т. 2. / Под ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1976. – 236 с.
144. Флора Европейской части СССР. Т. 3. / Под ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1978. – 259 с.
145. Флора Европейской части СССР. Т. 4. / Под ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1979. – 355 с.
146. Флора Европейской части СССР. Т. 5. / Под ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1981. – 380 с.
147. Флора Европейской части СССР. Т. 6. / Под ред. А.А. Федорова. – Л.: Наука, 1987. – 254 с.
148. Флора Европейской части СССР. Т. 7. / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Наука, 1994. – 317 с.
149. Флора Европейской части СССР. Т. 8. / Под ред. Н.Н. Цвелева. – СПб.: Наука, 1989. – 412 с.
150. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.
151. Черепанов, С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С.К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 990 с.
152. Чибилев, А.А. Экологическая оптимизация степных ландшафтов / А.А. Чибилев. – Свердловск: УрО АН СССР, 1992. – 172 с.
153. Шагайпов М.М. Восстановительные сукцессии растительности на полупустынных естественных пастбищах, подвергнутых пирогенному воздействию / М.М.

Шагайпов, Г.К. Булахтина // Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. – 2011. – № 4 (24). – С. 1-5.

154. Шалыт, М.С. Степные пожары и их влияние на растительность / М.С. Шалыт, А.А. Калмыкова // Ботанический журнал. – 1935. – Т. 20. № 1 – С.101-110.

155. Шалыт, М.С. Методика изучения корневой системы травянистых полукустарниковых и кустарниковых растений и ценозов в естественных условиях М.С. Шалыт // Полевая геоботаника. (Науч.- метод. записки Главного управления по заповедникам РСФСР. Вып. 12). – М., 1949. – С. 186-220.

156. Шалыт, М. С. Методика изучение морфологии и экологии подземных частей отдельных растений и растительных сообществ / М. С. Шалыт // Полевая геоботаника. – Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т.2. – С.369-447.

157. Шатохина, Н.Г. Продуктивность растений-доминантов североказахстанских степей / Н.Г. Шатохина // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. № 3. – С. 346-357.

158. Юнусбаев, У.Б. Роль пожаров в формировании надземной фитомассы степных пастбищ Зауралья республики Башкортостан / У.Б. Юнусбаев, К.Х. Абдулина, С.И. Янтурин // Аграрная Россия. – 2007. – № 5. – С. 24-25.

159. Юнусбаев, У.Б. Влияние разных сроков пала на отрастание надземной фитомассы степей Башкирского Зауралья / У.Б. Юнусбаев, К.Х. Абдулина // Экология. – 2010, – № 1, – С. 63–65.

160. Ярошенко, П.Д. Геоботаника / П.Д. Ярошенко. – М.; Л.: Изд-во Акад. Наук СССР, 1961. – 474 с.

161. Allan, G.E. Learning Lessons from an Exceptional Period of Fires in Central Australia: 1999 to 2002 [Электронный ресурс] / G.E. Allan, N.R. Phillips, P. Hookey // Proceedings of the 3rd International Wildland Fire Conference and Exhibition. – 2003. – Режим доступа: <http://www.fire.uni-freiburg.de/summit-2003/3-IWFC/Papers/3-IWFC-129-Allan.pdf>.

162. Bates, J.D. Grazing after fire in the sagebrush steppe. / J.D. Bates, E. Rhodes, K. Davies, R. Sharp // Rangeland Ecology and Management. – 2009. – V. 62. – pp. 98–110.

163. Davies, Kirk W. Fall and spring grazing influence fire ignitability and initial spread in shrub steppe communities. / Kirk W. Davies, Amanda Gearhart, Chad S. Boyd, Jon D. Bates // International Journal of Wildland Fire. – 2017. – V. 26. – pp. 485–490.

164. Gullap, M.K. Effects of Fire on Litter, Forage Dry Matter Production, and Forage Quality in Steppe Vegetation of Eastern Anatolia, Turkey / M.K. Gullap, S. Erkovan, H.I. Erkovan, A. Koc // Journal of Agricultural Science and Technology. – 2018. – V. 20 (1). – pp. 61-70.

165. Hanna, S.K. Post-fire vegetation dynamics of a sagebrush steppe community change significantly over time / S.K. Hanna, K.O. Fulgham // *California Agriculture*. – 2015. – V. 69 (1). – pp. 36-42.
166. Hulbert, L. Causes of fire effects in tallgrass prairie/ L. Hulbert // *Ecology*. – 1988. – № 1. – pp. 46-58.
167. Kertész, M. 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 [Электронный ресурс] / M. Kertész, R. Aszalós, A. Lengyel, G. Ónodi // *PLoS ONE*. – 2017. – V. 12. – Режим доступа: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0188260>.
168. Leisky, O. Vypalovanitravy a krovin / O. Leisky // *Ochranaprirody*. – 1955. – № 10. – pp 5.
169. Lieberberg, L.C.C. Field burning. / L.C.C. Lieberberg // *Farming in South Africa*, – 1934. – VI. – pp. 33-34.
170. Mata-González, Ricardo. Contrasting Effects of Long-Term Fire on Sagebrush Steppe Shrubs Mediated by Topography and Plant Community / Ricardo Mata-González, Claire M. Reed-Dustin, Thomas J. Rodhouse // *Rangeland Ecology & Management*. – 2018. – V. 71 (3). – pp. 336-344.
171. Rostagno, Ce'sar M. Postfire Vegetation Dynamics in Three Rangelands of Northeastern Patagonia, Argentina / Ce'sar M. Rostagno, Defosse' Guillermo E., F. del Valle He'ctor // *Rangeland Ecol. Manage.* – 2006. – V. 59. – pp. 163–170.
172. Ruprecht, E. Biomass removal by clipping and raking vs burning for the restoration of abandoned Stipa-dominated European steppe-like grassland /E. Ruprecht, M.Z. Enyedi, A. Szabo, A. Fenesi // *Applied Vegetation Science*. – 2016. – V. 19. – pp. 78–88.
173. Sparks, A.M. An accuracy assessment of the MTBS burned area product for shrub-steppe fires in the northern Great Basin, United States / A.M. Sparks, L. Boschetti, A.M.S. Smith, W.T. Tinkham, K.O. Lannom, B.A. Newingham // *Int. J. Wildland Fire*. – 2015. – V. 24 (1) – pp. 70-78.
174. Teetzmann, F. Ueber den Steppenbrand in den Taurischen steppen / F. Teetzmann // *Beitr. z. Kenntn. d. Russ. Reiches*. – 1845. – № 11. – pp. 43-46.
175. Twidwell, Dirac. Prescribed Extreme Fire Effects on Richness and Invasion in Coastal Prairie. / Dirac Twidwell, William E. Rogers, Elizabeth A. McMahon, Bryce R. Thomas, Urs P. Kreuter, Terry L. Blankenship // *Invasive Plant Science and Management*. – 2012. – V. 5. – pp. 330–340.

176. Wang, C. Estimation of fire severity using pre- and post-fire LiDAR data in sagebrush steppe rangelands / C. Wang, N.F. Glenn // *Int. J. Wildland Fire*. – 2009. – V. 18 (7). – pp. 848–856.
177. Winter, Stephen L. Seasonal Fires, Bison Grazing, and the Tallgrass Prairie Forb *Arnoglossum plantagineum* Raf. / Stephen L. Winter, Karen R. Hickman, Carla L. Goad, Samuel D. Fuhlendorf, Mark S. Gregory // *Natural Areas Journal*. – 2013. – V. 33 (3) – pp. 327-338.
178. Winter, Stephen L. Tallgrass prairie vegetation response to spring fires and bison grazing / Stephen L. Winter, Brady W. Allred, Karen R. Hickman, Samuel D. Fuhlendorf // *The Southwestern Naturalist*. – 2015. – V. 60 (1). – pp. 30–35.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов надземной фитомассы

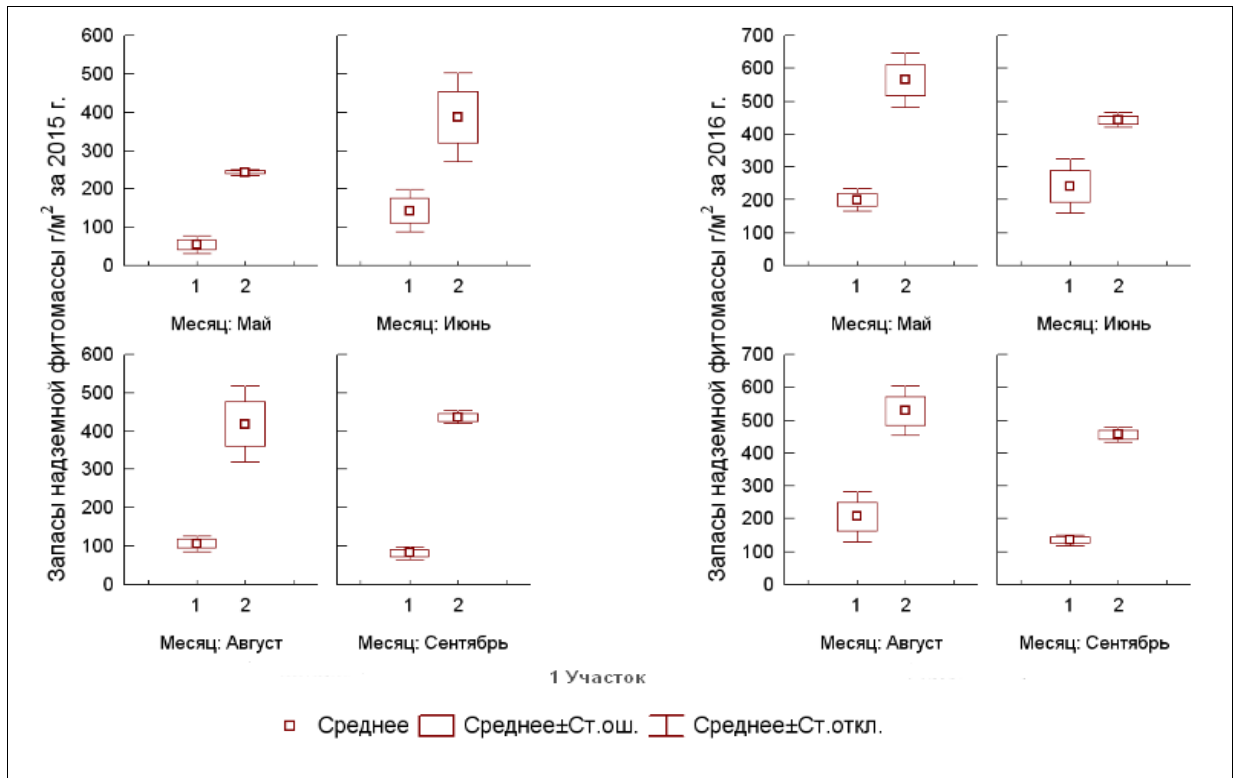


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

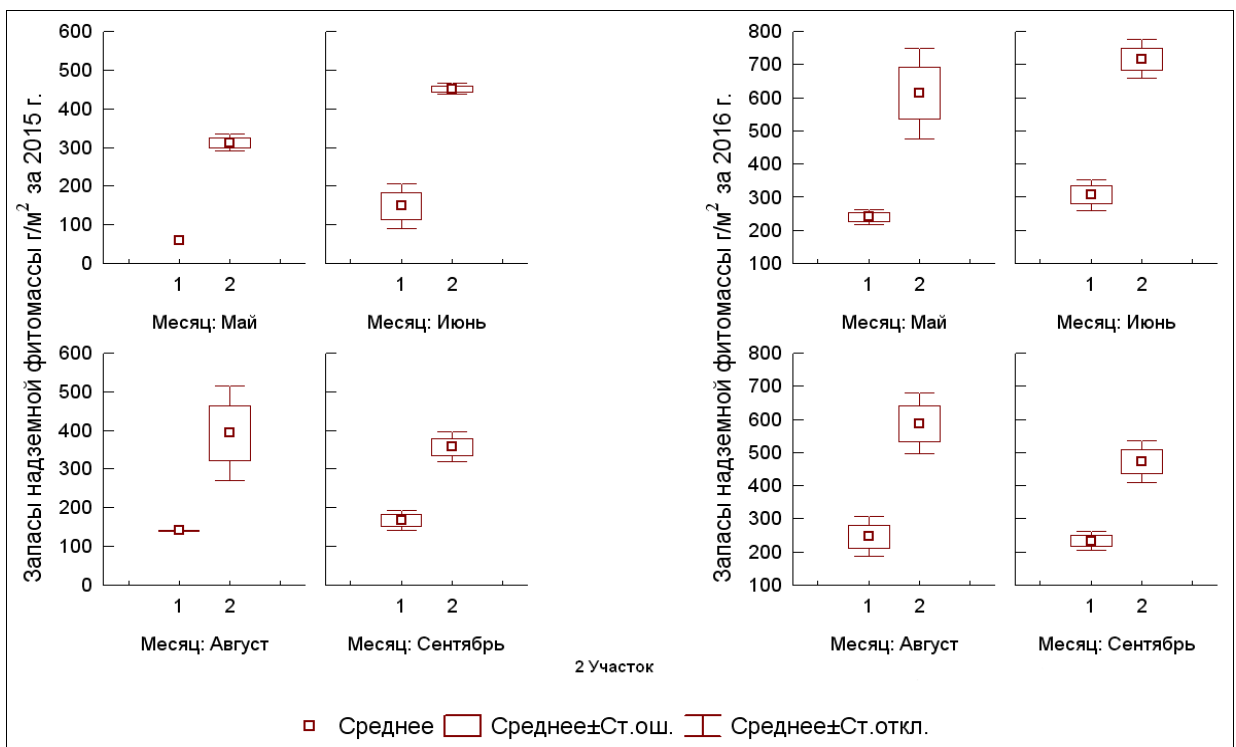


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

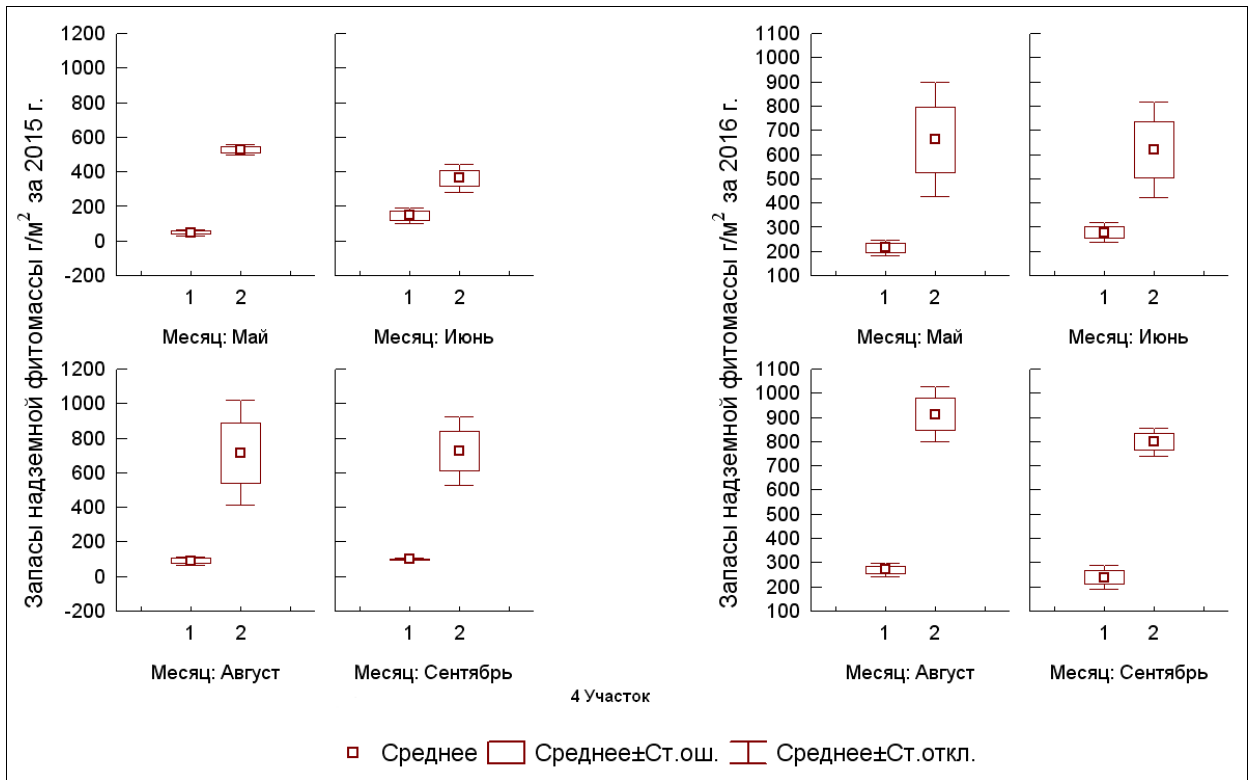


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

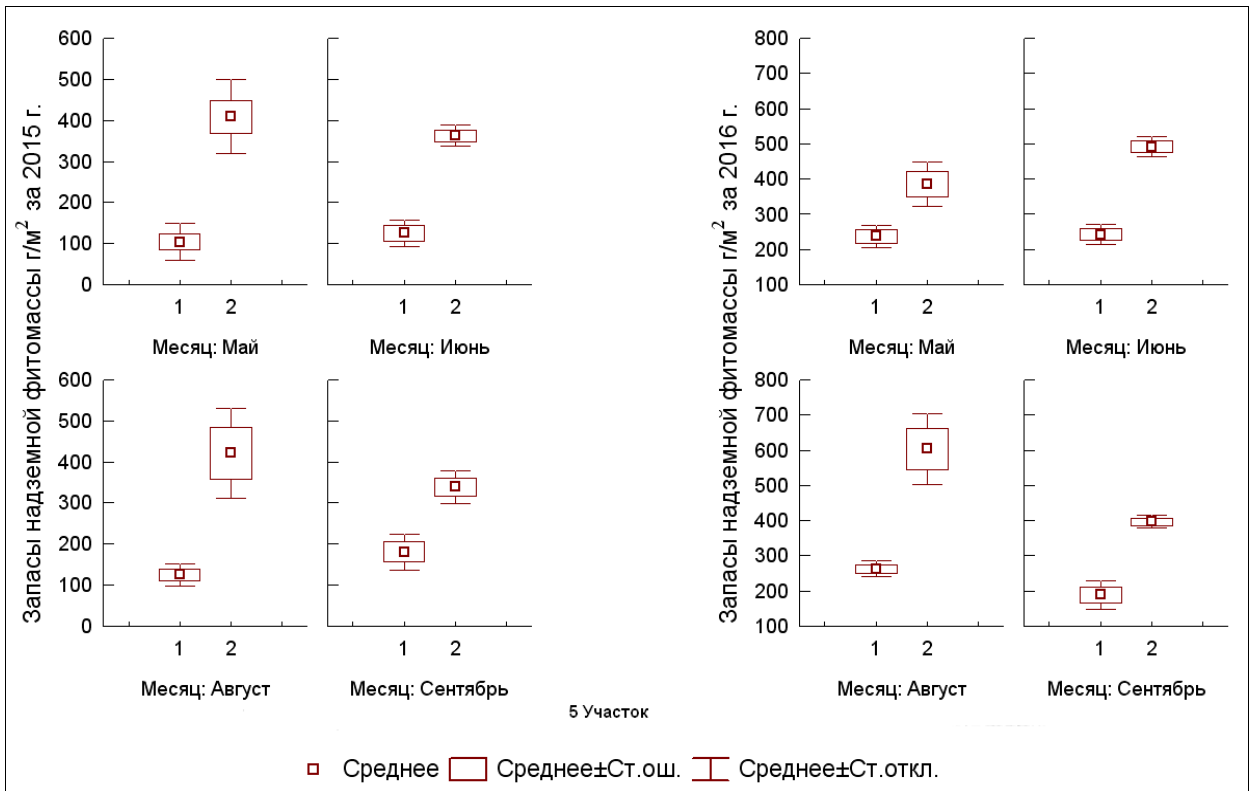


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

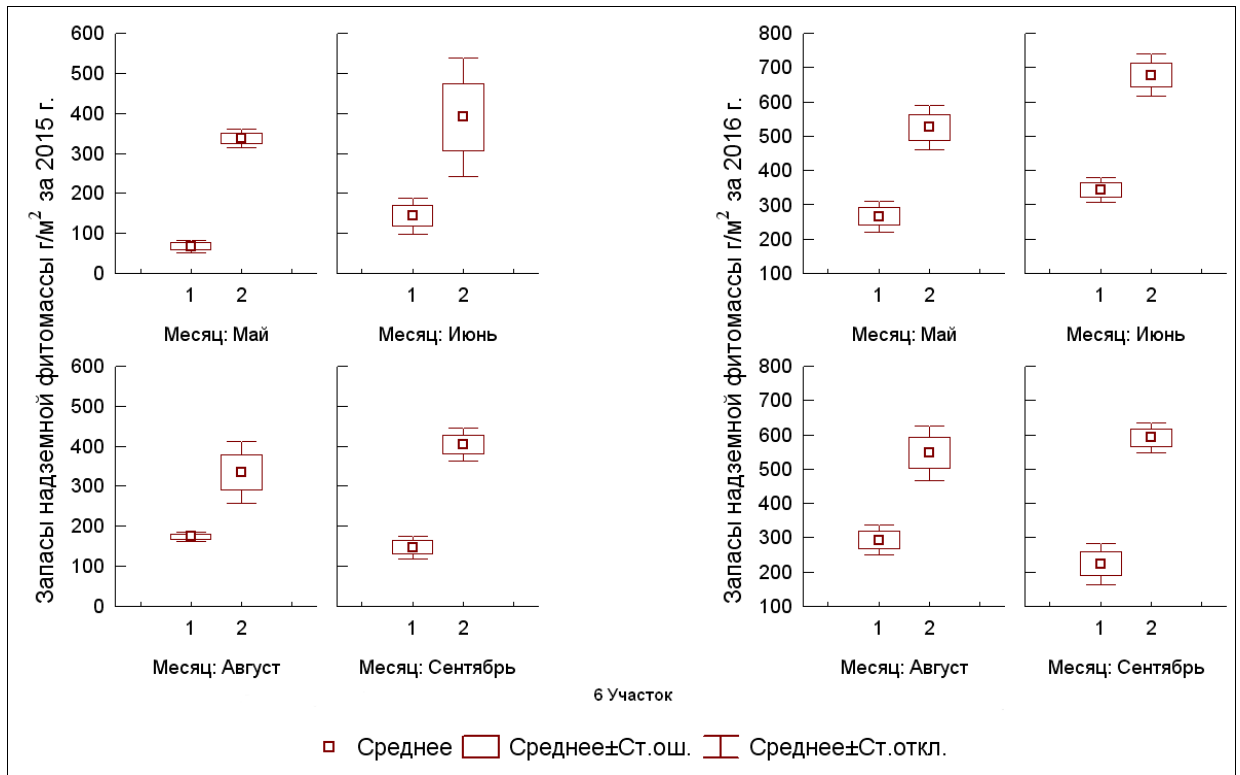


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

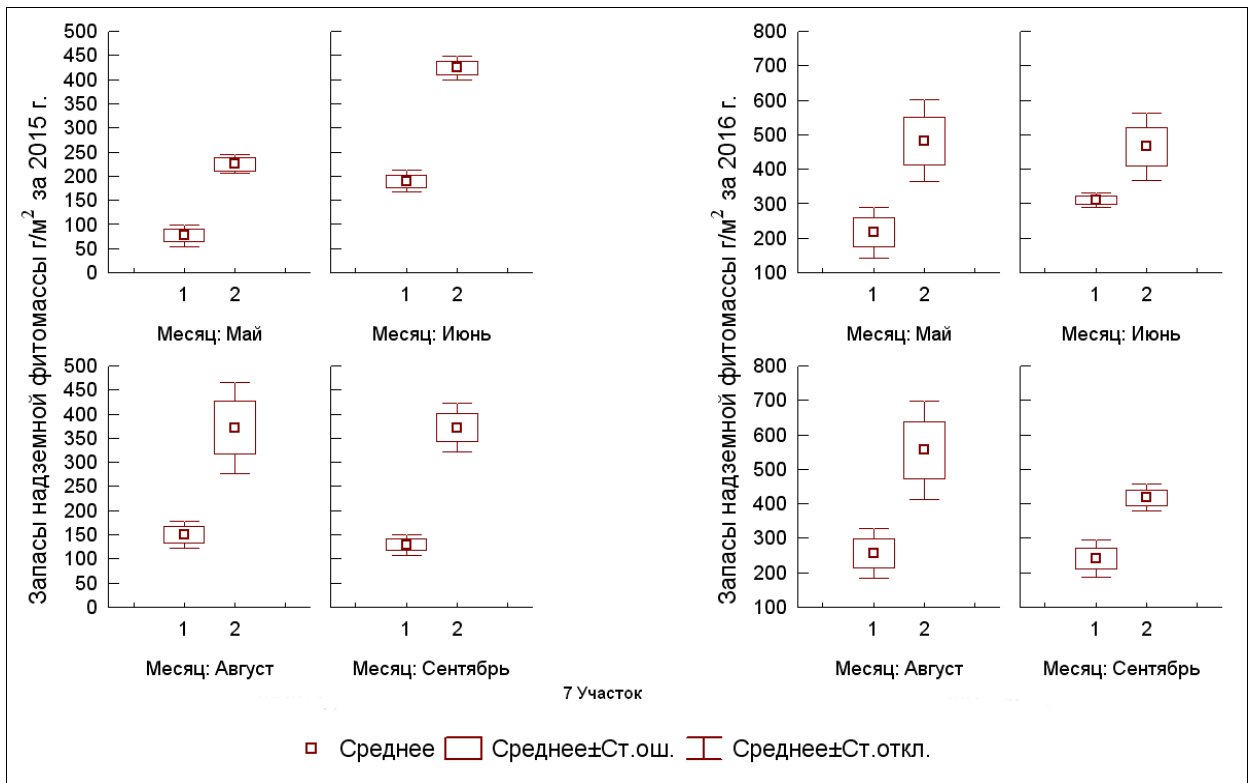


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

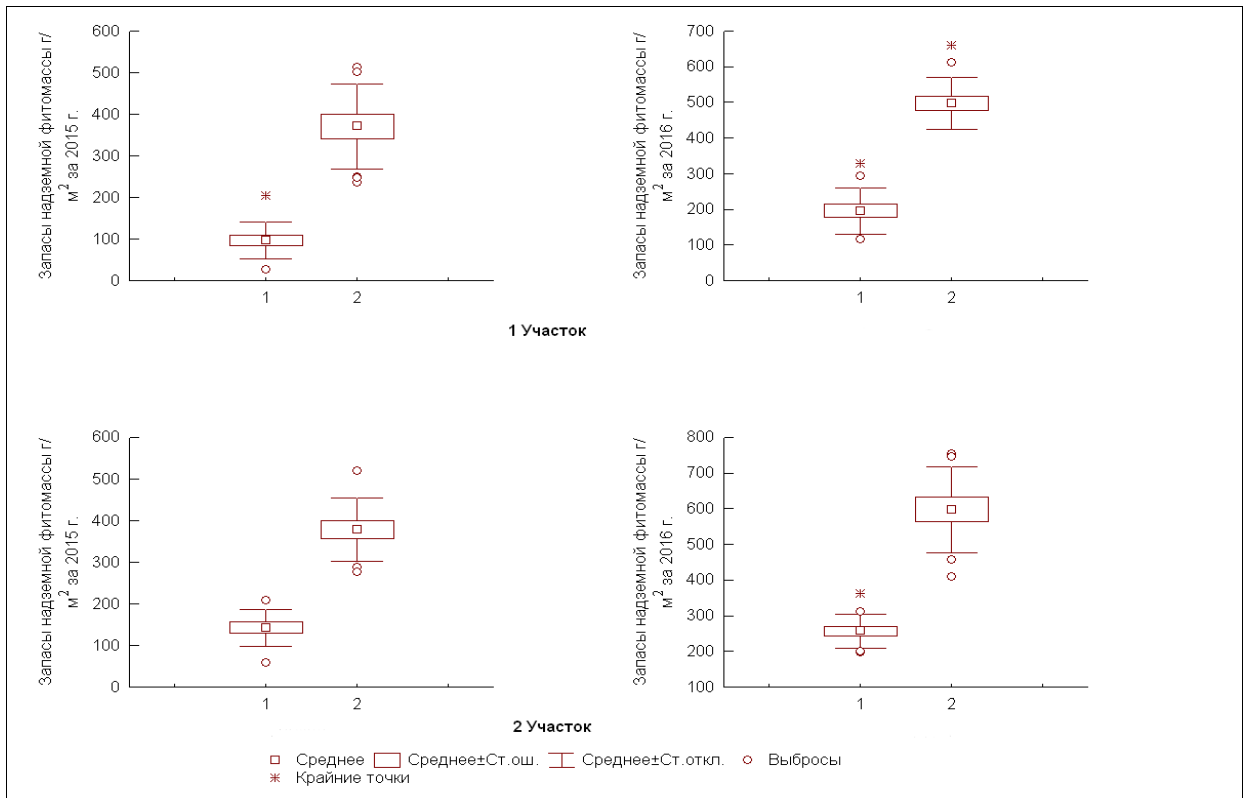


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2 в 2015-2016 гг.

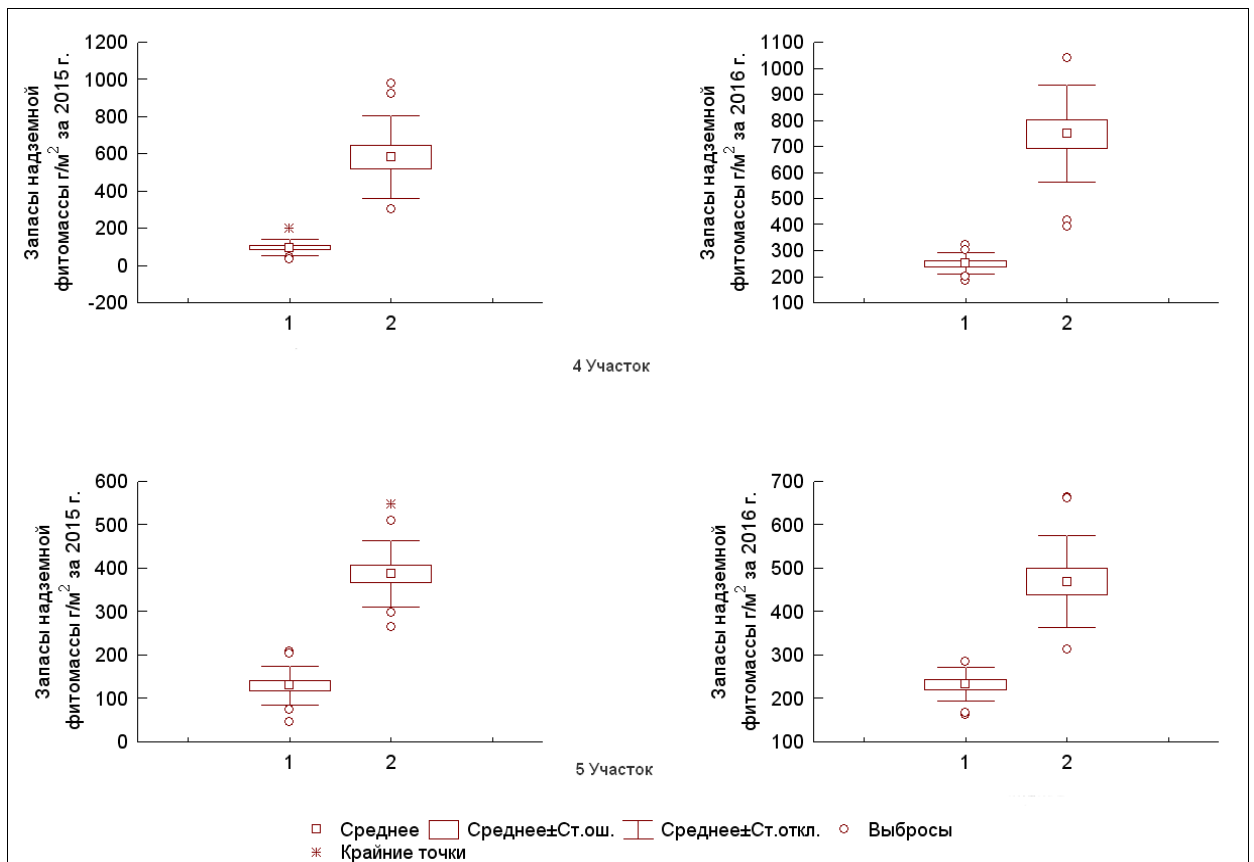


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

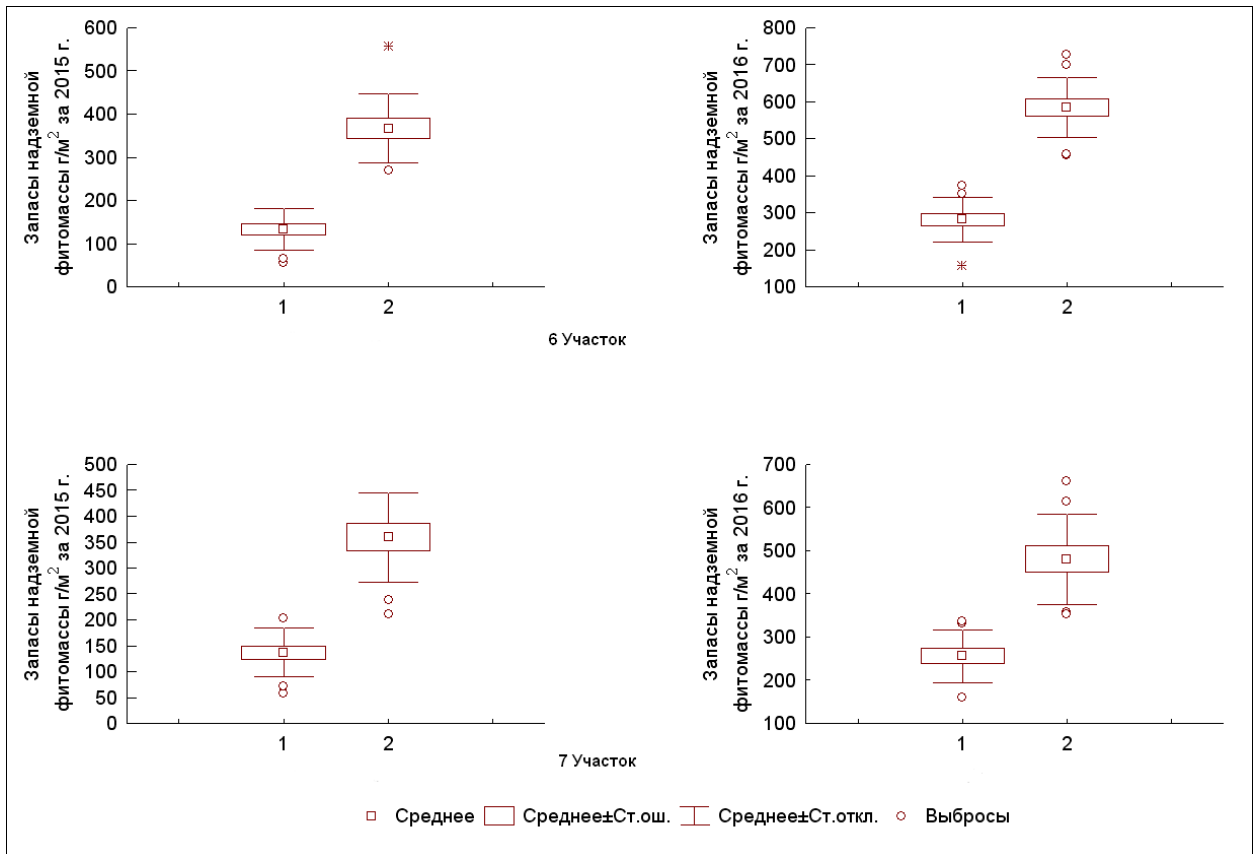


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов живой надземной фитомассы

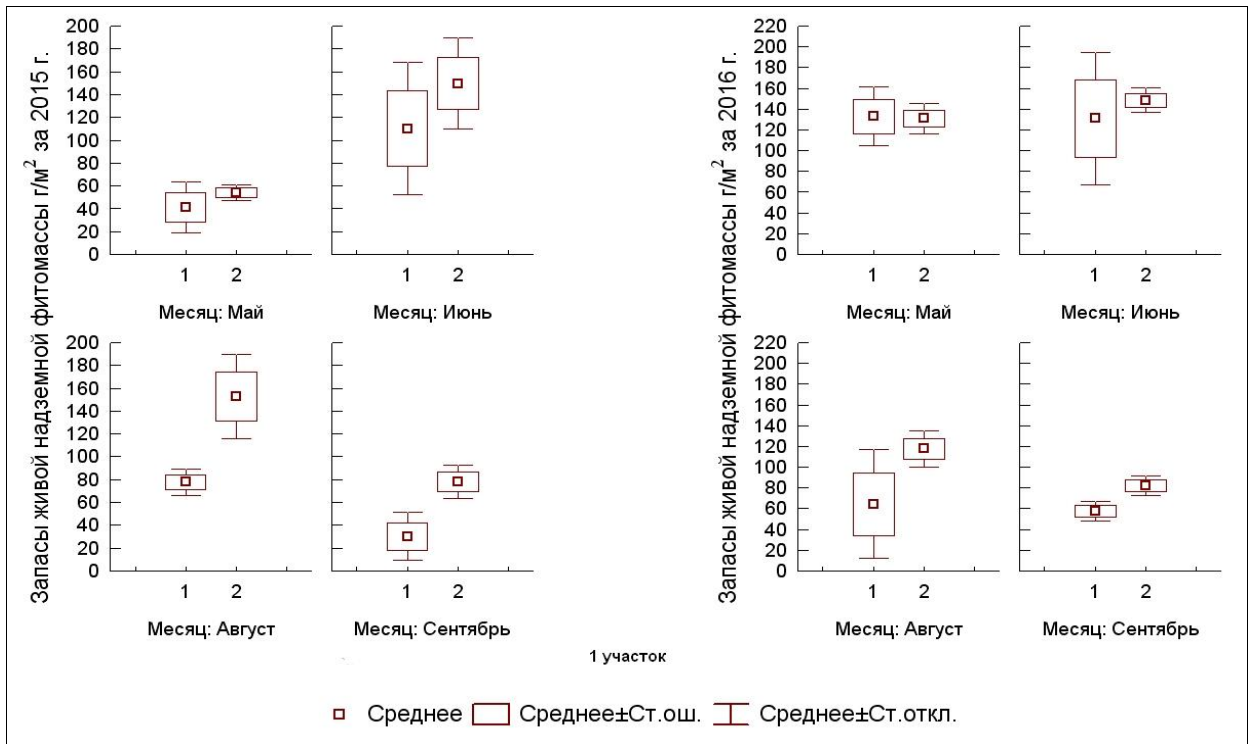


Рисунок 1. Сравнение запасов живой надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

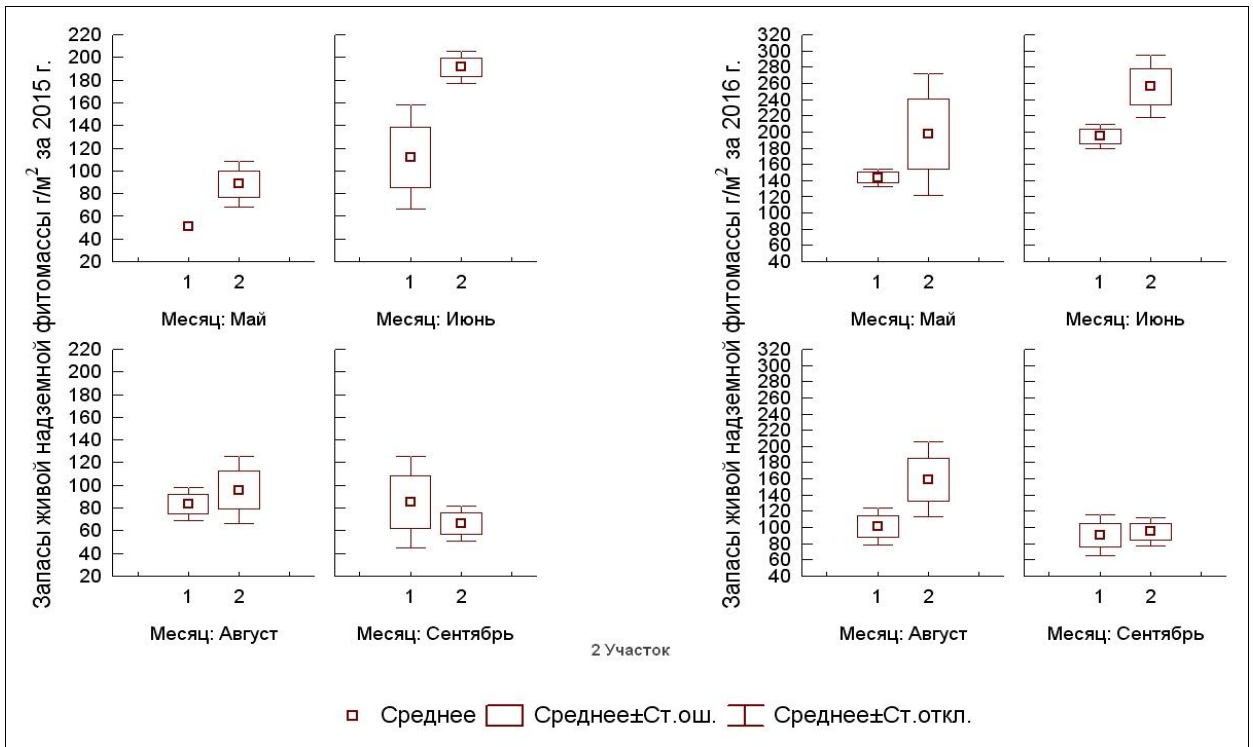


Рисунок 2. Сравнение запасов живой надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

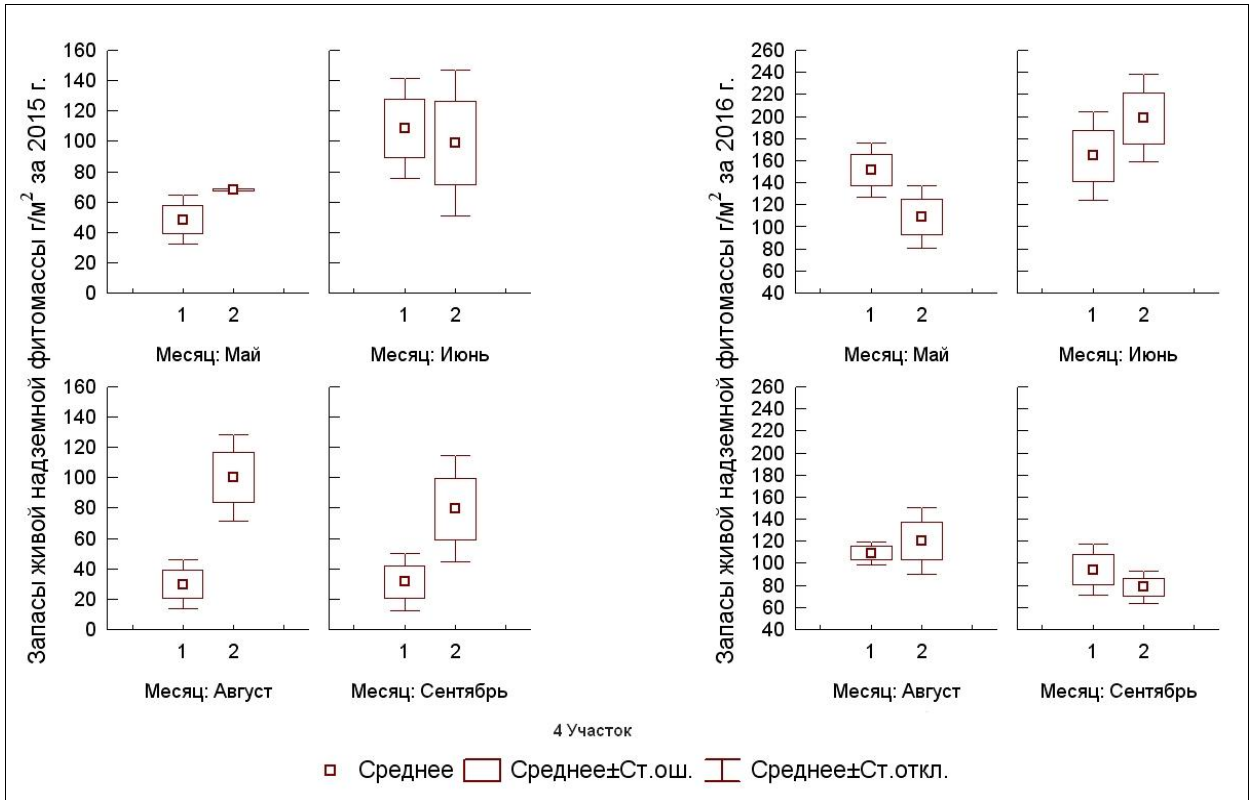


Рисунок 3. Сравнение запасов живой надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

