

Научная статья

УДК 581.5+581.192.1.2(470.56)

DOI: 10.32516/2303-9922.2023.48.2

Сезонная динамика содержания некоторых органических веществ в живой надземной фитомассе сообщества ковылковой формации после пожара (на примере участка «Буртинская степь» ГПЗ «Оренбургский»)

Нейля Вакильевна Дусаева¹, Ольга Геннадьевна Калмыкова²

^{1,2} Институт степи Уральского отделения Российской академии наук, Оренбург, Россия,

¹ Maksutova1@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7224-1255>

² o.k.81@list.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5743-5054>

Аннотация. Влияние пожара на химический состав надземной фитомассы степей изучалось в 2015—2016 гг. на территории участка «Буртинская степь» ГПЗ «Оренбургский». В статье приведены данные по содержанию некоторых органических веществ в живой надземной фитомассе разнотравно-типчаково-ковылковой сообщества с *Artemisia marschalliana* — одного из распространенных типов сообществ на данной территории. Прослежена динамика накопления основных химических веществ в надземной фитомассе на контрольных и сгоревших площадках: сырой протеин, сырая клетчатка, сырой жир, углеводы (сахар, крахмал), сырая зола, безазотистые экстрактивные вещества (БЭВ). Выявлено отсутствие статистически значимых различий между питательностью растительных образцов контрольных и сгоревших участков сообщества, за исключением БЭВ.

Ключевые слова: надземная фитомасса, питательность, химический состав, Урало-Илекское междуречье, степные пожары.

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

Для цитирования: Дусаева Н. В., Калмыкова О. Г. Сезонная динамика содержания некоторых органических веществ в живой надземной фитомассе сообщества ковылковой формации после пожара (на примере участка «Буртинская степь» ГПЗ «Оренбургский») // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2023. № 4 (48). С. 41—53. URL: http://vestospu.ru/archive/2023/articles/2_48_2023.pdf. DOI: 10.32516/2303-9922.2023.48.2.

Original article

Seasonal dynamics of certain organic substances content in the post-fire living aboveground phytomass of the feather grass community (on the example of the site “Burtinsky steppe” of the Orenburg State Nature Reserve)

Neilya V. Dusaeva¹, Olga G. Kalmykova²

^{1,2} Institute of the Steppe of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

¹ Maksutova1@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7224-1255>

² o.k.81@list.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5743-5054>

Abstract. The effect of fire on the chemical composition of the aboveground phytomass of steppe pastures was studied during 2015—2016 on the territory of the Orenburg State Nature Reserve (the site “Burtinsky steppe”). The article presents the data on the nutritional value of the forb-fescue-feather grass community with

© Дусаева Н. В., Калмыкова О. Г., 2023

Artemisia marschalliana, one of the typical representatives of plant communities in this area. The dynamics of the accumulation of basic nutrients in the plant matter of steppe pastures on control and burnt sites was tracked: crude protein, %, crude fiber, %, crude fat, %, carbohydrates (sugar, starch), %, crude ash, %, nitrogen-free extractive substances (NES), %. The absence of statistically significant differences between the nutritional value of plant samples of the control and burnt areas of the same community, with the exception of NES, was revealed.

Keywords: aboveground phytomass, nutritional value, chemical composition, Ural-Ilek interfluvium, steppe fires.

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the state assignment to the Institute of the Steppe of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project no. GR AAAA-A21-121011190016-1).

For citation: Dusaeva N. V., Kalmykova O. G. Seasonal dynamics of certain organic substances content in the post-fire living aboveground phytomass of the feather grass community (on the example of the site “Burtinsky steppe” of the Orenburg State Nature Reserve). *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*, 2023, no. 4 (48), pp. 41—53. DOI: <https://doi.org/10.32516/2303-9922.2023.48.2>.

Введение

Степная растительность — важный, но довольно динамично изменяющийся ресурс для растительноядных животных. Обеспеченность их пищей зависит не только от количества доступного корма, но в не меньшей степени и от его кормового качества [1, с. 395]. Кормовое качество растительности и ее усвояемость влияют на численность животных и их ареал [4, с. 5]. Недостаток пищи или ее низкое качество (питательность) устанавливает порог плотности популяций пастбищных копытных и грызунов, определяет пригодность мест для их обитания [3, с. 5]. Так, многолетние исследования А. Д. Абатурова и ряда его соавторов [1—4] показывают, что изменения качественного состава растительного покрова, в том числе после пожара, в значительной степени влияют на распространение и выживание сайгака (*Saiga tatarica*) в степях и пустынях Прикаспия. На исследуемой нами территории значительная роль качественного состава растительного вещества, используемого для питания, выявлена для степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pall., 1768) [18]. Считается, что реакция на смену состава пастбищной растительности была свойственна и вымершим представителям плейстоценовой мегафауны в арктической области Земли [4; 25].

Состав пастбищной растительности и ее кормовое качество отличаются большой неоднородностью и изменчивостью, связанной с динамикой окружающей среды, хозяйственной деятельностью человека и сменами климата, что в итоге отражается на непостоянстве пищевой обеспеченности животных и неустойчивости их популяций [2, с. 1524; 3, с. 226].

Палы в степных экосистемах рассматриваются одними исследователями как непрерывный фактор формирования и существования степей, другими — как дестабилизирующий фактор, нарушающий естественные процессы в экосистемах, особенно заповедных [14, с. 141]. Многочисленные исследования, проводимые в этой области, выявили как положительные, так и отрицательные последствия пожаров на пастбищах. Противоречивые результаты изучения воздействия пожаров присутствуют при анализе данных почти для всех показателей, изменяющихся в фитоценозе после пожара [8]. Подобные неоднозначные выводы наблюдаются и при изучении влияния палов на питательность растений [22—24].

