УДК 581.526.3:551.455(477.72)
https://doi.org/10.53904/1682-2374/2023-25/5

В.В. Шаповал

Біосферний заповідник "Асканія-Нова" імені Ф.Е. Фальц-Фейна НААН
вул. Паркова, 15, смт Асканія-Нова, Каховський р-н, Херсонська обл., 75230 Україна
e-mail: shapoval_botany@ukr.net
https://orcid.org/0000-0003-0443-663X

ЗАГАЛЬНІ ЗАПАСИ ТА РОЗПОДІЛ НАДЗЕМНОЇ І ПІДЗЕМНОЇ ФІТОМАСИ РОСЛИННОСТІ ПРИРОДНО-АНТРОПОГЕННОГО РЯДУ АСКАНІЙСЬКОГО СТЕПУ

Біосферний заповідник "Асканія-Нова", цілинний степ, перелоги, надземна й підземна фітомаса

ЗАГАЛЬНІ ЗАПАСИ ТА РОЗПОДІЛ НАДЗЕМНОЇ І ПІДЗЕМНОЇ ФІТОМАСИ РОСЛИННОСТІ ПРИРОДНО-АНТРОПОГЕННОГО РЯДУ АСКАНІЙСЬКОГО СТЕПУ. В.В. Шаповал. – Викладено результати досліджень надземної та підземної фітомаси рослинності на території Біосферного заповідника "Асканія-Нова" у 2022 р. Дослідними площами охоплено біотопи цілинного степу та суміжні перелоги різного віку (2019, 2002, 1996, 1967 рр.). Відбори підземної фітомаси здійснено бурами різного типу до глибини 0,5–0,7 м та максимально – 2,5 м, з наступним відмиванням на серії ґрунтових сит. До аналізу та узагальнень долучені попередні дані 2013 р., у тому числі отримані методом розкопок монолітних проб ґрунту до глибини 20 см. Кореневу масу обчислено у повітряно-сухому стані, г/100 см^3 за 10-см прошарками ґрунту. Зразки надземної фітомаси відібрано за допомогою стандартної укісної рамки 0,5 м^2 з розбором на фракції біомаси та мортмаси. Встановлено, що у розпал вегетаційного сезону 2022 р. показники надземної фітомаси рослинності дослідних площ з різним режимом природокористування складали від 304,0±14,28 до 741,7±29,11 г/м^2 у повітряно-сухому стані та мали значні розбіжності з середньобагаторічними даними моніторингу. За співвідношенням біомаси та мортмаси у валових запасах надземної продукції максимальними значеннями характеризуються "зрілі" перелоги на дернинній стадії демутації [4,2:1 та 3,8:1] та фітоценози Великого Чапельського поду [3,3:1 та 2,7:1], де надлишки рослинної продукції регулярно вилучаються копитними. Натомість, означена вагова пропорція у абсолютно-заповідних фітоценозах діл. "Стара" та діл. "Успенівка" через накопичення потужної підстилки набула критичних значень, ситуаційно знижуючись до 1,3:1 та 1,1:1 відповідно. Запаси підземної фітомаси на дослідних перелогах варіювали у діапазоні від 2,30±0,295 до 3,42±0,163 г/100 см^3; на цілині – від 2,81±0,343 до 5,10±0,521 г/100 см^3. Встановлено, що основні запаси підземної фітомаси локалізуються у першому 0–50 см горизонті – 72,0% від валових (до глибини 2,5 м). У верхньому прошарку 0–20 см ґрунту зосереджено 47,9% підземної фітомаси. Співвідношення між запасами підземної та надземної фітомаси на дослідних площах асканійського степу реалізується у діапазоні 4,9:1 – 16,7:1, середнє по дослідному ряду складає 9,2:1.