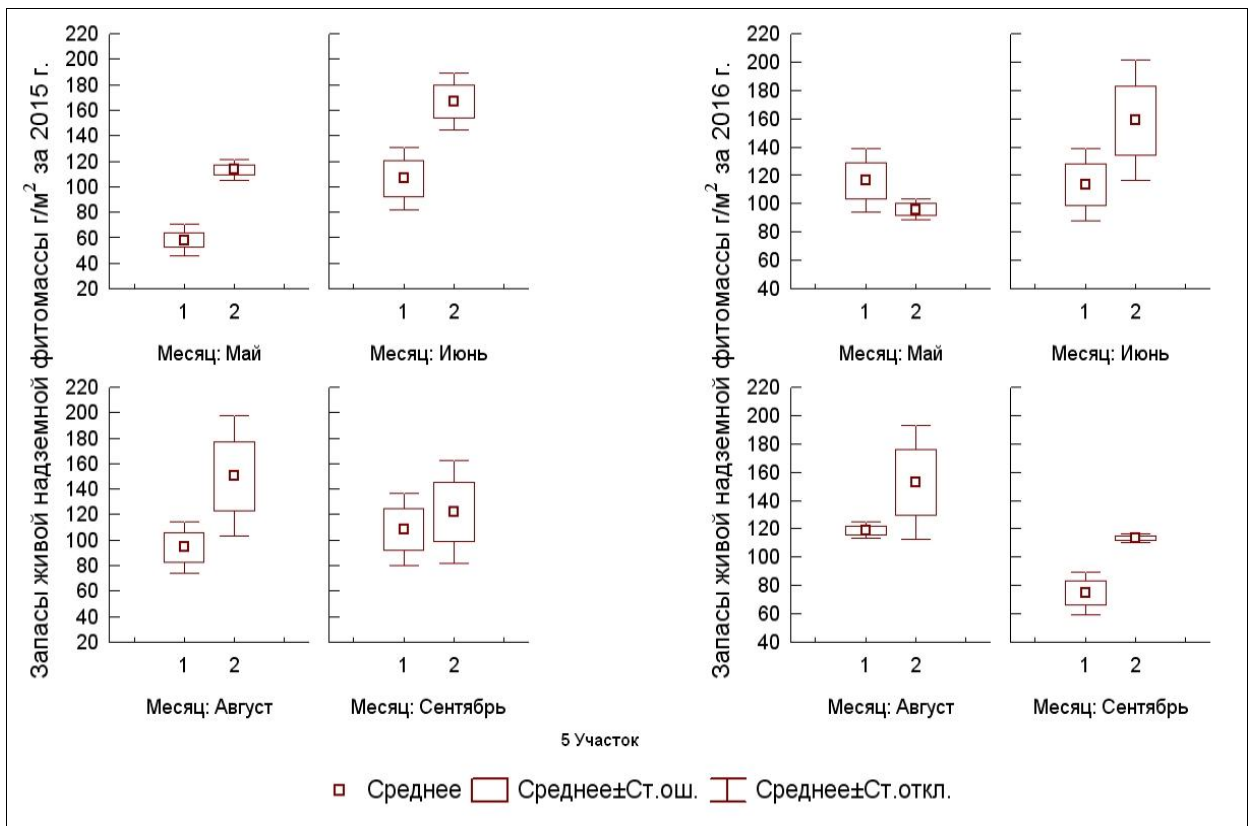


Рисунок 4. Сравнение запасов живой надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

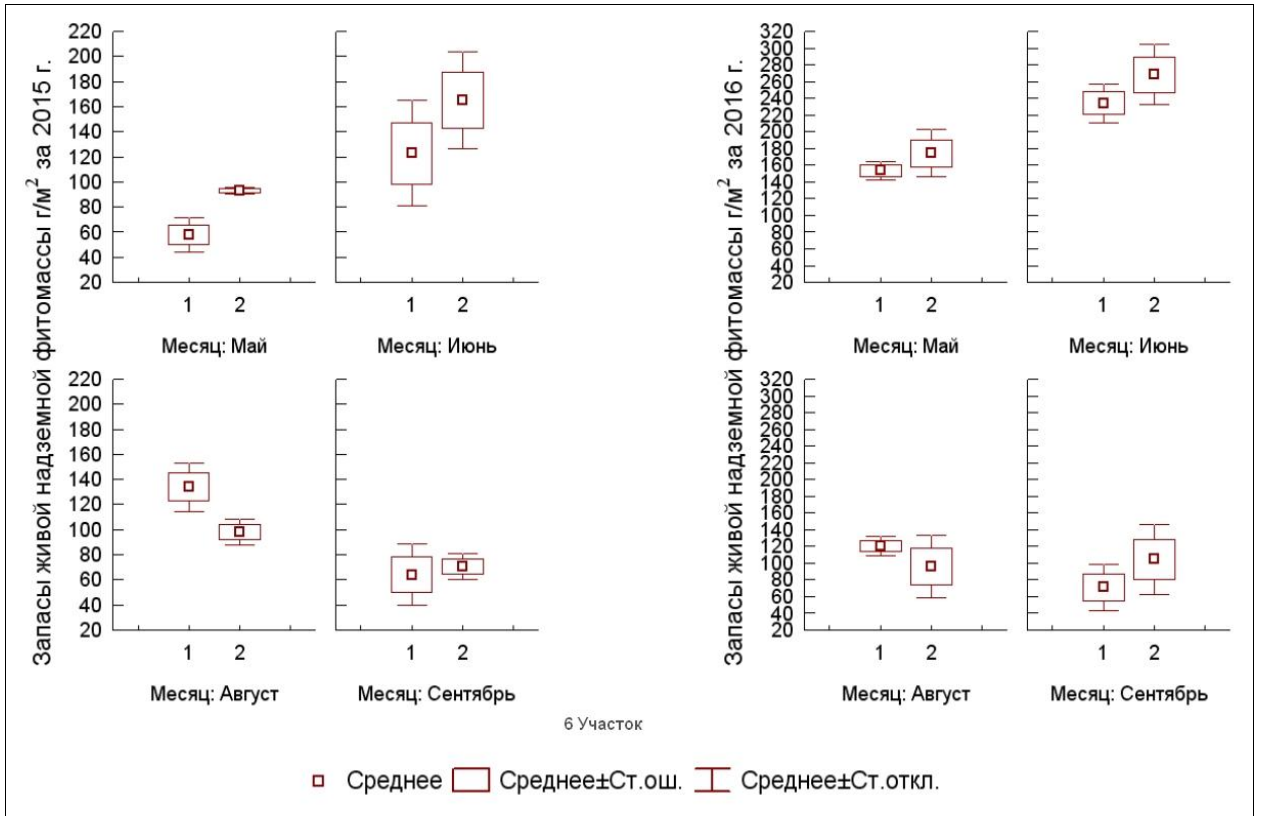


Рисунок 5. Сравнение запасов живой надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

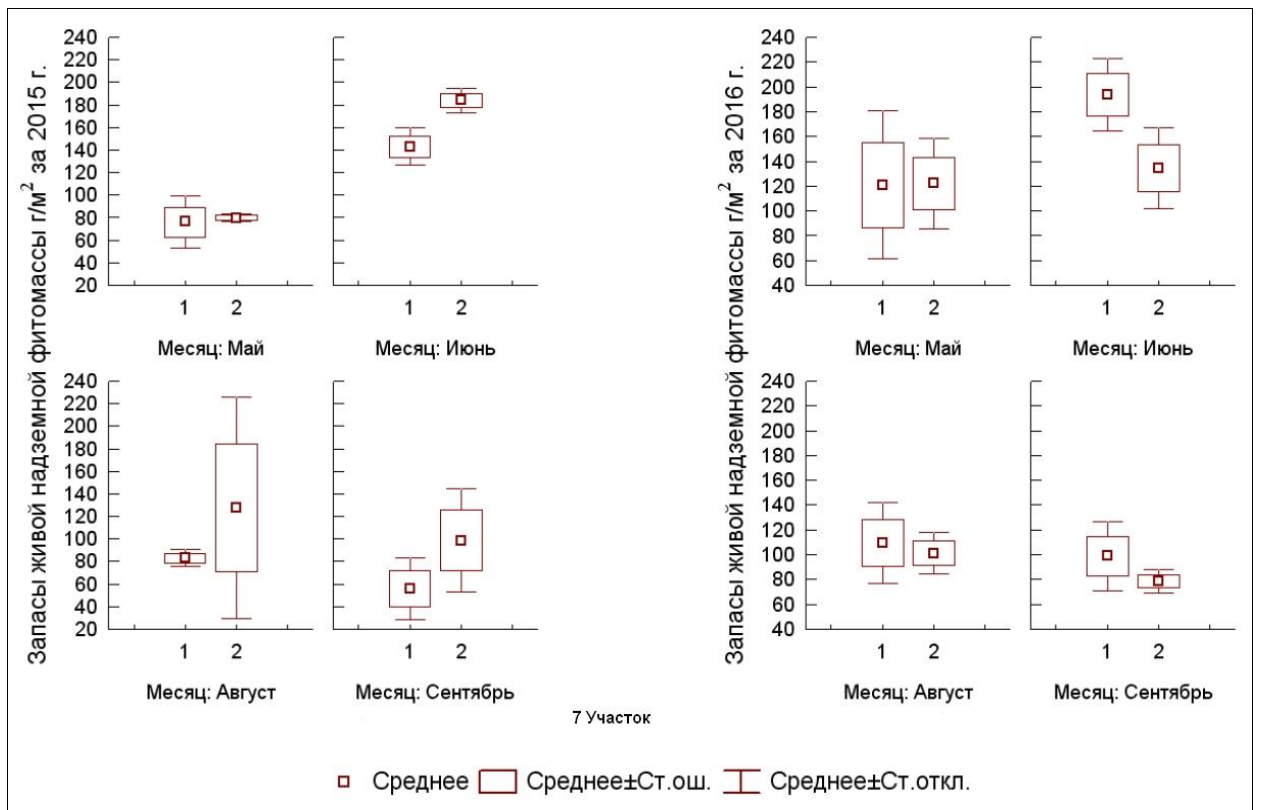


Рисунок 6. Сравнение запасов живой надземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

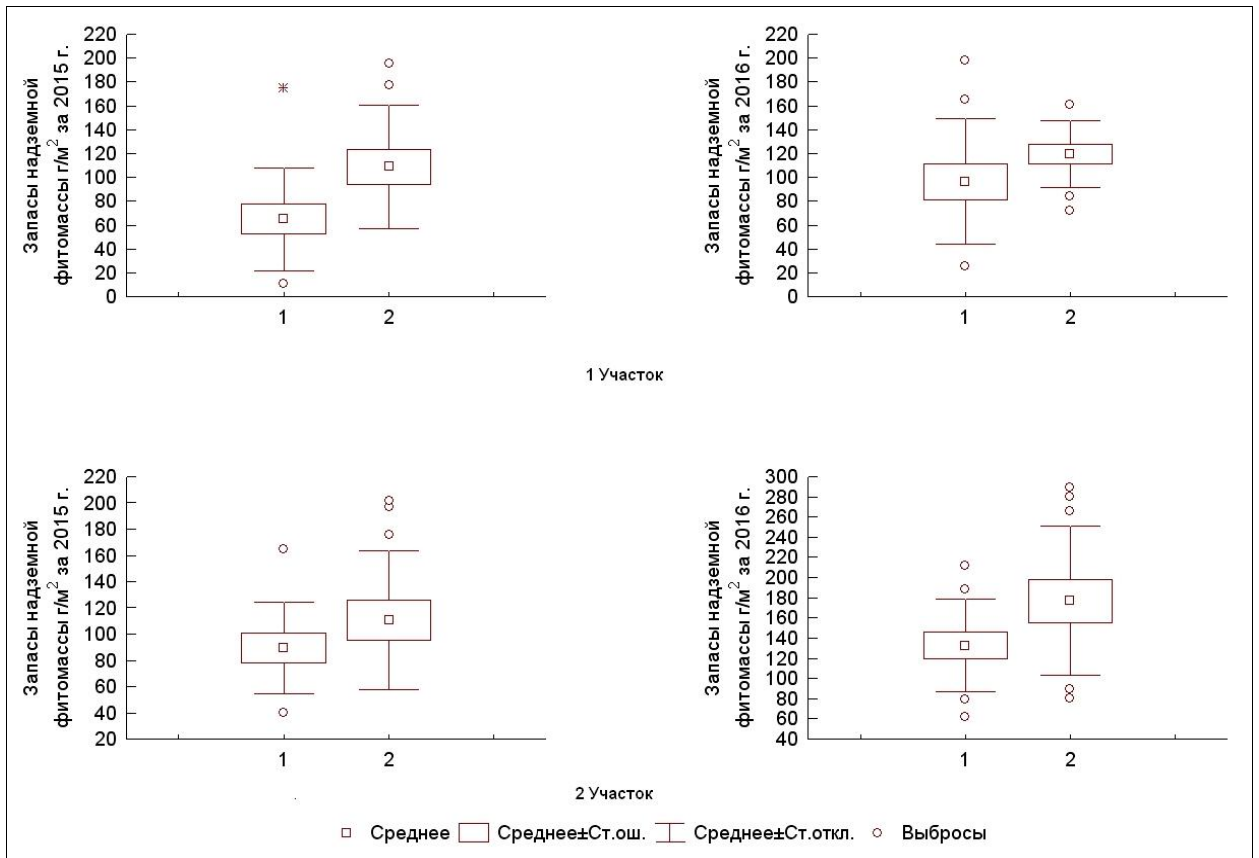


Рисунок 7. Сравнение запасов живой надземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

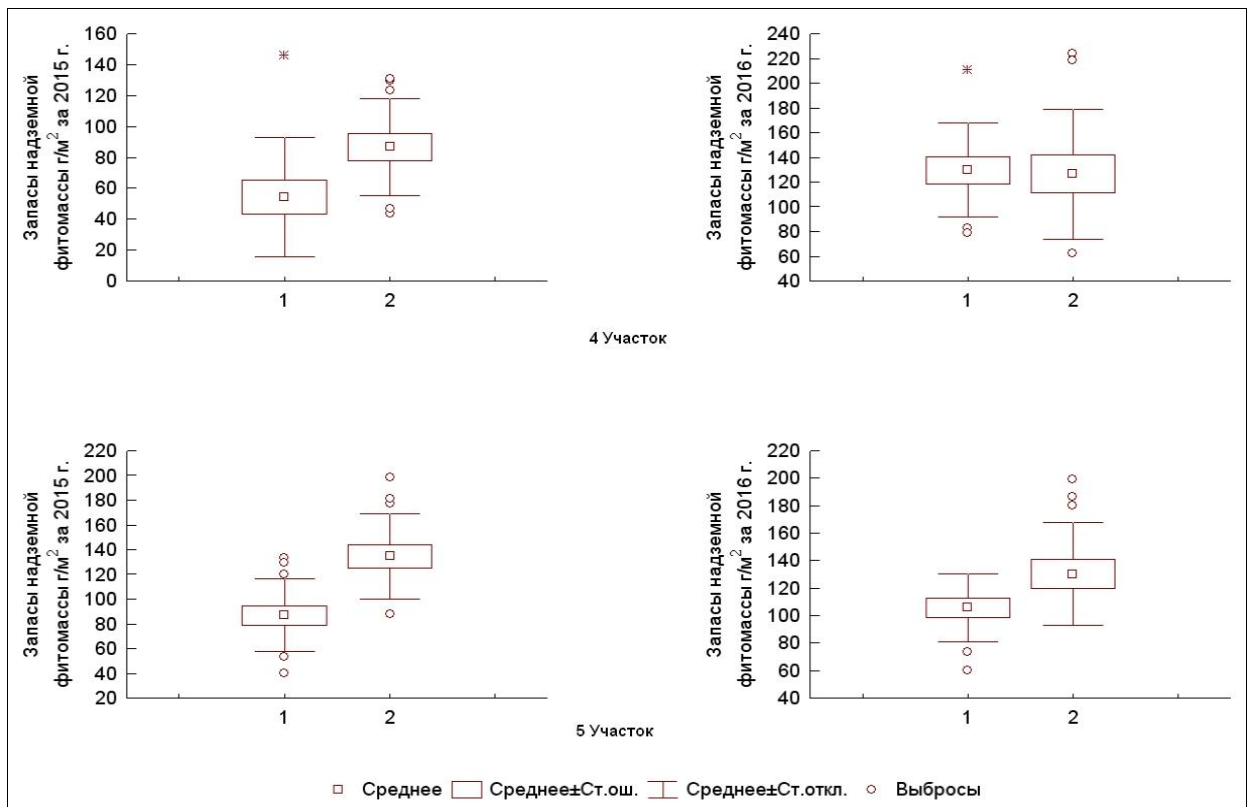


Рисунок 8. Сравнение запасов живой надземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

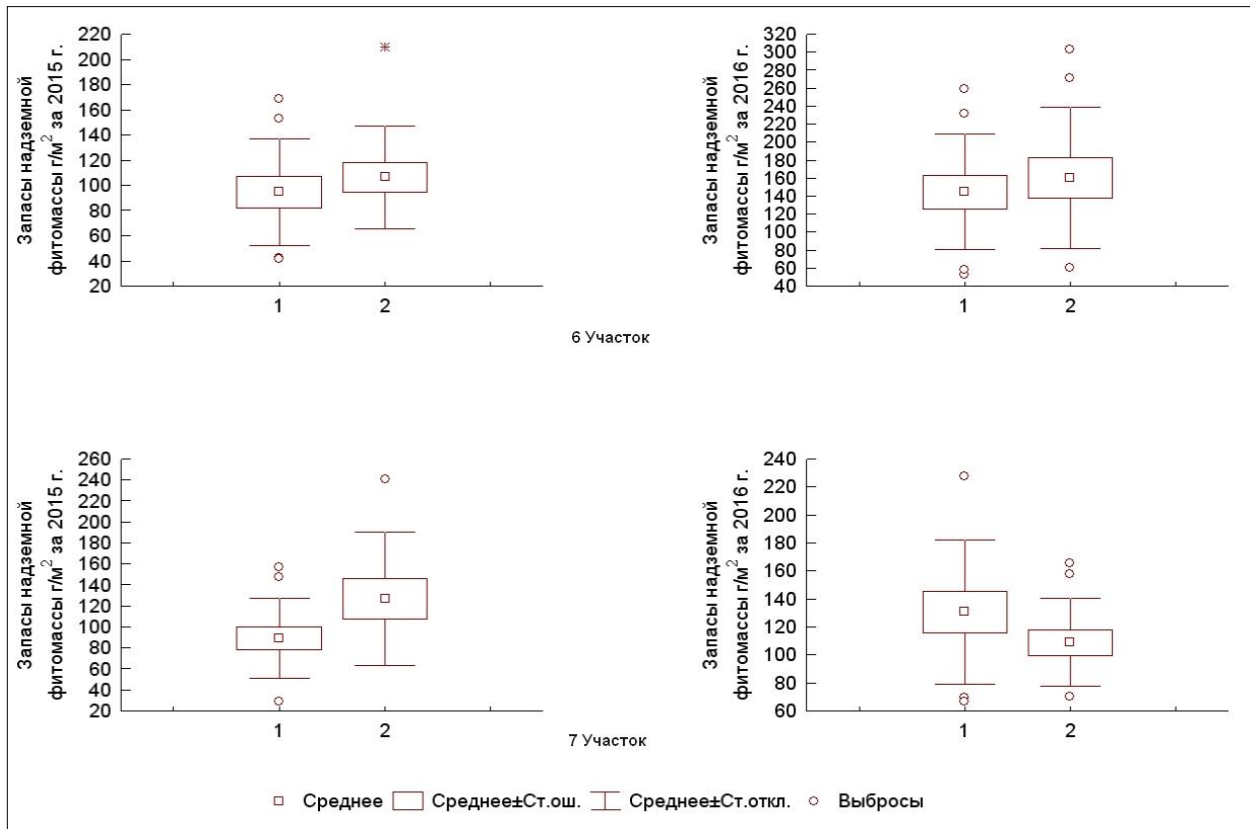


Рисунок 9. Сравнение запасов живой надземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов живых злаков

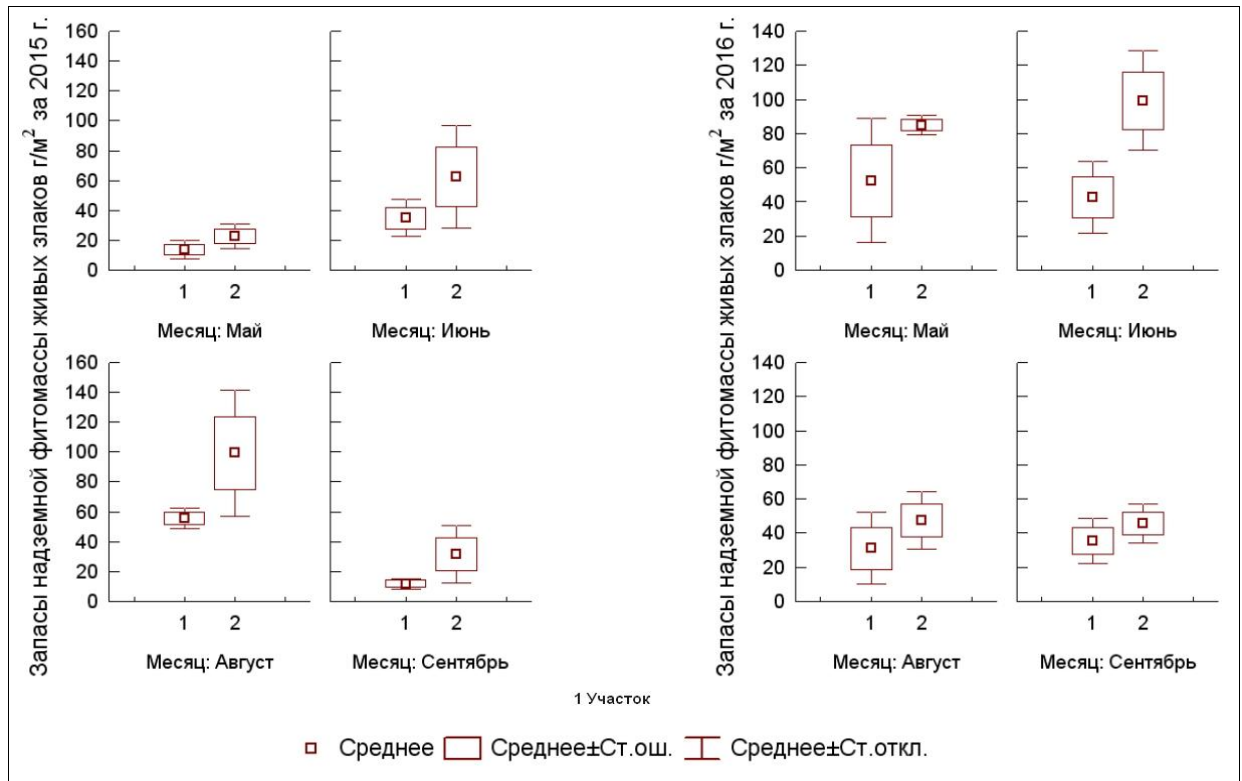


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

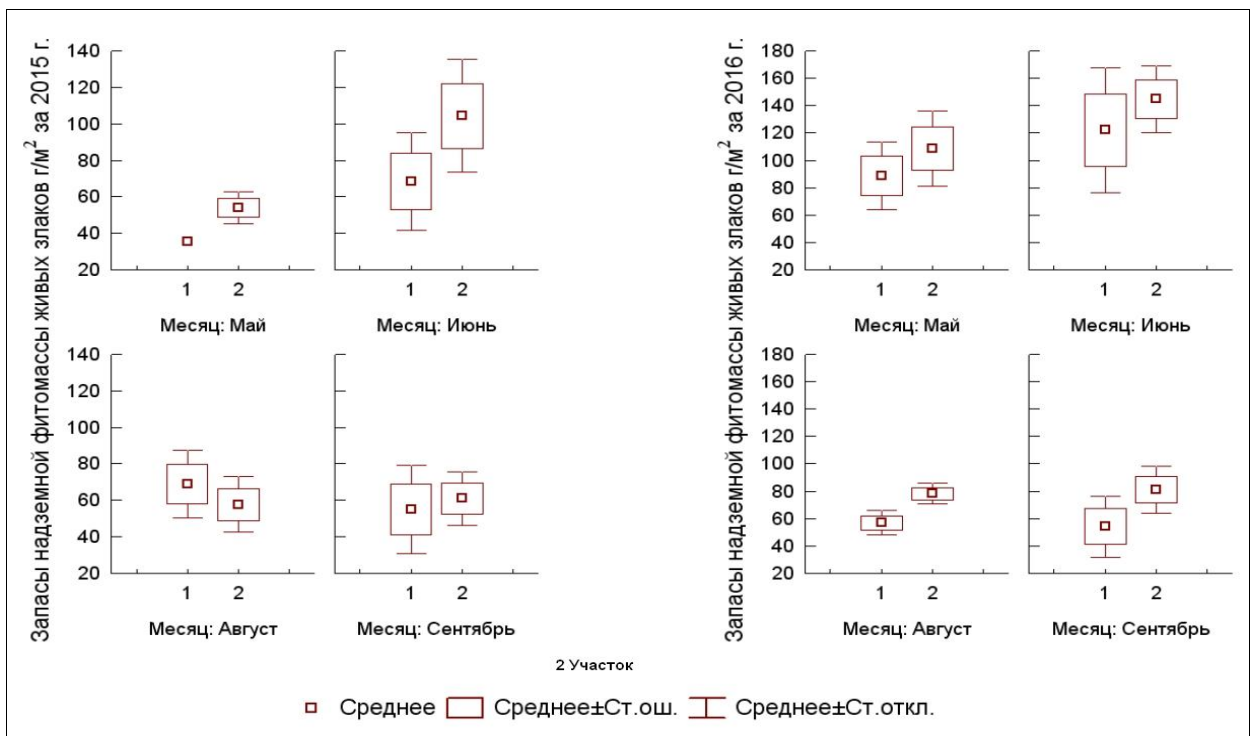


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

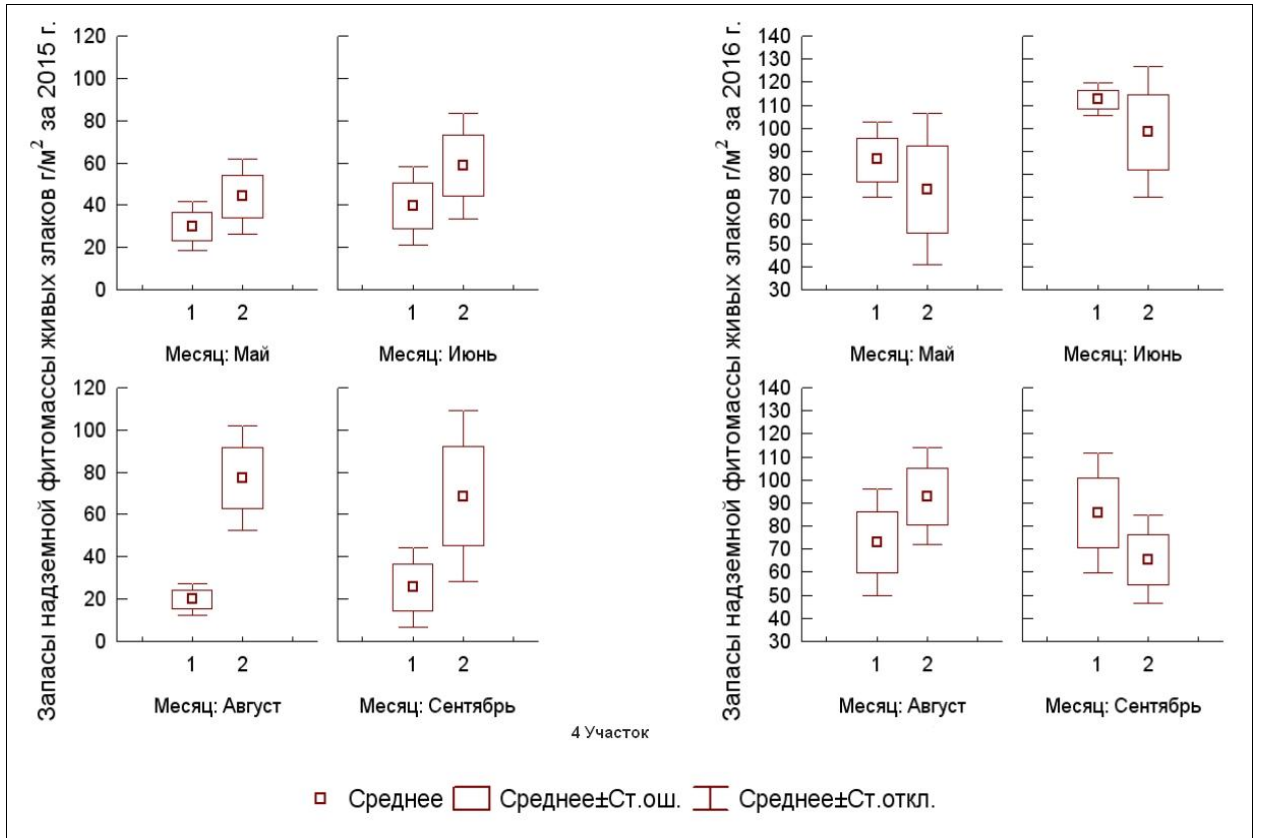


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

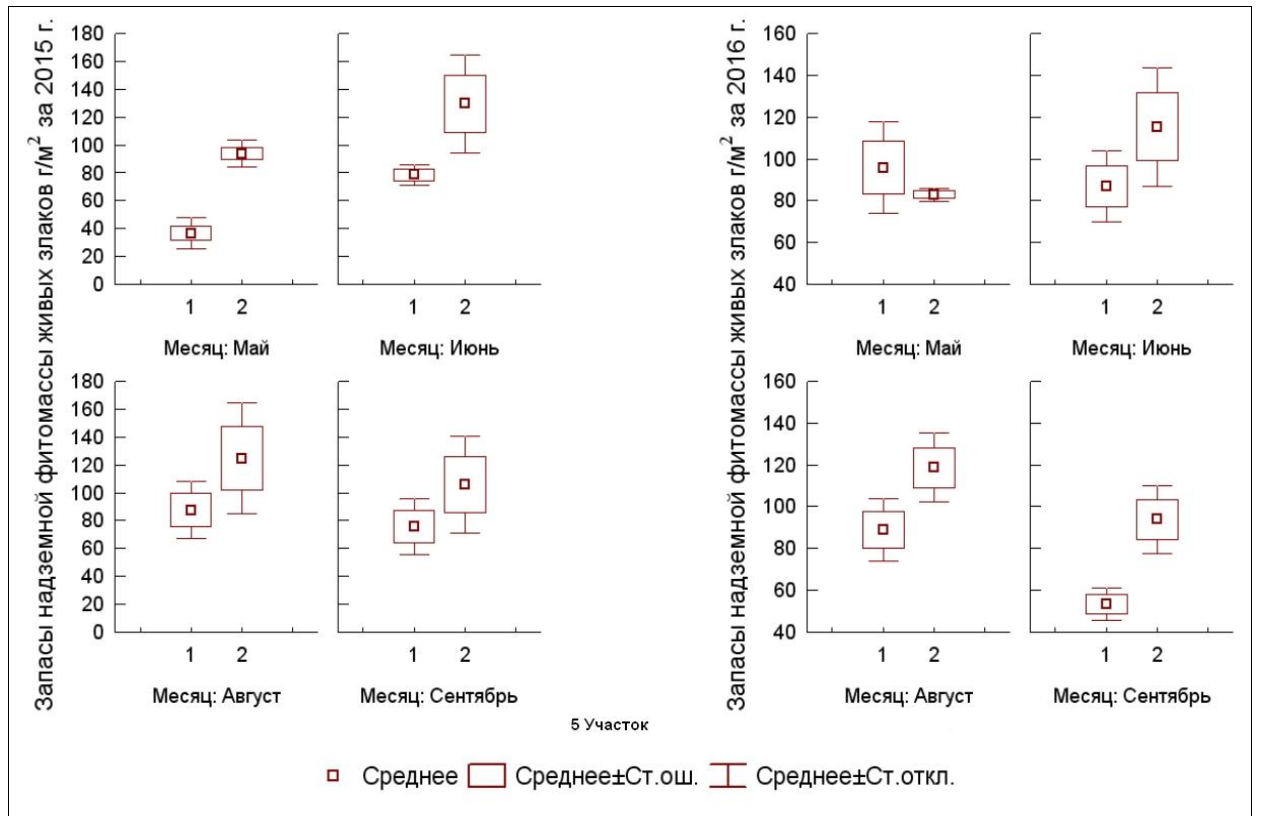


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

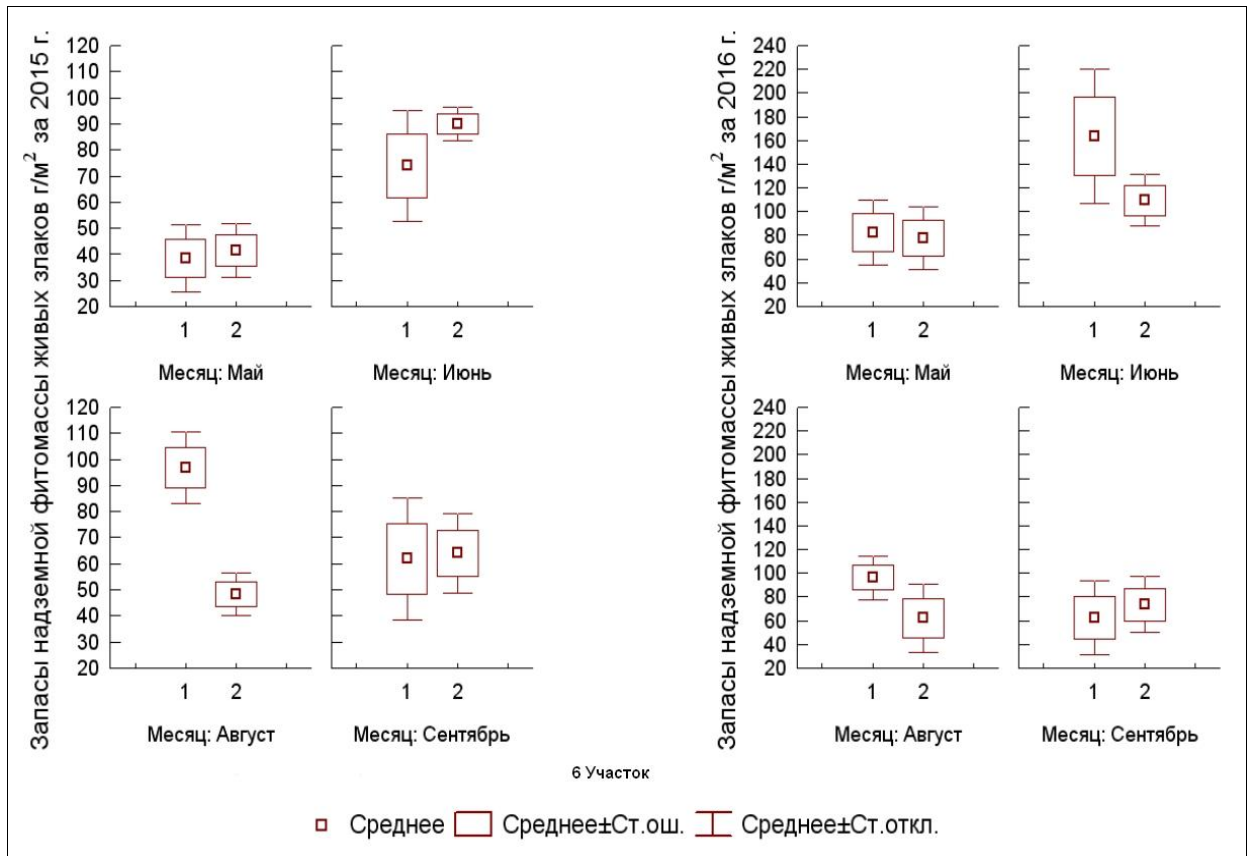


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

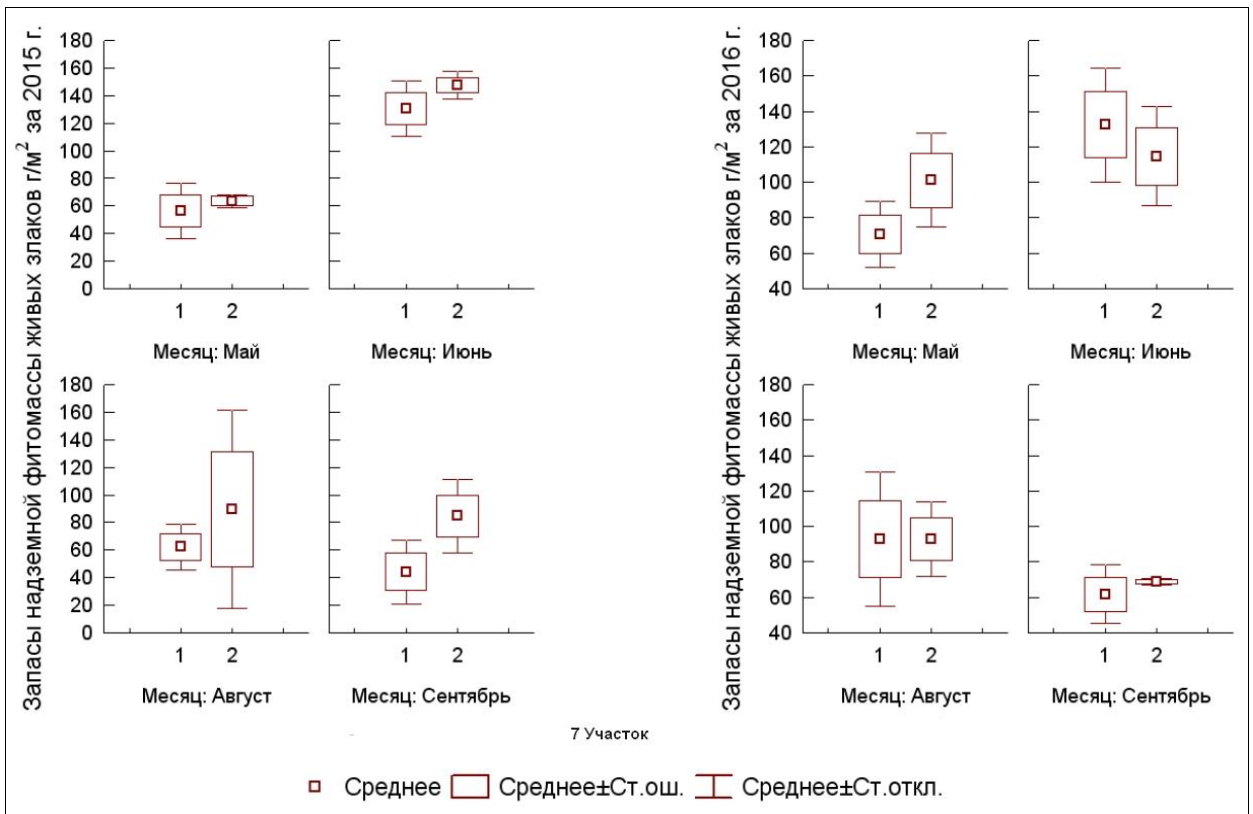


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

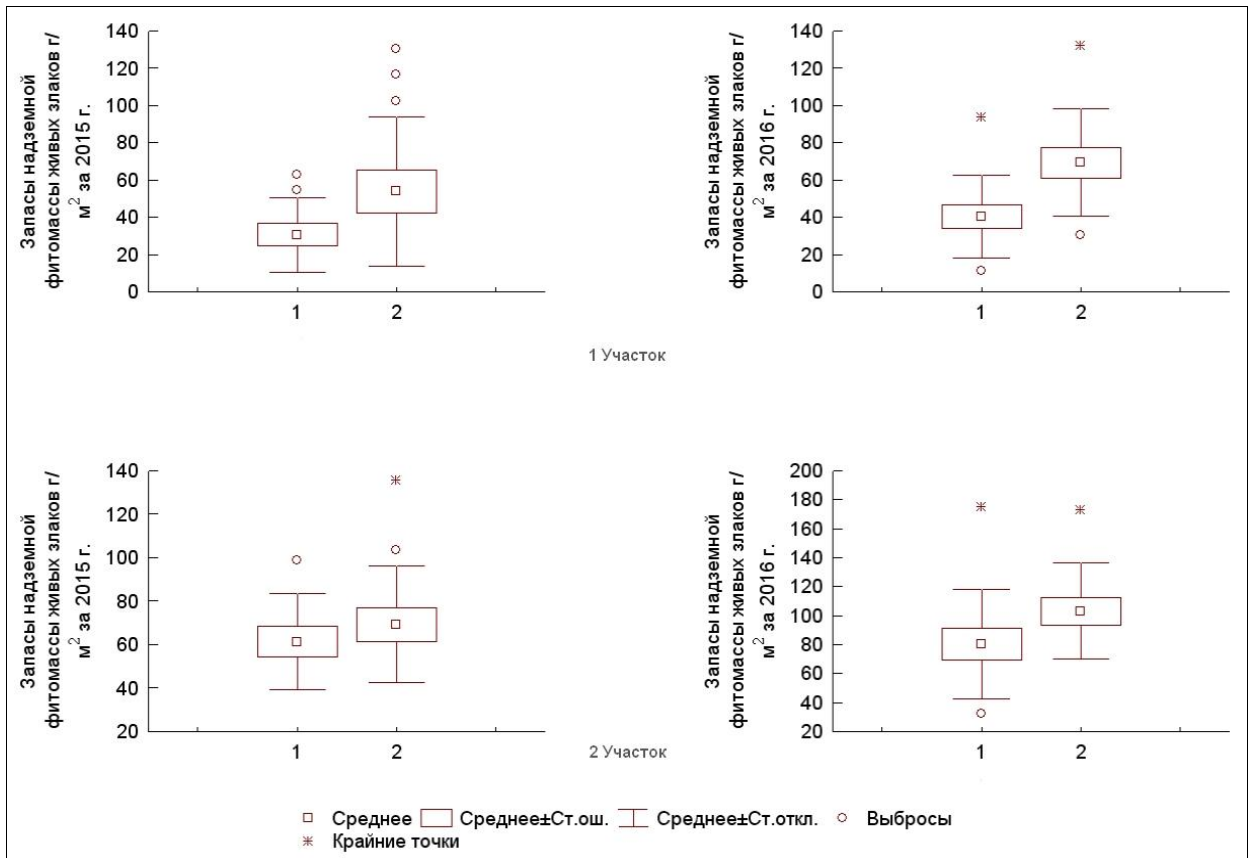


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

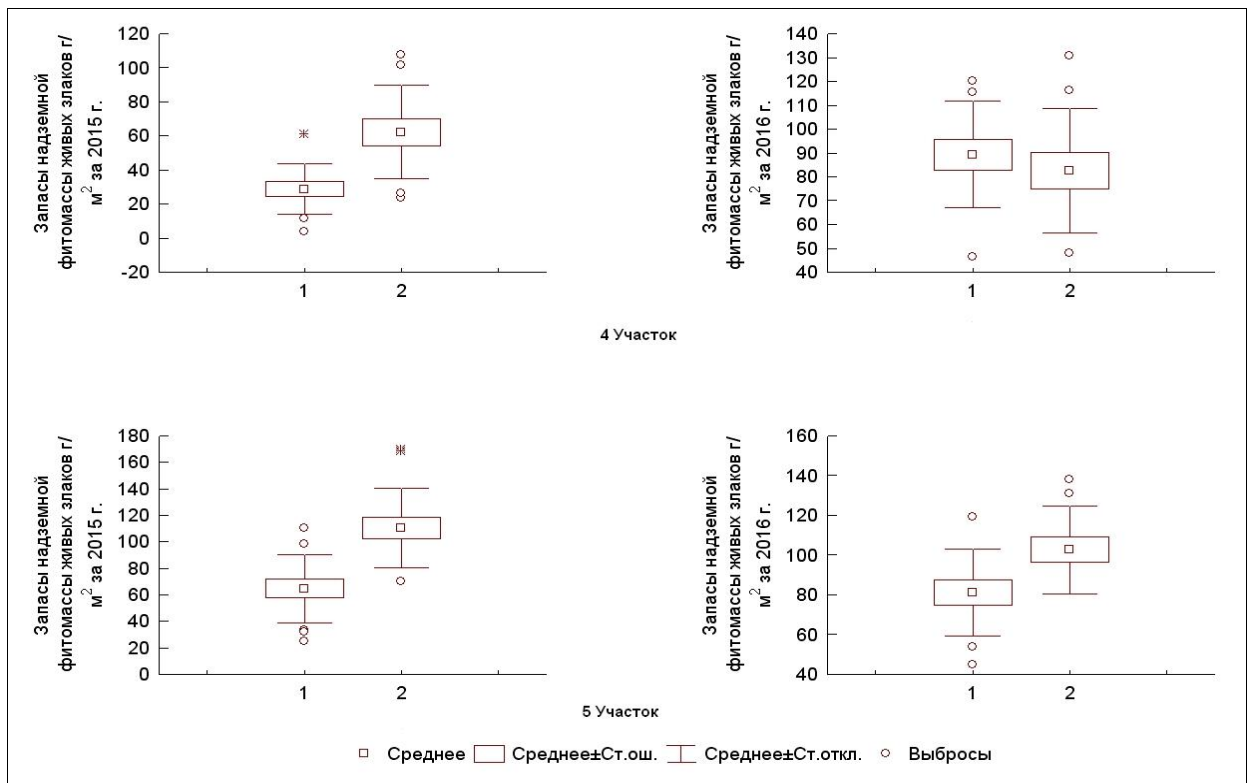


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

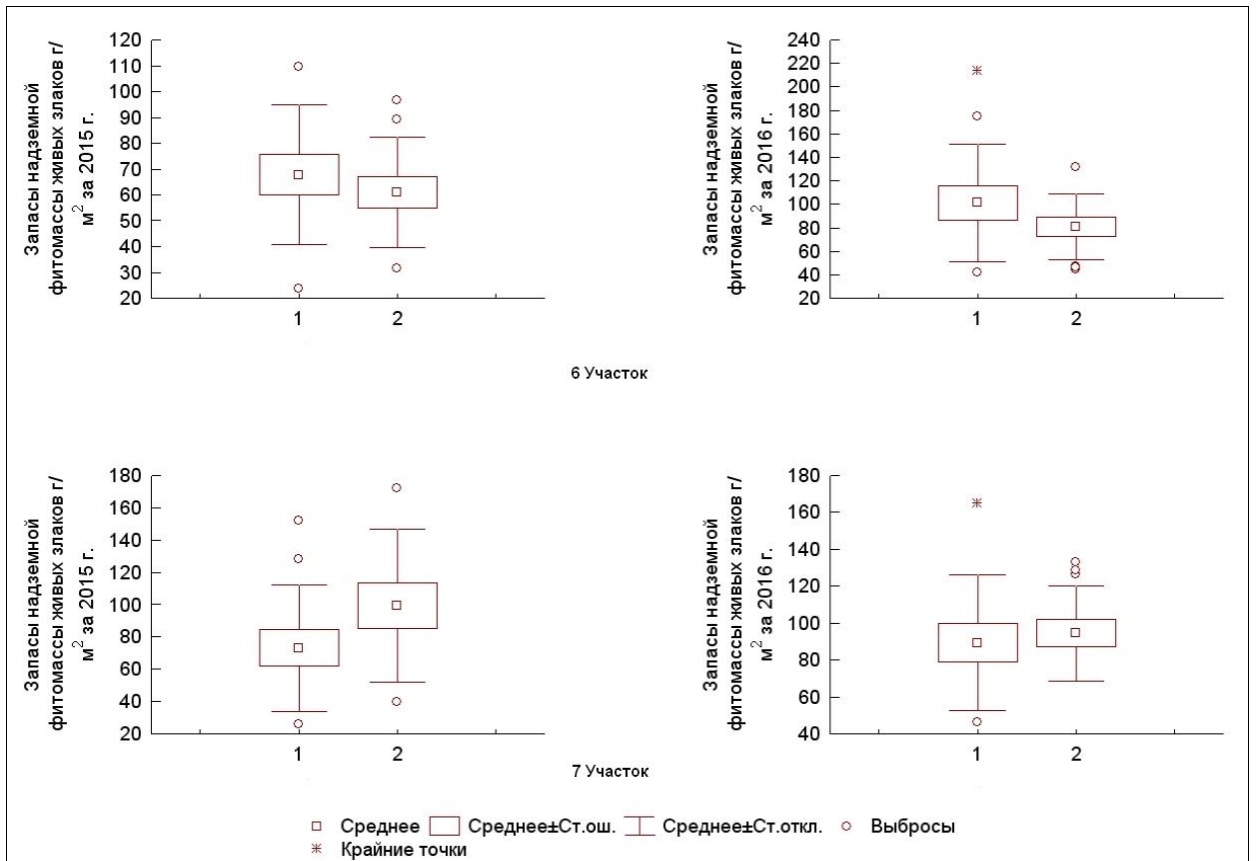


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной фитомассы живых злаков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов живого разнотравья