Актуальность данной работы определяется в первую очередь увеличением числа пожаров, их влиянием на степные экосистемы, неоднозначностью результатов изучения, необходимостью дополнения имеющихся данных по химическому составу и питательности наземной фитомассы пастбищ в современных условиях. Без определения качественного состава изымаемой животными фитомассы и понимания динамики этого показателя невозможно оценить кормовую базу пастбищ и их потенциальную пригодность для

различных видов пастбищных животных, выявить роль ресурсов среды в современной динамике популяций диких фитофагов [7, с. 52]. Несмотря на большой объем данных о кормовой ценности, питательности естественных кормовых угодий различных степных регионов, влияния на них различных абиотических, эдафических факторов [5; 10; 11; 20], вопрос об изменении химического состава степных растений после пожара практически не рассматривался, что также повышает значимость подобных исследований.

С целью изучения сезонной динамики питательных качеств в живой надземной фитомассе сообщества ковылковой формации после пожара были проведены геоботанические описания растительного покрова на гари и на контрольном участке, определена динамика запасов надземной фитомассы и ее качественный состав.

Материалы и методы

Изучение химического состава надземной фитомассы проводилось на территории участка «Буртинская степь» заповедника «Оренбургский», расположенного в Урало-Илекском междуречье. В ботанико-географическом отношении участок расположен в подзоне разнотравно-дерновиннозлаковых Заволжско-Казахстанских степей [9; 19]. Природоохранный статус «Буртинской степи» позволил минимизировать современное влияние антропогенного фактора на растительный покров изучаемой территории.

Исследования проводились с мая по сентябрь в 2015—2016 гг. По значениям гидротермического коэффициента Селянинова первый год исследования характеризовался как сухой (ГТК 0,32), второй год исследования — сухой, с большим увлажнением (ГТК 0,39) [12; 13] (рис. 1).

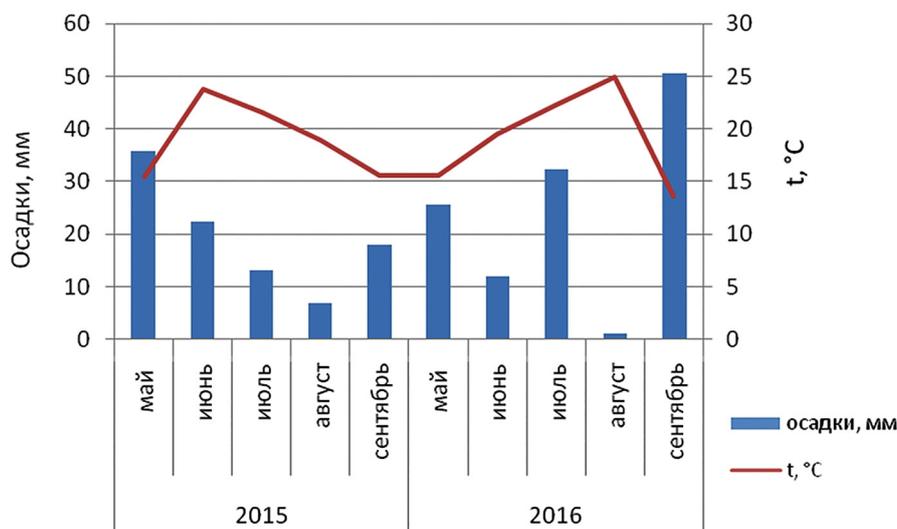


Рис. 1. Динамика осадков и среднемесячной температуры воздуха в 2015—2016 гг. по данным «Летописи природы»

Сбор растительных образцов проводился на старовозрастной залежи в разнотравно-типчачково-ковылковом (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*, *Herbae stepposae*) с *Artemisia marschalliana* сообществе. Участок периодически подвергался выгоранию (1991, 1995, 1998, 2003, 2009 гг.), последний крупный пожар по площади произошел в августе 2014 г. [15, с. 26].

Геоботанические описания выполнялись на контрольных и выгоревших участках одного растительного сообщества с использованием стандартных геоботанических методик [16; 17; 21]. По завершении описаний проводились укосы «методом укосных квадратов» на площадках 50×50 см² в трехкратной повторности [6]. Растения срезались вровень с почвой и делились на основные агроботанические группы: злаки, разнотравье,

полукустарнички, осоки. Укосы надземной фитомассы проводились в середине каждого месяца с мая по сентябрь в 2015—2016 гг. Для изучения динамики запасов надземной фитомассы растительные образцы высушивались до воздушно-сухого состояния, разбирались на живую фитомассу и ветошь всех агроботанических групп, взвешивались на лабораторных весах Масса-К ВК-1500.

На химический анализ отправлялись подготовленные средние пробы (смешивалась трехкратная повторность ветоши отдельно от живой фитомассы всех агроценотических групп). Следует уточнить, что каждая фракция (живая надземная фитомасса, ветошь) анализировалась без разделения на слагающие ее части (побеги, листья, стебли) и виды растений. Основу средней пробы на контрольных площадках и на гарях составляли доминирующие злаки с примесью разнотравья и полукустарничков. Для оценки качества травостоя в питании использовался классический зоотехнический анализ, определяющий фактическое содержание питательных, минеральных и биологически активных веществ в кормах. Методами такого анализа определяют группу веществ, содержащихся в кормах совместно с примесями: гигроскопическая влага, % (ГОСТ 31-640), сырой протеин, % (ГОСТ 32-044.1), сырая клетчатка, % (ГОСТ 31.675), сырой жир, % (ГОСТ 32.905), углеводы (сахар, крахмал), % (ГОСТ 26-176), сырая зола, % (ГОСТ 32-933), безазотистые экстрактивные вещества (БЭВ), % (расчетный метод), обменная энергия, МДж/кг (расчетный метод). Приведенные стандарты предназначены для характеристики кормов для животных. Анализ растительных образцов проводился ФГБУ ГЦАС «Оренбургский» при поддержке проекта ПРООН/ГЭФ/Минприроды России «Современные системы и механизмы управления ООПТ в степном биоме России».

В работе использованы следующие обозначения: G — живая надземная фитомасса, А — горевшая площадка, Б — контрольная площадка.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 6.1. В работе для оценки статистической значимости различий питательности горевших и контрольных сообществ применяли U-критерий Манна — Уитни ($p < 0,05$), для выявления зависимости содержания питательного вещества от температуры и осадков использовали коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Данные по количеству осадков, температурам по участку «Буртинская степь» получены из «Летописи природы» ГПЗ «Оренбургский» [12; 13].