TOTAL RESERVES AND DISTRIBUTION OF ABOVEGROUND AND UNDERGROUND PHYTOMASS OF THE NATURAL AND ANTHROPOGENIC RANGE OF THE ASKANIAN STEPPE. V.V. Shapoval. – The results of research of aboveground and underground phytomass of vegetation on the territory of the Askania Nova Biosphere Reserve in 2022 are presented. The research areas covered virgin steppe habitats and adjacent fallow land of different ages (2019, 2002, 1996, 1967). The underground phytomass was sampled with various types of drills to a depth of 0.5–0.7 m and a maximum of 2.5 m, followed by washing on a series of soil sieves. Preliminary data from 2013, including those obtained by excavation of monolithic soil samples to a depth of 20 cm, were included in the analysis and generalizations. Root mass was calculated in air-dry condition, g/100 cm^3, using 10-cm soil layers. Samples of aboveground phytomass were collected using a standard 0.5 m^2 mowing frame with analysis into biomass and mortmass fractions. It was found that at the height of the vegetation season of 2022, the indicators of aboveground phytomass of vegetation of the experimental plots with different regimes of nature management ranged from 304.0±14.28 to 741.7±29.11 g/m^2 in air-dry condition and had significant differences with the average long-term monitoring data. According to the ratio of biomass and mortar in the gross stocks of aboveground products, the maximum values are characterized by "mature" fallow land at the soddy stage of demutualization [4.2:1 and 3.8:1] and phytocoenoses of the Velykyi Chapelskyi pid [3.3:1 and 2.7:1], where excess plant products are regularly removed by ungulates. Instead, the indicated weight proportion in the absolutely protected phytocoe-

© В.В. Шаповал, 2023

noses of the Stara and Uspenivka sites has reached critical values due to the accumulation of thick litter, situationally decreasing to 1.3:1 and 1.1:1, respectively. The stocks of underground phytomass on the experimental fallow land ranged from 2.30±0.295 to 3.42±0.163 g/100 cm^3; on virgin soil – from 2.81±0.343 to 5.10±0.521 g/100 cm^3. It has been established that the main reserves of underground phytomass are localized in the first 0–50 cm horizon – 72.0% of the gross (up to a depth of 2.5 m). In the upper layer of 0–20 cm of soil 47.9% of underground phytomass is concentrated. The ratio between underground and aboveground phytomass reserves on the experimental plots of the Askanian steppe is realized in the range of 4.9:1 – 16.7:1, the average for the experimental series is 9.2:1.

Перші відомості про врожайність травостою цілинного степу ангальт-кетенського маєтку "Асканія-Нова" зібрано у 1832–1843 рр. агрономом Ф. Тецманном (Teetzmann, 1845). У подальшому структуру, багаторічні зміни та закономірності територіального розподілу асоціацій рослинності планомірно досліджено в рамках роботи Науково-степової станції Першого державного степового заповідника "Чаплі" (Пачоский, 1926; Десятова-Шостенко, 1928; Шалыт, 1938). Починаючи з 1948 р., геоботанічне вивчення асканійського степу набуло комплексного стаціонарного характеру та серед іншого мало на меті розкрити фракційний склад, структурні параметри, сезонну і різнорічну динаміку надземної фітомаси. Тоді В.М. Понятовською закладено 6 стаціонарних геоботанічних площадок у типовому екологічному (тополого-едафічному ряду) абсолютно заповідної діл. "Стара", що збережені дотепер та репрезентують плакор, пологий схил і мілку безстічну западину – під. Надалі систему стаціонарного моніторингу перейнято та предметно розширено М.О. Рєщиковим (1949–1950 рр.), Є.І Коротковою (1950–1954 рр.), В.Г. Водоп′яновою (1955–1958, 1966–1970, 1975–1980 рр.), І.А. Щипановою (1959–1964 рр.), Є.П. Ведєньковим (1966–1970, 1986–1987 рр.), Н.Ю. Дрогобич (з 1971 по 2011 рр.), О.П. Гофман (з 2010 по 2018 рр.) та ін. Таким чином, на сьогодні накопичено значний масив фактичних даних, здійснено ряд аналітичних оцінок та узагальнень щодо динаміки надземної фітомаси рослинності асканійського степу, її зв′язку з кліматичними факторами, історією природокористування, сукцесійними змінами та гідрогенними флюктуаціями екосистем (Короткова, 1964; Веденьков, Водоп′янова, 1974; Дрогобич, 1977, 2007, 2010; Дрогобыч, 2000; Шаповал, 2004; Гофман, 2014, 2016; Belyakov et al., 2017; та ін.). Отримані результати та встановлені закономірності розподілу і градації запасів надземної фітомаси, залежно від типу угідь та режиму утримання, забезпечили необхідну фактологічну основу для верифікації різноманітних даних дистанційного моніторингу. Тому натурні дослідження модельних площ рослинності асканійського степу удосконалено і поглиблено за рахунок залучення сучасних методів дистанційного зондування Землі, ГІС-технологій та альтернативних критеріїв оцінки фітоценозів, зокрема нормалізованого диференційного вегетаційного індексу NDVI та нормалізованого диференційного індексу вологості NDMI (Тельнова и др., 2014; Ткаченко та ін., 2023).