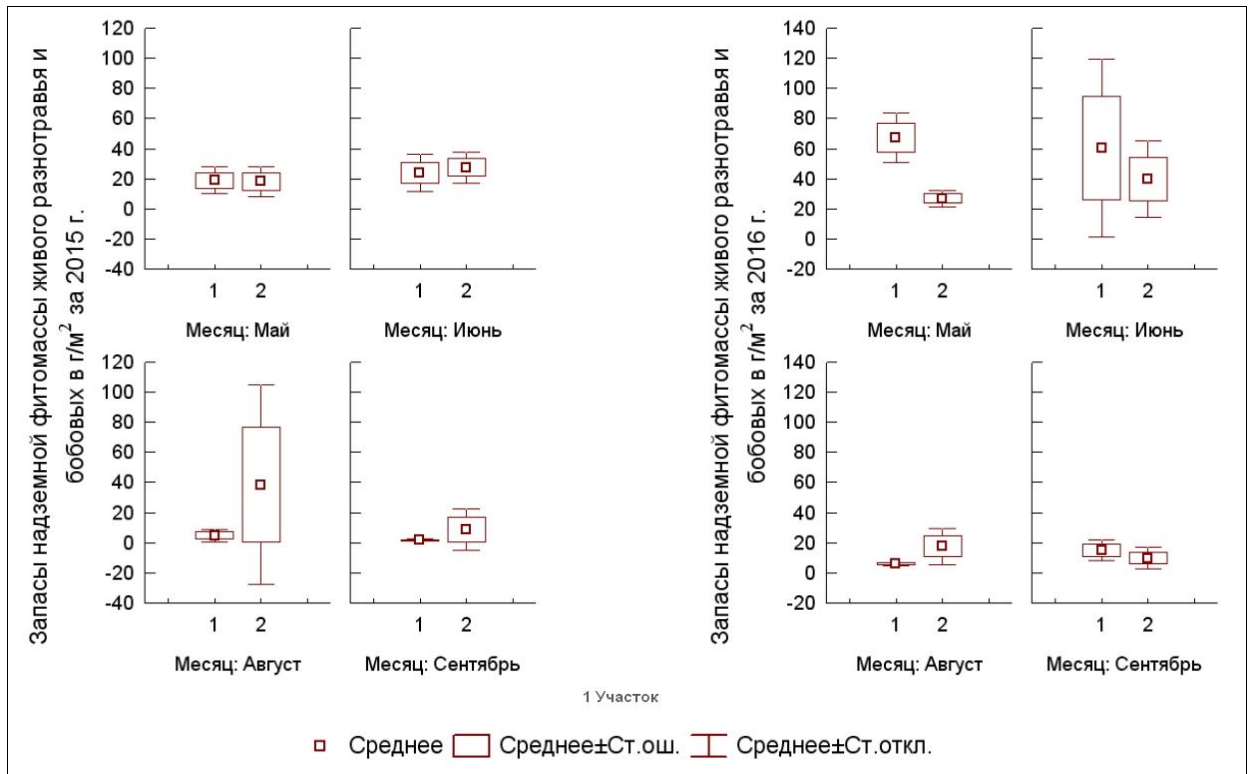


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

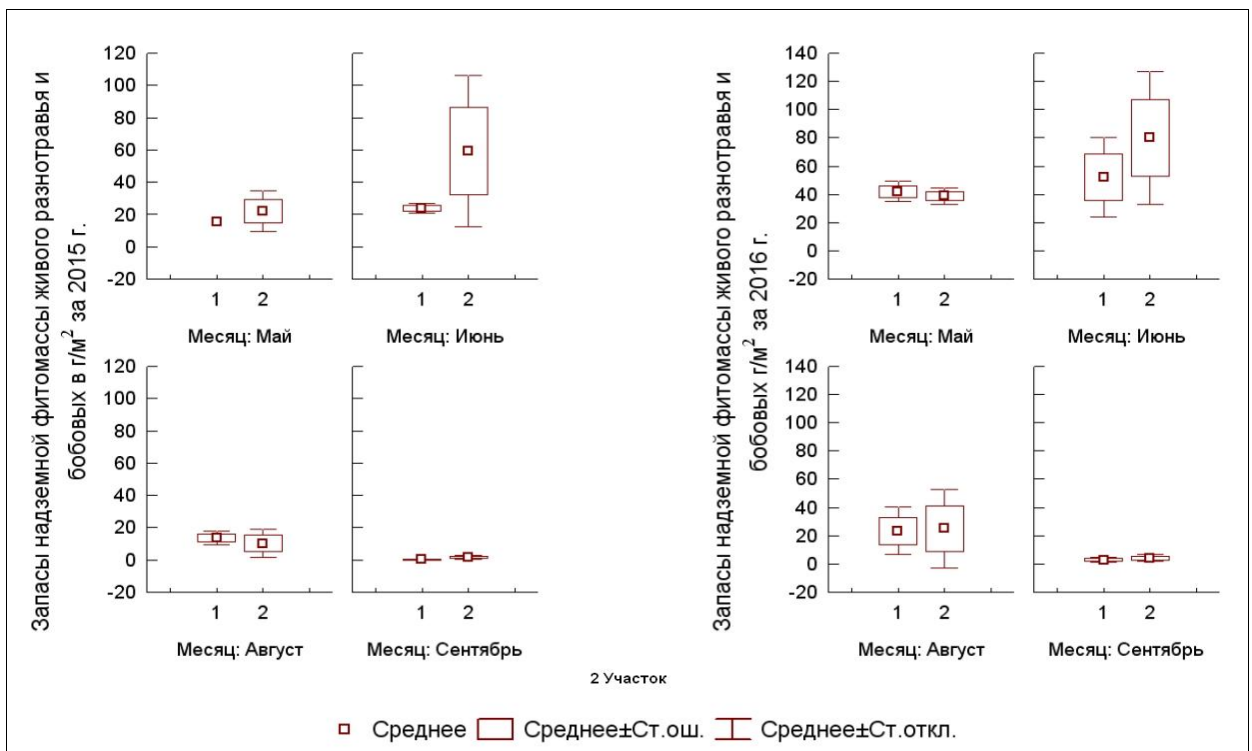


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

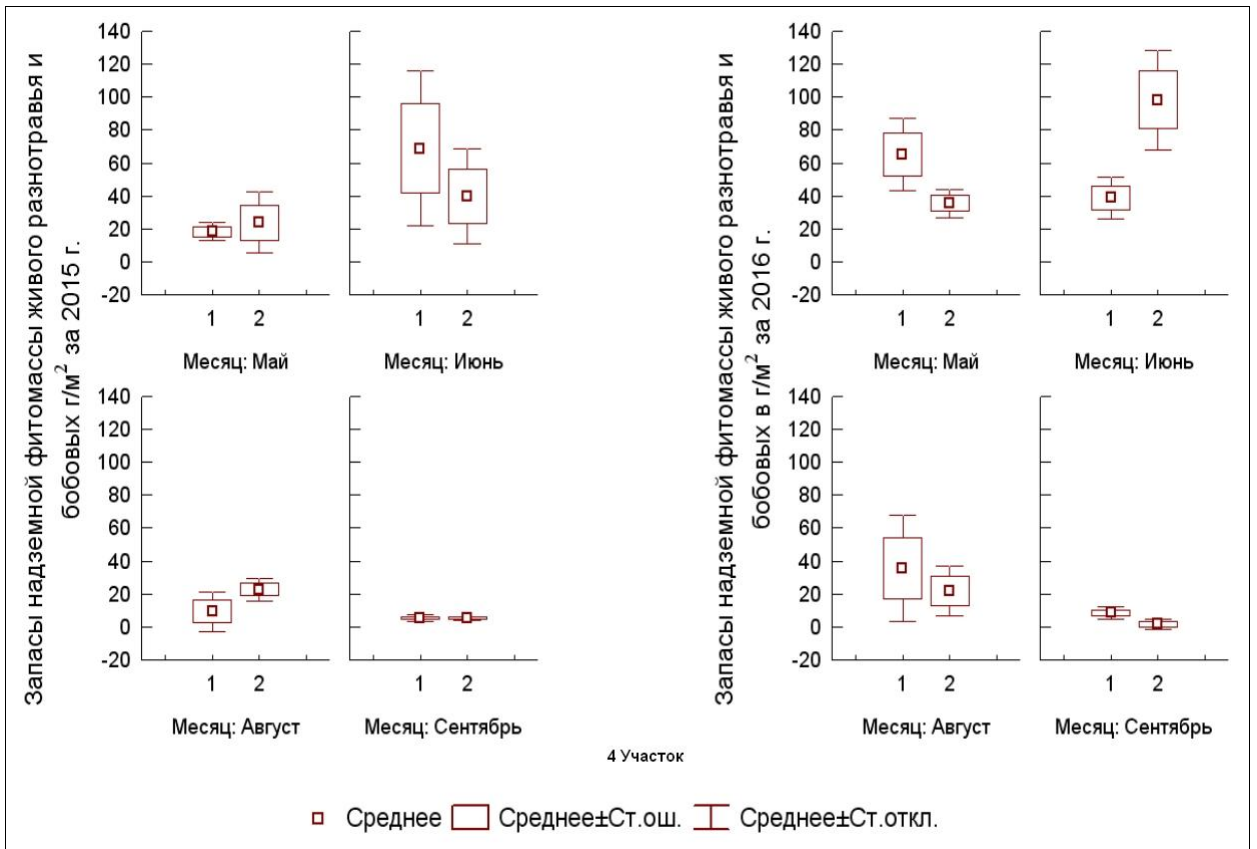


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

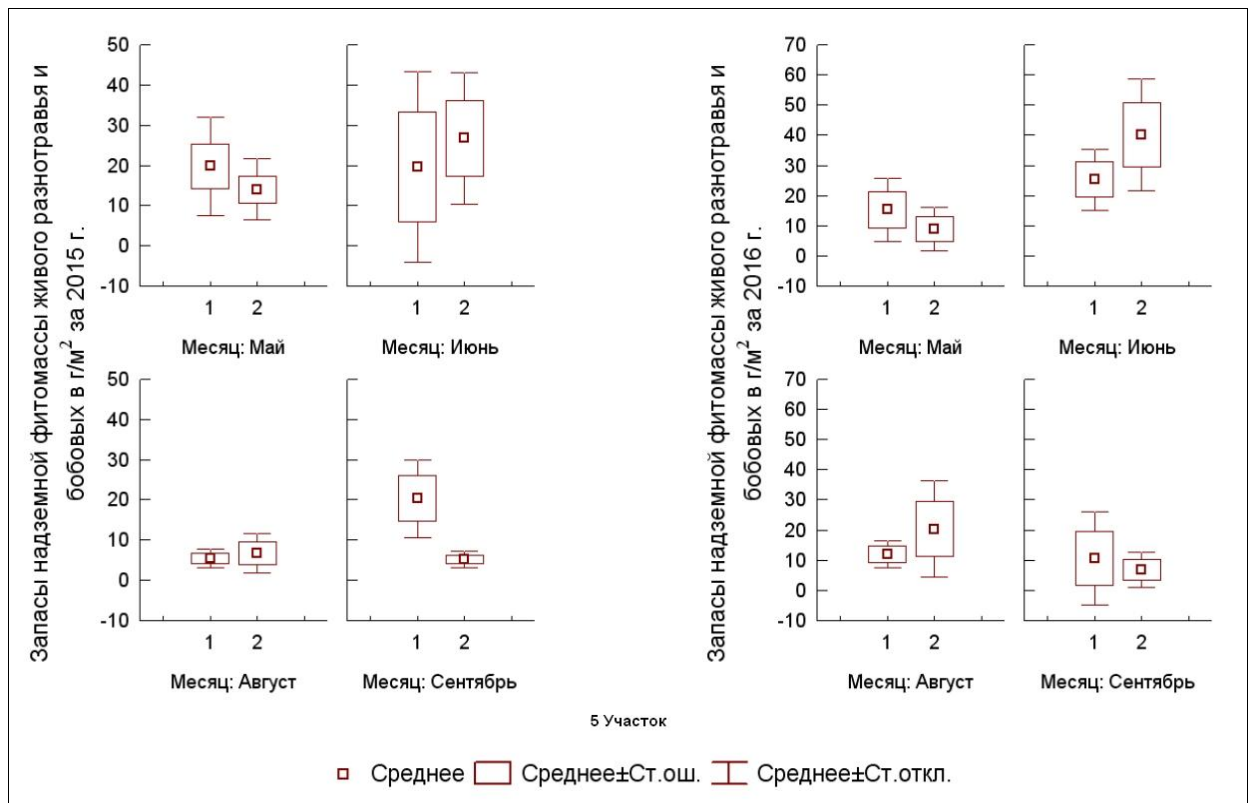


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

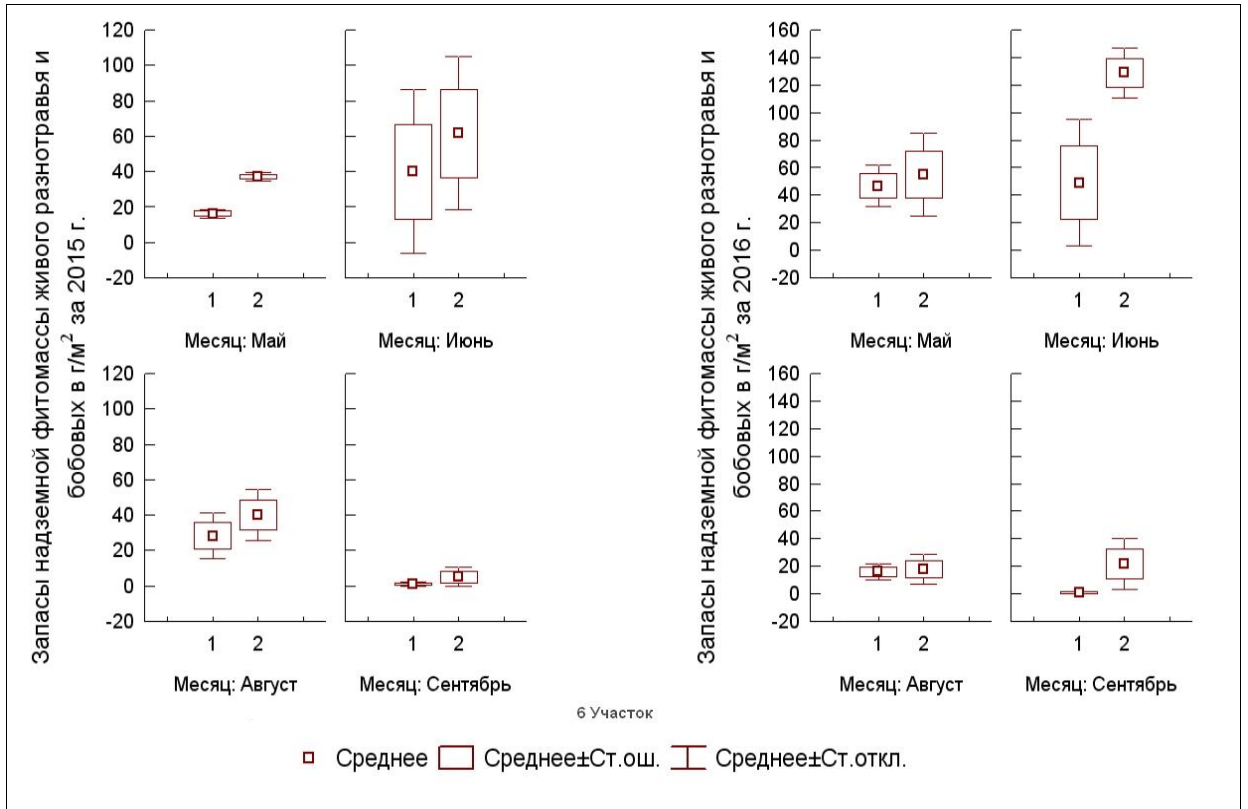


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

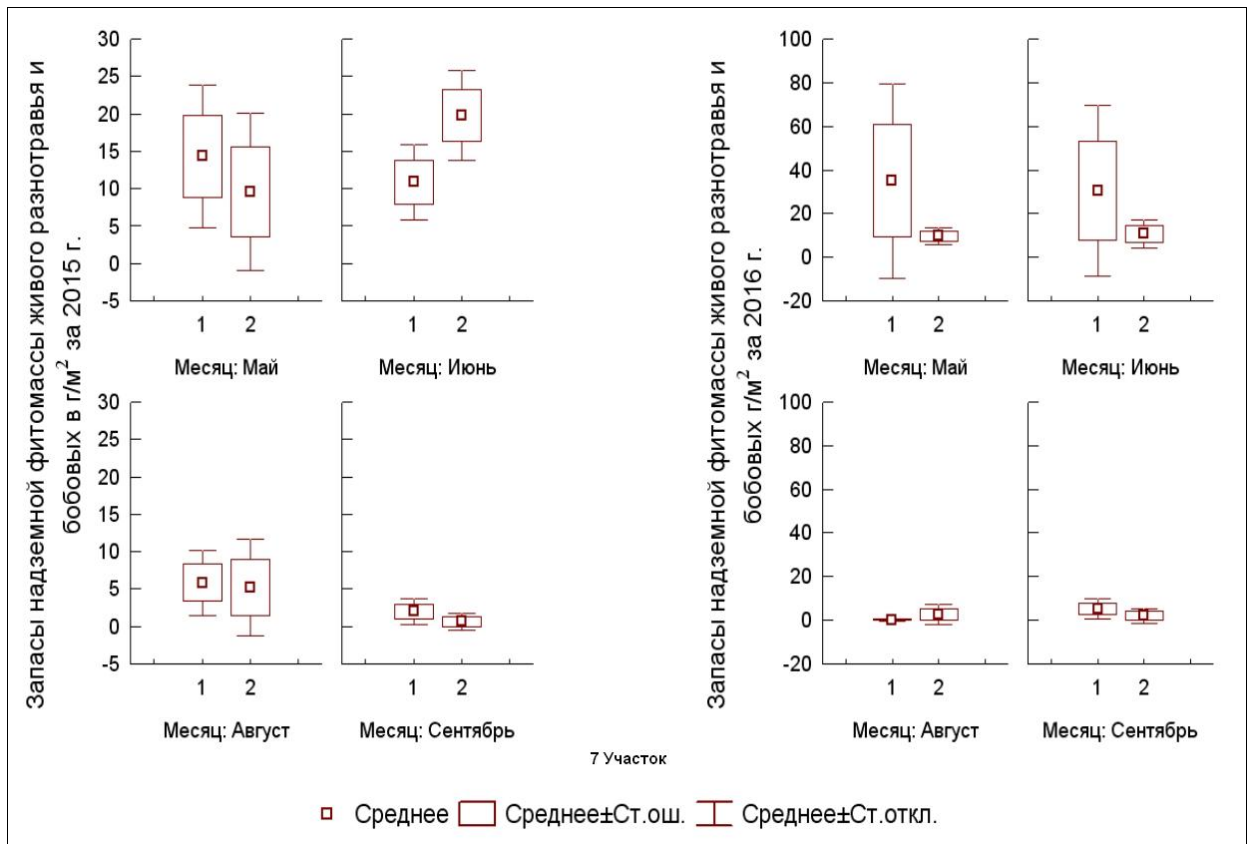


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

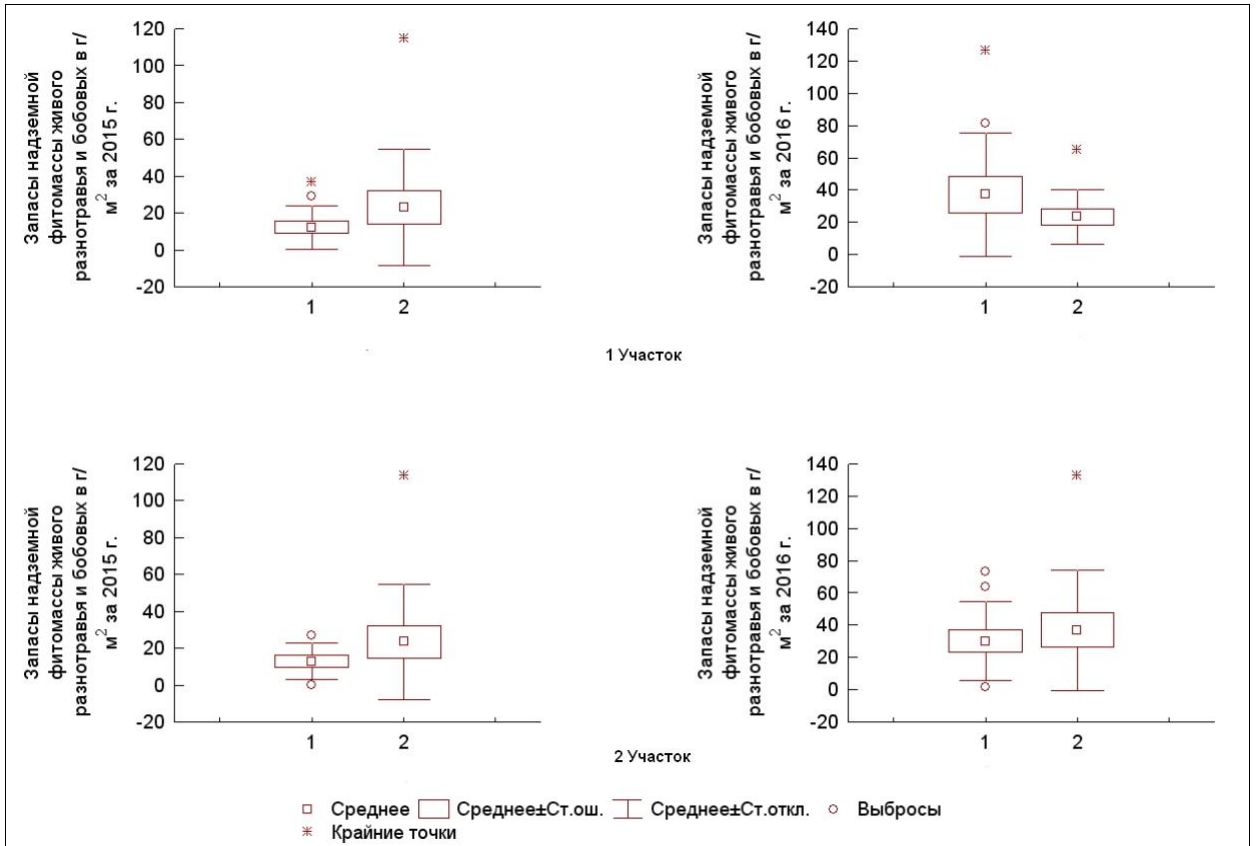


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

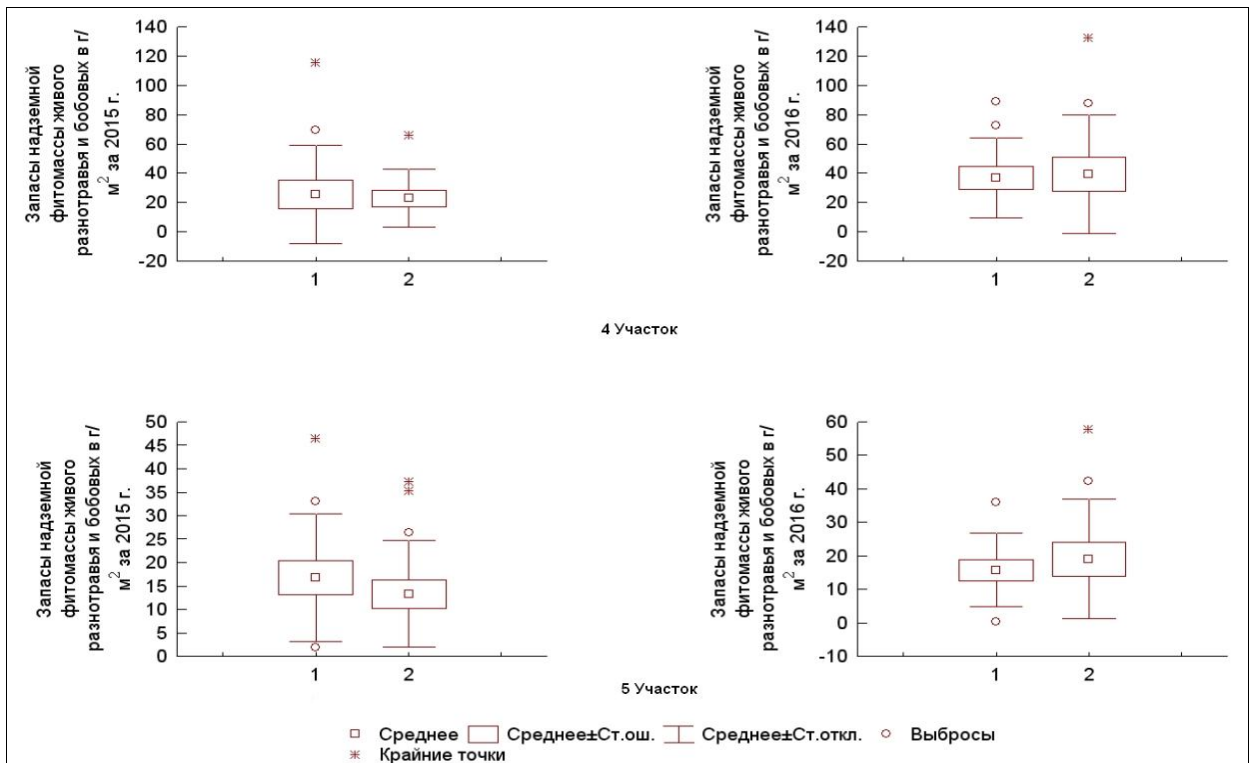


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

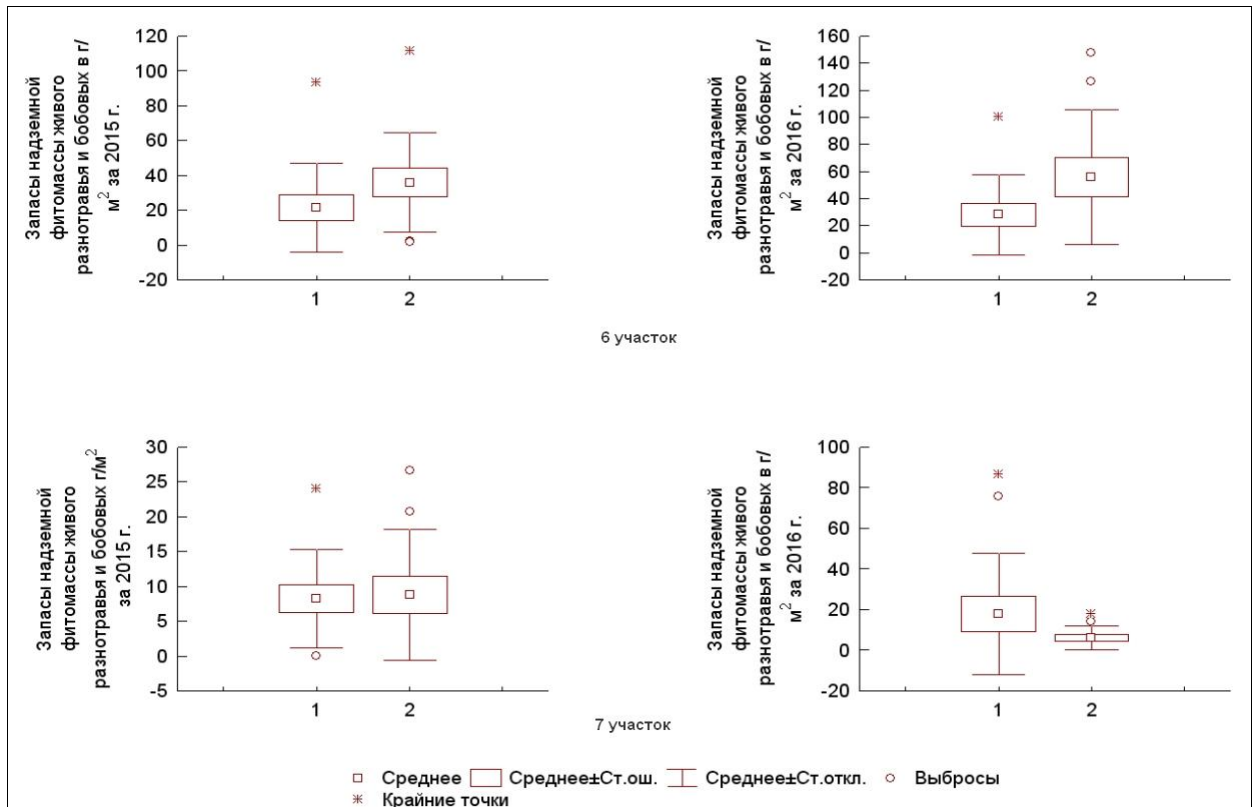


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной фитомассы живого разнотравья объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов живых полукустарничков