Результаты исследования и обсуждение

Общее проективное покрытие исследованного фитоценоза после пожара составляло 45—47% (в 2015 г.) и 55% (в 2016 г.), рядом на контрольной площадке — 80 и 90% соответственно. Эдификатором исследованных сообществ являлся плотнoderновинный степной ксерофитный злак *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr., соэдификатором *Festuca valesiaca* Gaudin. Важно, что на протяжении двух лет проективное покрытие этих видов на горевшей площадке было более чем в два раза ниже, чем на контрольной площадке.

Различалось и обилие некоторых видов разнотравья, среди которых наиболее значительную роль в сложении сообщества играли степные мезоксерофитные виды. На контрольной площадке наиболее обильны были *Cephalaria uralensis* (Murray) Schrad. ex Roem. & Schult., *Medicago romanica* Prodan., *Scorzonera austriaca* Willd., *Potentilla humifusa* Willd. ex Schltdl., *Taraxacum serotinum* (Waldst. & Kit.) Poiret., *Scorzonera stricta* Hornem. На горевшей площадке в первый год исследования преобладали *Galium octonarium* (Klokov) Soó, *Scorzonera stricta*, *Verbascum phoeniceum* L., проективное покрытие которого в этот период вдвое превышало контрольные показатели, во второй год — *Scorzonera austriaca*, в оба года — *Hedysarum argyrophyllum* Ledeb., *Medicago romanica*, *Taraxacum serotinum*. Для последнего вида на второй год было характерно групповое произрастание

и вдвое большее проективное покрытие. В целом в первый год исследований однолетние и двулетние виды из числа разнотравья были более обильны на горевших площадках, на второй год здесь восстановились *Scorzonera austriaca*, *Iris pumila* L.

Среди полукустарничков на контрольной площадке наиболее обильны были степные мезоксерофиты *Artemisia marschalliana* Spreng. и *Artemisia austriaca* Jacq. Причем последнего полукустарничка в 2015 г. на горевшей площадке не отмечалось, проективное покрытие *Artemisia marschalliana* и *Astragalus macropus* Bunge было вдвое меньше. В 2016 г. проективное покрытие и обилие полукустарничков на двух площадках сравнивались.

Запасы живой надземной фитомассы на контрольной площадке варьировали от 95,8 до 169,93 г/м². На горевшем участке отмечалось заметное снижение этого показателя: от 57,92 до 123 г/м² на протяжении всего периода наблюдений, за исключением весны 2016 г. В данный период запасы живой фитомассы на горевшем участке превышали контроль.

В живой надземной фитомассе (рис. 2) в течение всего сезона преобладали злаки, в июне и в августе их масса была максимальна. Запасы живой надземной фитомассы злаков, бобовых и полукустарничков на контрольных площадках в течение двух лет превышали показатели на горевших площадках за исключением отдельных месяцев, характерных для каждой отдельной агроботанической группы. Более всего различались запасы живой надземной фитомассы у злаков: на всем протяжении исследований запасы живой фитомассы на контрольной площадке превышали показатели на горевшей площадке (кроме мая 2016 г.). В первые весенние месяцы после пожара отмечались наибольшие различия (в 2,5 раза). При этом тренды в накоплении живой фитомассы злаков на контрольной площадке и на горях совпадали, особенно в первый год исследований, исключение составляли первые весенние месяцы в 2016 г. Разнотравье — единственная группа, запасы надземной фитомассы которой преобладали на горях в 2015 г. с июня и до конца вегетационного периода 2016 г. У остальных агроботанических групп, возможно из-за их низкого обилия, каких-либо определенных закономерностей в динамике запасов живой фитомассы не отмечалось. В основном они были выше на контрольной площадке.

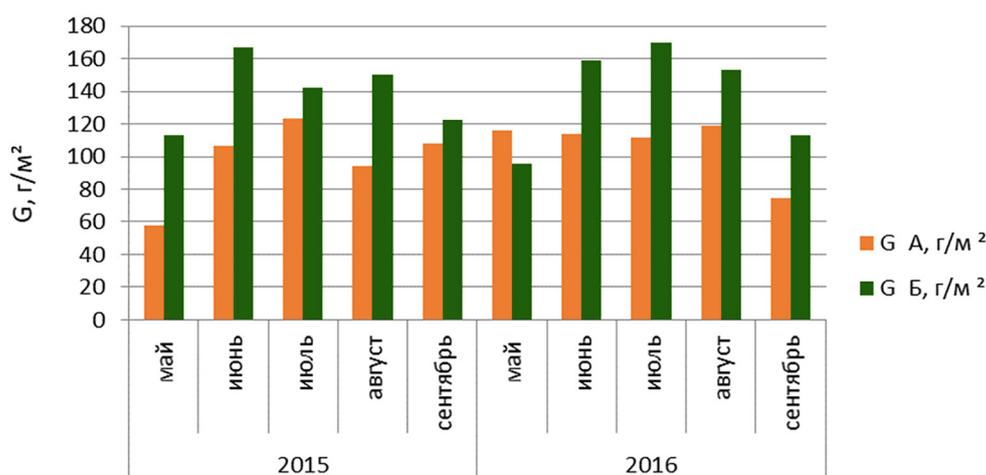


Рис. 2. Запасы живой надземной фитомассы в разнотравно-типчаково-ковыльковом с *Artemisia marschalliana* сообществе

Возникшие различия в видовом составе и обилии видов после пожара на контрольном участке и горях в пределах одного сообщества отразились на его качественном составе (табл. 1).