При означених масштабних дослідницьких здобутках щодо складу, структури, закономірностей розподілу і тенденцій динаміки надземної фітомаси рослинності асканійського степу, відомості про підземну фітопродукцію, її загальні запаси, диференціацію за глибиною (горизонтами), сезонні та сукцесійні зміни лишаються вкрай обмеженими. Фактичною "точкою відліку" і найбільш детальним джерелом даних позиціонують себе класичні праці М.С. Шалита та А.А. Калмикової (Шалыт, Калмыкова, 1935; Шалит, 1950). Коротку характеристику подано у небагатьох сучасних публікаціях (Шаповал, Звегінцов, Гофман, 2013; Shapoval, Hofman, Drozd, 2013; Шаповал, Павленко, Старовойтова, 2023), отже питання зостається цілком актуальним у регіональному контексті та потребує належного опрацювання. З іншого боку, подібні матеріали мають вагоме теоретичне значення, оскільки визначальний запас фітомаси у степу депонується в ґрунті, як наслідок пристосувань даного типу рослинності до умов аридного клімату (Базилевич, 1993). За влучним висловом Й.К. Пачоського (Пачоский, 1917), степ – це "ліс догори ногами", що унаочнює його глобальну роль у забезпеченні ґрунтового резервуару карбону.

У даній статті оприлюднено результати досліджень загальних величин, диференціації та пропорцій надземної і підземної фітомаси асоціацій рослинності Біосферного заповідника "Асканія-Нова" у розрізі природного екологічного ряду (плакорно-зональні екотопи і поди) та постексараційної сукцесійної серії (перелоги різного віку), що значною мірою деталізують та доповнюють попередні напрацювання.