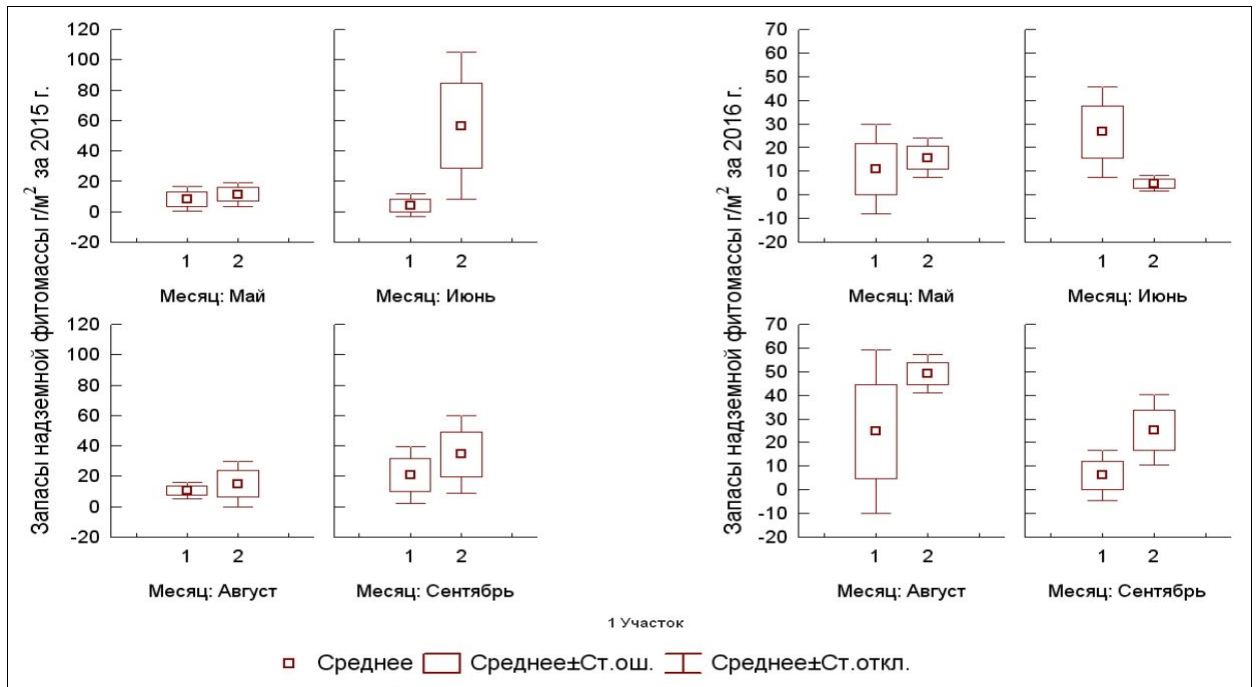


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

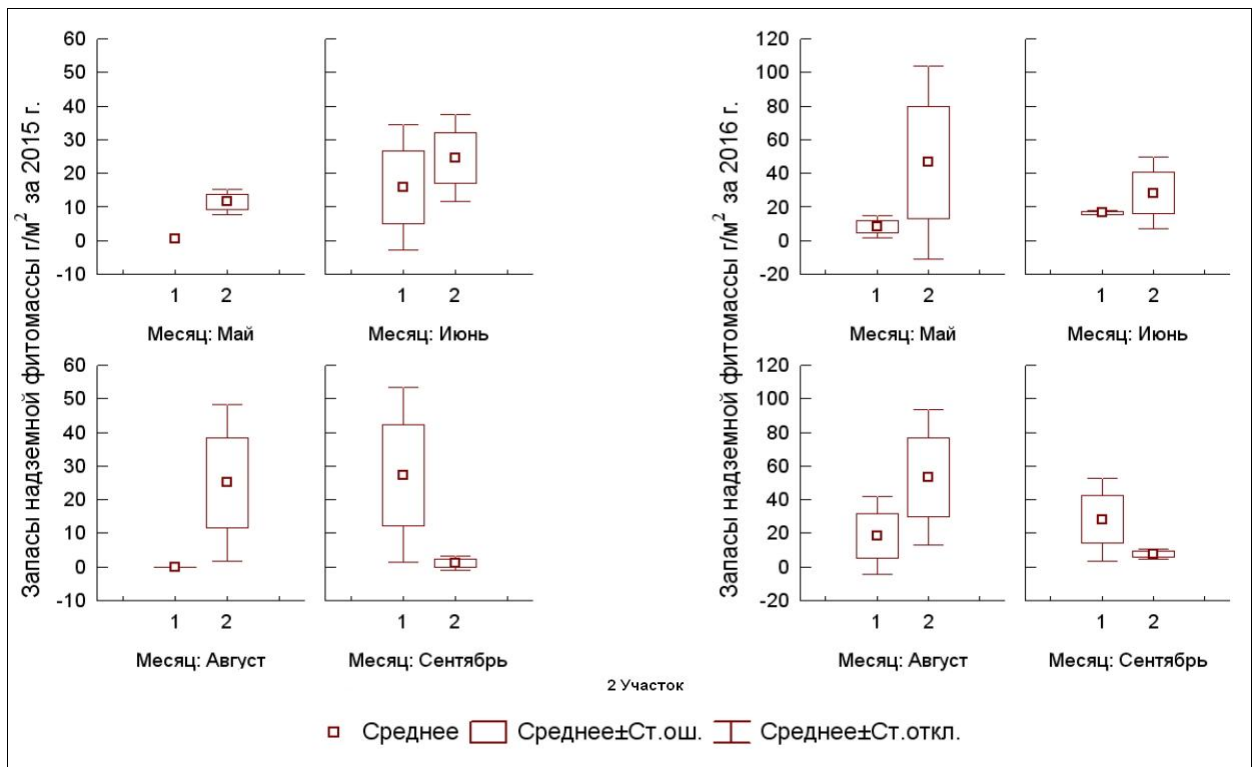


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

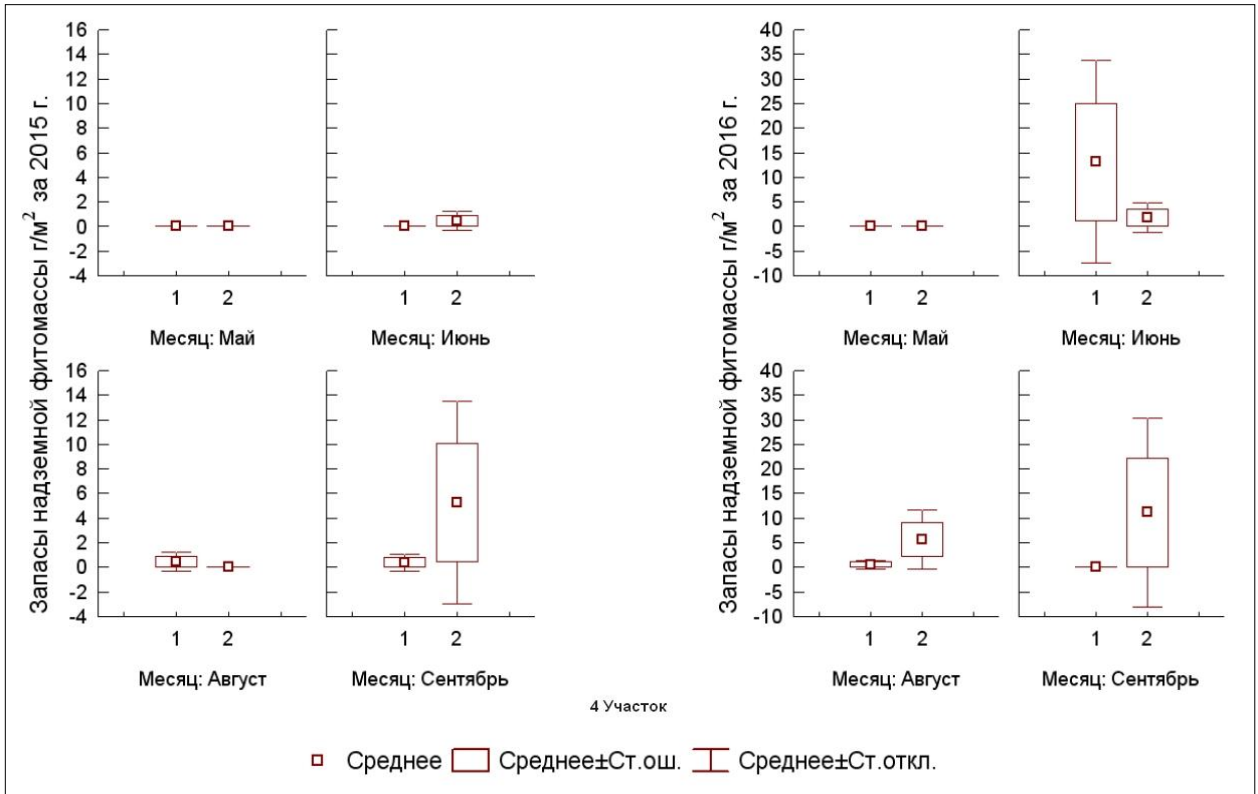


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

вых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

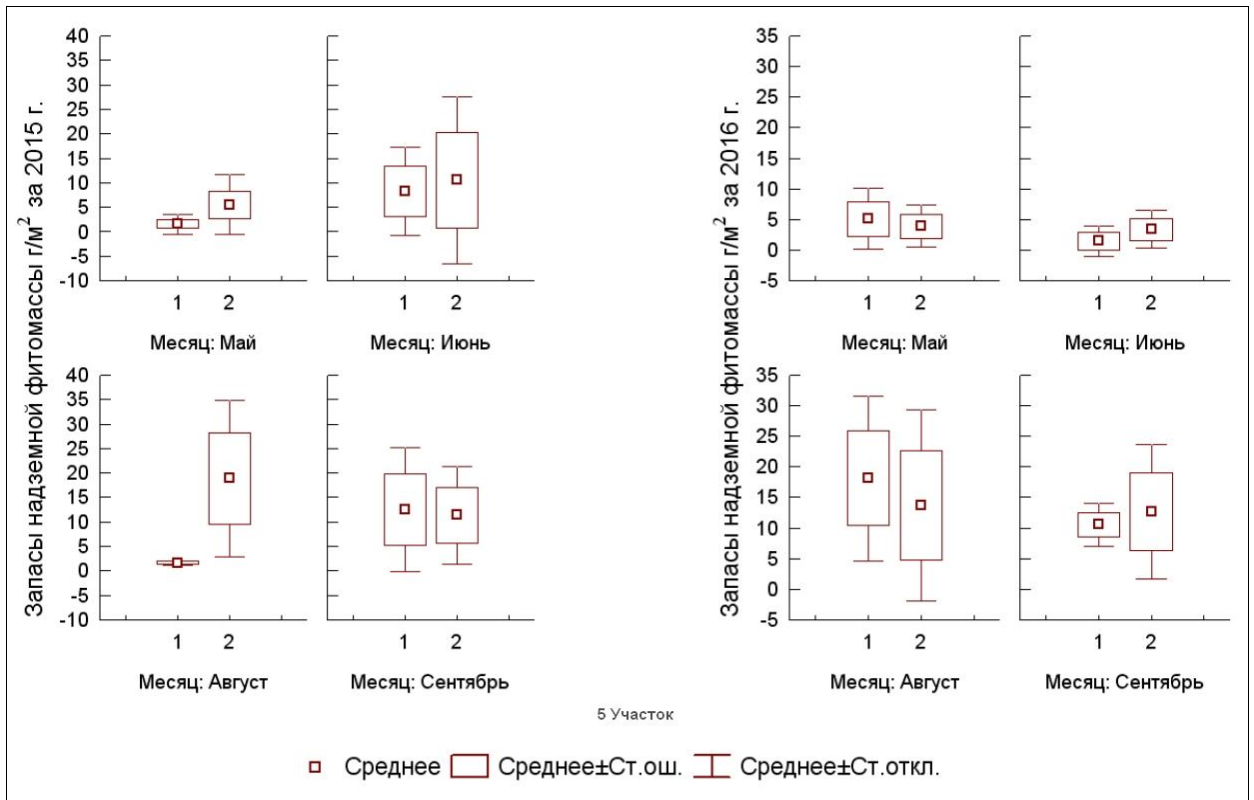


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

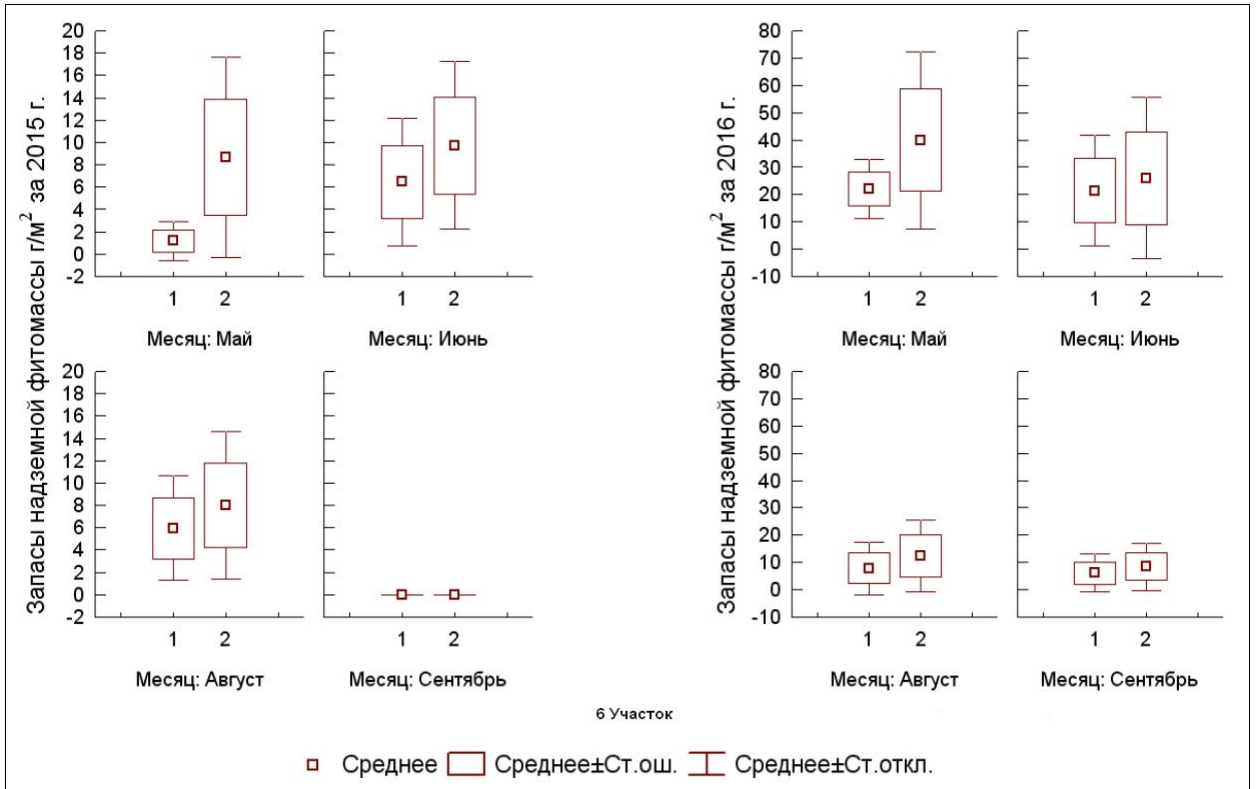


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

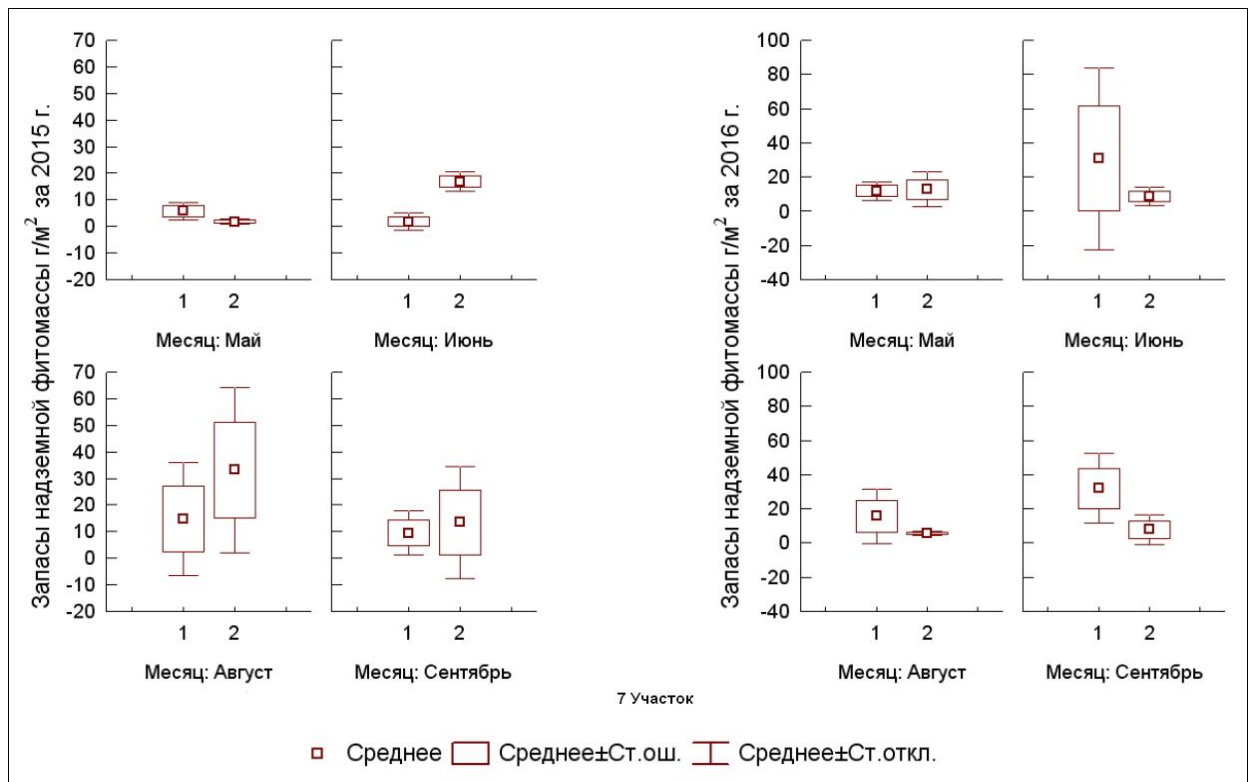


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

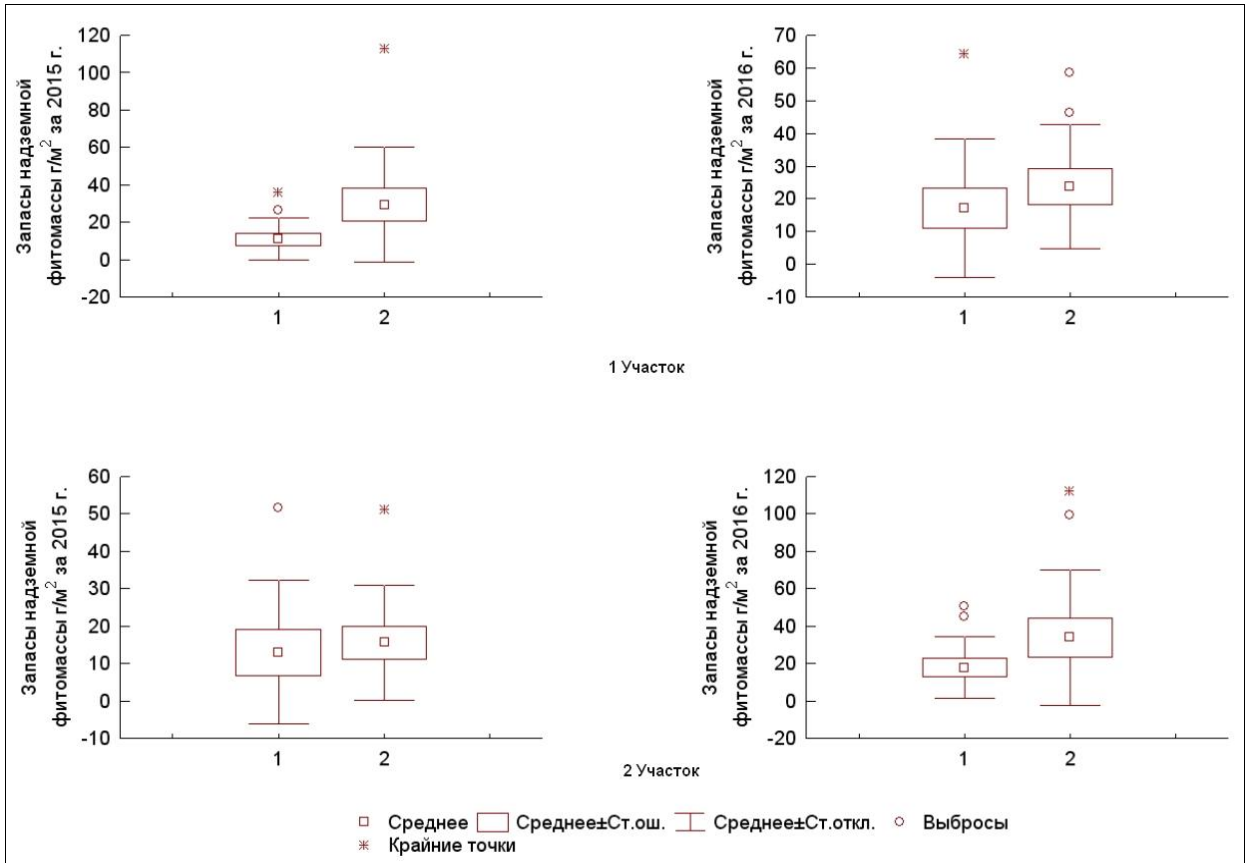


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

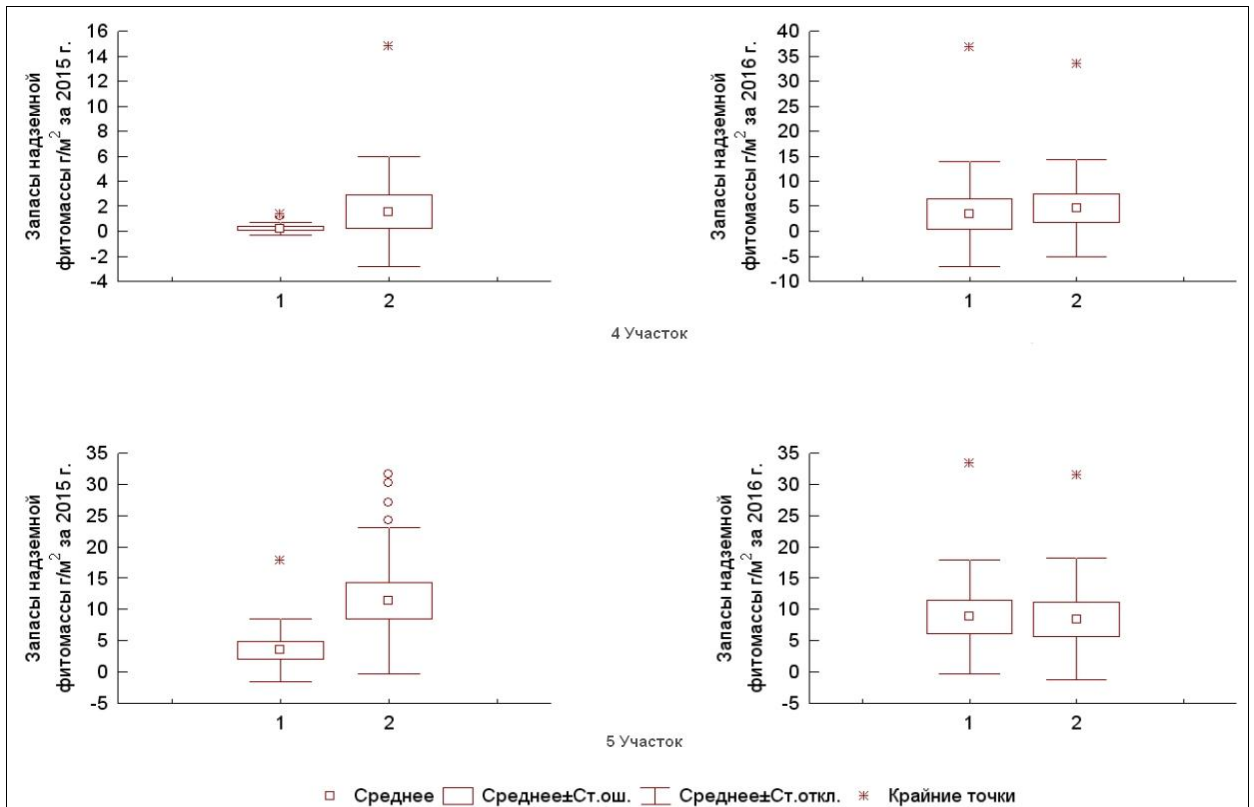


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

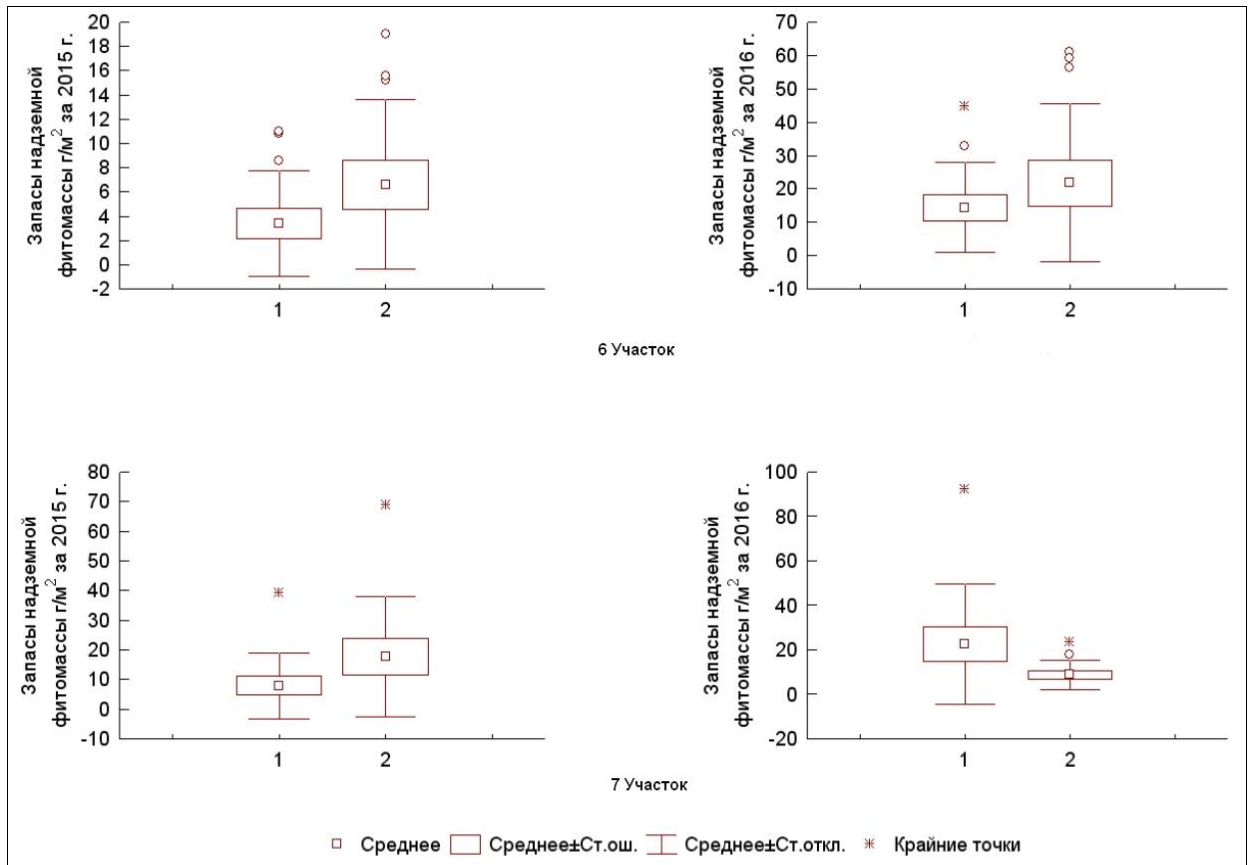


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной фитомассы живых полукустарничков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов надземной мортмассы

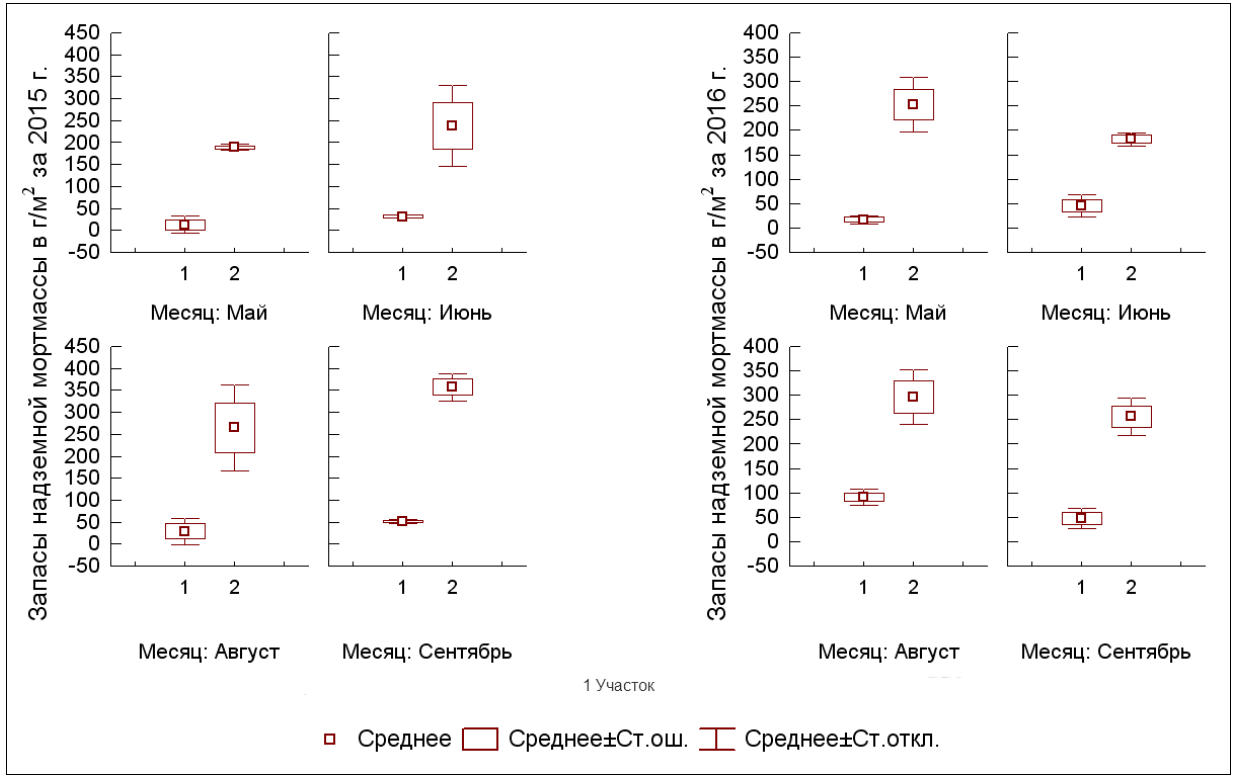


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной мортмассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

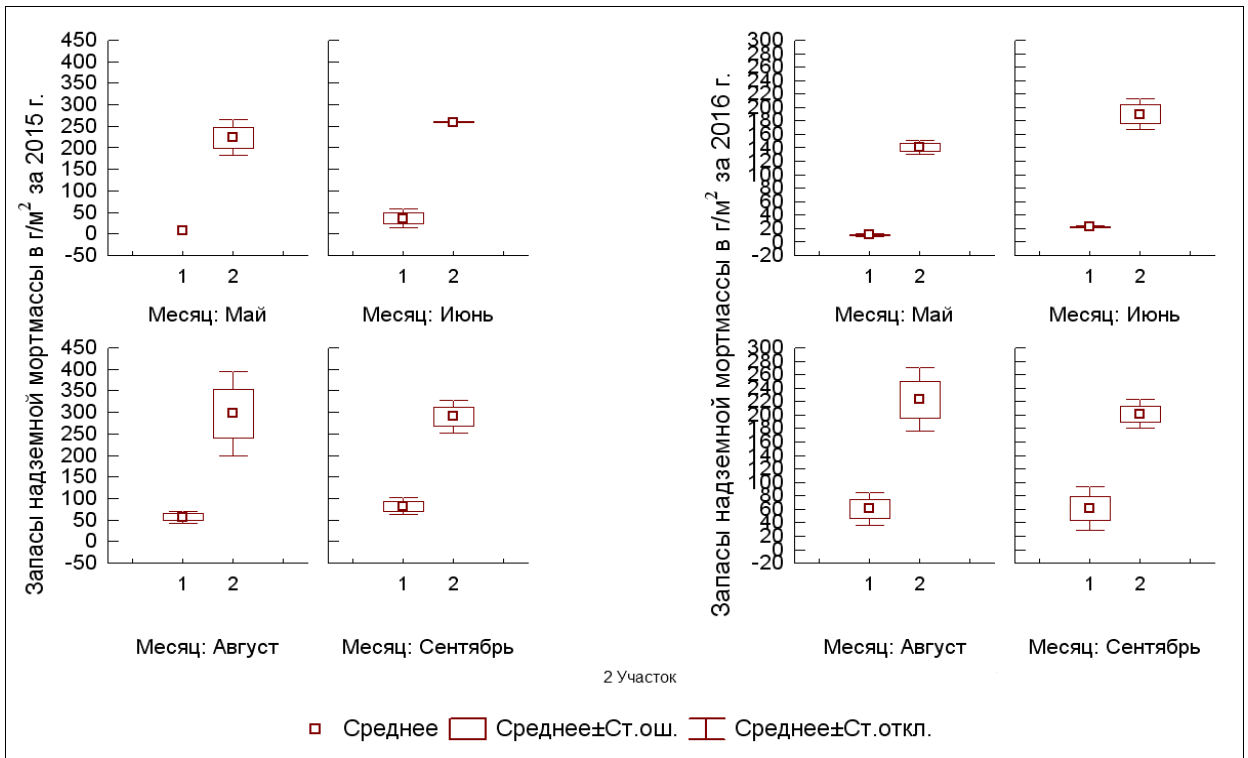


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной мортмассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

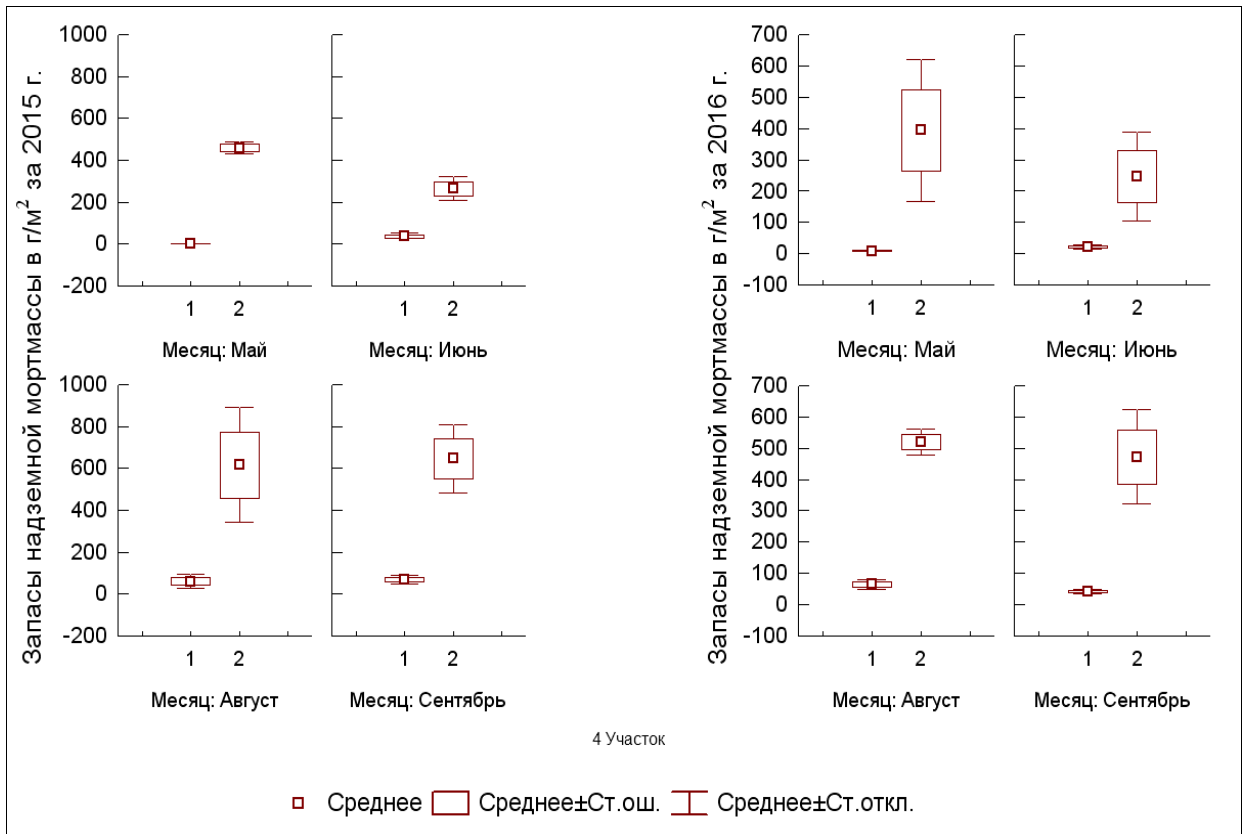


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной мортмассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

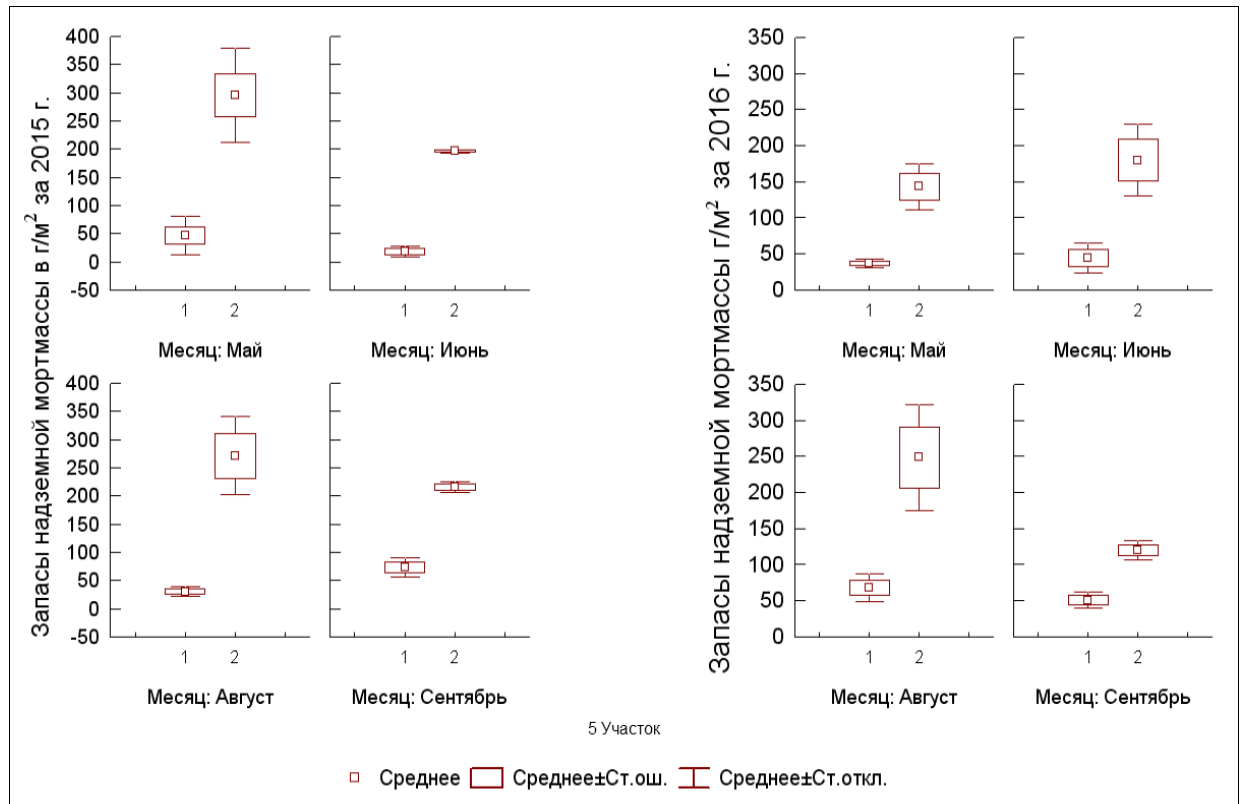


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной мортмассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

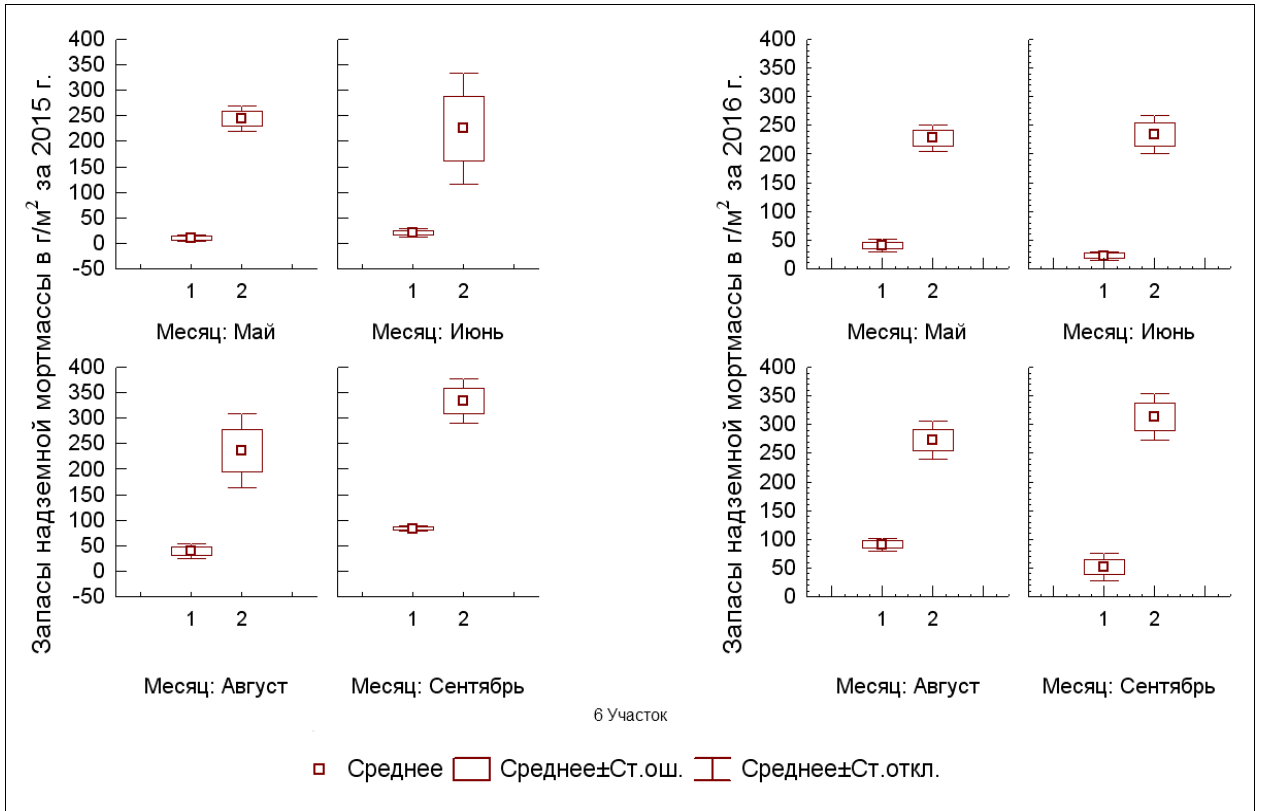


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной мортмассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

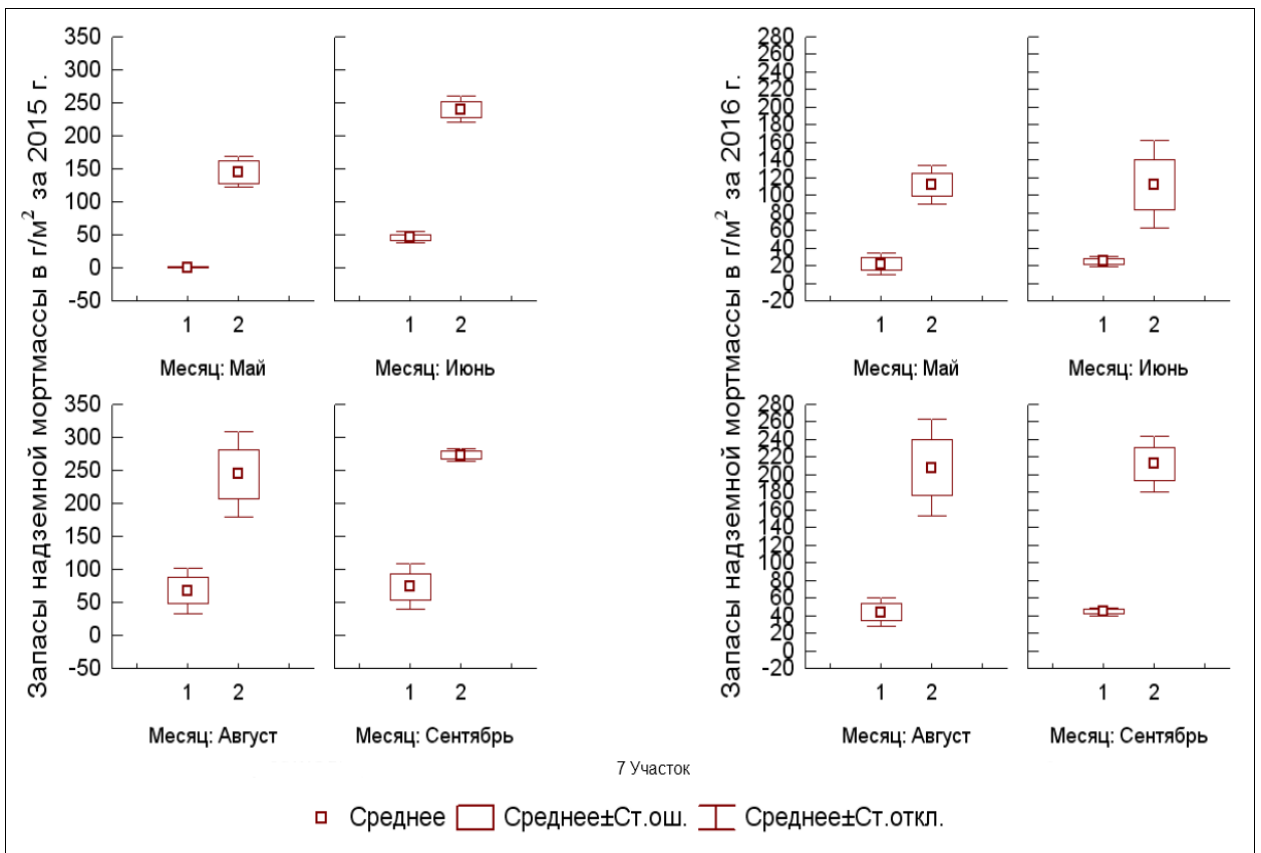


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной мортмассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

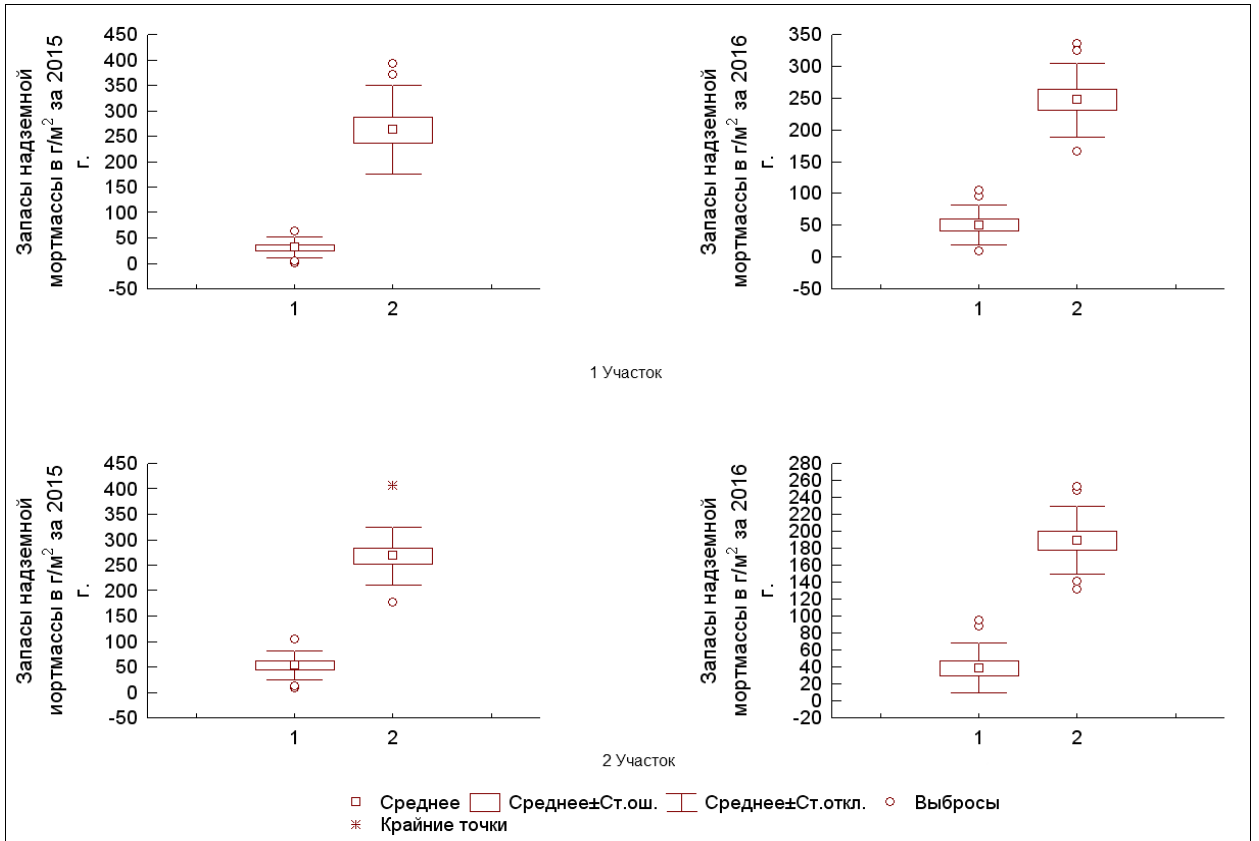


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной мортмассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

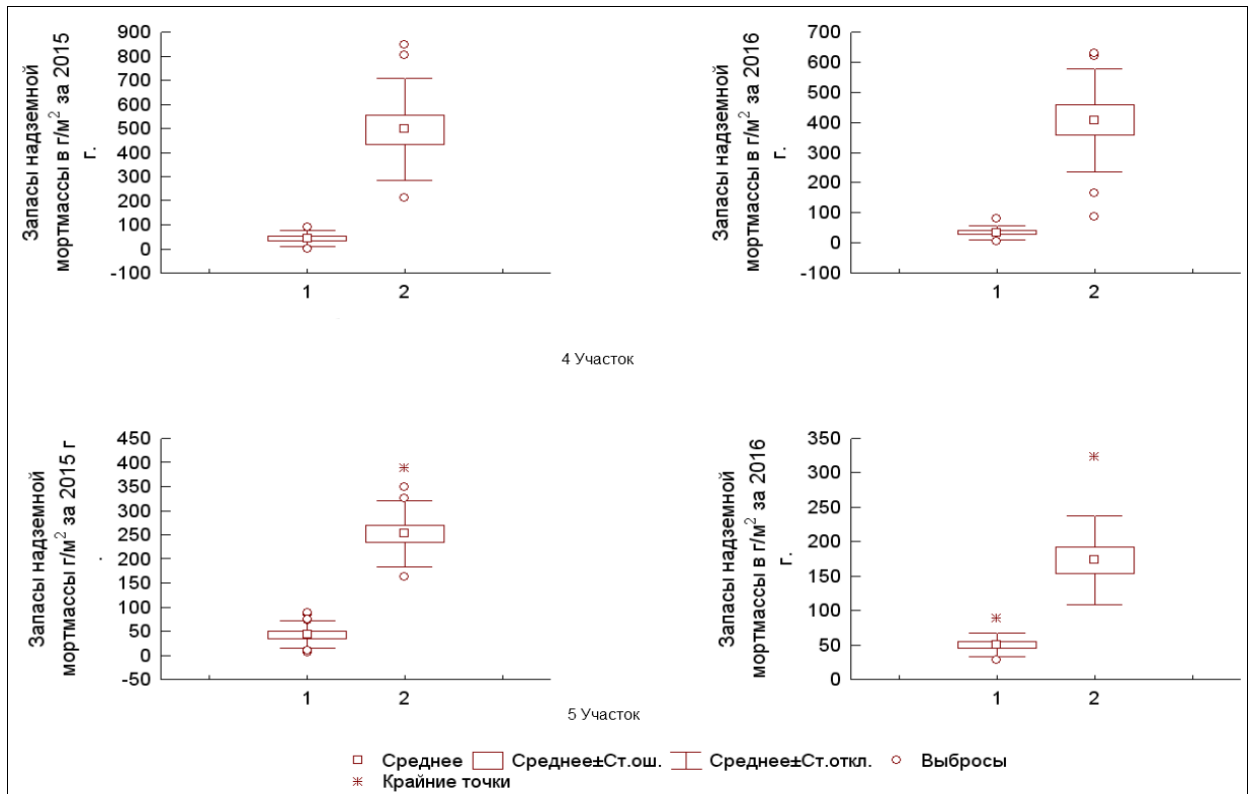


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной мортмассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

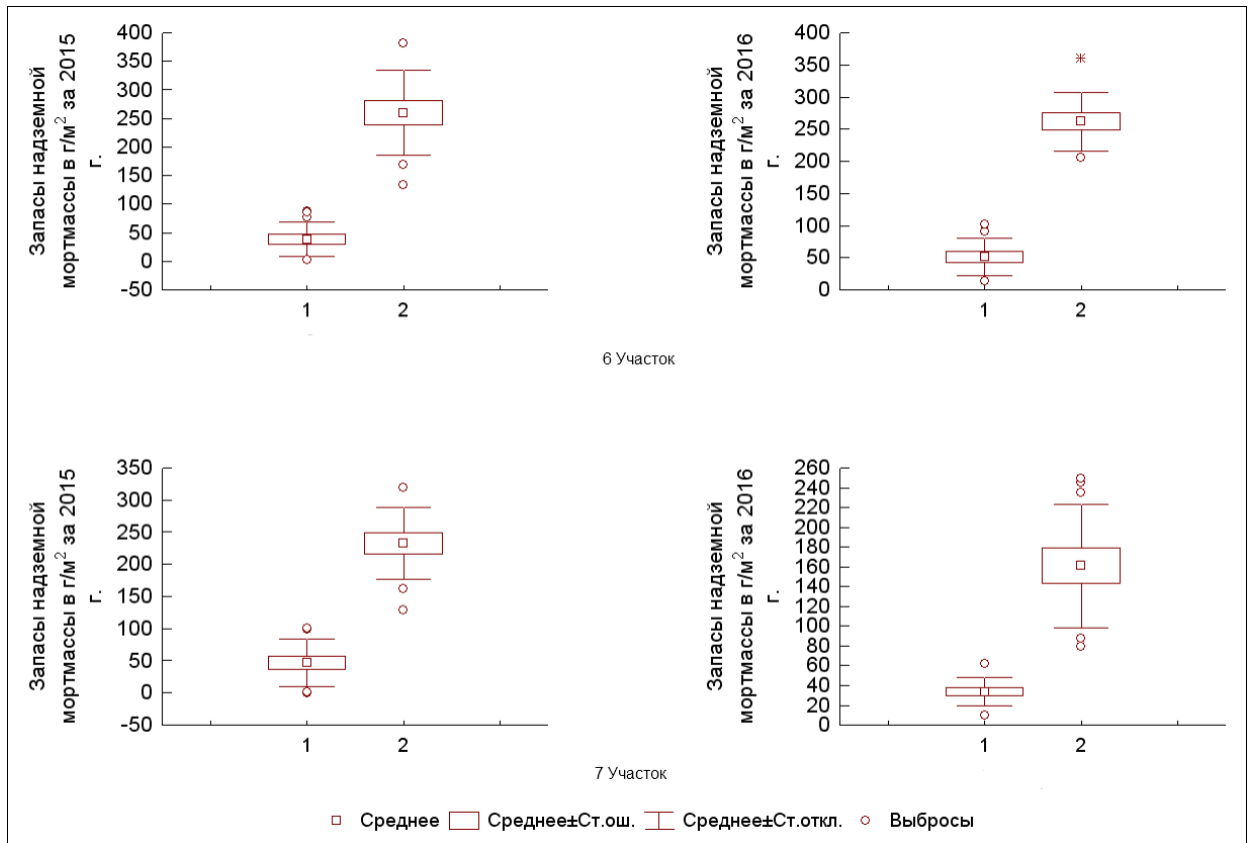


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной мортмассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов ветоши