Таблица 1

Качественный состав живой надземной фитомассы разнотравно-типчачково-ковылкового с *Artemisia marschalliana* сообщества на горевшем (А) и контрольном (Б) участках, % в абсолютно сухом веществе

Показатели качественного состава живой надземной фитомассы	А/Б	2015 г.					2016 г.				
		май	июнь	июль	август	сентябрь	май	июнь	июль	август	сентябрь
Влага	А	13,4	13	12,8	12,1	13	10,5	11,7	9,5	9,3	9,8
	Б	12,80	11,10	12,60	11,10	12,40	8,60	11,40	8,10	10,10	9,30
Сырая зола	А	1	6	2	8	2,1	10	7	6	7	2
	Б	4	8	4	3,6	1,96	6	4	2	5	1
Сырой протеин	А	13,13	9,19	5,69	6,56	7	12,5	7,3	12,5	5,3	11,4
	Б	11	7,88	7	6,56	6,13	6,4	8,6	4,6	7,2	3,1
Сырая клетчатка	А	31,1	29,8	40,6	27,3	34,3	31,4	30,4	33,8	36,3	32
	Б	34,3	26,4	32,4	26,8	30,8	29,3	32,3	36,8	33,9	38,1
Сырой жир	А	0,33	1	1,27	0,86	0,94	0,97	0,7	1	0,93	0,72
	Б	1,56	0,78	1,09	0,74	0,74	0,92	1,07	1,02	0,63	0,68
Сахар	А	20,9	23,8	24,8	29,8	28,3	10,4	16,3	15,7	12	10
	Б	21	17,4	26,7	25	20,8	9,8	15,8	16,3	10,4	10
Крахмал	А	14,4	15,5	15,7	18,4	18,4	9,3	14,8	14,1	10,8	8,4
	Б	15,1	11,8	17	17,7	15,6	8,8	14,2	14,7	9,4	9
БЭВ	А	54,44	54,01	50,44	57,3	55,7	45,1	54,6	46,7	50,5	53,8
	Б	49,14	57	55,51	62,3	60,4	57,4	54	55,6	53,3	57,1
Обменная энергия, МДж/кг	А	12	11,2	9,4	10	10,3	11,9	10,4	11,9	9,1	11,7
	Б	11,6	11	10,3	10	9,8	9,9	10,9	8,3	10,4	5,6

На протяжении всего периода наблюдений значения влаги в живой фитомассе высушенных растительных образцов горевшей территории незначительно превышали подобные значения контрольной площадки, за исключением конца лета 2016 г. Тренды в накоплении и потере влаги совпадали.

Наибольшее содержание сырого протеина в живой надземной фитомассе разнотравно-типчачково-ковылкового с *Artemisia marschalliana* сообщества после пожара отмечалось весной в период активного роста растений и цветения весенних видов. Увеличение запасов живой фитомассы происходило во всех агроботанических группах. Далее до середины лета с уменьшением запасов живой надземной фитомассы злаков, старением листьев на обоих площадках наблюдалось постепенное уменьшение содержания сырого протеина. На горях отмечалось его минимальное значение (табл. 1), несмотря на цветение некоторых доминантов из числа разнотравья (*Cephalaria uralensis*), злаков (*Festuca valesiaca*), увеличение запасов живой фитомассы разнотравья в 2,2 раза. Содержание сырого протеина незначительно увеличилось в августе во время плодоношения одного из растущих здесь злаков (*Koeleria cristata* (L.) Pers.), в данный период наблюдалась жаркая погода и переход некоторых растений в период летнего полупокоя. Увеличение живой фитомассы осенью происходило только на горях, что повлияло на дальнейшее повышение сырого протеина. На контрольном участке преобладали процессы отмирания растений.

Максимальное содержание сырого протеина в растительном веществе горевшего фитоценоза на второй год после пожара отмечалось весной и в середине лета, что в 1,9 и

2,7 раза превышало аналогичные показатели на контрольной площадке соответственно. В конце лета наблюдалось самое низкое содержание вещества. Осенью же его содержание почти достигло весенних значений, превышая контрольные показатели в 3,6 раза. Прошлогодних тенденций в накоплении сырого протеина на обеих площадках не наблюдалось. Среднее содержание вещества в первый год после пожара составляло 8,3%, на следующий год — 9,4%. Вдвое больше вещества отмечалось в июле и сентябре 2016 г., чем в эти же периоды 2015 г. При сравнении количества сырого протеина в растительных образцах горевшего и негоревшего участков в течение двух лет статистически значимых различий не выявлено. При этом динамика накопления сырого протеина на двух сравниваемых участках значительно отличалась на второй год изучения, показывая противоположные тренды в изменении накопления и пиковых значениях в течение сезона (табл. 1).

В середине лета 2015 г. во время цветения и плодоношения доминантных злаков в растительном материале фитоценоза после пала отмечалось максимальное количество сырой клетчатки, что превышало данные показатели на контрольном участке (табл. 1). Резкое снижение этого показателя до минимальных значений за весь вегетационный период происходило уже на следующий месяц. В 2016 г. надземная фитомасса была наиболее богата сырой клетчаткой в конце лета. В начале лета ее содержание минимально. В оба года на горях с отрастанием живой надземной фитомассы содержание сырой клетчатки увеличивалось. На контрольном участке в 2015 г. наблюдались противоположные процессы: с отрастанием G содержание сырой клетчатки уменьшалось и наоборот. В 2016 г. на контрольной площадке, как и на горях, увеличение G сопровождалось увеличением содержания в ней сырой клетчатки. Среднее содержание сырой клетчатки за вегетационный период в оба года составляло 32%. Динамика накопления вещества на горевшей и контрольной площадках сходна (табл. 1), статистически значимых различий по U-критерию Манна — Уитни ($p < 0,05$) по содержанию сырой клетчатки между ними не обнаружено. Весной в первый год после пожара содержание сырого жира в живой надземной фитомассе контрольного участка в 5 раз превышало данные показатели на горевшем участке, на котором отмечалось его минимальное количество (табл. 1). Далее к середине лета исследуемые значения на двух участках сравнивались за счет разнонаправленного изменения. На горевшей площадке этот показатель увеличивался, достигая своих максимальных значений. Наименьшее содержание сырого жира в 2016 г. наблюдалось в начале лета и осенью. Уменьшения количества сырого жира в растительном веществе на контрольном участке в эти периоды не отмечено. Максимальное содержание сырого жира на горевшем участке, как и в прошлом году, пришлось на июль. Высокое содержание сырого жира в растительном веществе отмечалось в мае и августе. В динамике накопления вещества в оба года на горях и на контрольной площадке наблюдались противоположные процессы в начале вегетационных периодов. В первый год исследований на горях увеличение сырого жира совпадало с отрастанием G. На контрольной площадке подобная тенденция наблюдалась только в 2016 г. Среднее содержание сырого жира в 2015 г. составляло 0,88%. На второй год после пожара среднее содержание сырого жира в растительных образцах с горевшей площадки сравнивалось с аналогичным показателем на негоревшей площадке и составило 0,86%. Статистически значимых различий ($p < 0,05$) в содержании сырого жира между двумя площадями не обнаружено.