Матеріали і методи досліджень

Матеріали зібрано та оброблено під час російської окупації Херсонської області у 2022 р. Назагал, це останні натурні характеристики стану фітосистем асканійського степу з усталеного моніторингового ряду, перерваного уперше з періоду німецької окупації 1941–1943 рр. Досліджено запаси надземної та підземної фітомаси рослинності різних функціональних зон Біосферного заповідника "Асканія-Нова", що репрезентують "еталонний" цілинний степ (плакори і поди) та різновікові перелоги з різним режимом природокористування: абсолютно заповідна діл. "Стара" (охороняється з 1898 р.) з пануючою асоціацією *Stipa ucrainica* + *Stipa capillata* + *Festuca valesiaca* [46°27'13.79"N, 33°53'19.73"E] (рис. 1: виділ №8); абсолютно заповідна діл. "Успенівка" (охорона з 1927 р.), зріджені фітоценози асоціації *Festuca valesia* + *Stipa ucrainica* + *Poa angustifolia* [46°26'53.48"N, 34°3'57.27"E] (виділ №4); заповідна діл. "Великий Чапельський під" (заповідний режим з 1966–1968 р., випас диких копитних), асоціації *Stipa capillata* + *Stipa ucrainica* + *Poa angustifolia* по схилу поду [46°28'4.14"N, 33°52'30.90"E] (виділ №6) та *Poa angustifolia* + *Elythrigia pseudocaesia* + *Carex praecox* по днищу [46°29'16.08"N, 33°51'18.60"E] (виділ №7); цілинне пасовище громадської худоби у буферній зоні (околиці метеостанції "Асканія-Нова"), асоціація *Artemisia austriaca* + *Tanacetum millefolium* (+ *Stipa capillata*) [46°27'2.52"N, 33°52'51.57"E] (виділ №9); старий переліг "Східний" у складі природного ядра (ренатуралізація з 1967 р.; періодичне викошування), асоціація *Stipa capillata* + *Poa angustifolia* + *Leymus ramosus* (+ *herba varia*) [46°27'28.92"N, 34° 6'24.48"E] (виділ №3); перелоги у буферній зоні Біосферного заповідника "Асканія-Нова" (виведені з обробітку у 1996 та 2002 рр., сінокісний режим) з фоновою асоціацією *Stipa* + *Festuca valesiaca* (+ *Poa angustifolia*) + *herba varia* [46°27'32.04"N, 34°6'45.54"E; 46°27'35.16"N, 34° 6'44.82"E] (виділи №1, №2 відповідно); забур′янений стихійний переліг з 2019 р. у зоні антропогенних ландшафтів (необроблені богарні землі КП "Колос") по минулорічній стерні з асоціацією сегетальної рослинності *Anisantha tectorum* + *Bromus squarrosus* (+ *Acroptilon repens*) [46°25'52.20"N, 33°58'2.28"E] (див. рис. 1: виділ №5).

Рисунок 1. Схема розташування дослідних пробних площ з відбору зразків підземної фітомаси у межах Біосферного заповідника "Асканія-Нова"

I – діл. "Південна", Ia – діл. "Стара", Ib – діл. "Успенівка"; Ic – діл. "Комишанський переліг"; Id – діл. "Східний переліг"; II – діл. "Північна", 3 – діл. "Великий Чапельський під"; 1–90 – номери кварталів, з.1–з.9 – номери загонів; 1–12 – номери дослідних пробних площ (червоним кольором виділено точки відбору 2022 р., жовтим – попередні, 2013 р.).

Додамо, що на плакорах асканійського степу поширені темно-каштанові залишково середньосолонцюваті ґрунти, по схилах – темно-каштанові вилугувані глеюваті, у подах локалізуються глейосолоді та дерново-глейові ґрунти.

Відбори кореневої маси здійснено у розпал вегетаційного сезону 2022 р. (червень). З метою оцінки сезонних змін у запасах підземної фітомаси, окремі проби на діл. "Стара" та цілинному пасовищі громадської худоби у буферній зоні (суміжні точки №8, №9) узято ще наприкінці вегетаційного сезону 2021 р. (листопад).

Надземну укісну масу відібрано одночасно з підземною, згідно з усталеною та відпрацьованою у Біосферному заповіднику "Асканія-Нова" методою (Раменский, 1971): за допомогою господарських (газонних) ножиць та рамки, розміром 1×0,5 м, у 5-кратній повторності з наступним перерахунком кількісних даних до стандартної площі – 1 м^2. Отримані зразки розібрано на 2 збірні фракції – біомаса та мортмаса (сухостій з підстилкою). Біомасу диференційовано на злаки з осоками та різнотравну синузію. Укісні проби висушено та зважено у повітряно-сухому стані на торсійних терезах з точністю до 0,1 г.