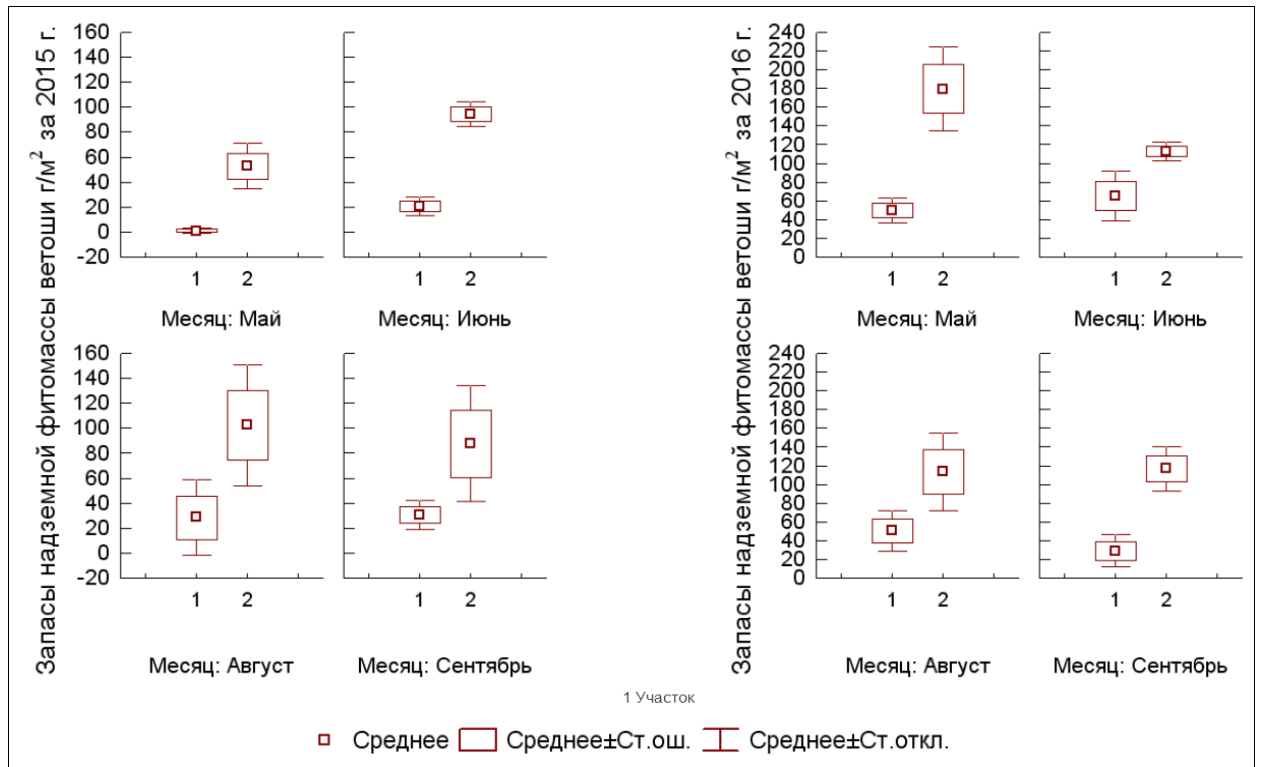


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

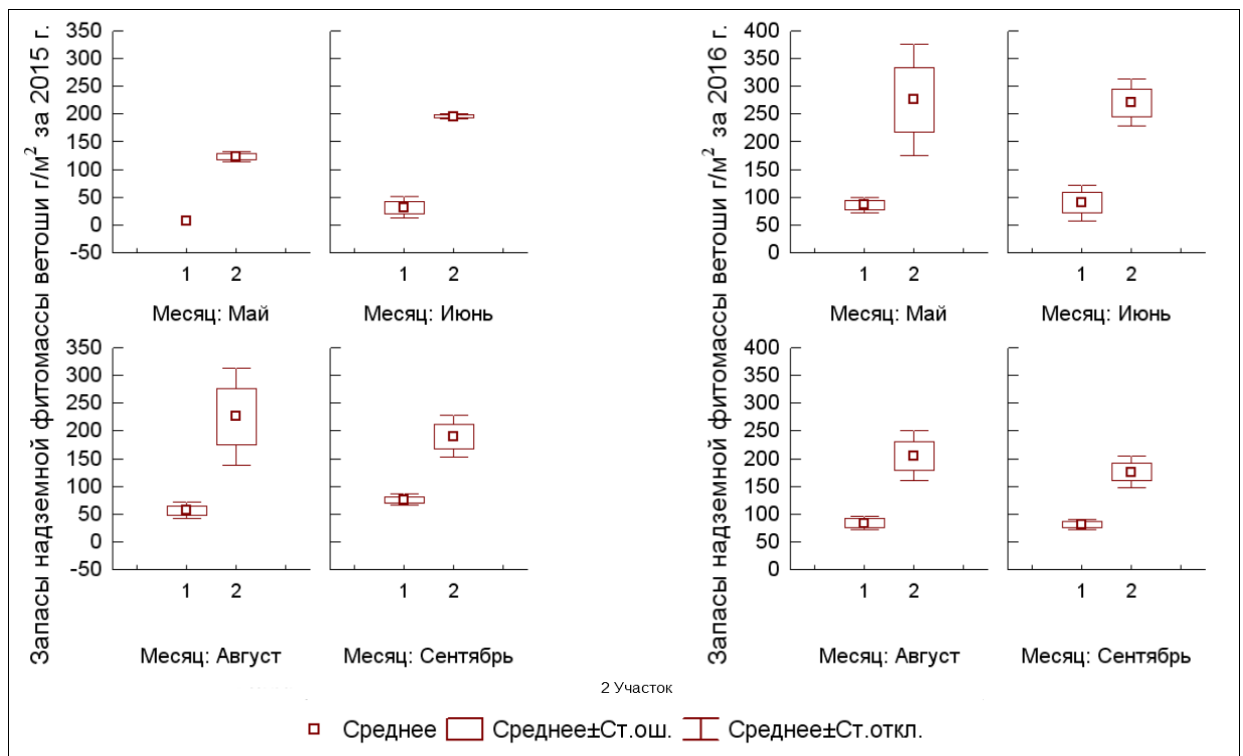


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

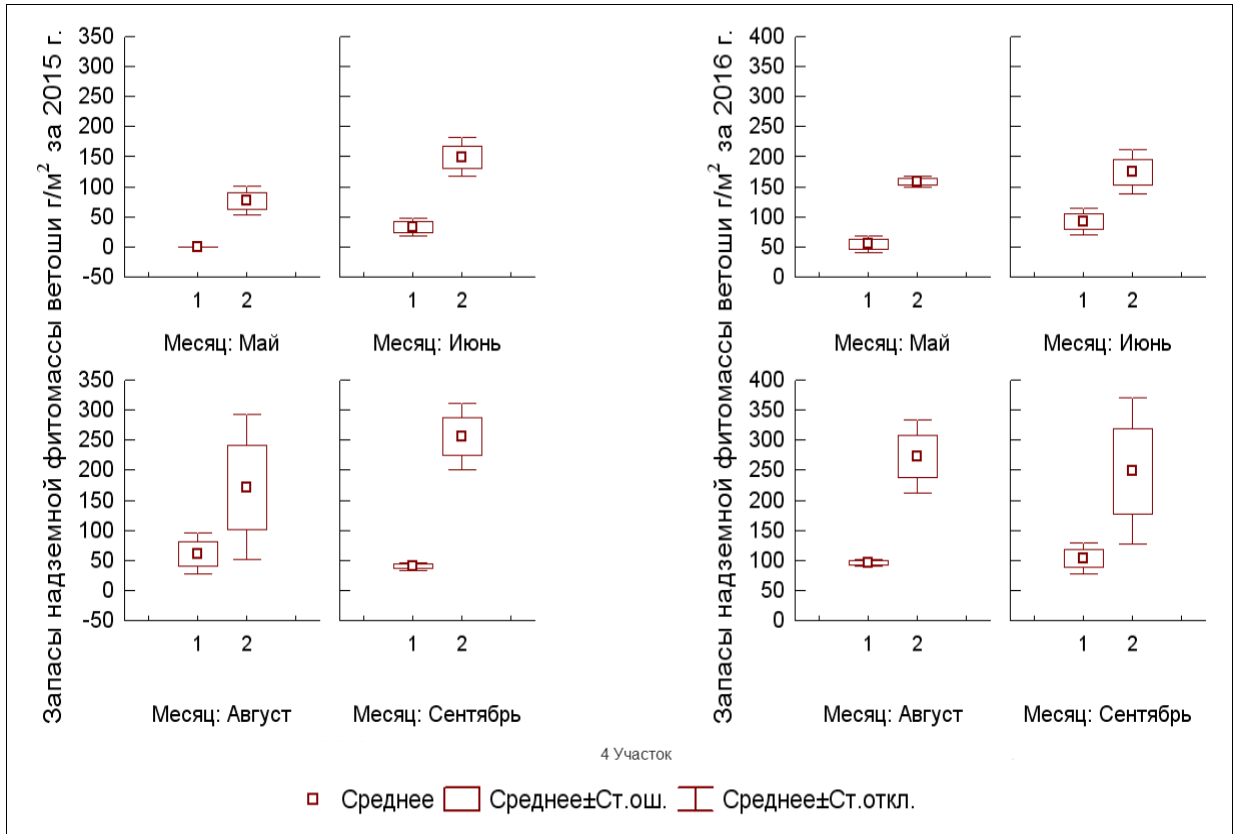


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

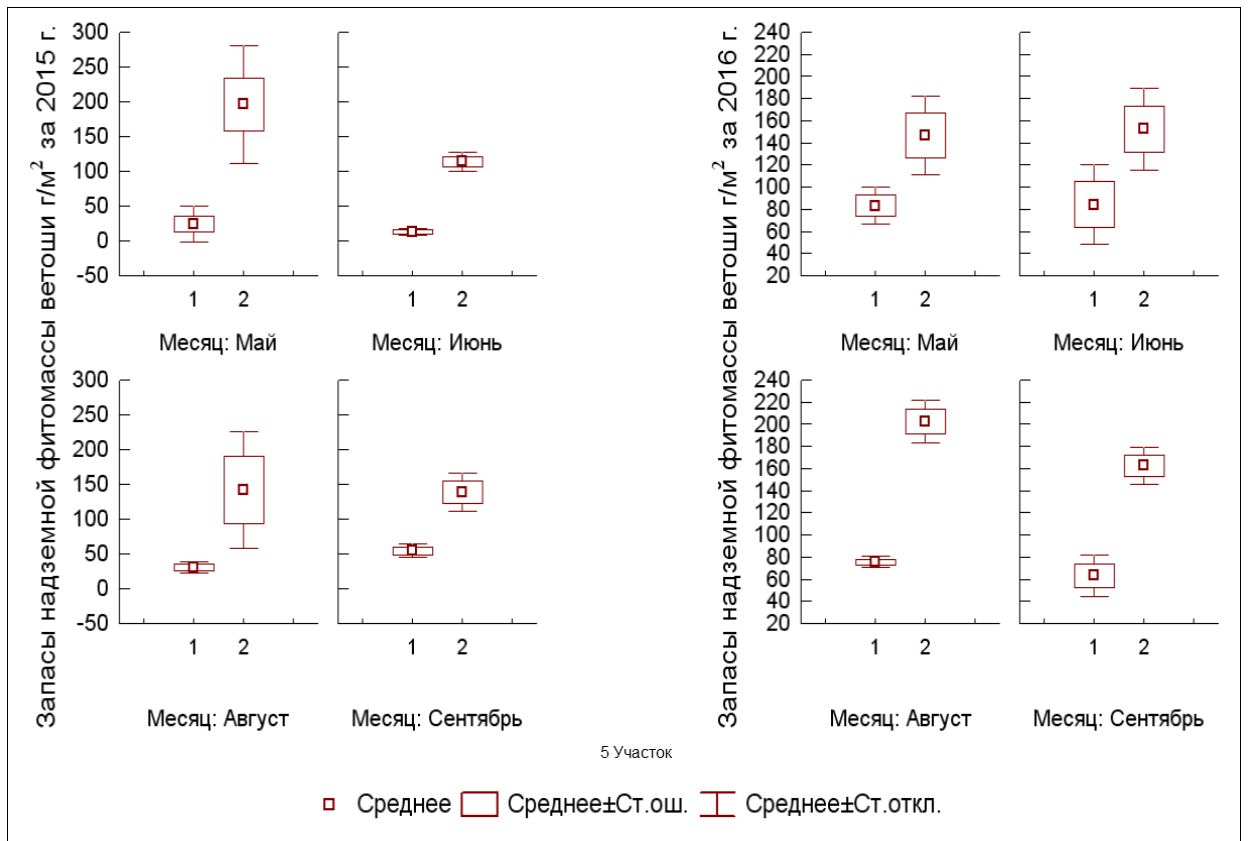


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

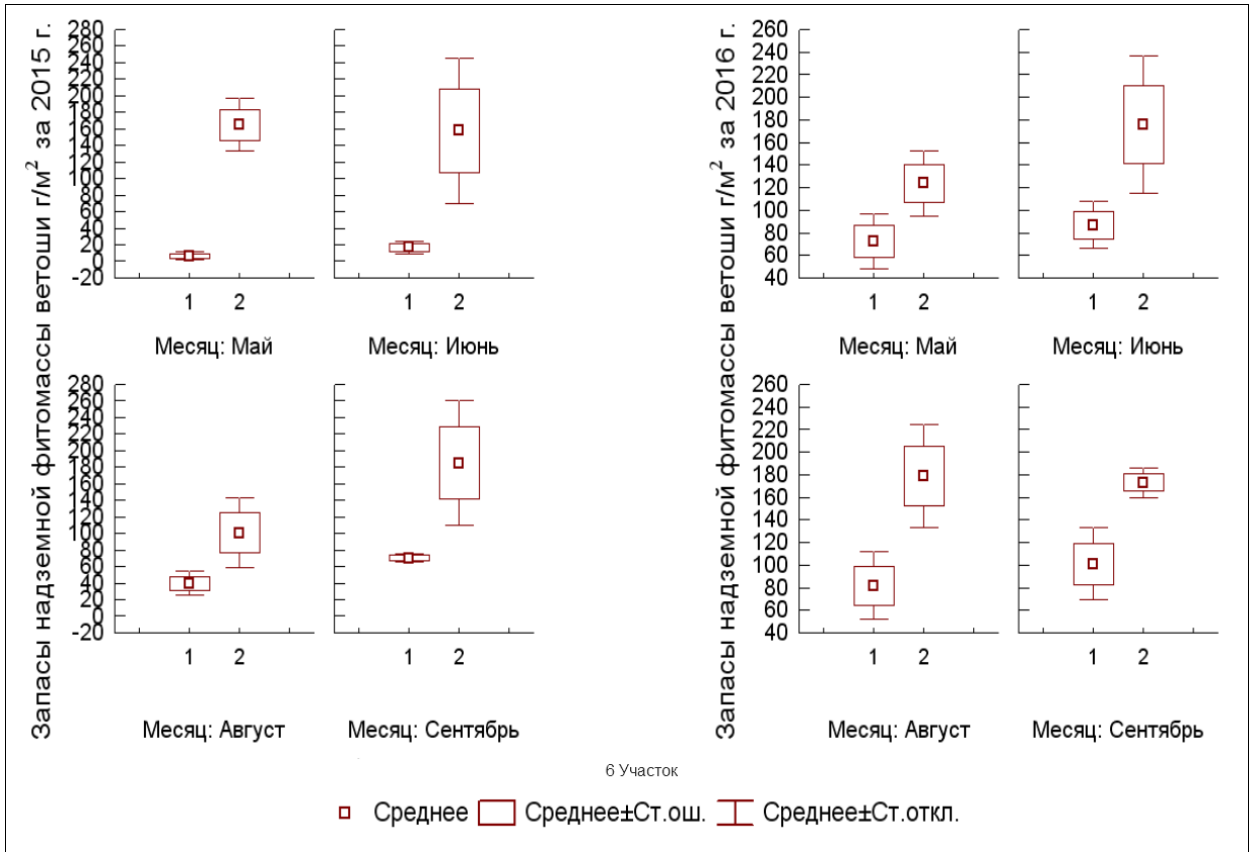


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

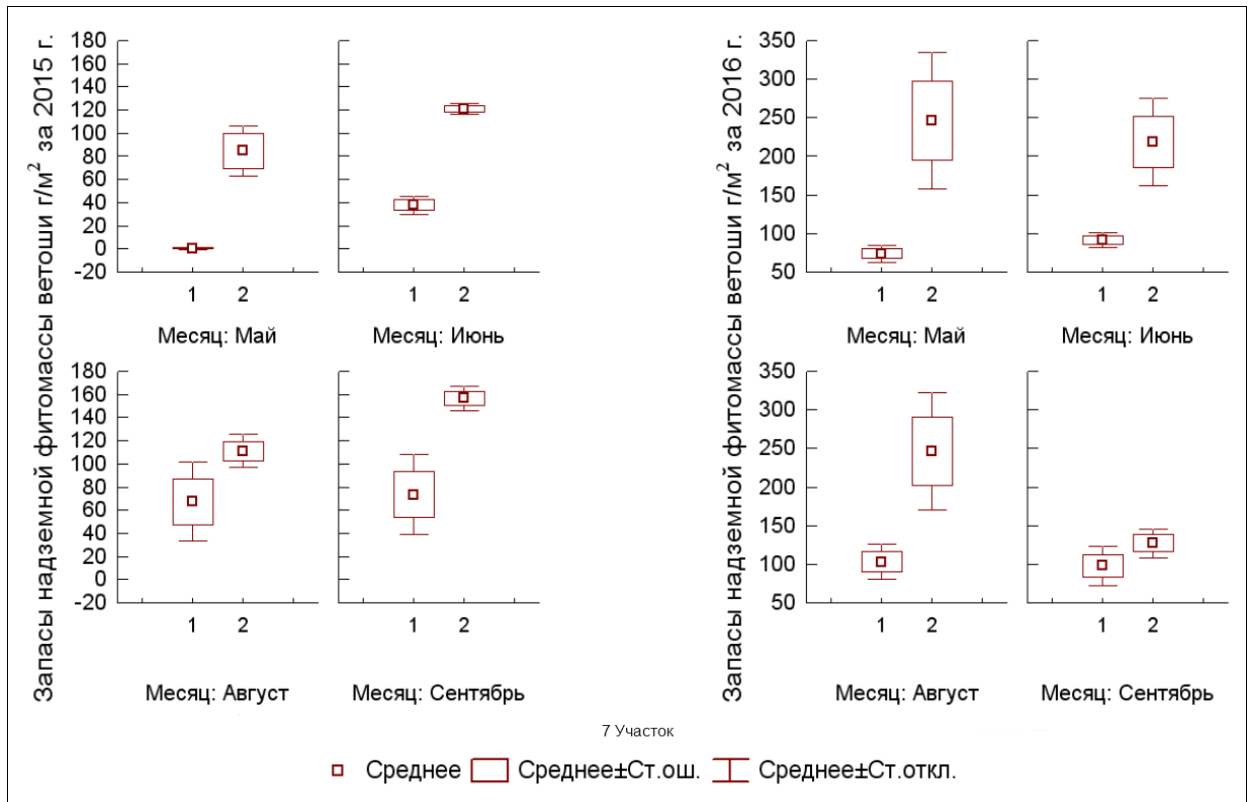


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

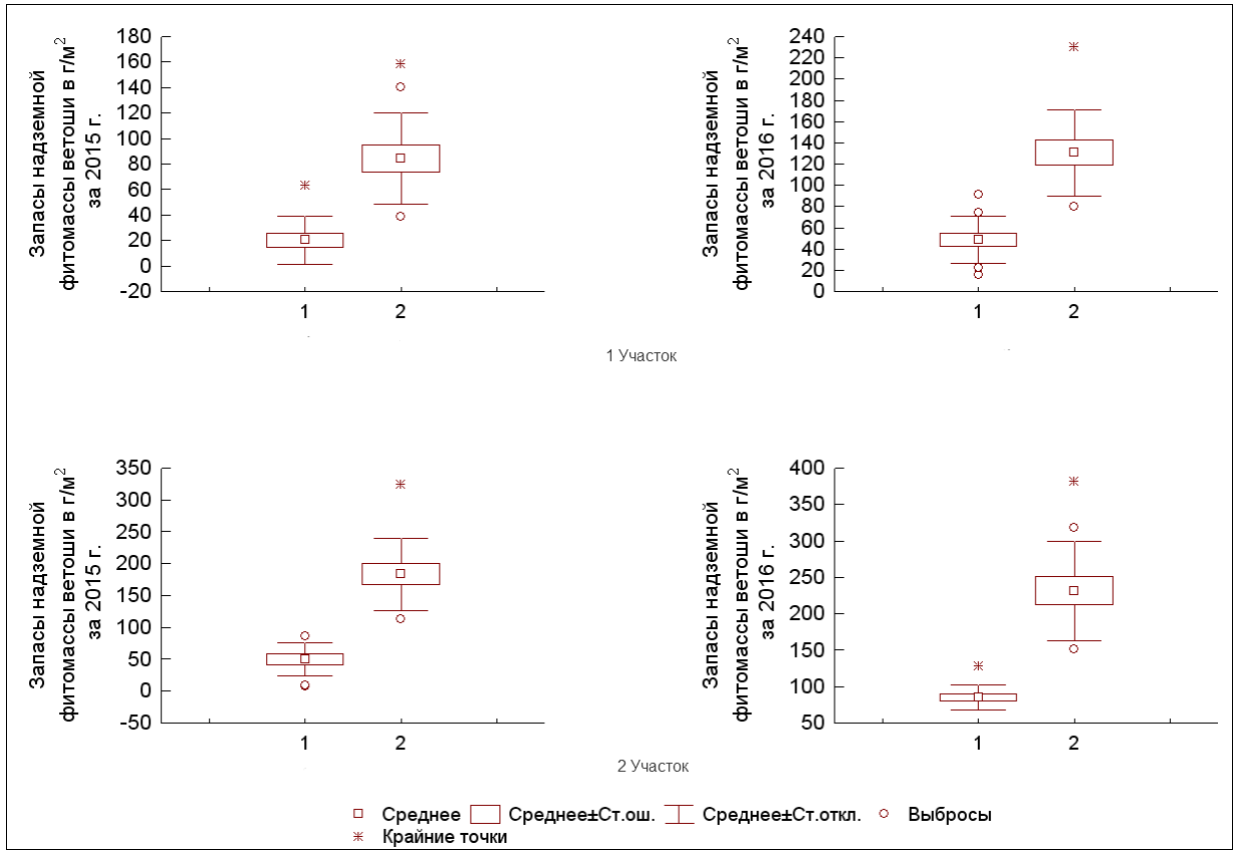


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной ветоши объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

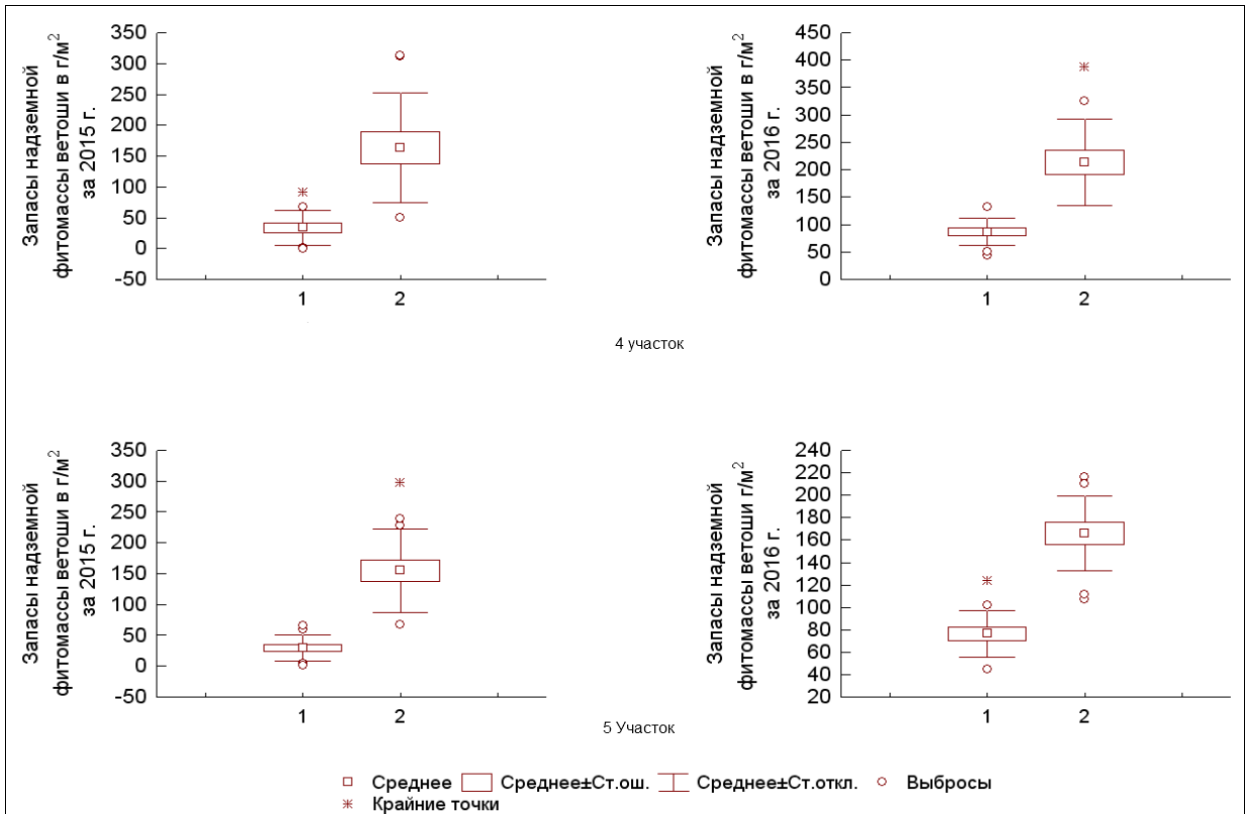


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной ветоши объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

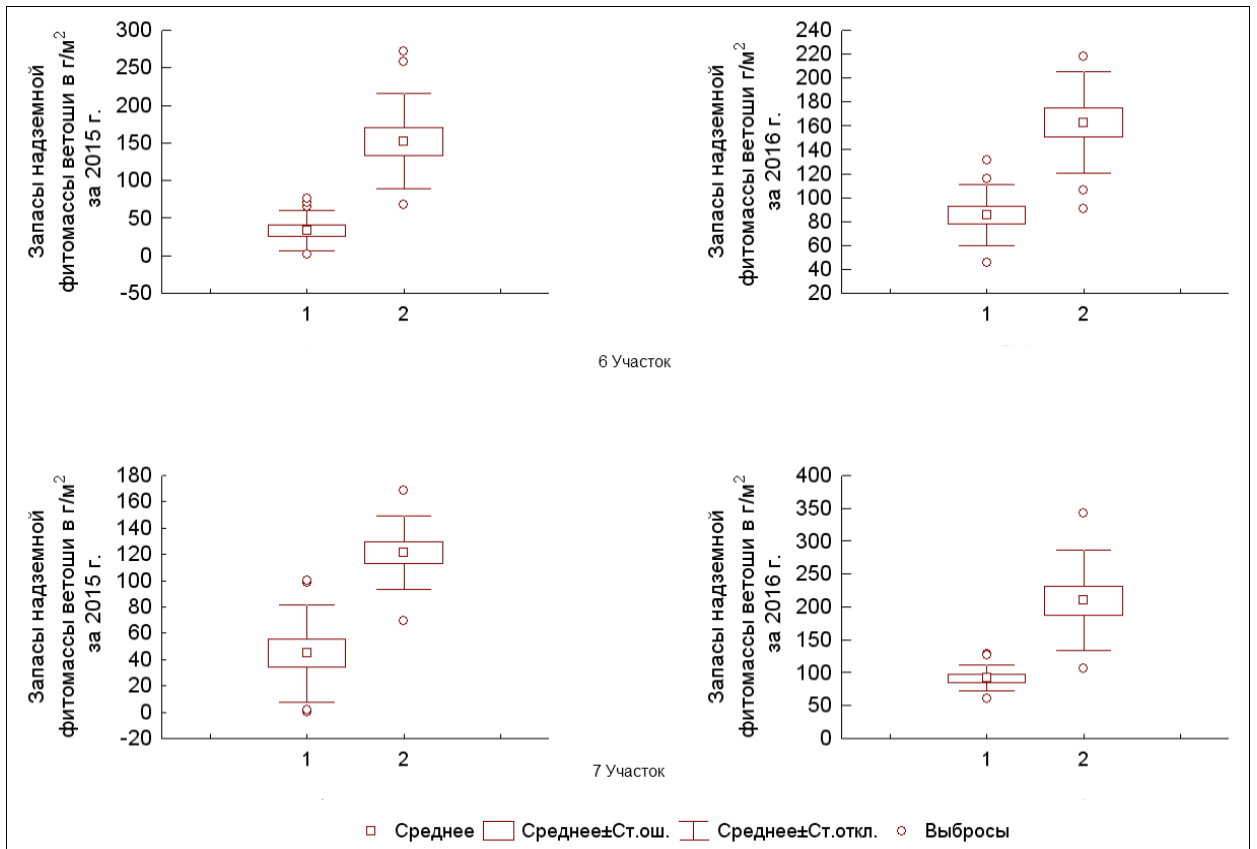


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной ветоши объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов ветоши злаков

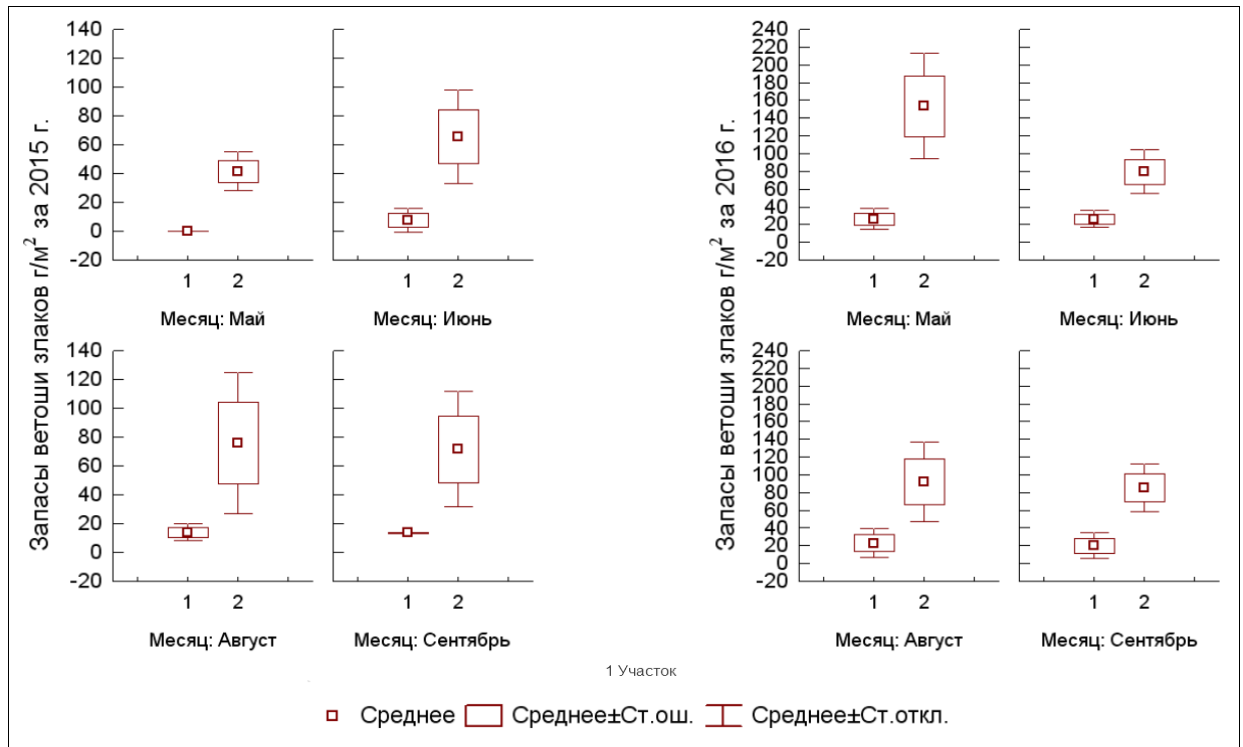


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

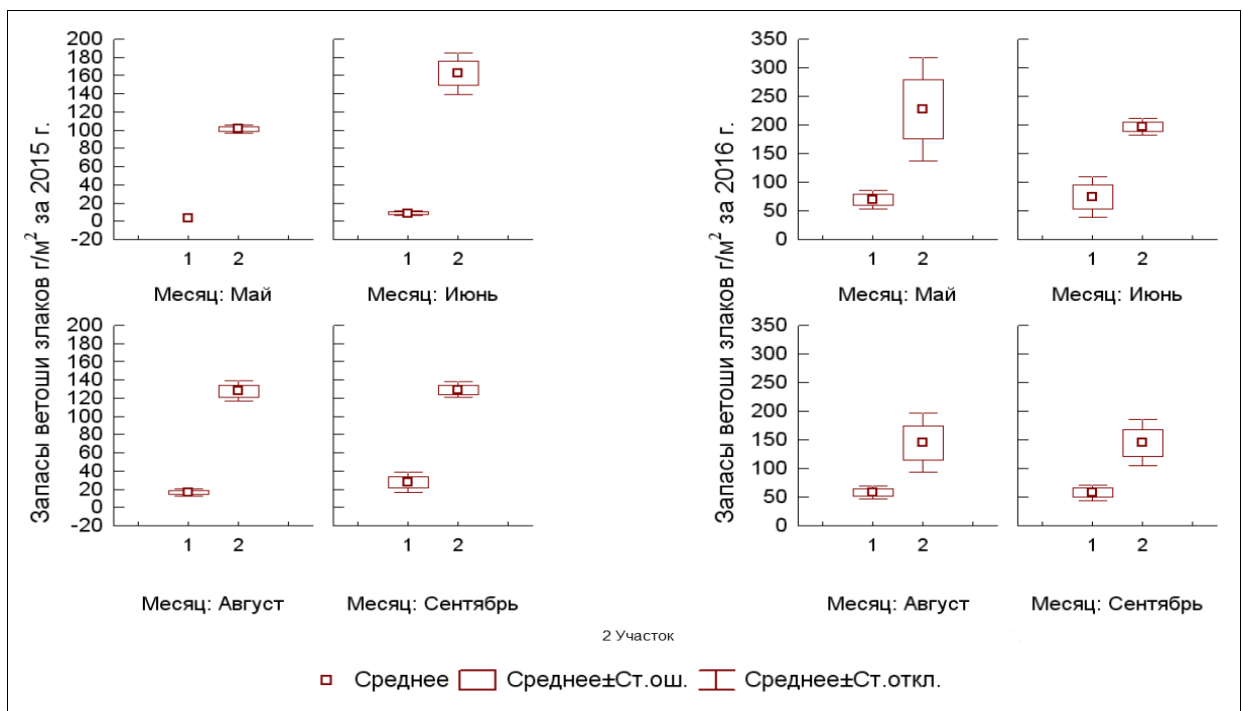


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

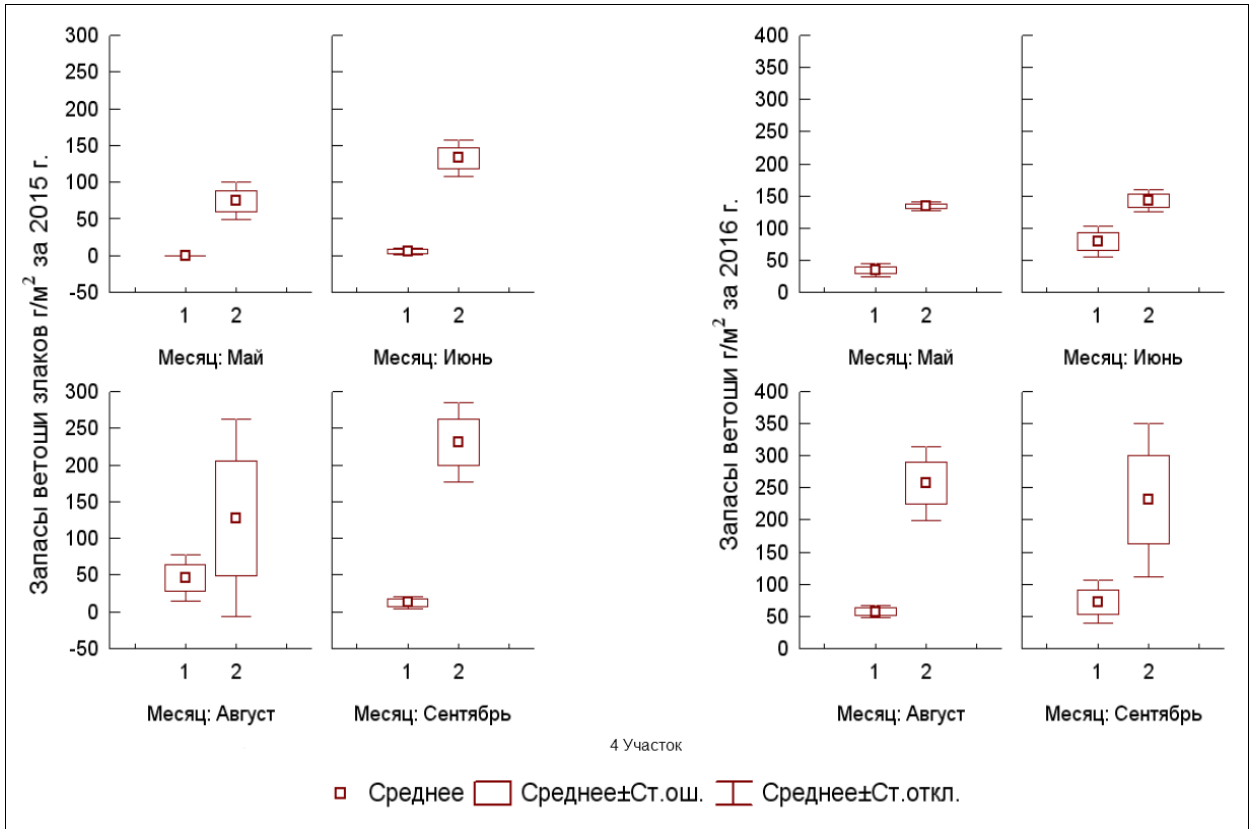


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

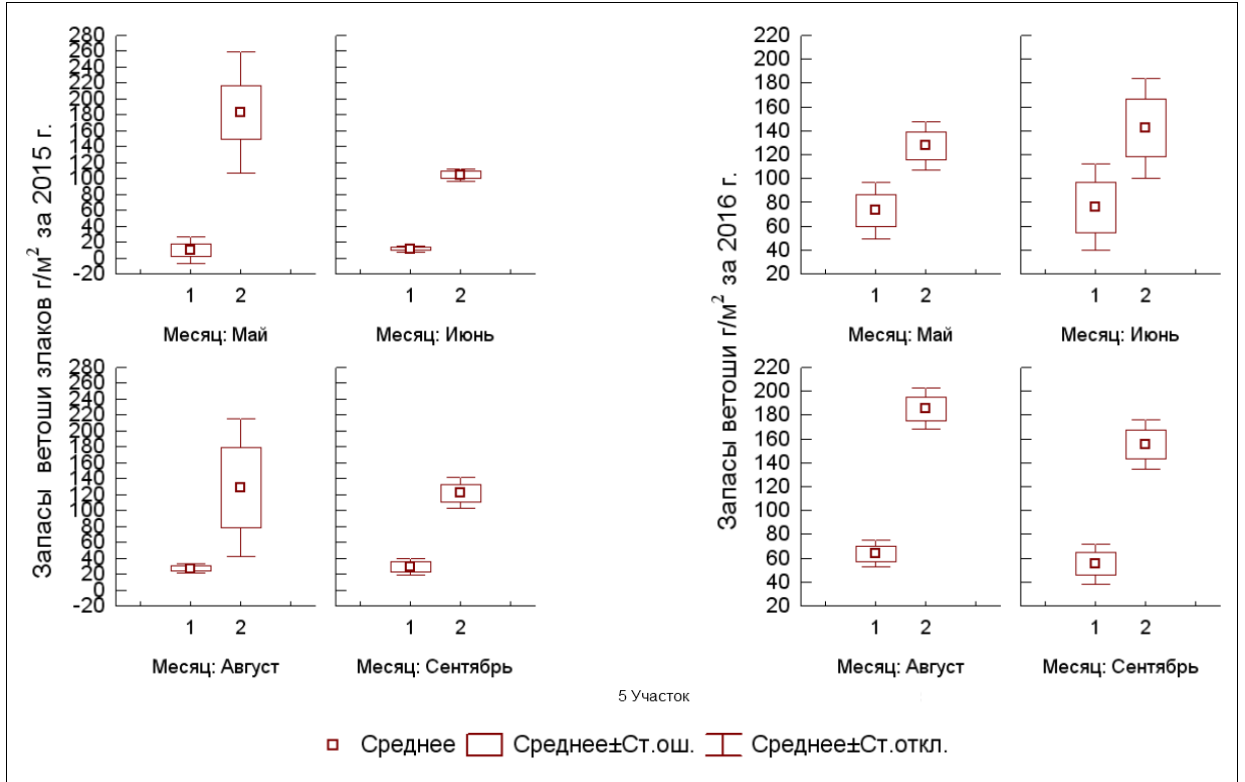


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

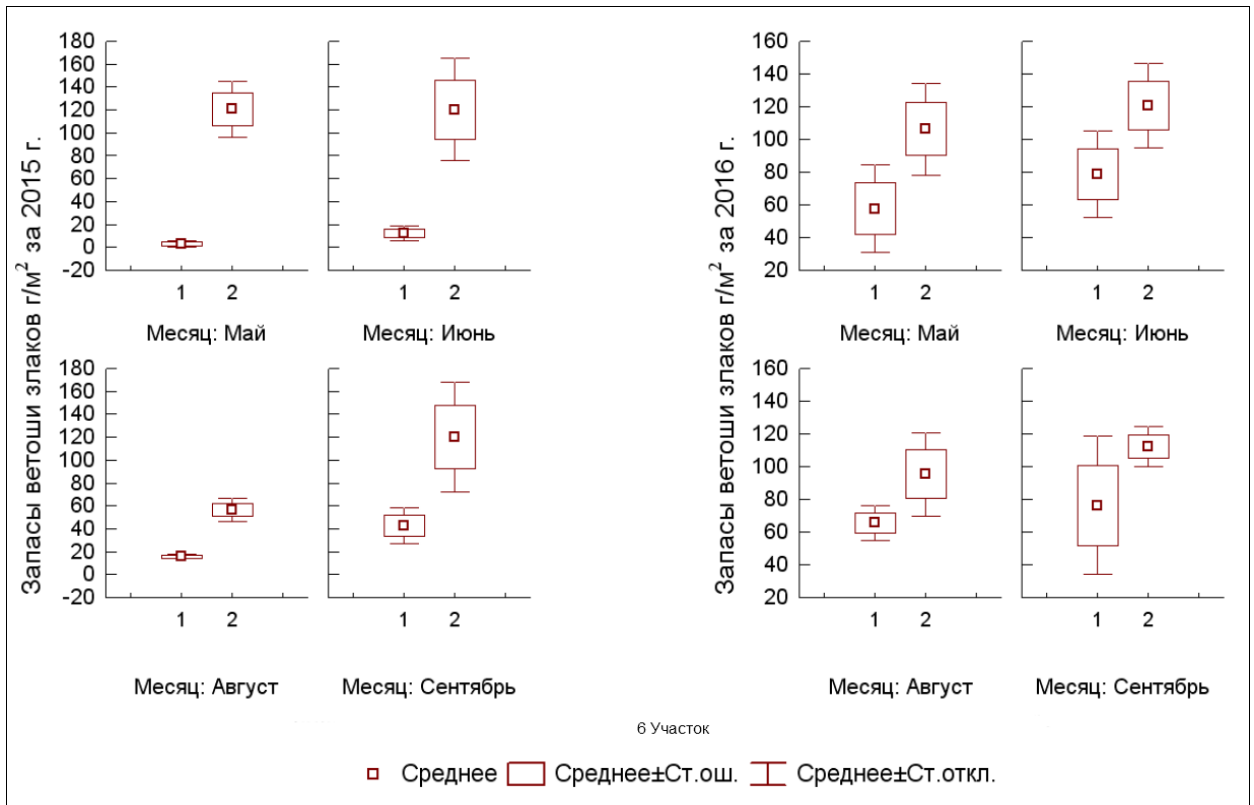


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

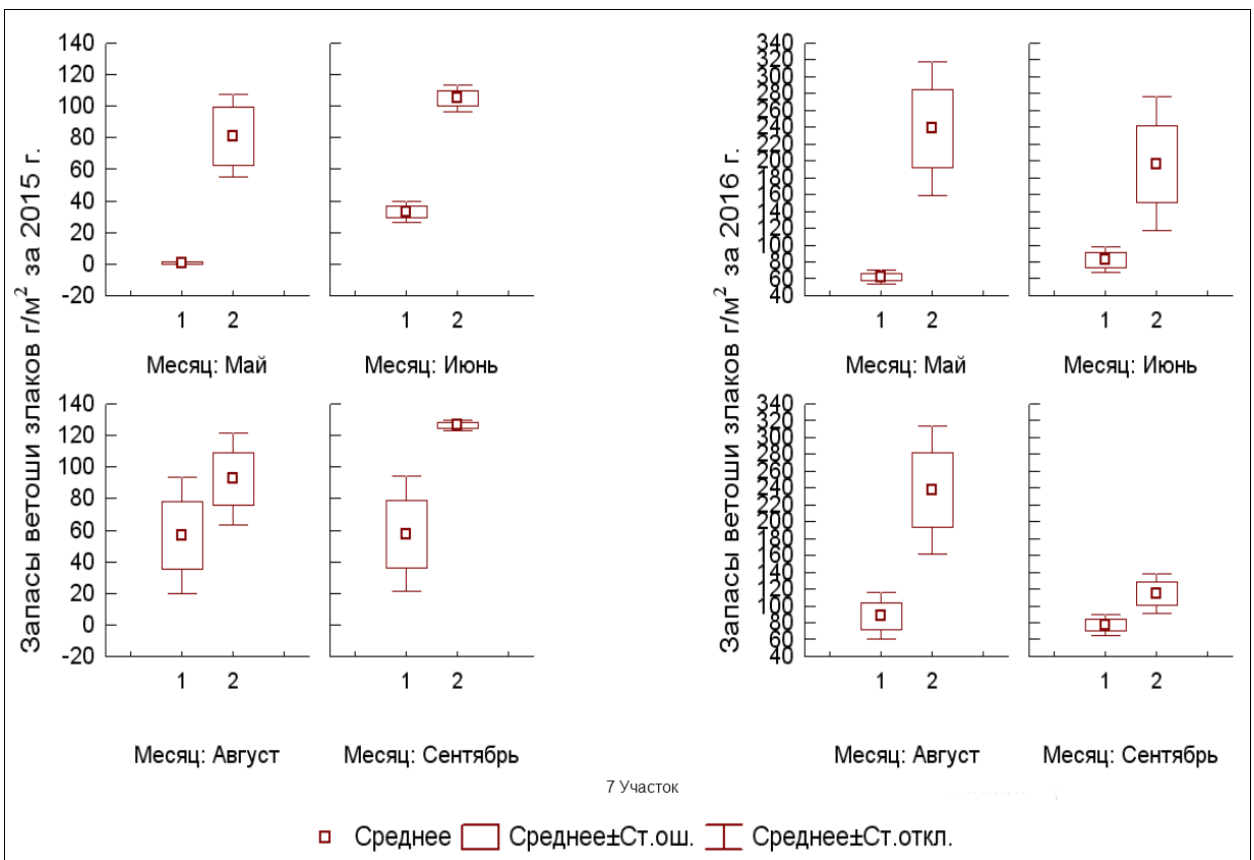


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши злаков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