Содержание сахаров в надземной фитомассе в первый год исследований плавно увеличивалось с минимальных значений весной до наибольших к концу лета (табл. 1), что совпадало с максимальным значением G злаков. Осенью сахара в злаках концентрируются в узлах кущения в качестве запасных питательных веществ, необходимых для зимовки, поэтому наблюдалось их уменьшение всего на 1,5%. Вдвое меньше сахаров было

зафиксировано на следующий 2016 г. Минимальные значения отмечались весной и осенью, максимальные — в начале лета. Данная тенденция была характерна и для контрольной площадки. Среднее содержание сахаров в 2015 г. составляло 25%, на следующий год оно сравнялось с его содержанием на негоревшей площадке и составило 12,8%. Статистически значимых различий ($p < 0,05$) между двумя площадками в содержании сахаров не обнаружено.

Содержание крахмала в 2015 г. увеличивалось с 14,4% весной до 18,4% осенью (табл. 1). В 2016 г. максимальное количество крахмала в растительном веществе содержалось в начале лета, дальнейшее уменьшение до минимальных значений происходило до конца вегетационного периода. Подобная тенденция наблюдалась на контрольной площадке в течение всего периода наблюдений: с наступлением осени, в процессе закаливания, часть крахмала в растениях переходит в сахара. Среднее содержание крахмала в 2015 г. составило 16,4%, в 2016 году — 11,4%, что мало отличалось от таких же показателей на негоревшей площадке. Статистически значимых различий ($p < 0,05$) между двумя площадками в содержании крахмала в живой надземной фитомассе и зависимости от погодных условий не обнаружено.

Минимальное содержание сырой золы в надземной фитомассе в первый год после пожара отмечалось весной (табл. 1). Далее в течение вегетационного периода каждый месяц поочередно происходило резкое повышение или понижение зольности. Максимальное содержание сырой золы наблюдалось в августе. На следующий год наибольшее содержание сырой золы было весной. Значение показателя превышало в этот период прошлогоднее в 10 раз, в середине лета оно было втрое больше, чем в прошлом году. Минимальные значения в 2016 г. отмечались осенью. На протяжении всего вегетационного периода наблюдалось превышение значений сырой золы на горевшей площадке над контрольными показателями. Среднее содержание сырой золы в первый год исследования составляло 3,8%, в 2016 г. — 6,4%. Статистически значимых различий ($p < 0,05$) между горевшей и негоревшей площадками в содержании зольных веществ не обнаружено.

В 2015 г. содержание безазотистых экстрактивных веществ в растительном материале в течение вегетационного периода было более стабильно, чем в 2016 г. Наибольшее количество БЭВ отмечалось в августе, наименьшее — в июле (табл. 1). На следующий год минимальное содержание отмечалось весной, наибольшее — в начале лета. Среднее содержание БЭВ в 2015 г. составляло 54%, в 2016 г. — 50%. Различия в содержании БЭВ на горевших и негоревших площадках статистически значимы (по U-критерию Манна — Уитни, $p < 0,05$) в 2016 г.

Весной 2015 г. отмечалось наибольшее количество обменной энергии (табл. 1). Показатель уменьшался до середины лета, достигая своих минимальных значений. В 2016 г. максимальное накопление обменной энергии тоже приходилось на май и на июль, наименьшее — на август. Среднее значение обменной энергии в оба года составляло 10,59—11 МДж/кг. Достоверных различий ($p < 0,05$) в количестве обменной энергии в растительных образцах на горевшем и негоревшем участках не обнаружено.

Содержание рассмотренных питательных веществ по-разному изменялось после воздействия пожара как в количественном отношении, так и в отношении изменения значений их содержания в живой надземной фитомассе по сезонам. Содержание протеина в живой надземной фитомассе меньше всего различалось в первый год после пожара. На горевшем участке, как и на контрольном, наблюдалось закономерное снижение вещества к концу вегетационного периода. В 2016 г. процессы его накопления на обеих площадках отличались от наблюдаемой прошлогодней тенденции. В этот вегетационный период было 2 пика накопления с последующим спадом, но на горевшей площадке эти процессы

наступали на месяц раньше. Весной содержание сырого протеина на горевшем участке почти вдвое превышало его содержание на контрольной площадке, в июле — в 2,7 раза, в сентябре — в 3,6 раза. На контрольном участке к концу вегетационного периода наблюдалось прекращение накопления данного вещества в живой надземной фитомассе, что говорит о подготовке или завершении подготовки растений к осенне-зимнему периоду. Высокое содержание протеина на горевшей площадке, хотя и указывает на улучшение качества корма (по сравнению с контрольными показателями), также говорит об отставании от контроля в подготовке к периоду зимнего покоя.

В первый учетный период 2015 г. на горях были крайне низкие значения содержания сырого жира (в 5 раз), а значения сахара и крахмала — более высокие, чем на контрольной площадке. На второй год после пожара содержание этих веществ сравнивалось на двух площадках. Значительные различия между негоревшей и горевшей площадками на протяжении двух лет отмечались в содержании сырой золы. Причем в первую половину вегетационного периода после пожара значения на горях превышали контрольные показатели в 4 раза в мае, в 2 раза в июле. Со следующего вегетационного периода значения содержания сырой золы были более высокими на контрольной площадке. В течение двух лет к осени содержание сырой золы сравнивалось на горях и в контроле. На второй год исследований, как и в случае с сырым протеином, все процессы повышения и снижения обменной энергии на горях происходили на месяц ранее контрольных показателей.