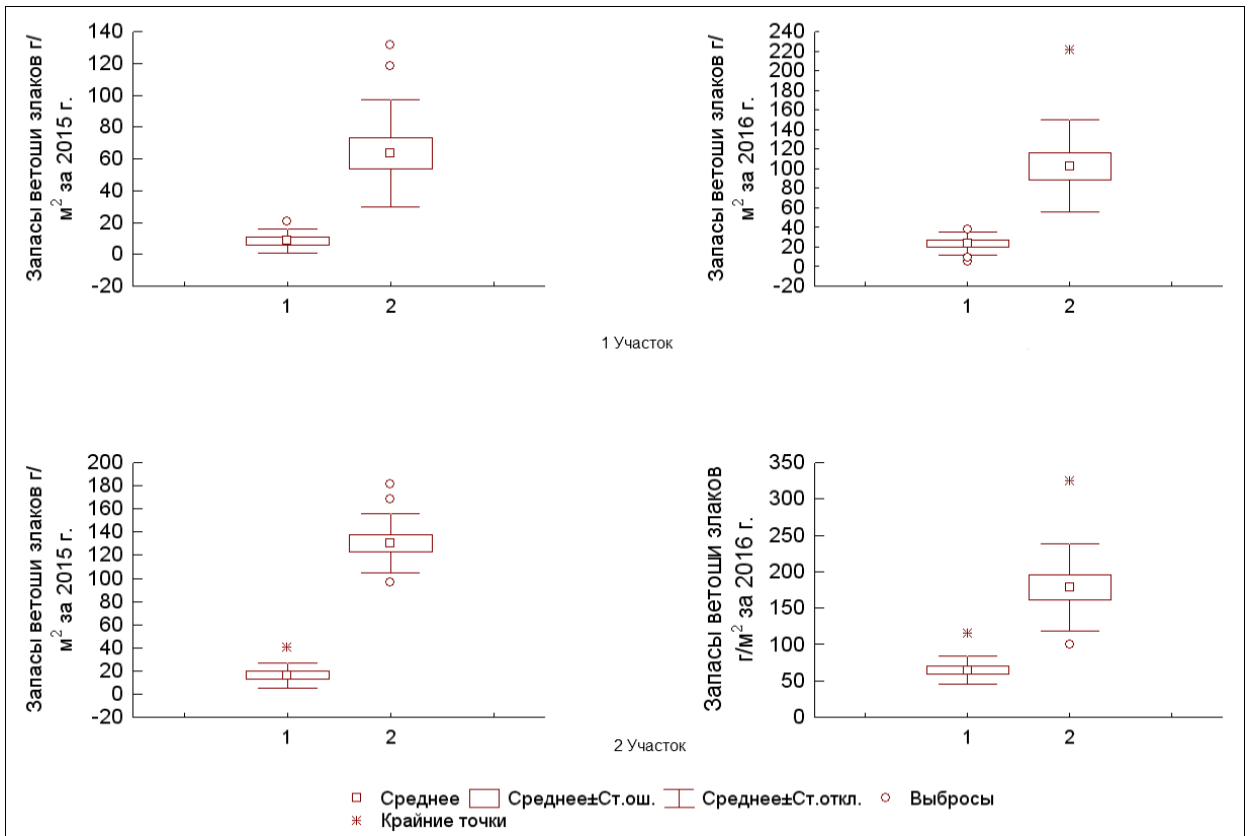


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной ветоши объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

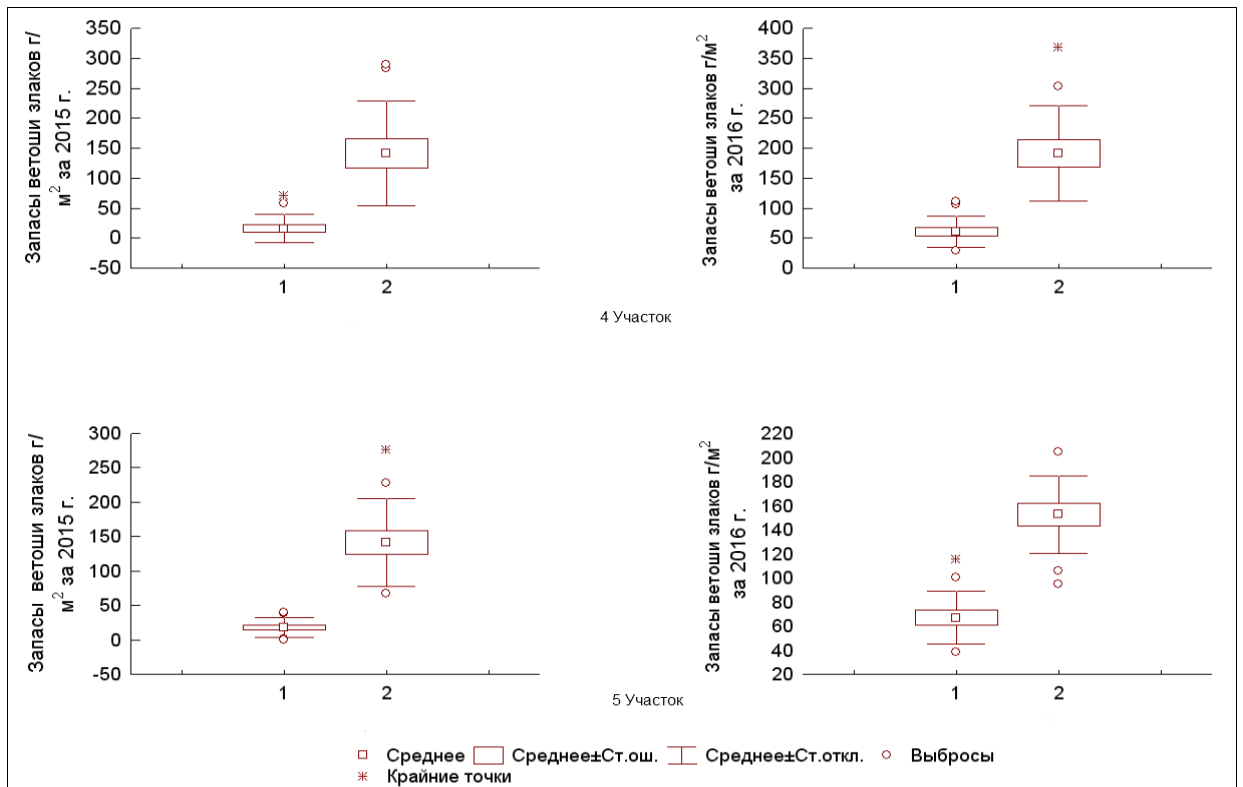


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной ветоши объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

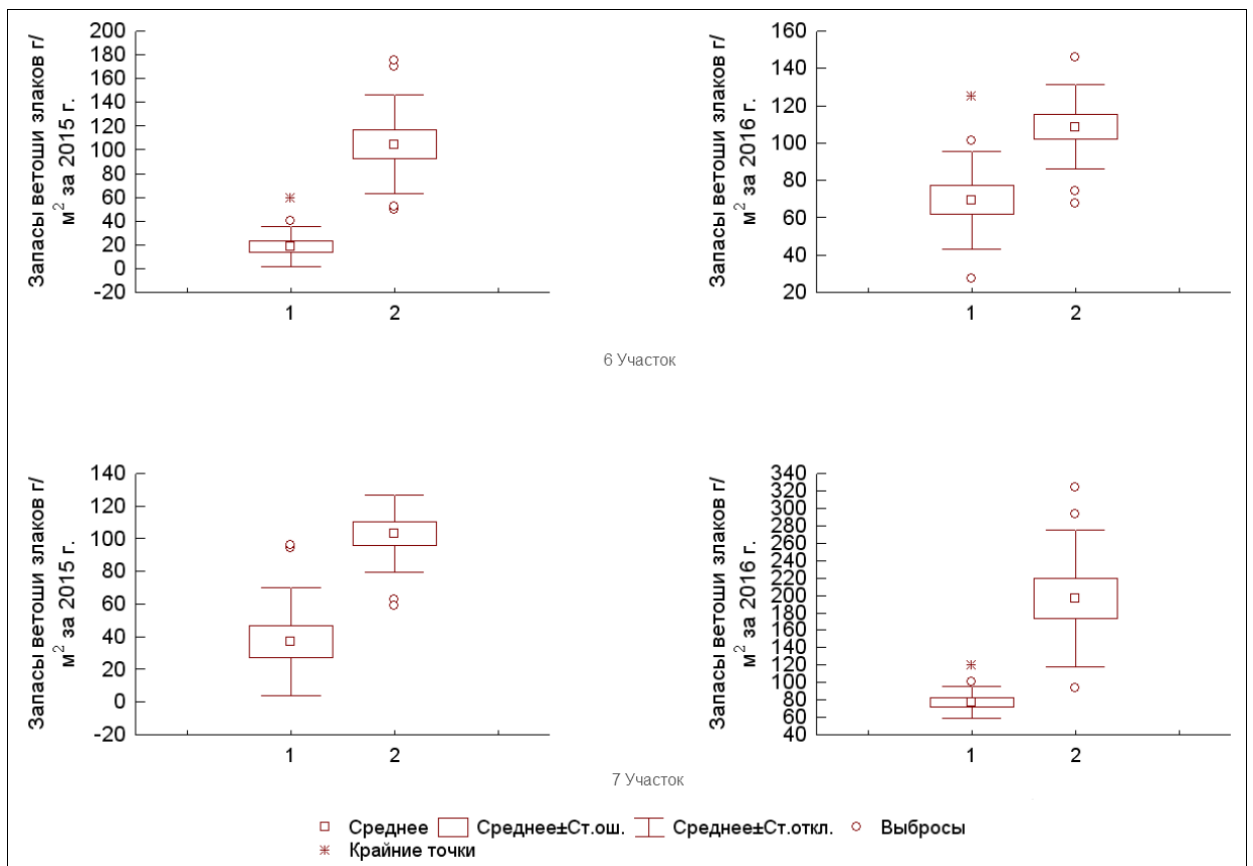


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной ветоши объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов ветоши разнотравья

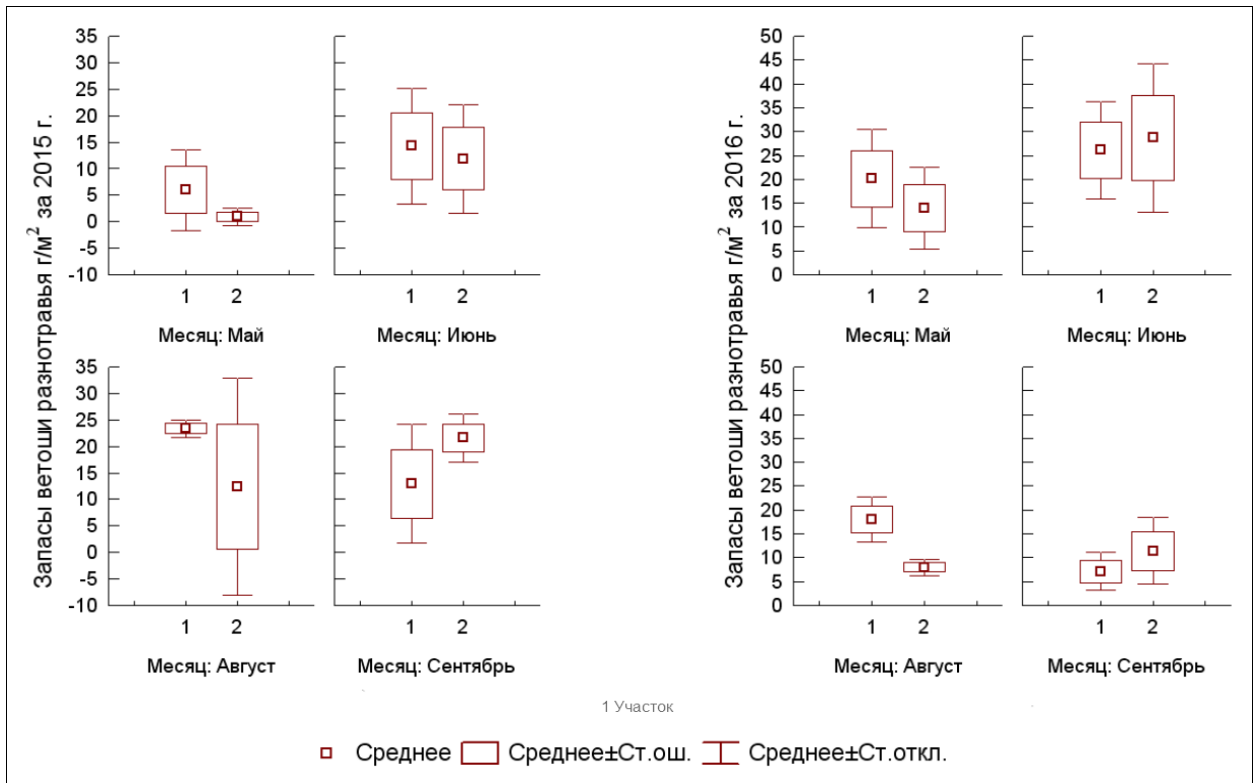


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

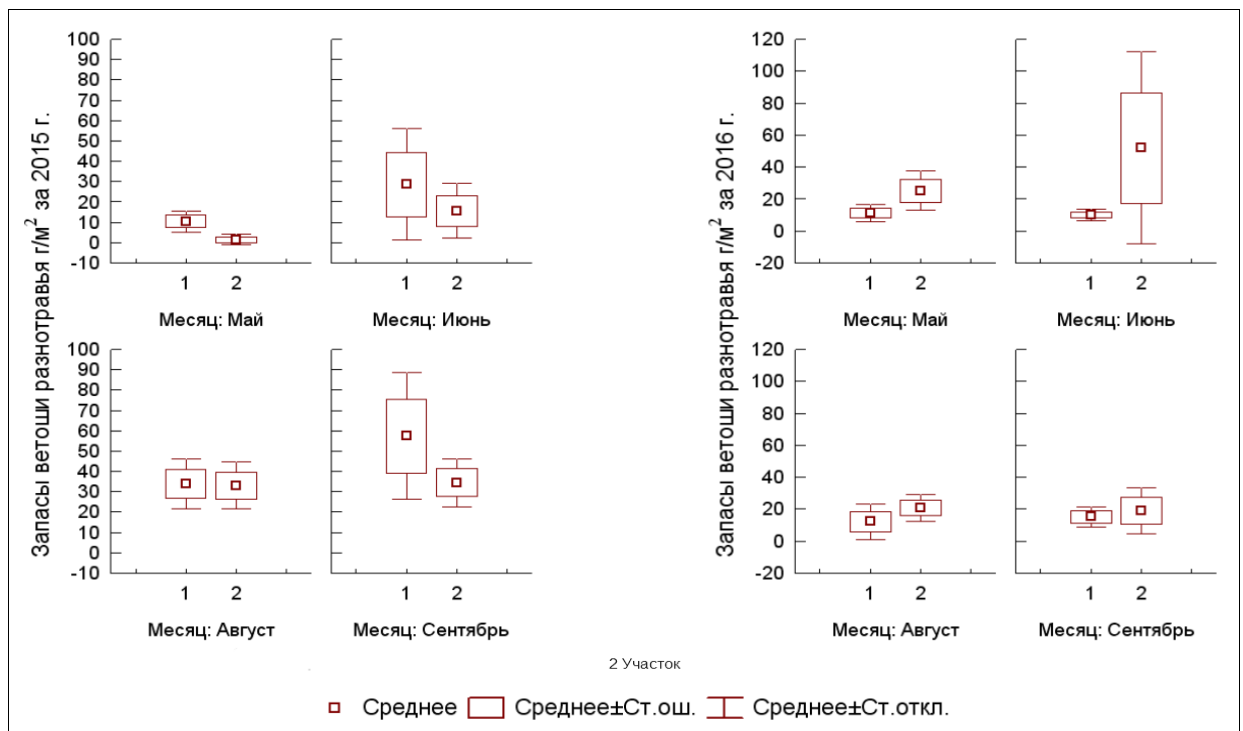


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

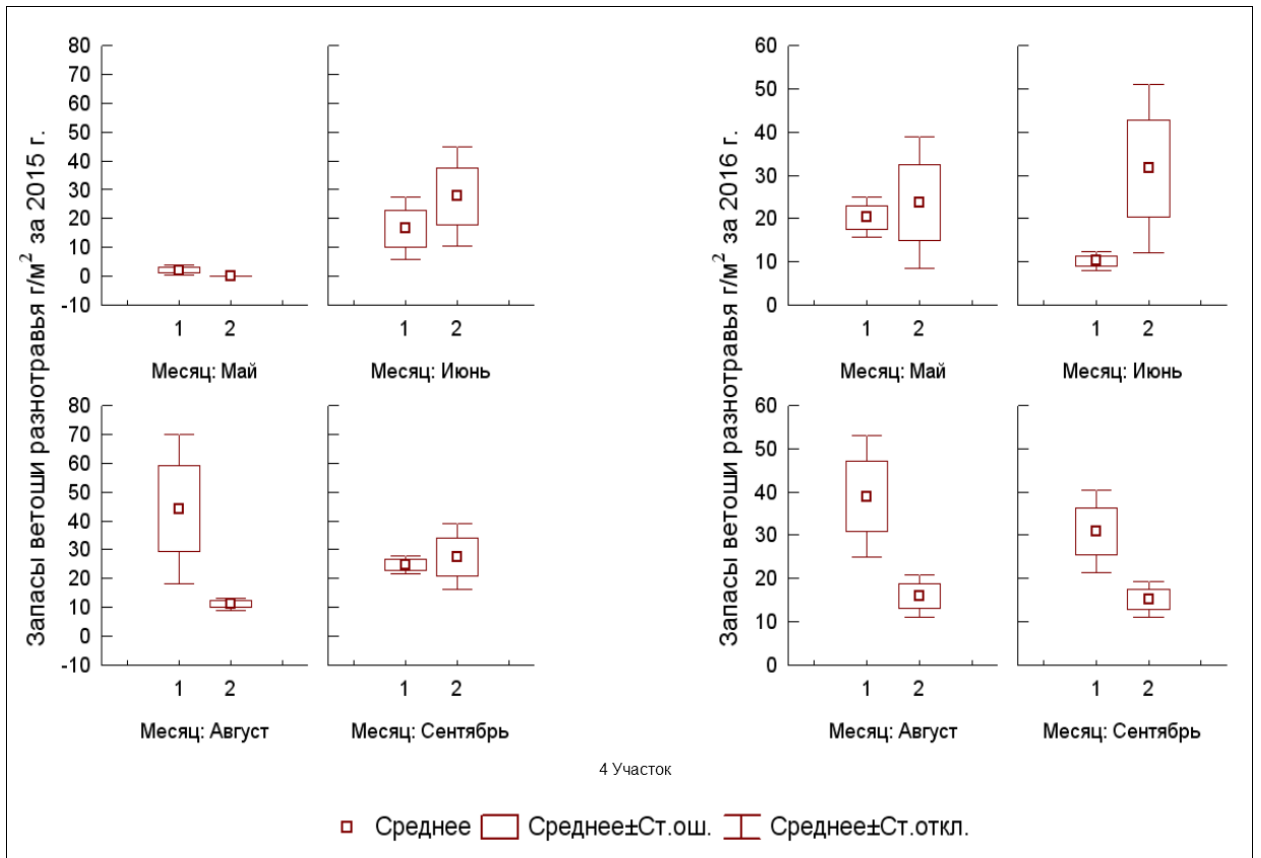


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

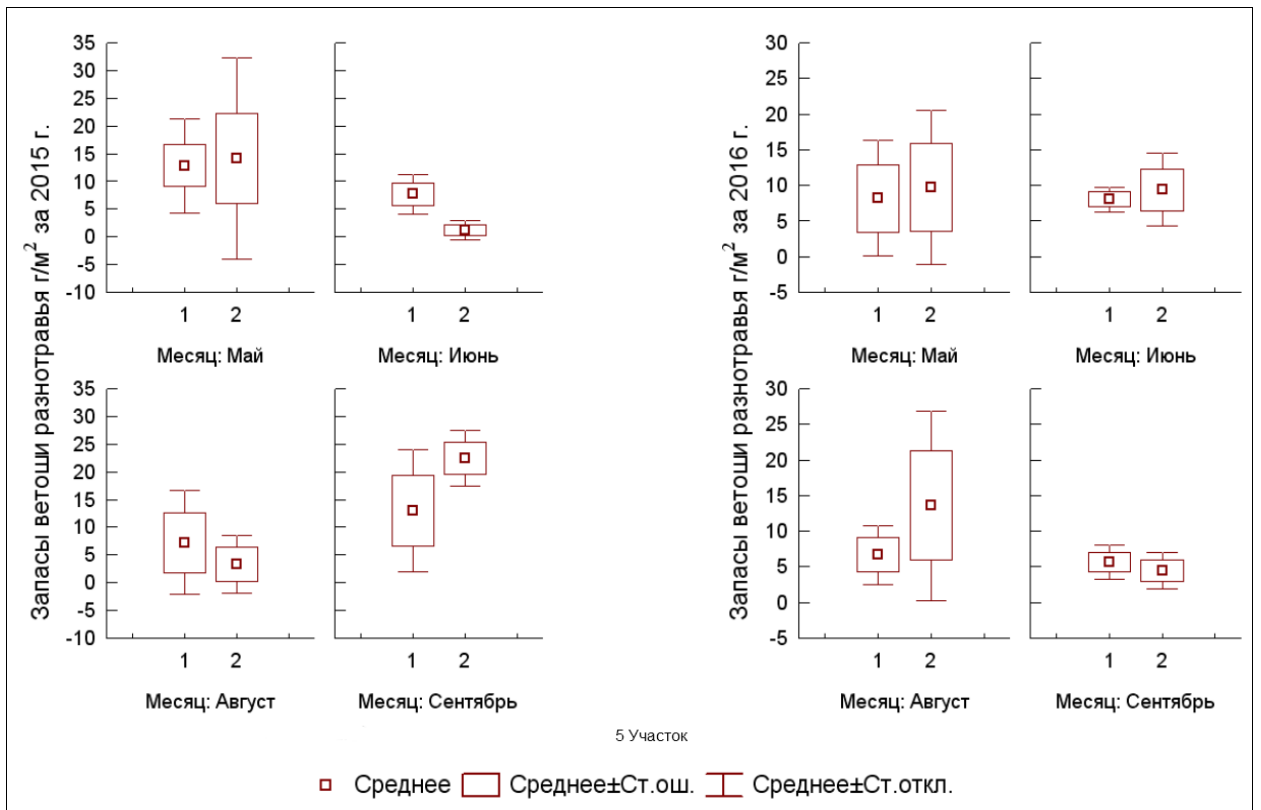


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

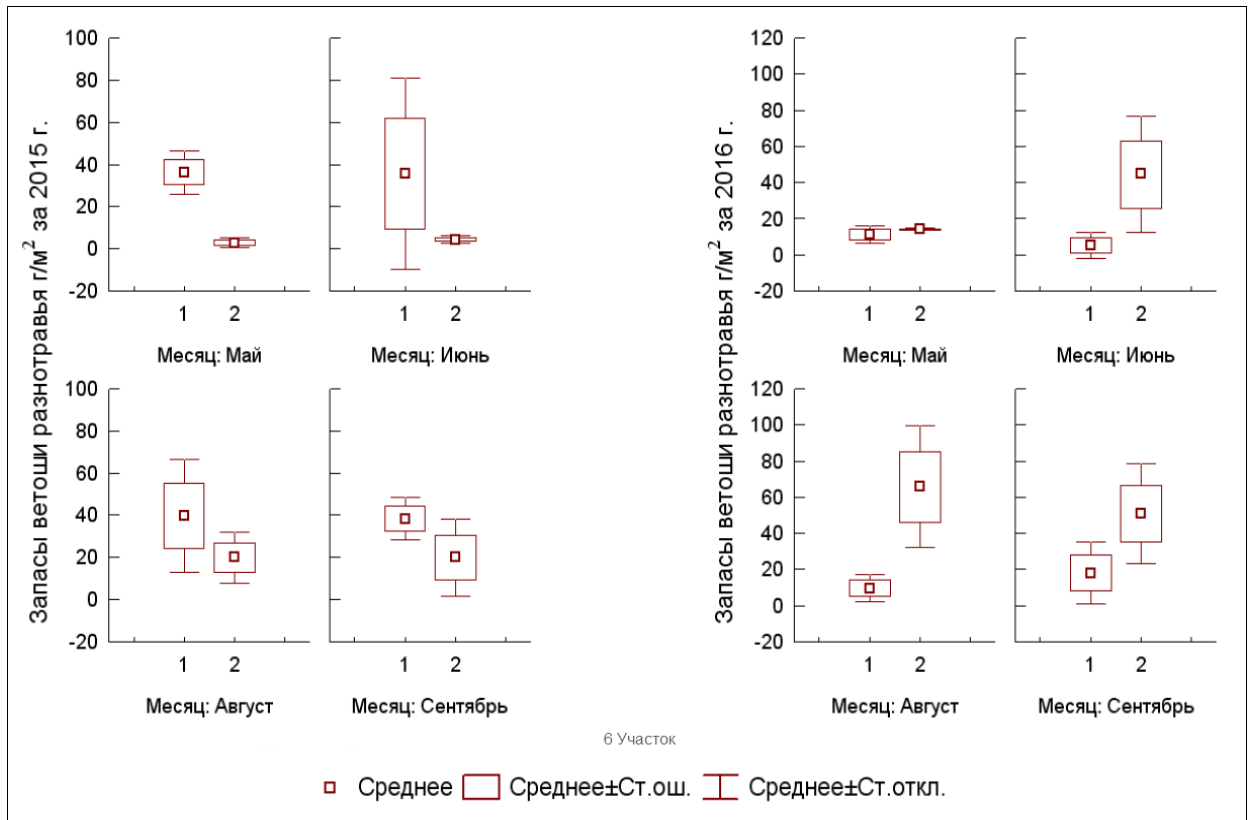


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

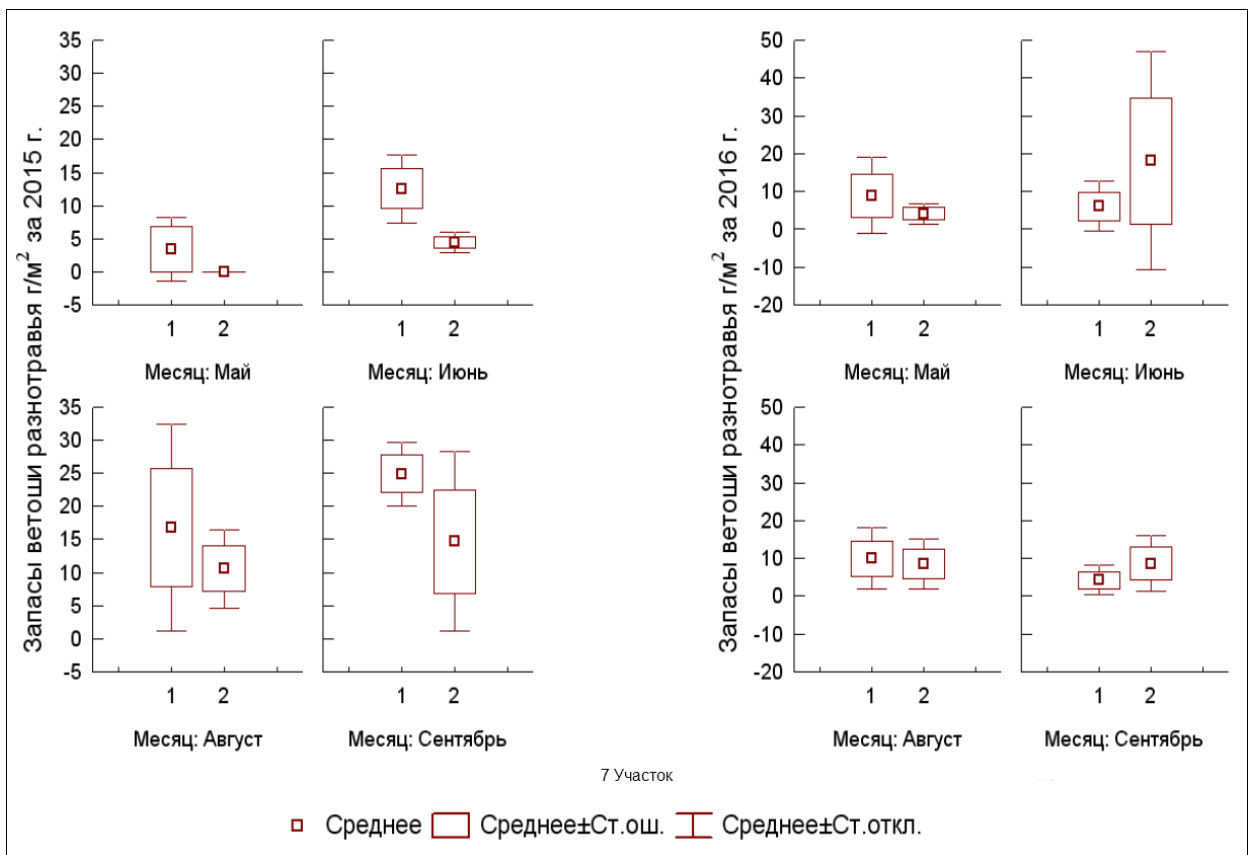


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши разнотравья горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

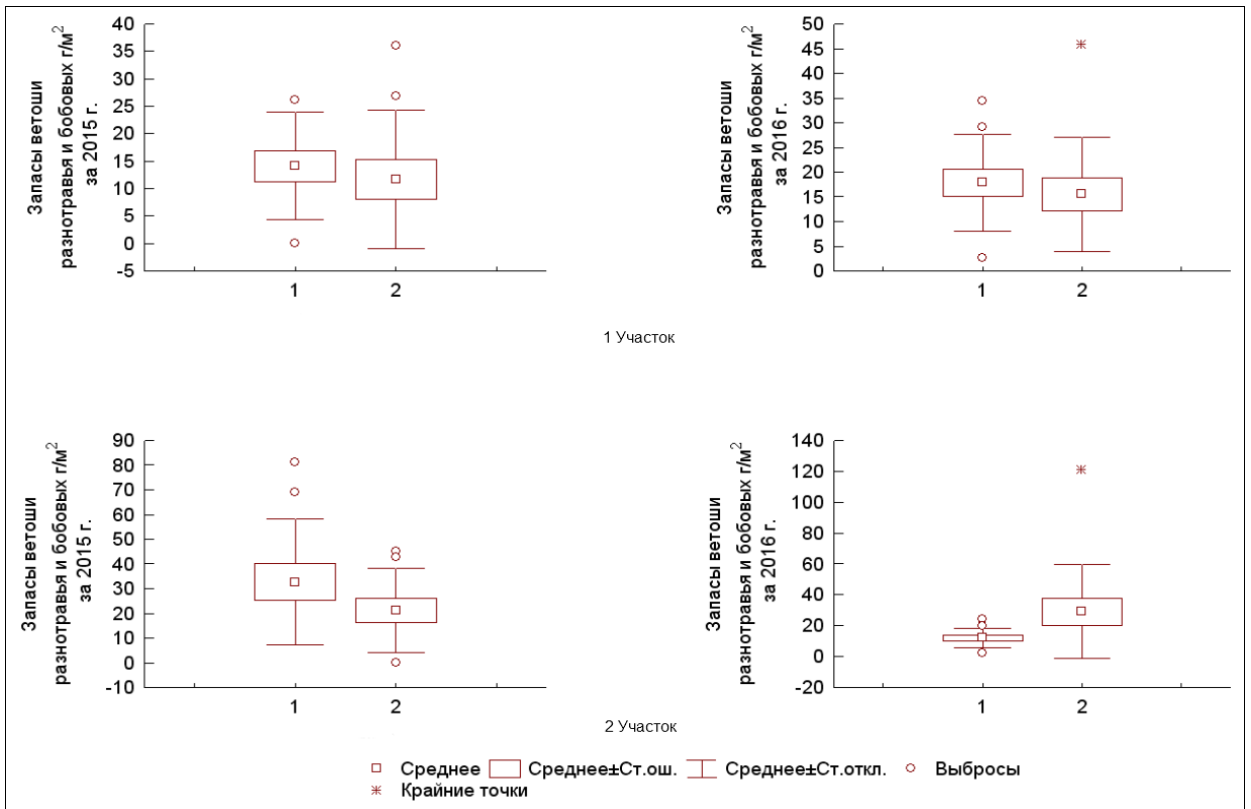


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной ветоши разнотравья объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

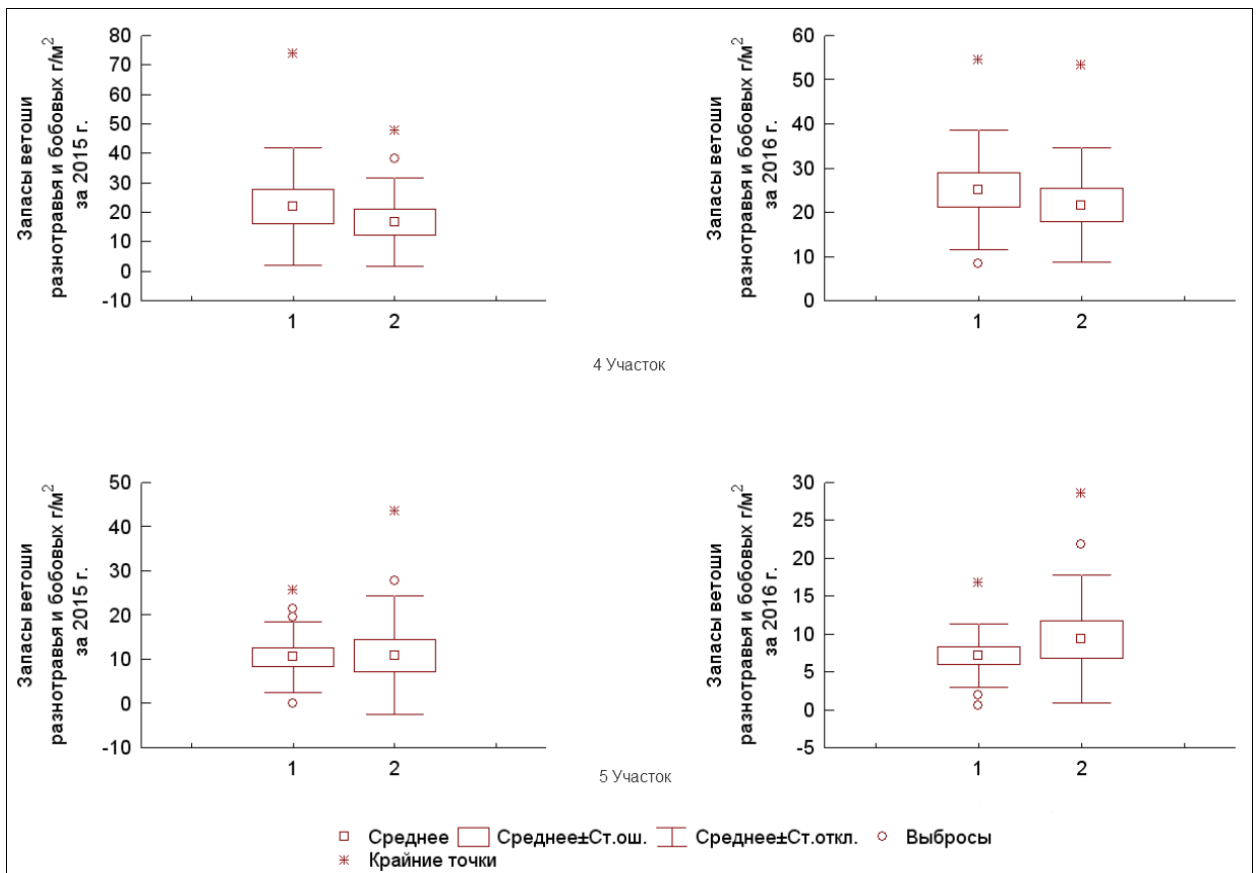


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной ветоши разнотравья объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

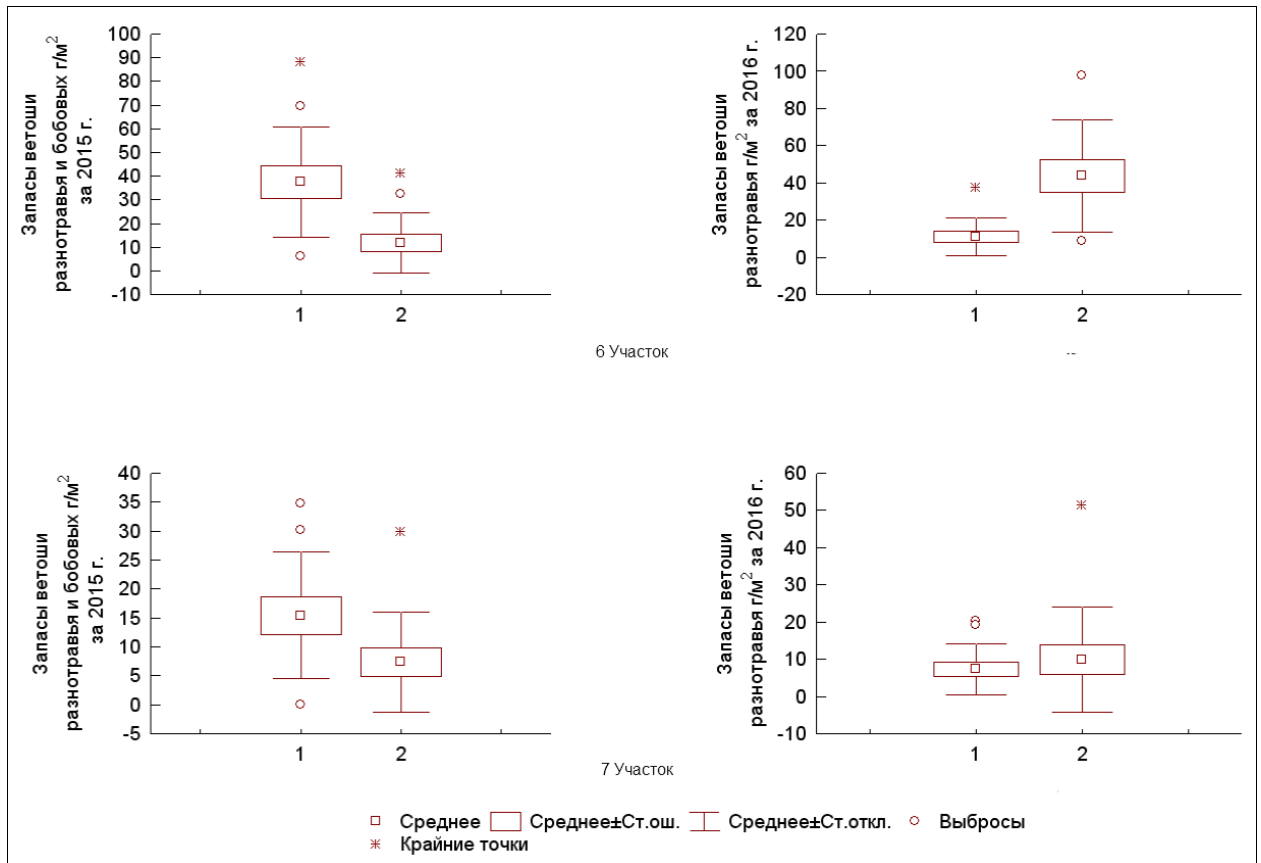


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной ветоши разнотравья объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов ветоши полукустарничков