Несмотря на некоторые наблюдаемые различия в сезонной динамике содержания питательных веществ на горевших и негоревших площадках, статистически значимые различия по U-критерию Манна — Уитни ($p < 0,05$) выявлены только для БЭВ в 2016 г. Для других показателей достоверных различий между контрольными и горевшими фитоценозами не обнаружено. Зависимость содержания питательных веществ от среднемесячной температуры воздуха, осадков, ГТК, относительной влажности воздуха была статистически доказана только для контрольной площадки. Так, для содержания сырого протеина была выявлена сильная положительная корреляция с ГТК ($r = 0,9047$; $p = 0,0107$; $r^2 = 0,6897$) и осадками ($r = 0,8787$; $p = 0,0106$; $r^2 = 0,5789$), умеренная положительная — с относительной влажностью воздуха ($r = 0,6848$; $p = 0,027$; $r^2 = 0,4772$). Сильная положительная связь прослеживалась между сырой золой и ГТК ($r = 0,9341$; $p = 0,0013$; $r^2 = 0,8444$), осадками ($r = 0,8650$; $p = 0,0024$; $r^2 = 0,7049$), относительной влажностью воздуха ($r = 0,7669$; $p = 0,0254$; $r^2 = 0,4842$). С этими же параметрами прослеживалась сильная положительная корреляция для обменной энергии, ГТК ($r = 0,9285$; $p = 0,0302$; $r^2 = 0,5706$), осадками ($r = 0,9151$; $p = 0,0060$; $r^2 = 0,6322$), умеренная положительная связь отмечалась с относительной влажностью воздуха ($r = 0,6969$; $p = 0,0449$; $r^2 = 0,4134$).

Отсутствие корреляционной связи содержания остальных исследованных питательных веществ и рассмотренных параметров может определяться недостаточно большой выборкой или дополнительным влиянием других факторов (химическим составом определенных видов растений сообщества, фенологией, химическим составом почв и др.). В горевшем сообществе отсутствие выявленных зависимостей на контрольной площадке связано со спецификой динамики состава, структуры и накопления растительного вещества фитоценоза после пожара.

Полученные нами результаты, характеризующие содержание и сезонную динамику питательных веществ в растительных образцах после пожара, согласуются не со всеми полученными данными других исследователей. В большинстве случаев исследователями отмечается положительное влияние палов на растительный покров для травоядных животных: повышается доступность кормовой базы (отсутствие ветоши), благодаря чему различные виды травоядных животных отдают предпочтение выжженным участкам;

увеличивается содержание питательных веществ и их усвояемость в отрастающих частях растений после пожара [22—24].

Заключение

Влияние пирогенного фактора отразилось на структуре и составе разнотравно-типчаково-ковылкового сообщества с *Artemisia marschalliana* и, как следствие, на его качественном составе. Проективное покрытие эдификатора и созидикатора сообщества на горевшей площадке было более чем в два раза ниже, чем на контрольной площадке. При этом в первый год исследований на горевших площадках увеличилось обилие однолетних и двулетних видов из числа разнотравья, на второй год здесь восстановились многолетние виды из этой же группы. Запасы надземной фитомассы горевших площадок были ниже контрольных показателей, более всего отличались запасы живой надземной фитомассы у злаков.

Наибольшие различия в содержании питательных веществ на контрольной и сгоревшей площадках в течение всего периода характерны для сырой золы, в 2015 г. — для сырого жира, сахара; в 2016 г. — для сырого протеина, обменной энергии. Несмотря на установленные различия в составе живой надземной фитомассы обеих площадок наблюдались определенные сходные закономерности в накоплении веществ. В период активной вегетации растений (конец весны, начало лета) происходило накопление зольных веществ в живой фитомассе обоих участков сообщества. Наблюдалось типичное высокое содержание сырого протеина и его дальнейшее уменьшение до конца вегетации, в 2016 г. повторения подобной тенденции не отмечалось. К концу лета 2015 г. происходило накопление сахара и крахмала. На следующий год пик накопления этих веществ на горячих и в контроле сместился на середину лета. В течение двух лет в этот период во всем травостое наблюдалось высокое содержание сырой клетчатки.

Статистически значимые различия по U-критерию Манна — Уитни ($p < 0,05$) на контрольной и горевшей площадках в 2016 г. установлены только для БЭВ. Для некоторых питательных веществ на контрольных площадках (сырой протеин, сырая зола, обменная энергия) выявлена положительная корреляция от осадков, ГТК, относительной влажности воздуха. В растительных сообществах после пожара зависимость содержания питательных веществ от погодных условий не выявлена.

Список источников

1. Абатуров Б. Д., Джапова Р. Р. Оценка пригодности природных пастбищ для сайгаков *Saiga tatarica* при сменах состава и кормового качества растительности // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140, № 4. С. 395—403.
2. Абатуров Б. Д., Ларионов К. О., Джапова Р. Р., Колесников М. П. Качество кормов и обеспеченность сайгаков (*Saiga tatarica*) пищей в условиях восстановительной смены растительности на Черных землях Калмыкии // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 12. С. 1524—1530.
3. Абатуров Б. Д., Лопатин В. Н., Никонова О. А., Петрищев Б. И. Взаимоотношения растительно-зверных животных и растительности как фактор функционирования и устойчивости наземных экосистем пастбищных типов : отчет о НИР. М., 1994. URL: <https://elibrary.ru/aexwuz>.
4. Абатуров Б. Д., Скопин А. Е. Кормовое качество пастбищной растительности и его роль в динамике популяций растительнозверных млекопитающих // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии. Ростов-на-Дону : Т-во науч. изд. КМК, 2019. С. 4—7.
5. Абрамова А. Ф. Урожайность нетрадиционных кормовых культур в условиях Северного Зауралья // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2012. № 3 (226). С. 37—41.
6. Базилевич Н. И. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М. : Мысль, 1978. 183 с.
7. Дмитриев И. А., Розенфельд С. Б., Абатуров Б. Д. Особенности использования степных пастбищ Восточной Монголии дикими и домашними крупными растительнозверными млекопитающими // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15, № 4 (40). С. 52—69.