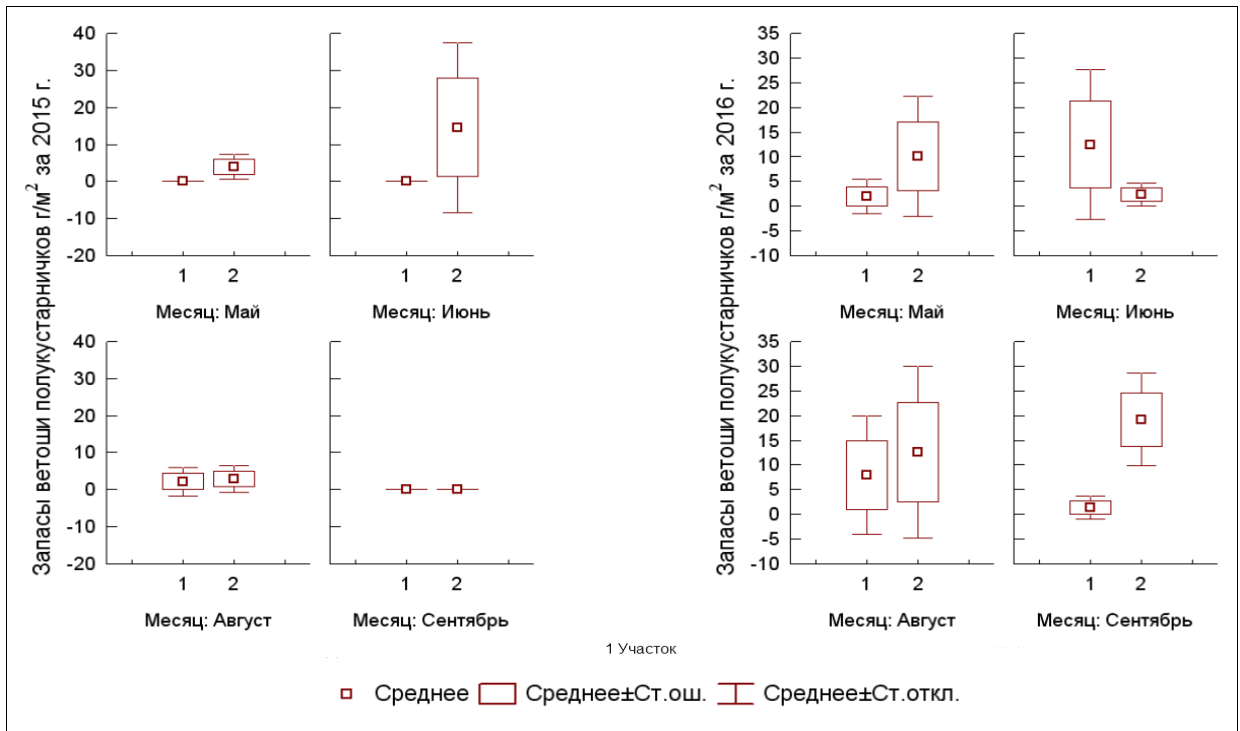


Рисунок 1. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

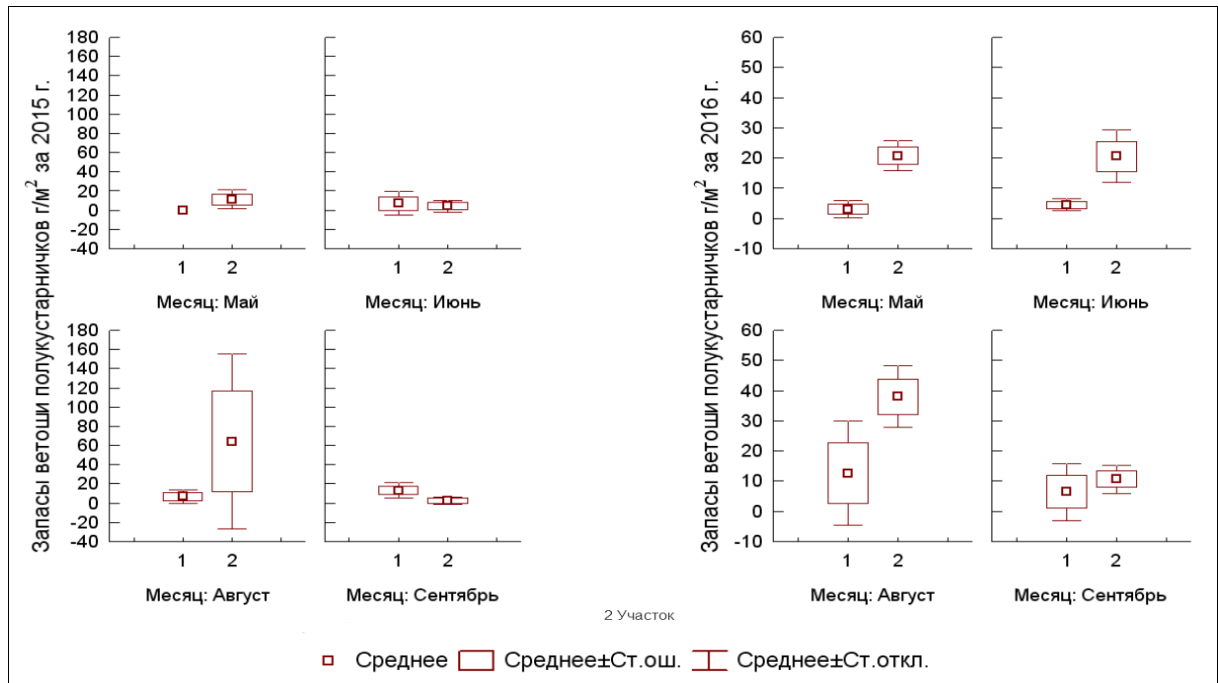


Рисунок 2. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

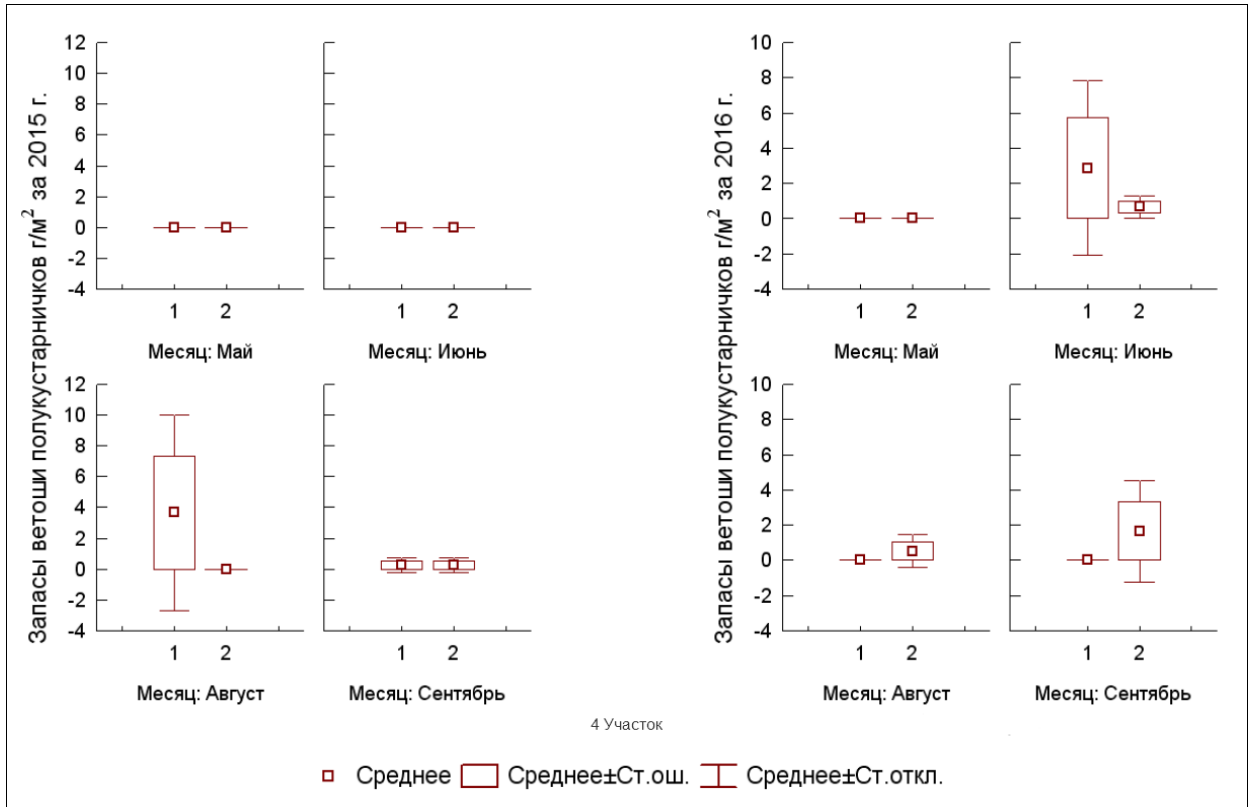


Рисунок 3. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

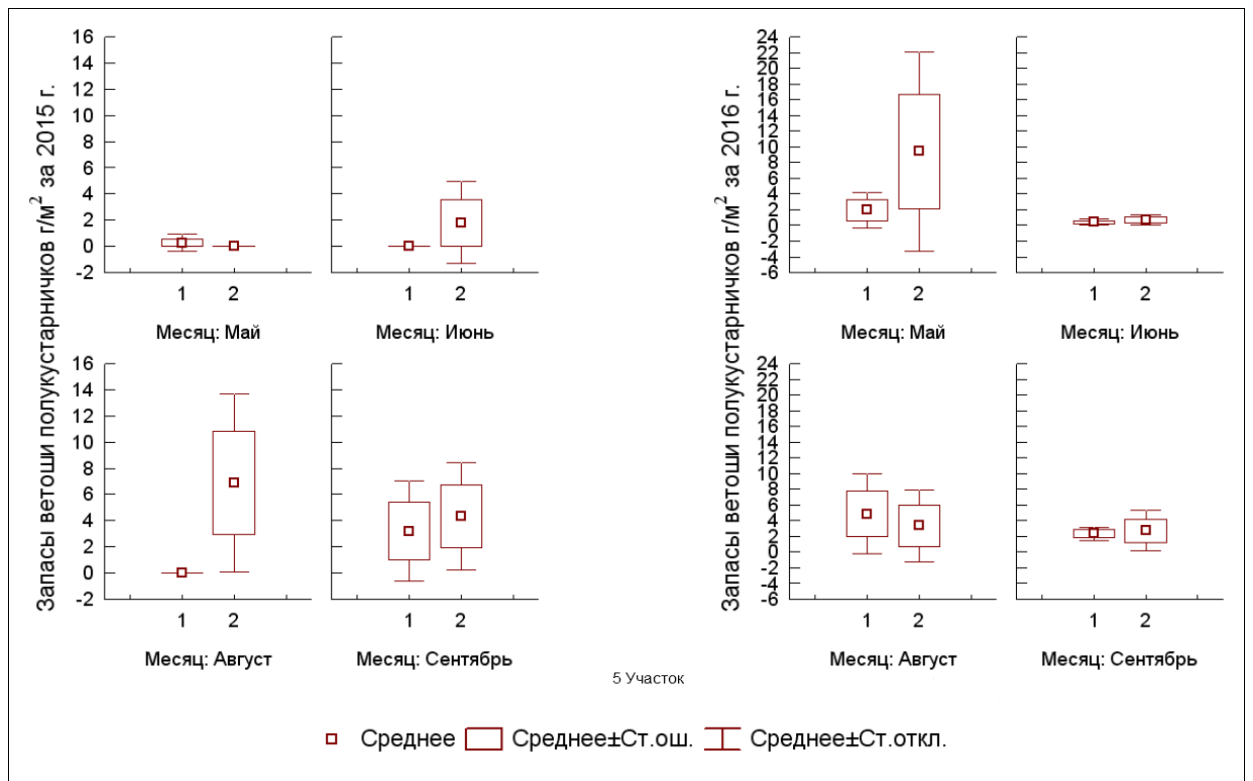


Рисунок 4. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

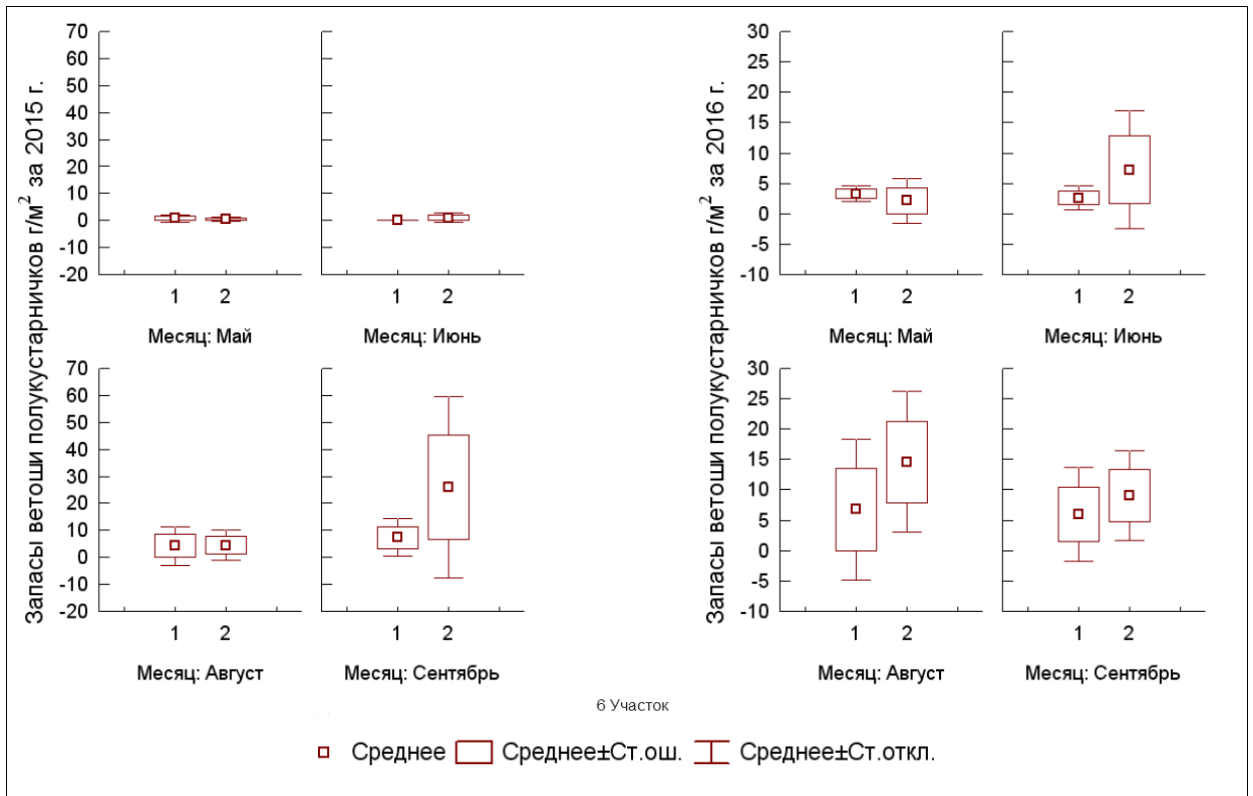


Рисунок 5. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

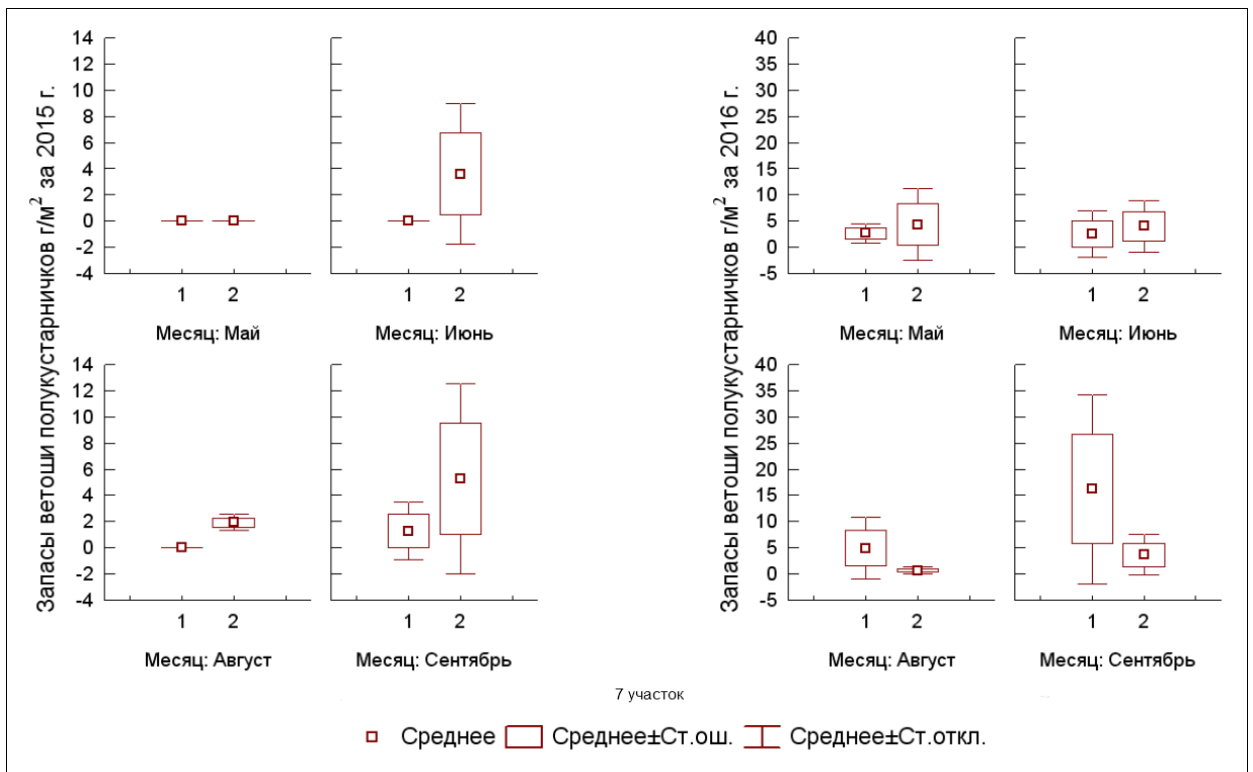


Рисунок 6. Сравнение запасов надземной фитомассы ветоши полукустарничков горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

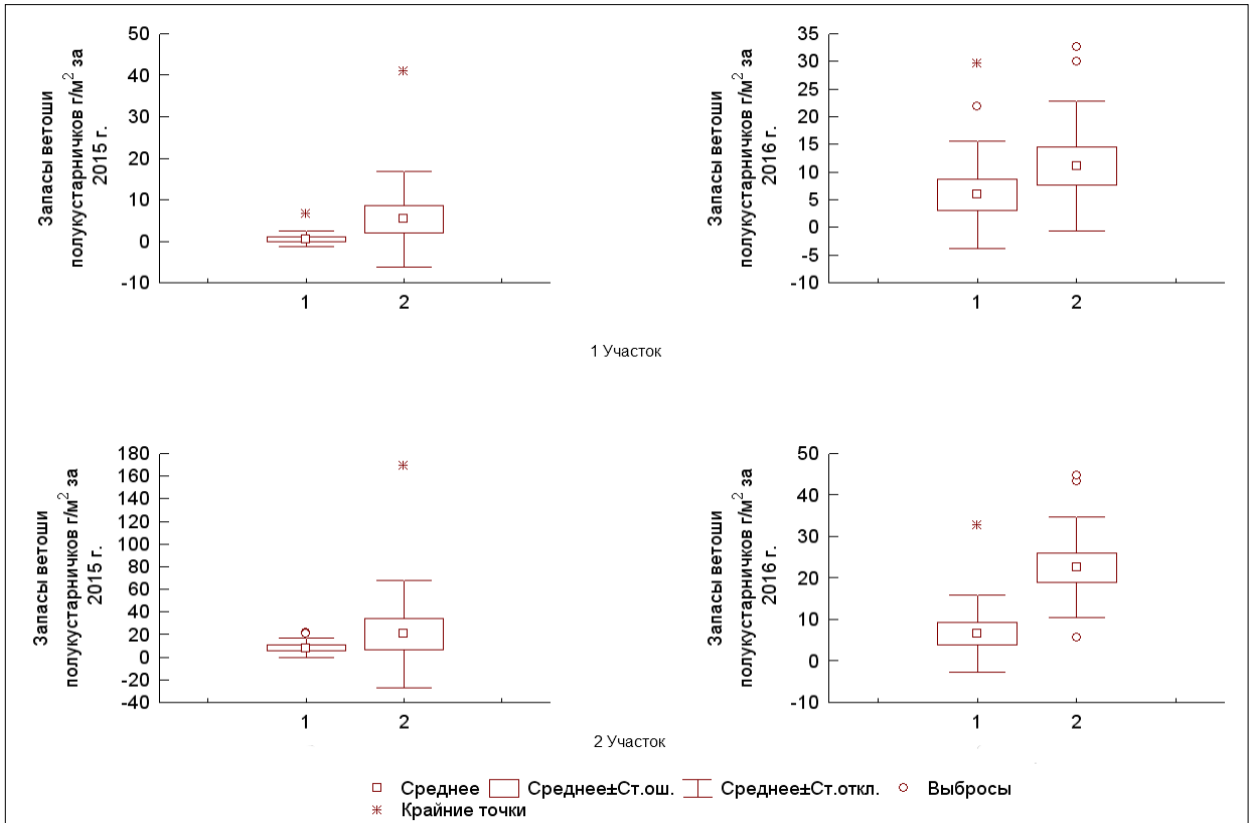


Рисунок 7. Сравнение запасов надземной ветоши полукустарничков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

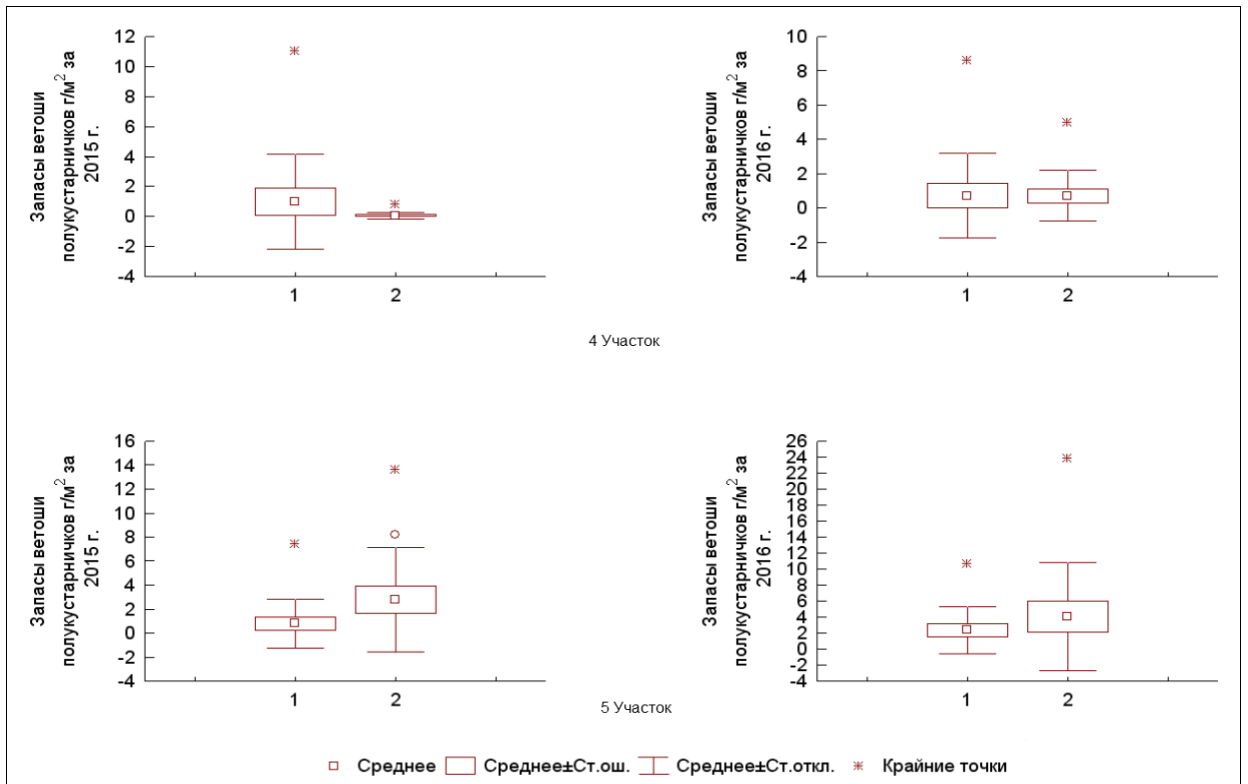


Рисунок 8. Сравнение запасов надземной ветоши полукустарничков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

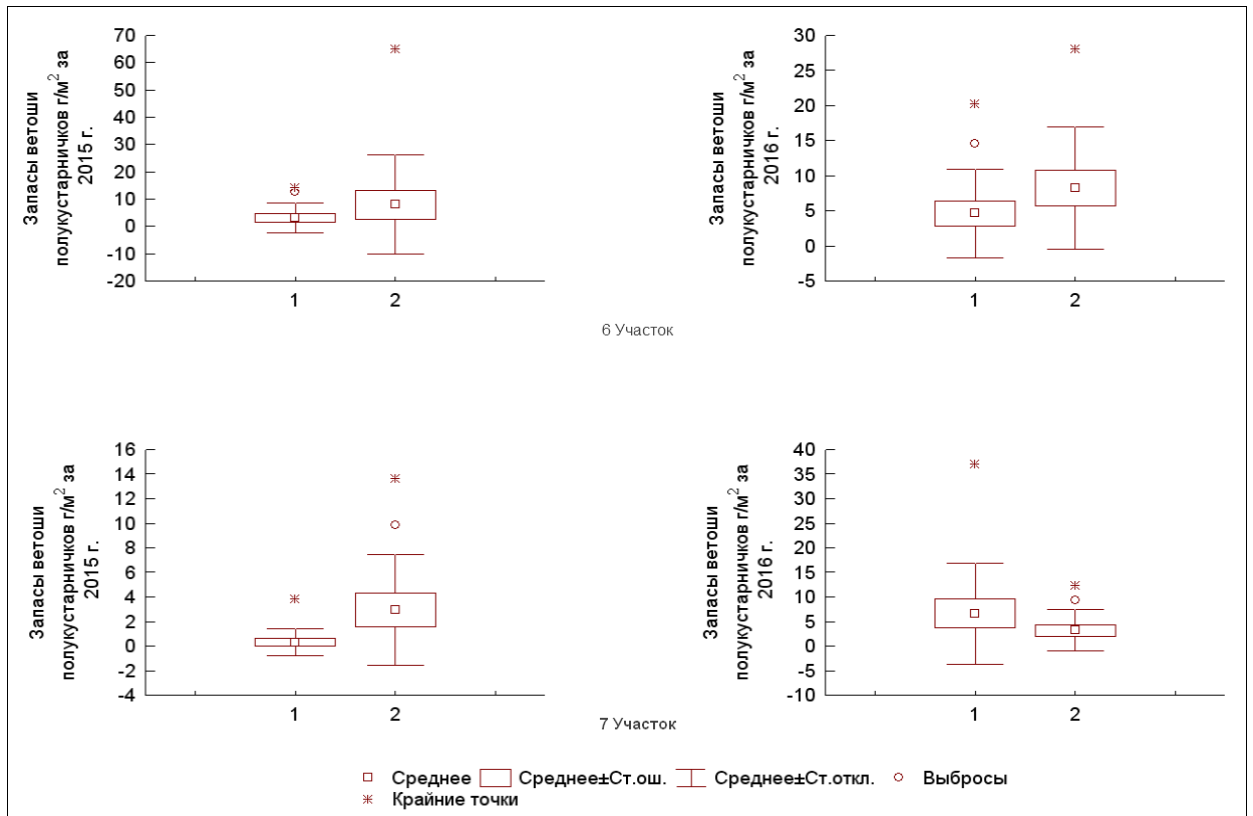


Рисунок 9. Сравнение запасов надземной ветоши полукустарничков объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов подстилки

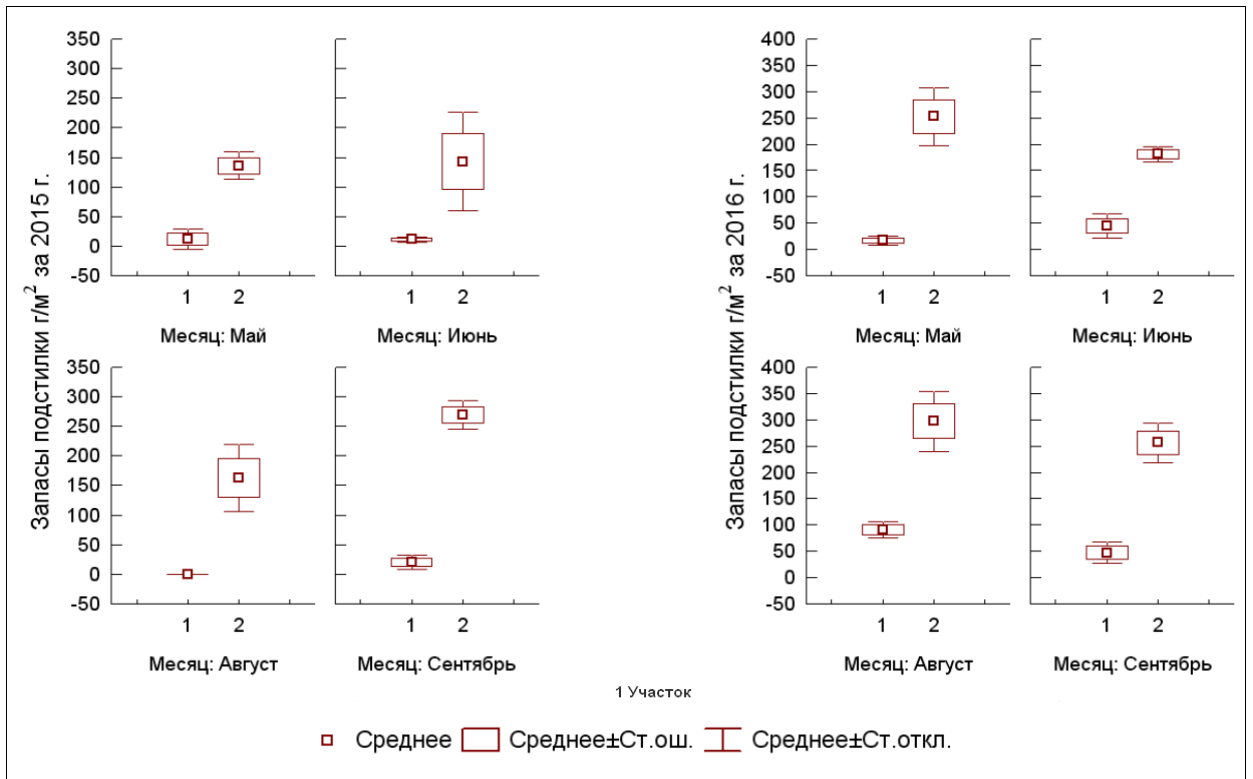


Рисунок 1. Сравнение запасов подстилки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 1 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

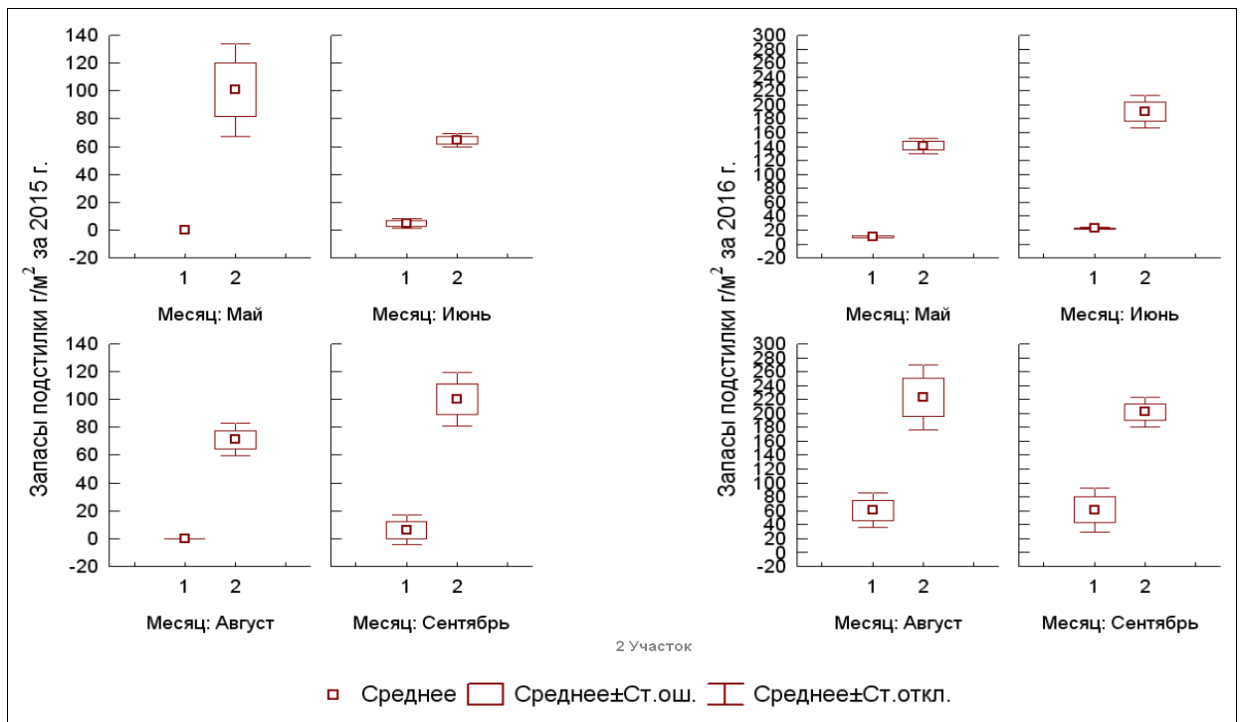


Рисунок 2. Сравнение запасов подстилки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 2 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

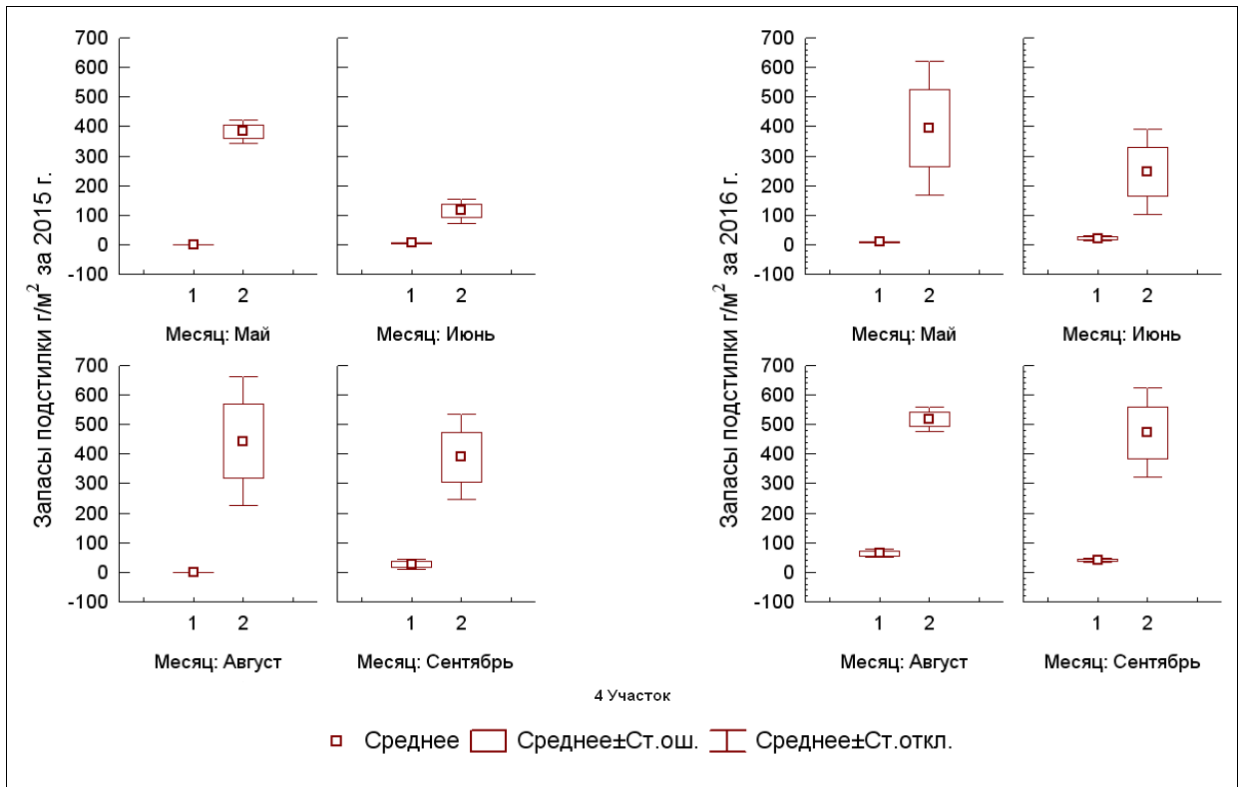


Рисунок 3. Сравнение запасов подстилки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 4 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

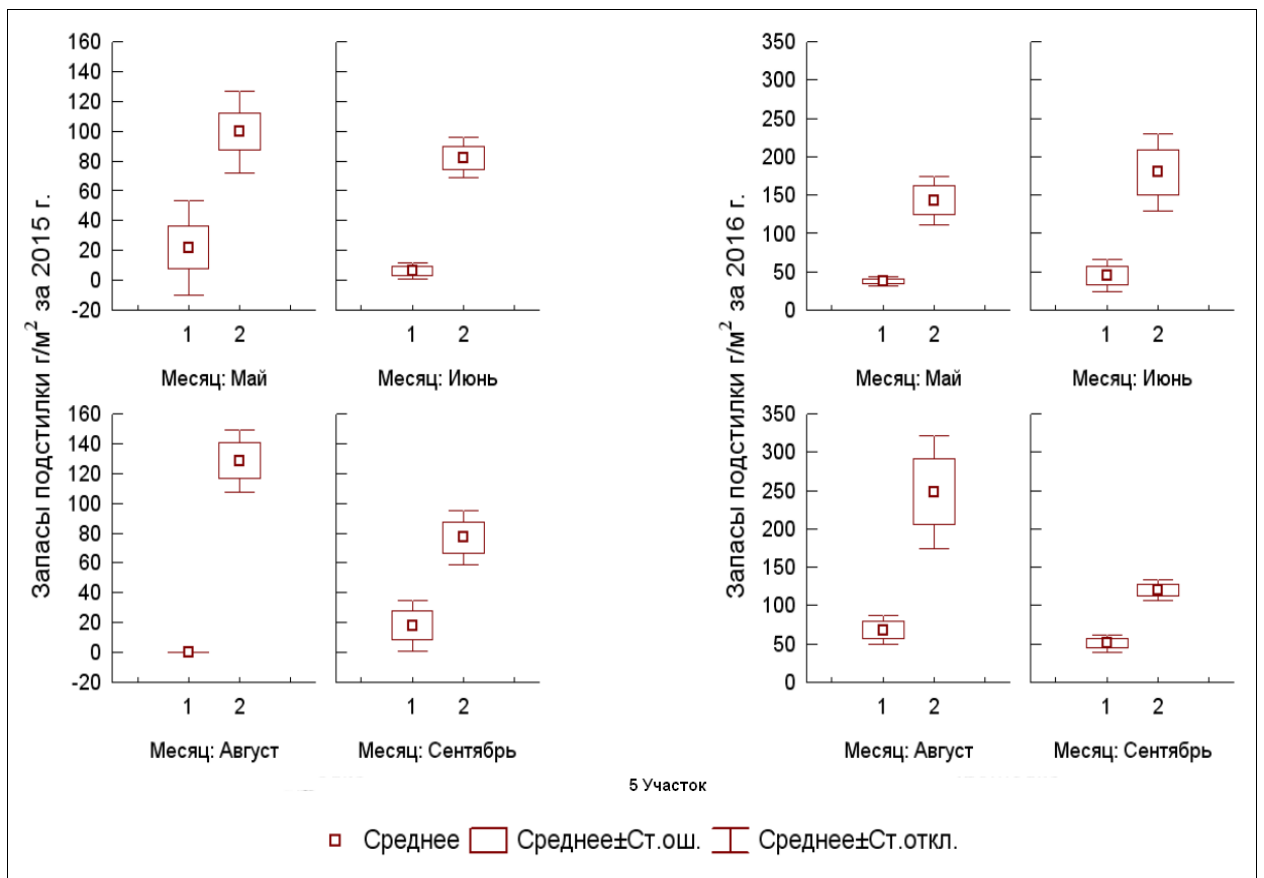


Рисунок 4. Сравнение запасов подстилки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

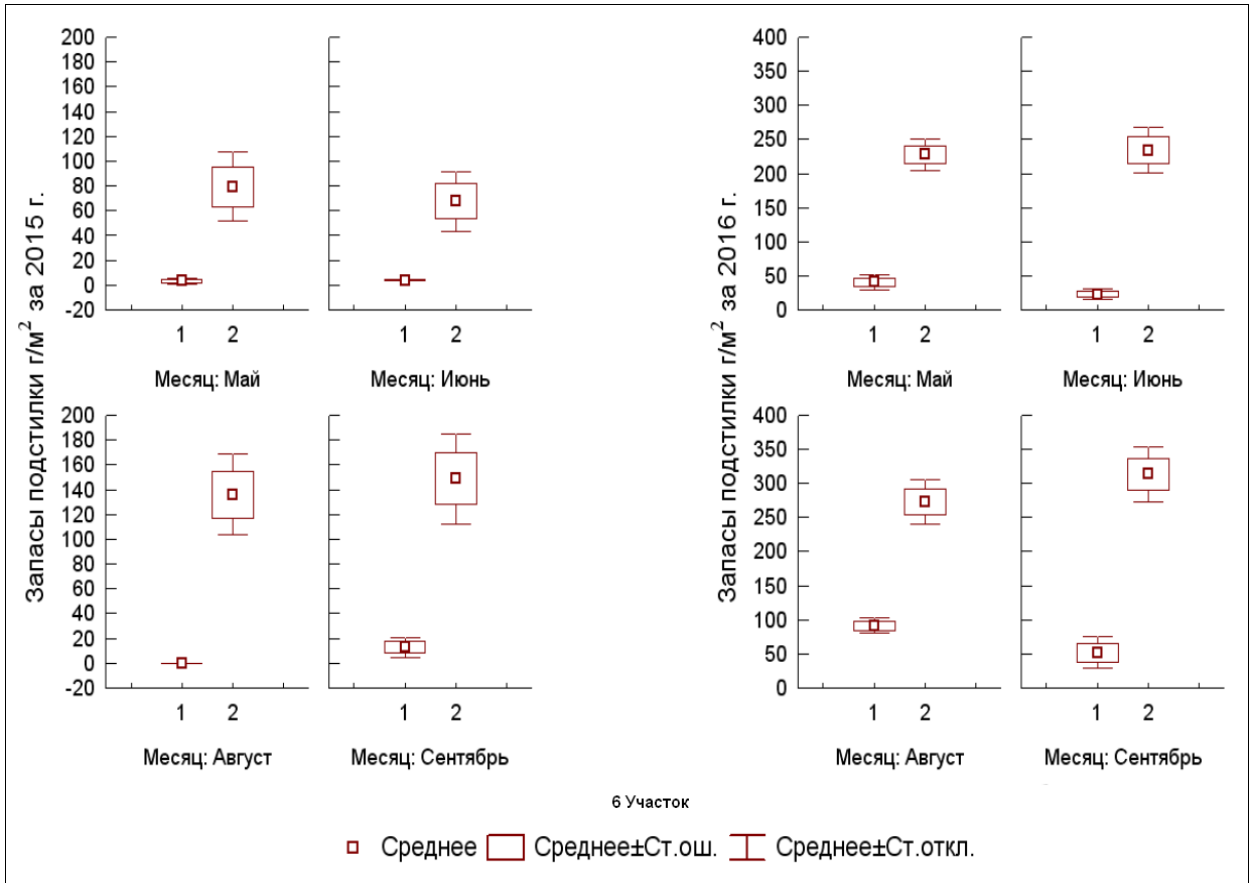


Рисунок 5. Сравнение запасов подстилки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

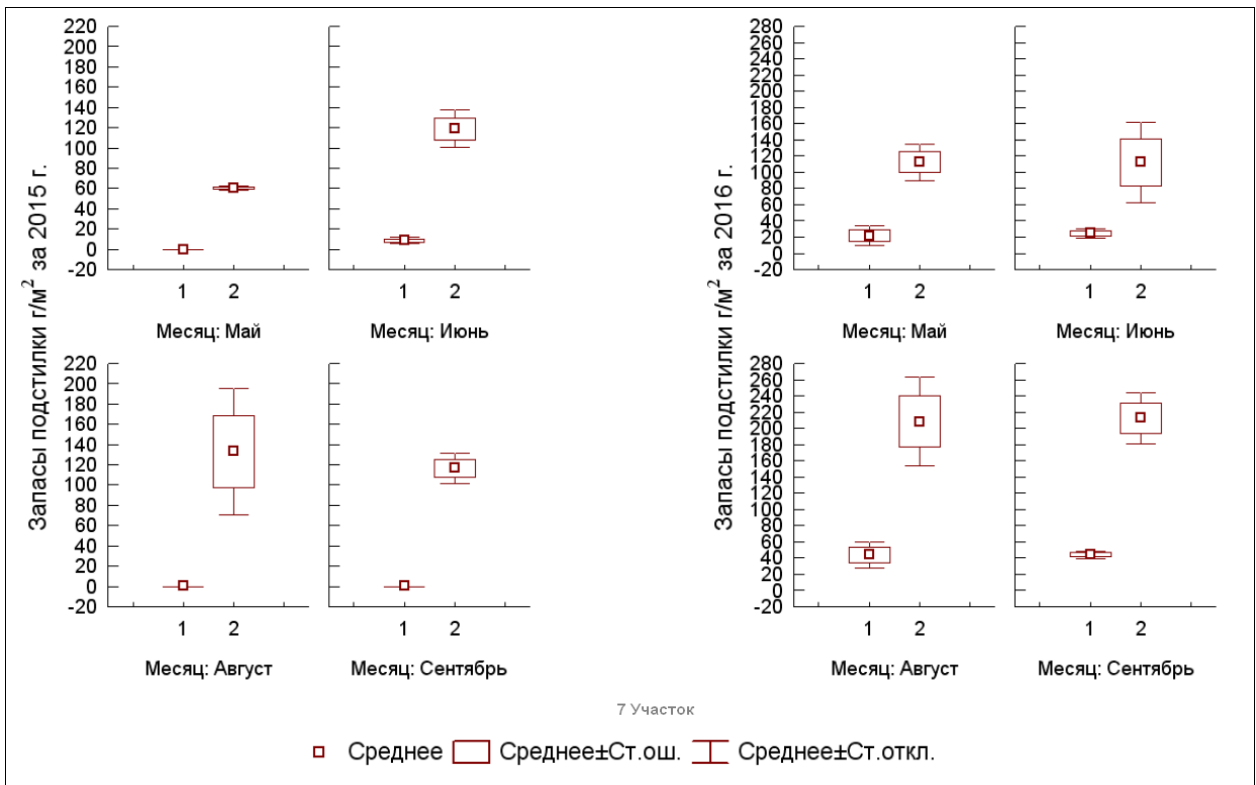


Рисунок 6. Сравнение запасов подстилки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 7 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

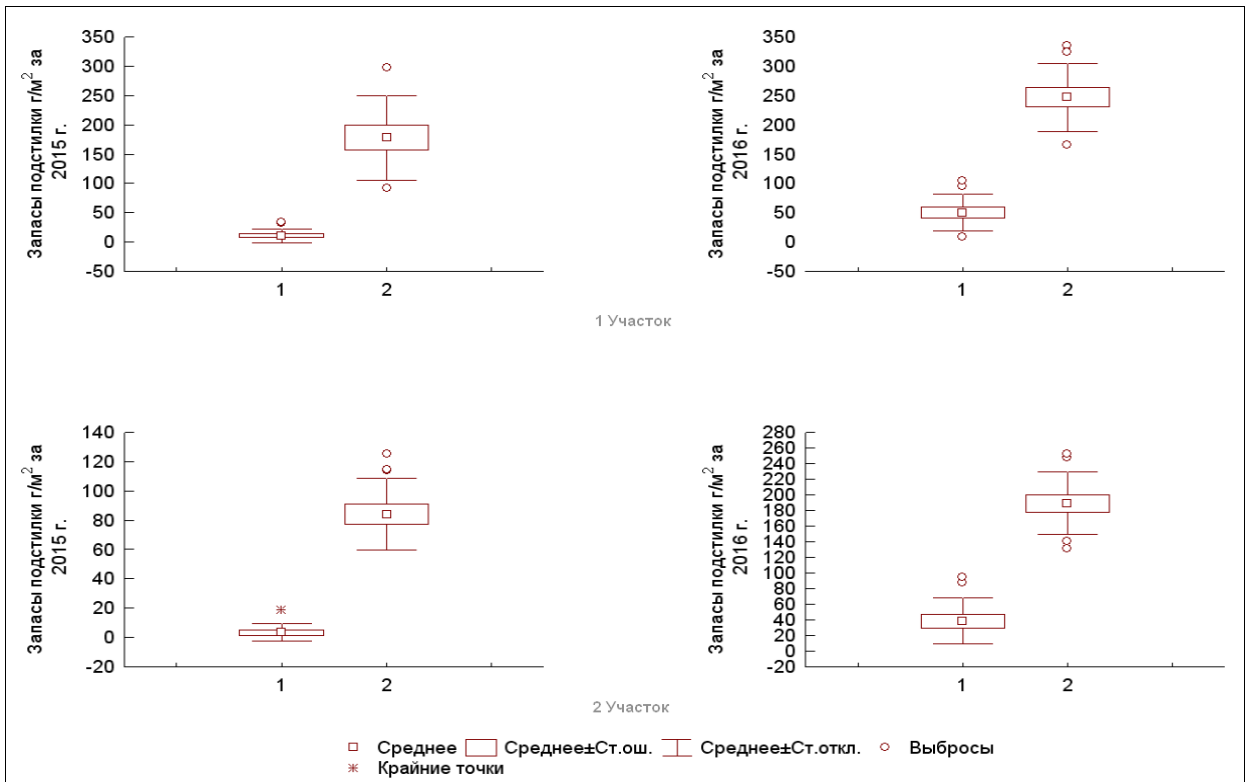


Рисунок 7. Сравнение запасов подстилки объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 1 и № 2.