8. Дусаева Г. Х., Калмыкова О. Г. Влияние пожаров на растительный покров степей Евразии: обзор литературы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2021. Т. 126, № 2. С. 25—37.
9. 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. 2 л.
10. Имескенова Э. Г. Оценка качества пастбищных кормов на естественных кормовых угодьях // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В. Р. Филиппова. 2018. № 2 (51). С. 14—20.
11. Каргаева М. Т. Мониторинг естественных пастбищ и определение продуктивности кормов // Научно-образовательная среда как основа развития интеллектуального потенциала сельского хозяйства регионов России : материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ФГБОУ ВО Чувашский ГАУ, Чебоксары, 22 окт. 2021 г. Чебоксары : Чувашский гос. аграр. ун-т, 2021. С. 125—127.
12. Летопись природы. Книга 24. 2015—2016 фенологический год. Оренбург, 2017. 246 с. URL: <https://orenzap.ru/node/20459>.
13. Летопись природы. Книга 25. 2016—2017 фенологический год. Оренбург, 2018. 210 с. URL: <https://orenzap.ru/node/20459>.
14. Немков В. А., Сапига Е. В. Влияние пожаров на фауну наземных членистоногих заповедных степных экосистем // Экология. 2010. № 2. С. 141—147.
15. Опыт организации мониторинговых исследований изменений степных экосистем после пожара: подходы и методы. Оренбург : Тип. «Южный Урал», 2017. 108 с.
16. Полевая геоботаника / ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Т. 3. Л. : Изд-во АН СССР, 1964. 524 с.
17. Полевая геоботаника / ред. Е. М. Лавренко, А. А. Корчагина. Т. 4. Л. : Изд-во АН СССР, 1972. 330 с.
18. Рощина Е. Е. Экология степной пищухи (*Ochotona pusilla* Pall., 1768) в государственном природном заповеднике «Оренбургский» : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.
19. Сафронова И. Н., Калмыкова О. Г. Вопросы зональности и роль заповедников в их решении // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1 (6). С. 1638—1641.
20. Стыбаев Г. Ж., Байтеленова А. А., Муханов Н. К. Питательная ценность травосмесей пастбищ в зависимости от их видового состава в условиях сухо-степной зоны Казахстана // Евразийский союз ученых. 2020. № 9-5 (78). С. 4—8.
21. Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ) : учеб. пособие. СПб. : Изд-во Санкт-Петерб. ун-та, 2015. 166 с.
22. Allred B. W., Fuhlendorf S. D., Engle D. M., Elmore R. D. Ungulate preference for burned patches reveals strength of fire-grazing interaction // Ecology and Evolution. 2011. Vol. 1, N 2. P. 132—144. DOI: 10.1002/ece3.12.
23. Anderson R. C. Evolution and origin of the central grassland of North America: Climate, fire, and mammalian grazers // Journal of the Torrey Botanical Society. 2014. Vol. 133, N 4. P. 626—647. DOI: 10.3159/1095-5674(2006)133[626:EAOTC]2.0.CO;2.
24. Lewis C. E., Grelen H. E., Probasco G. E. Prescribed burning in southern forest and rangeland improves forage and its use // Southern Journal of Applied Forestry. 1982. Vol. 6. P. 19—25.
25. Willerslev E., Davison J., Moora M. [et al.]. Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet // Nature. 2014. Vol. 506. P. 47—51. DOI: 10.1038/nature12921.

References

1. Abaturov B. D., Dzhapova R. R. Otsenka prigodnosti prirodnykh pastbishch dlya saigakov *Saiga tatarica* pri smenakh sostava i kormovogo kachestva rastitel'nosti [Assessment of the Suitability of Natural Pastures for Saiga (*Saiga tatarica*) in Different Conditions of the Forage Composition and Vegetation Change]. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2020, vol. 140, no. 4, pp. 395—403. (In Russian)
2. Abaturov B. D., Larionov K. O., Dzhapova R. R., Kolesnikov M. P. Kachestvo kormov i obespechennost' saigakov (*Saiga tatarica*) pishchei v usloviyakh vosstanovitel'noi smeny rastitel'nosti na Chernykh zemlyakh Kalmykii [The quality of forage and food provision of *Saiga tatarica* under restoration of vegetation on Chernye Zemli of Kalmykia]. *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 12, pp. 1524—1530. (In Russian)
3. Abaturov B. D., Lopatin V. N., Nikonova O. A., Petrishchev B. I. *Vzaimootnosheniya rastitel'noyadnykh zhivotnykh i rastitel'nosti kak faktor funktsionirovaniya i ustoichivosti nazemnykh ekosistem pastbishchnykh tipov: otchet o NIR* [Relationships between herbivorous animals and vegetation as a factor in functioning and sustainability of terrestrial ecosystems of pasture types: research report]. Moscow, 1994. Available at: <https://elibrary.ru/aexwuz>. (In Russian)

4. Abaturov B. D., Skopin A. E. Kormovoe kachestvo pastbishchnoi rastitel'nosti i ego rol' v dinamike populyatsii rastitel'noyadnykh mlekopitayushchikh [Forage quality of pasture vegetation and its role in the dynamics of populations of herbivorous mammals]. *Mlekopitayushchie Rossii: faunistika i voprosy teriogeografii* [Mammals of Russia: faunistic and issues of theriogeography]. Rostov-on-Don, T-vo nauch. izd. KMK Publ., 2019, pp. 4—7. (In Russian)
5. Abramova A. F. Urozhainost' netraditsionnykh kormovykh kul'tur v usloviyakh Severnogo Zaural'ya [Yielding capacity of nonconventional fodder crops under conditions of Northern Trans-Ural region]. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki — Siberian Herald of Agricultural Science*, 2012, no. 3 (226), pp. 37—41. (In Russian)
6. Bazilevich N. I. Metody izucheniya biologicheskogo krugovorota v razlichnykh prirodnykh zonakh [Methods for studying biological cycles in various natural areas]. Moscow, Mysl' Publ., 1978. 183 p. (In Russian)
7. Dmitriev I. A., Rozenfel'd S. B., Abaturov B. D. Osobennosti ispol'zovaniya stepnykh pastbishch Vostochnoi Mongolii dikimi i domashnimi krupnymi rastitel'noyadnymi mlekopitayushchimi [The features of using steppe pastures in Eastern Mongolia by wild and domestic large herbivorous]. *Aridnye ekosistemy — Arid Ecosystems*, 2009, vol. 15, no. 4 (40), pp. 52—69. (In Russian)
8. Dusaeva G. Kh., Kalmykova O. G. Vliyanie pozharov na rastitel'nyi pokrov stepei Evrazii: obzor literatury [Influence of fires on vegetable cover of steppes: Literature review]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 2021, vol. 126, no. 2, pp. 25—37. (In Russian)
9. Zony i tipy poynosti rastitel'nosti Rossii i sopredel'nykh territorii. Karta dlya vysshikh uchebnykh zavedenii. M. 1:8 000 000 [Zones and types of vegetation zonation in Russia and adjacent territories. Map for higher education institutions. Scale 1:8,000,000]. Moscow, Integratsiya Publ., 1999. 2 sh. (In Russian)
10. Imeskenova E. G. Otsenka kachestva pastbishchnykh kormov na estestvennykh kormovykh ugod'yakh [Evaluation of the quality of pasture forage on natural grasslands]. *Vestnik Buryatskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii im. V. R. Filippova*, 2018, no. 2 (51), pp. 14—20. (In Russian)
11. Kargaeva M. T. Monitoring estestvennykh pastbishch i opredelenie produktivnosti kormov [Monitoring of natural pastures and determination of forage productivity]. *Nauchno-obrazovatel'naya sreda kak osnova razvitiya intellektual'nogo potentsiala sel'skogo khozyaistva regionov Rossii: materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 90-letiyu FGBOU VO Chuvashskii GAU, Cheboksary, 22 okt. 2021 g.* [Scientific and educational environment as the basis for the development of the intellectual potential of agriculture in the regions of Russia. Proceed. of the Internat. sci.-pract. conf., dedicated 90th anniversary of the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Chuvash State Agrarian University, Cheboksary, Oct. 22, 2021]. Cheboksary, Chuvashskii gos. agrar. un-t Publ., 2021, pp. 125—127. (In Russian)
12. *Letopis' prirody. Kniga 24. 2015—2016 fenologicheskii god* [Chronicle of nature. Book 24. 2015—2016 phenological year]. Orenburg, 2017. 246 p. Available at: <https://orenzap.ru/node/20459>. (In Russian)
13. *Letopis' prirody. Kniga 25. 2016—2017 fenologicheskii god* [Chronicle of nature. Book 25. 2016—2017 phenological year]. Orenburg, 2018. 210 p. Available at: <https://orenzap.ru/node/20459>. (In Russian)
14. Nemkov V. A., Sapiga E. V. Vliyanie pozharov na faunu nazemnykh chlenistonogikh zapovednykh stepnykh ekosistem [Impact of fires on the fauna of terrestrial Arthropods in Protected steppe ecosystem]. *Ekologiya*, 2010, no. 2, pp. 141—147. (In Russian)
15. *Opyt organizatsii monitoringovykh issledovaniy izmenenii stepnykh ekosistem posle pozhara: podkhody i metody* [Experience in organizing monitoring studies of changes in steppe ecosystems after a fire: approaches and methods]. Orenburg, Yuzhnyi Ural Publ., 2017. 108 p. (In Russian)
16. *Polevaya geobotanika. T. 3* [Field geobotany. Vol. 3]. Leningrad, AN SSSR Publ., 1964. 524 p. (In Russian)
17. *Polevaya geobotanika. T. 4* [Field geobotany. Vol. 4]. Leningrad, AN SSSR Publ., 1972. 330 p. (In Russian)
18. Roshchina E. E. *Ekologiya stepnoi pishchukhi (Ochotona pusilla Pall., 1768) v gosudarstvennom prirodnom zapovednike "Orenburgskii": avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Ecology of the steppe pika (*Ochotona pusilla* Pall., 1768) in the Orenburg State Nature Reserve. Abstr. Cand. Dis.]. Moscow, 2005. 24 p. (In Russian)
19. Safronova I. N., Kalmykova O. G. Voprosy zonal'nosti i rol' zapovednikov v ikh reshenii [Problems of zoning and a role of the nature reserves in their solving]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk — Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1 (6), pp. 1638—1641. (In Russian)
20. Stybaev G. Zh., Baitelenova A. A., Mukhanov N. K. Pitatel'naya tsennost' travosmesei pastbishch v zavisimosti ot ikh vidovogo sostava v usloviyakh sukho-stepnoi zony Kazakhstana [The nutritional value of pasture grass mixtures depending on their species composition in a dry-steppe zone of Kazakhstan]. *Evraziiskii soyuz uchenykh*, 2020, no. 9-5 (78), pp. 4—8. (In Russian)

21. Tikhodeeva M. Yu., Lebedeva V. X. *Prakticheskaya geobotanika (analiz sostava rastitel'nykh soobshchestv)* [Practical geobotany (analysis of the composition of plant communities)]. St. Petersburg, Sankt-Peterb. un-t Publ., 2015. 166 p. (In Russian)

22. Allred B. W., Fuhlendorf S. D., Engle D. M., Elmore R. D. Ungulate preference for burned patches reveals strength of fire-grazing interaction. *Ecology and Evolution*, 2011, vol. 1, no. 2, pp. 132—144. DOI: 10.1002/ece3.12.

23. Anderson R. C. Evolution and origin of the central grassland of North America: Climate, fire, and mammalian grazers. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 2014, vol. 133, no. 4, pp. 626—647. DOI: 10.3159/1095-5674(2006)133[626:EAOOTC]2.0.CO;2.

24. Lewis C. E., Grelen H. E., Probasco G. E. Prescribed burning in southern forest and rangeland improves forage and its use. *Southern Journal of Applied Forestry*, 1982, vol. 6, pp. 19—25.

25. Willerslev E., Davison J., Moora M. [et al.]. Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet. *Nature*, 2014, vol. 506, pp. 47—51. DOI: 10.1038/nature12921.

Информация об авторах

Н. В. Дусаева — младший научный сотрудник

О. Г. Калмыкова — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Information about the authors

N. V. Dusaeva — Junior Researcher

O. G. Kalmykova — Candidate of the Biological Sciences, Senior Researcher

Статья поступила в редакцию 22.11.2022; одобрена после рецензирования 25.09.2023;
принята к публикации 20.11.2023

The article was submitted 22.11.2022; approved after reviewing 25.09.2023;
accepted for publication 20.11.2023