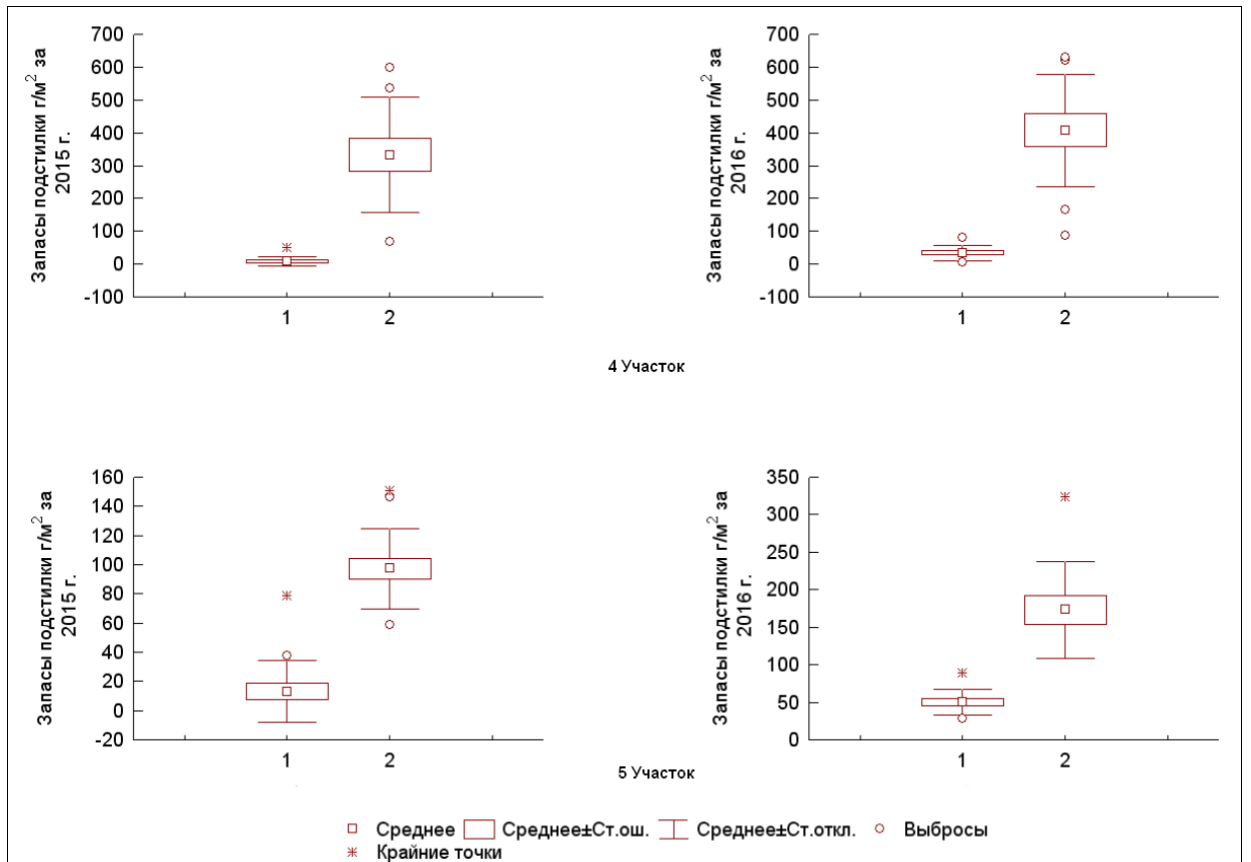


Рисунок 8. Сравнение запасов подстилки объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 4 и № 5.

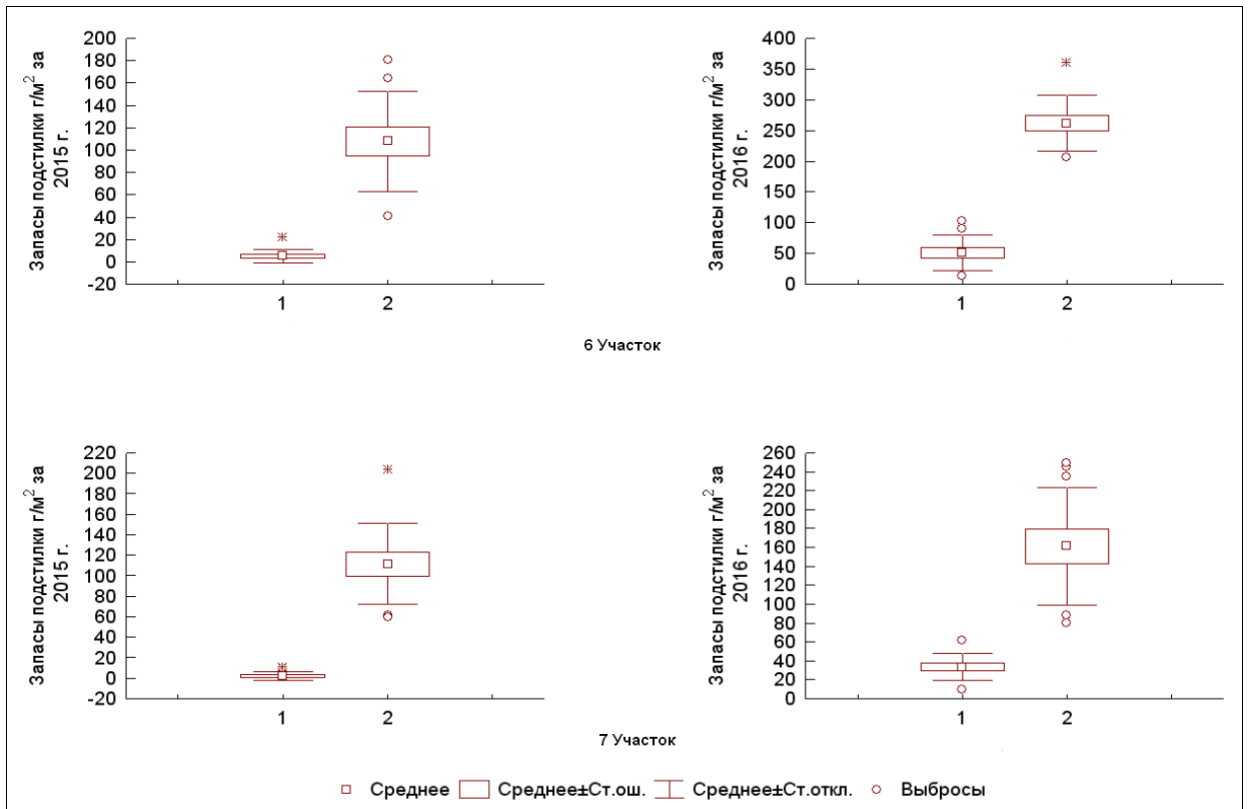


Рисунок 9. Сравнение запасов подстилки объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участках № 6 и № 7.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов подземной фитомассы

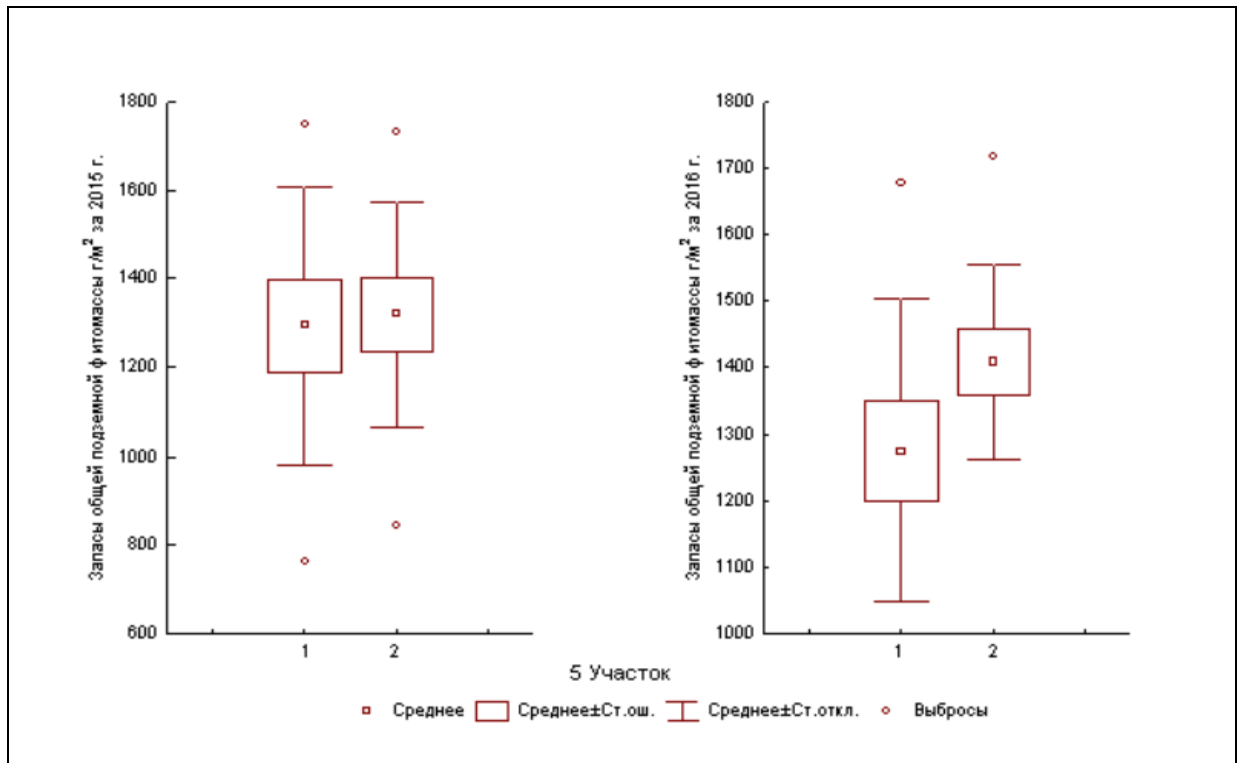


Рисунок 1. Сравнение запасов общей подземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5.

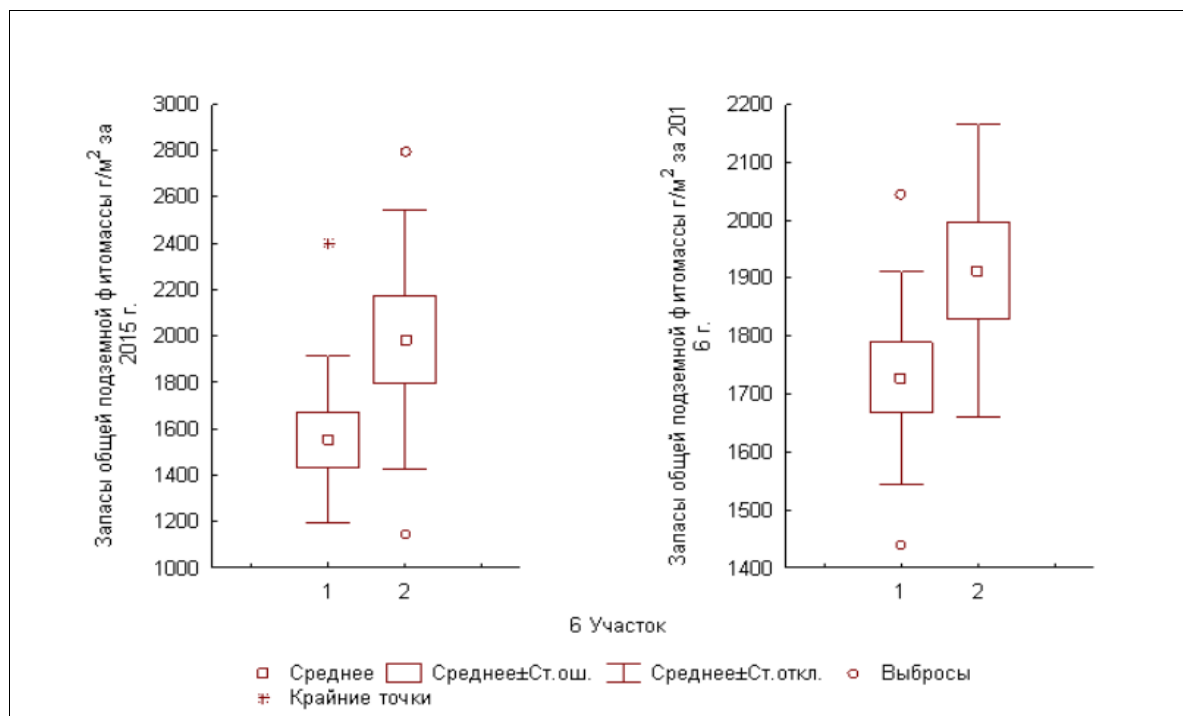


Рисунок 2. Сравнение запасов общей подземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6.

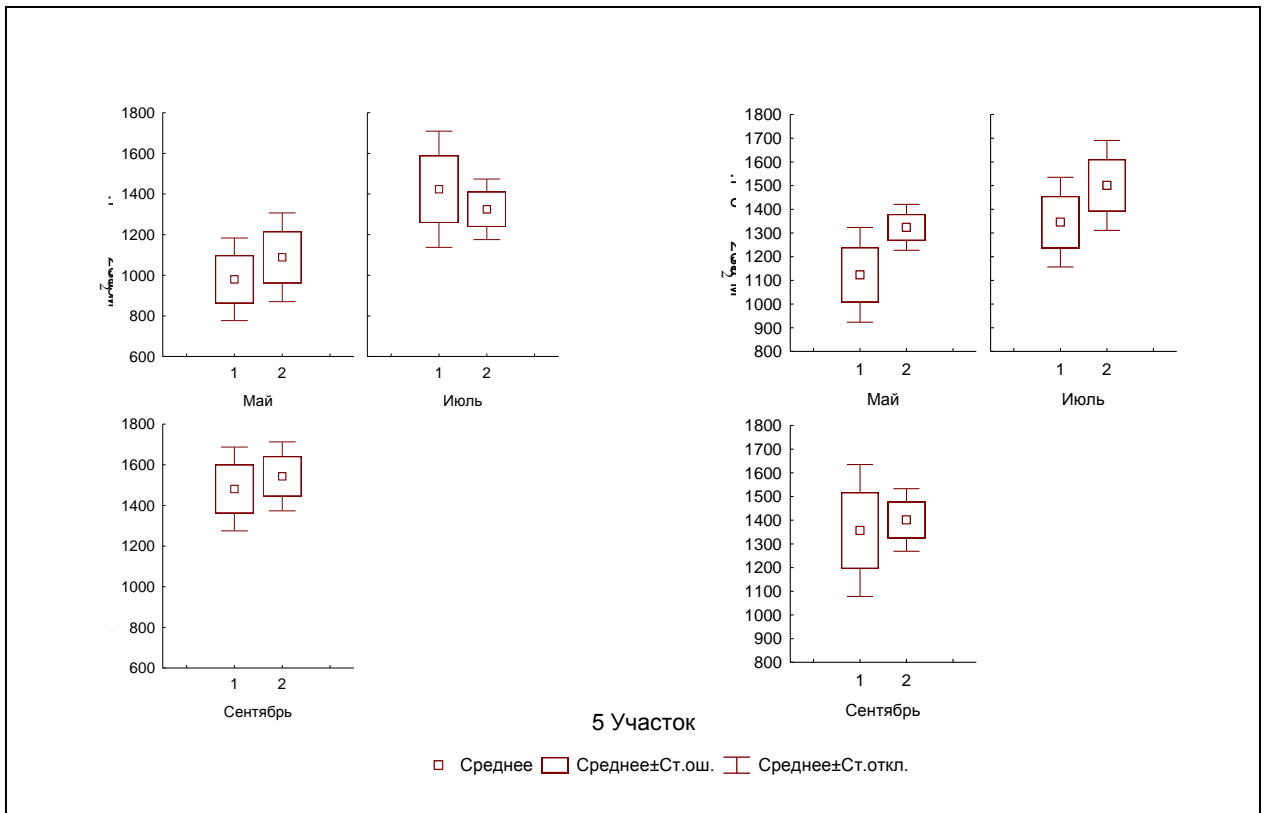


Рисунок 3. Сравнение запасов подземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

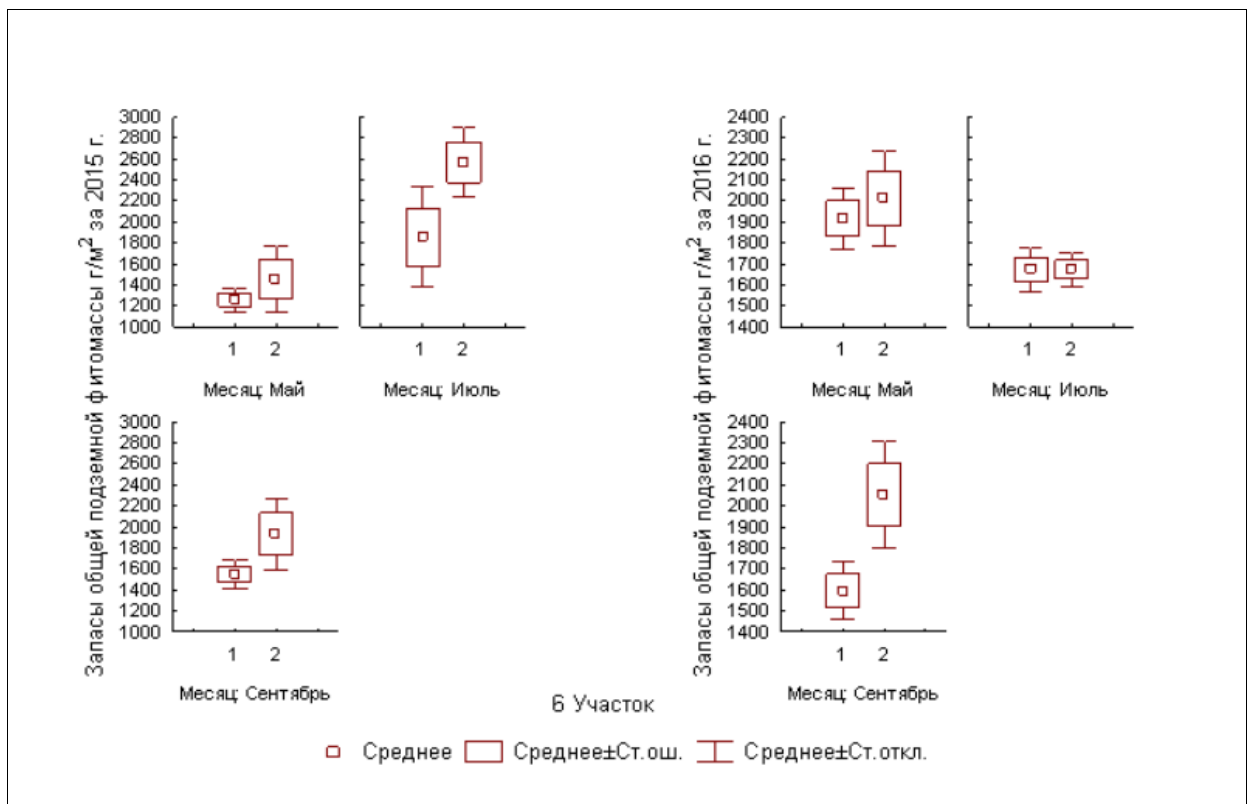


Рисунок 4. Сравнение запасов подземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов живой подземной фитомассы

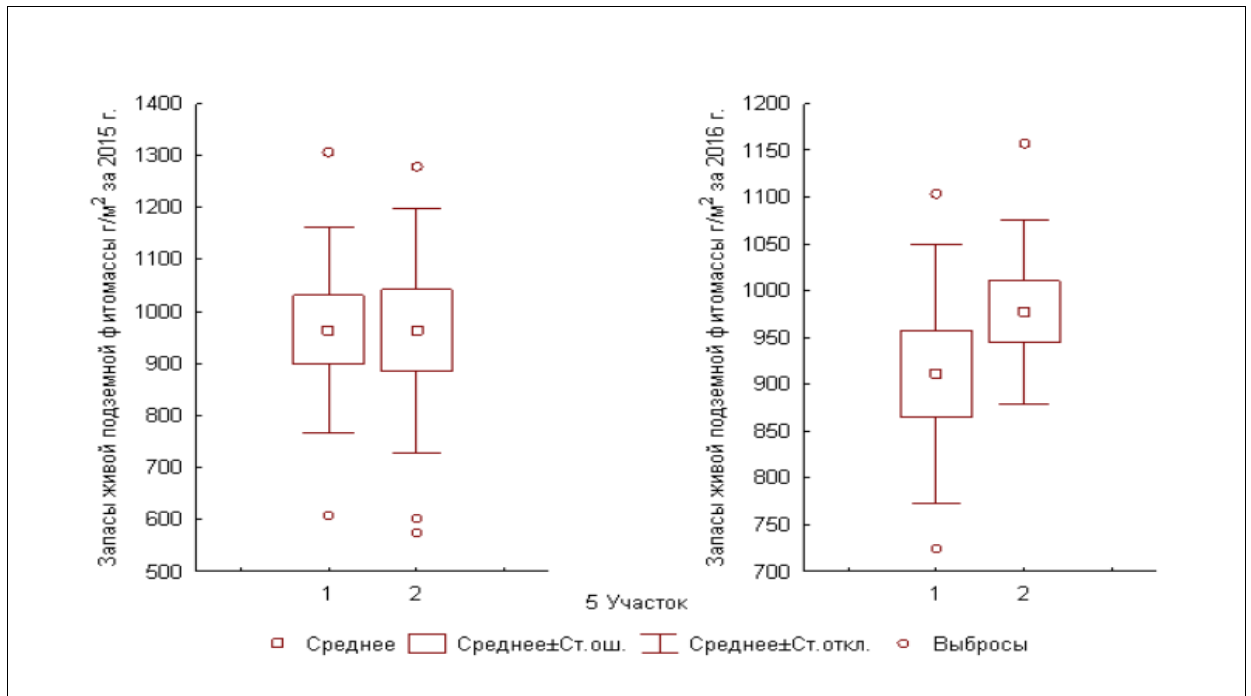


Рисунок 1. Сравнение запасов живой подземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5.

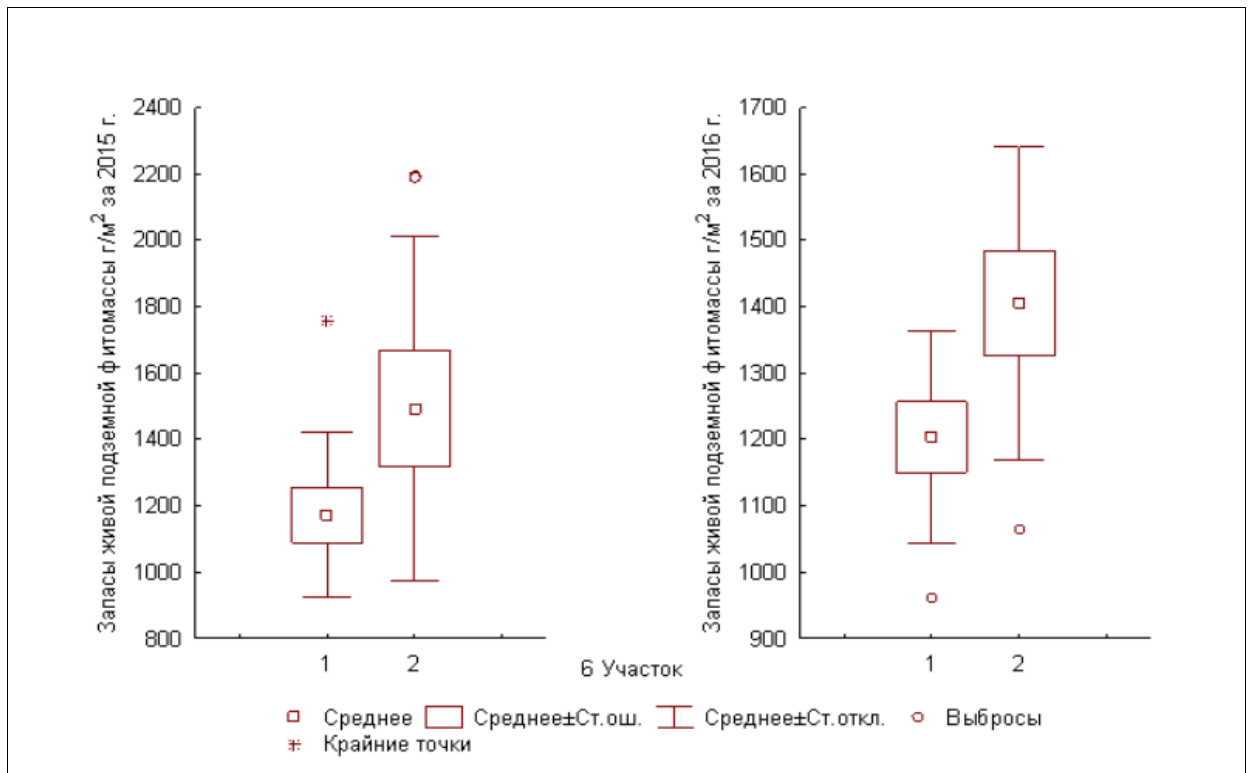


Рисунок 1. Сравнение запасов живой подземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6.

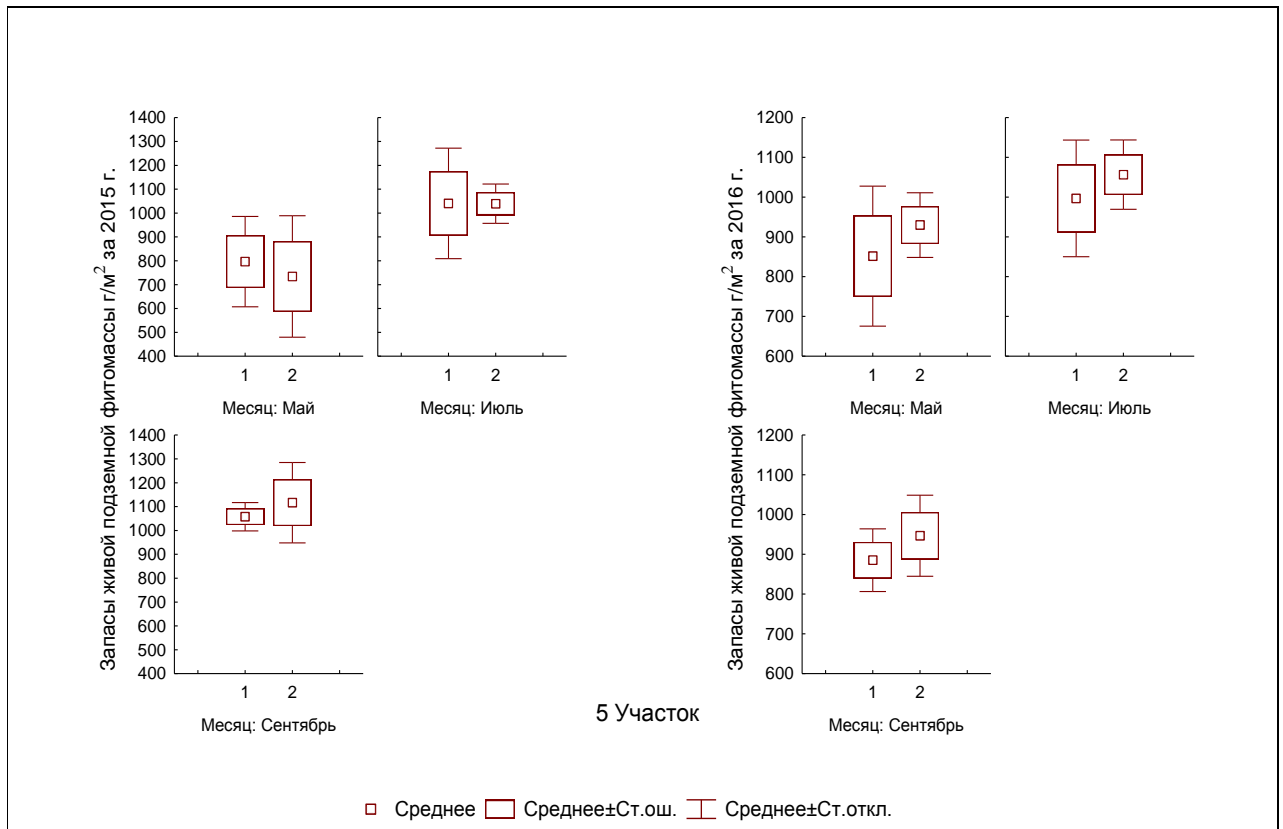


Рисунок 3. Сравнение запасов живой подземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

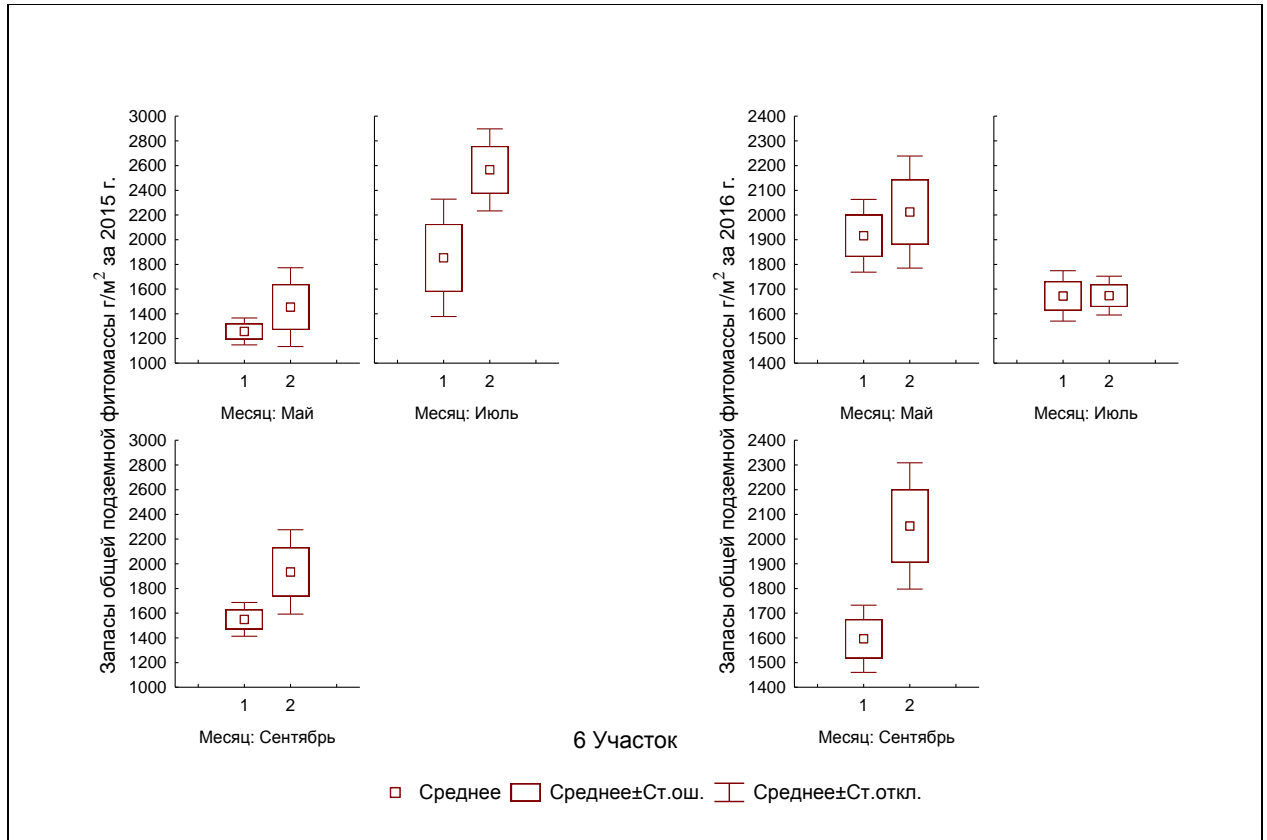


Рисунок 4. Сравнение запасов общей подземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

Категоризированные графики и диаграммы размаха запасов подземной мортмассы

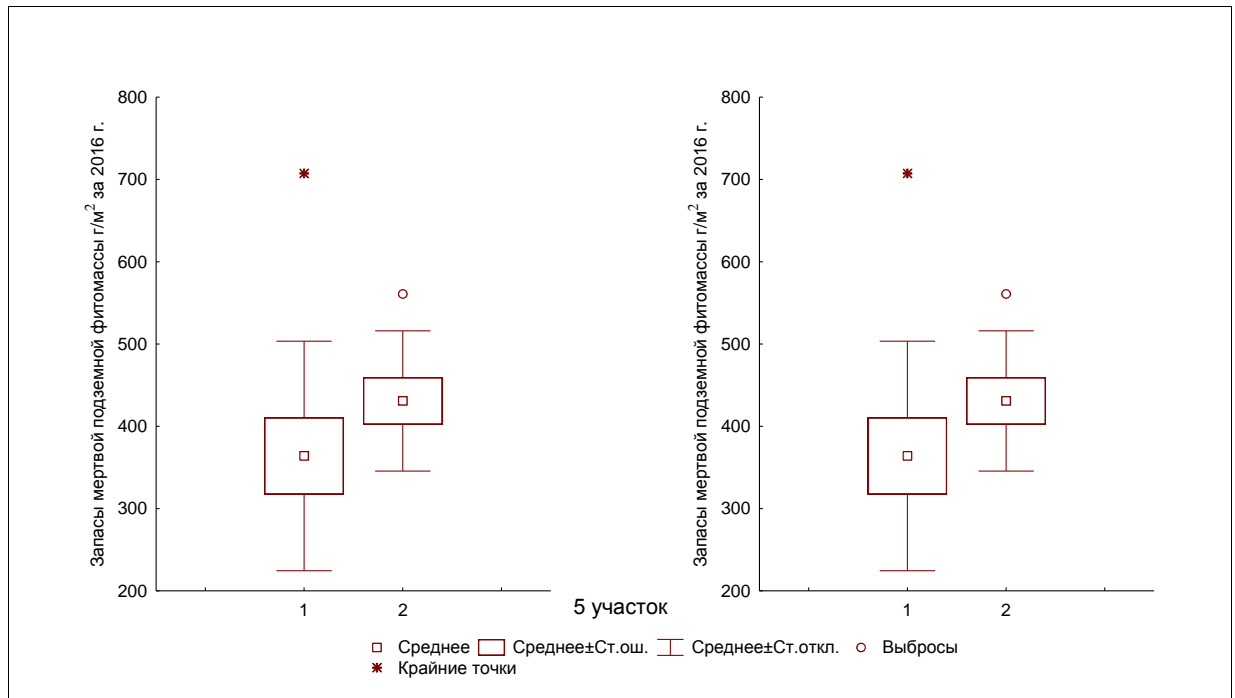


Рисунок 1. Сравнение запасов мертвой подземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5.

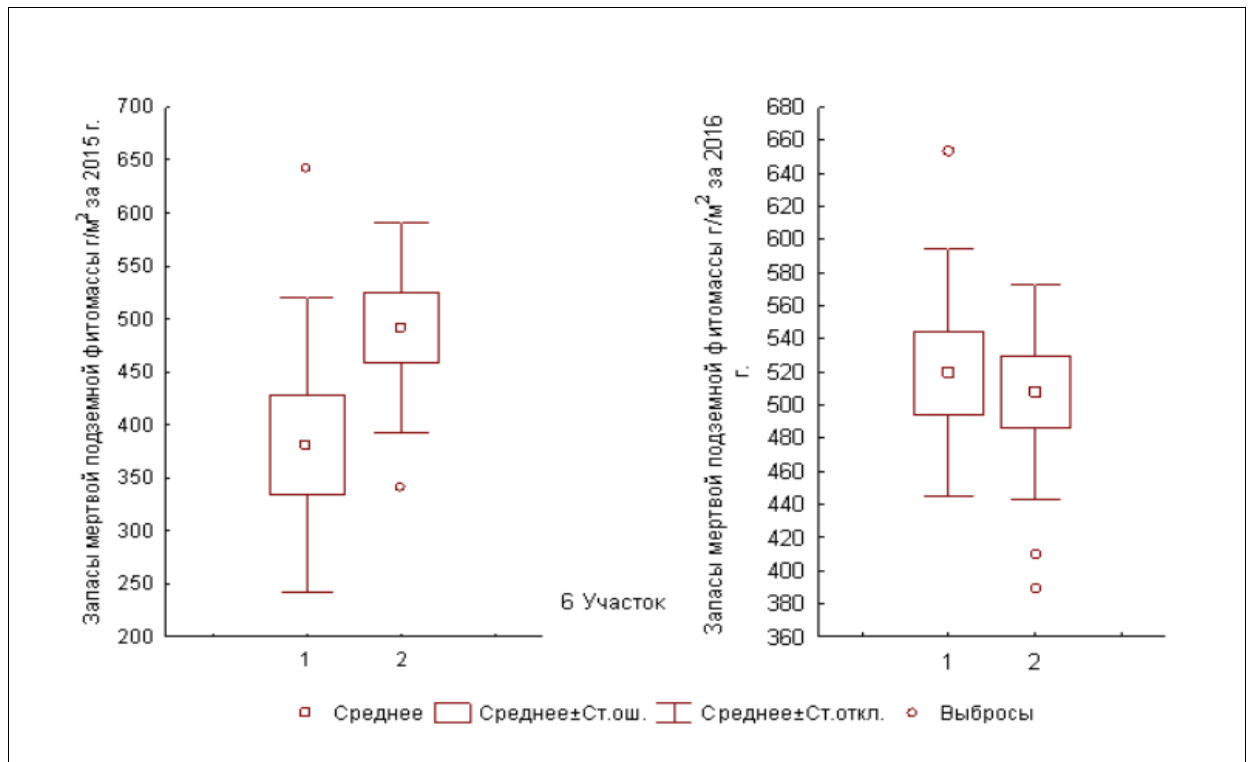


Рисунок 2. Сравнение запасов мертвой подземной фитомассы объединенной выборки горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6.

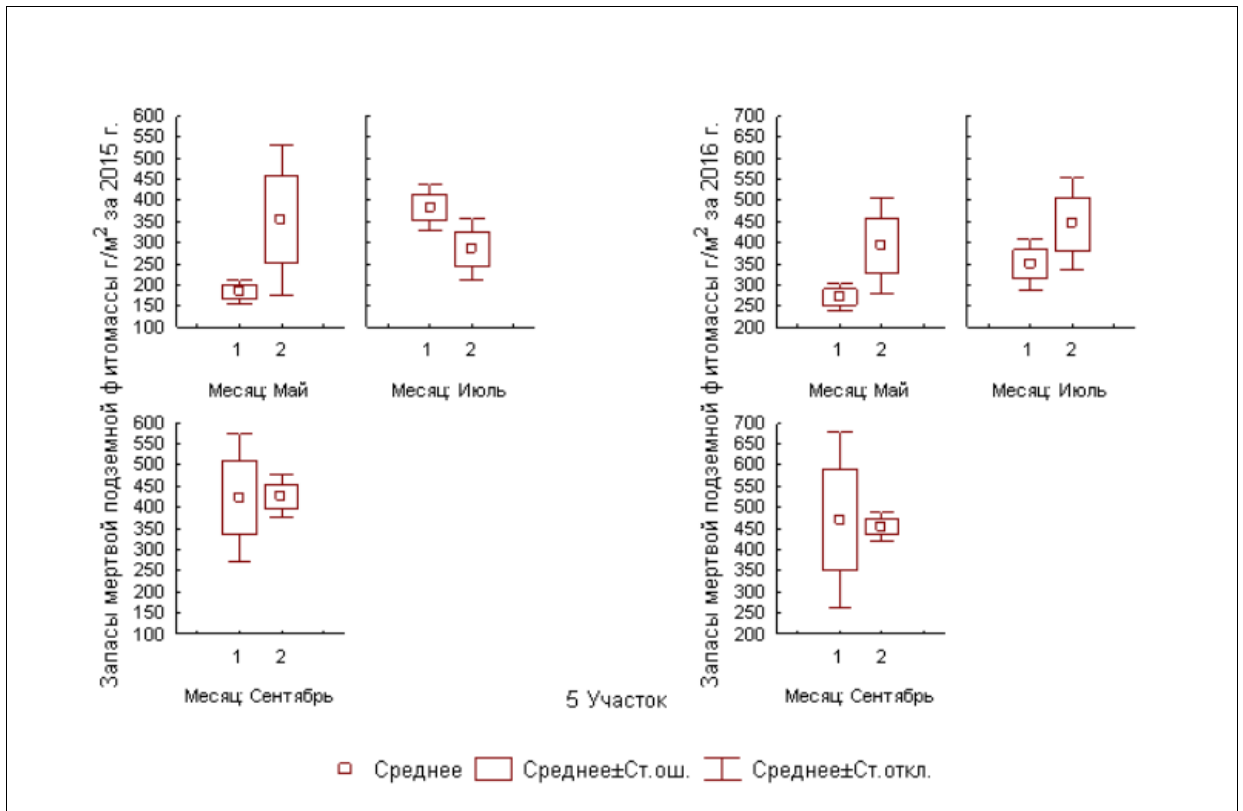


Рисунок 3. Сравнение запасов мертвой подземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 5 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.

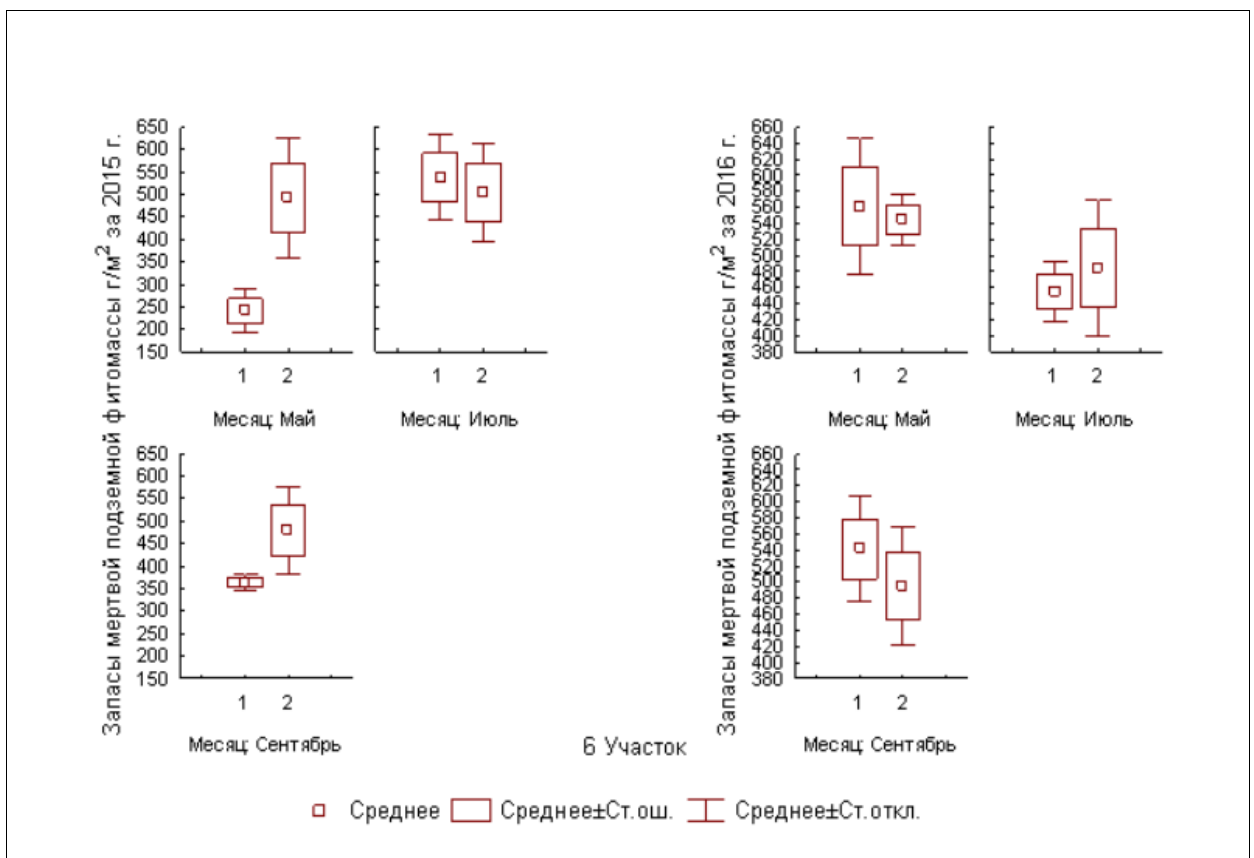


Рисунок 4. Сравнение запасов общей подземной фитомассы горевших (1) и контрольных (2) площадок на участке № 6 в течение вегетационных сезонов 2015-2016 гг.