При відборі зразків ґрунту з підземними органами рослин застосовано бур конструкції Смертіна з циліндром висотою 200 мм та внутрішнім діаметром 31,5 мм. Його ріжуча частина складається з двох загострених клинів, а стінки мають 2 протилежні поздовжні прорізи, шириною 10 мм, що полегшує виймання налиплого ґрунту. Проби брали до глибини 0,5 м, щокожні 10 см, у 5-кратній повторності. Фактичний об′єм зразка – 77,89 см^3 – через відповідний коефіцієнт було приведено до 100 см^3. Валові запаси підземної фітомаси та її загальний розподіл за 0–50 см прошарками визначено на модельній дослідній площі у 3-кратній повторності до глибини 2,5 м (при цьому залучено додаткову штангу бура). Крім того, у роботі використано ударний бур з діаметром ріжучого кільця 100 мм, до глибини 50 см, із кроком 10 см. Конструкція даного бура передбачає циліндр з рівним загостреним краєм, що заганяється в ґрунт (з розмаху або ударом). У циліндрі знаходиться поршень, призначений для виштовхування відібраного зразка, – рухома кругла пластина, прикріплена до стержня. Останній проходить через усю штангу бура, сполучається на виході з трубчастою рукояткою та фіксується у робочому стані (щоразу при ударі) болтом. При цьому, сама по собі процедура відбору проб ґрунту описаним ударним буром виявилась надто трудомісткою, обмеженою за глибиною відбору і з побічними наслідками ушкоджень дослідної площі через значний діаметр пробурених лунок. Оскільки результати відбору ударним та обертальним бурами виявились цілком наближеними, а робота з другим набагато простішою та екологічно ощадливішою, цей спосіб було обрано пріоритетним.

До поданих аналітичних оцінок та узагальнень долучено попередні оригінальні дані, отримані з діл. "Південна", квартал 68 [46°27'24.31"N, 34°0'33.08"E] (див. рис. 1: виділ №12), діл. "Стара", квартали 43, 44 (стаціонари екологічного ряду) [46°27'26.04"N, 33°54'20.40"E; 46°27'24.78"N, 33°54'36.66"E; 46°27'27.84"N, 33°54'57.60"E] (збірний виділ №10) та Комишанського перелогу, розораного / залуженого у 1963 / 1968 рр., квартал 63 [46°27'6.40"N, 33°56'39.70"E] (виділ №11) методом описаного ударного бура з діаметром циліндра 100 мм, до глибини 70 см через кожні 10 см, повторність 5-разова та у спосіб розкопок монолітних проб ґрунту діаметром 15–20 см з цілими дернинами у 10-кратній повторності, до глибини 20 см (змінна величина моноліту визначалась проєкцією фітогенного поля дослідного домінанта-едифікатора).

Відмивання кореневої маси виконано під проточною водою на серії ґрунтових сит з різним діаметром вічок (найбільш функціональні розміри – 0,5 та 0,25 мм). Промиту кореневу масу одразу висушено у термошафі при температурі 105°С та зважено згодом у повітряно-сухому стані з точністю до 0,01 г. Запаси розраховані у г/100 см^3 за 10-см прошарками ґрунту та у г/м^2 до глибини 1 м (фактично, г/м^3).

Результати досліджень та їх обговорення

Перед викладенням результатів натурних досліджень надземної та підземної фітомаси на території Біосферного заповідника "Асканія-Нова" коротко охарактеризуємо локальну кліматичну ситуацію 2022 р. Зазначимо, що за період вологонакопичення з 1 вересня 2021 по 31 березня 2022 рр. кількість опадів склала усього 164,1 мм, що помітно

менше середньобагаторічних показників даного сезону (211 мм). На початок вегетаційного періоду припала тепла погода зі значними опадами (у квітні випало 44,5 мм, за норми 28 мм). Натомість, у травні спостерігалась аномально низька кількість опадів (21,5 мм при нормі 38 мм). Червень відзначився аналогічно низьким рівнем опадів, з місячною сумою 27,0 мм (норма 46 мм). У липні погода залишалась спекотною з незначними опадами (27,9 мм за норми 42 мм). Серпень зберіг спекотний характер, проте кількість опадів стрімко зросла – до 52,9 мм, – що перебільшило середньомісячні показники у 1,5 рази. Загалом, сезонна динаміка та сумарні показники атмосферних опадів за гідрологічний рік (вересень–серпень) у обсязі 337,9 мм характеризують погодну ситуацію як посушливу (норма – 400 мм). Ситуаційна клімадіаграма Асканії-Нова за 2021/2022 рр. та багаторічна клімадіаграма подані на рисунку 2.

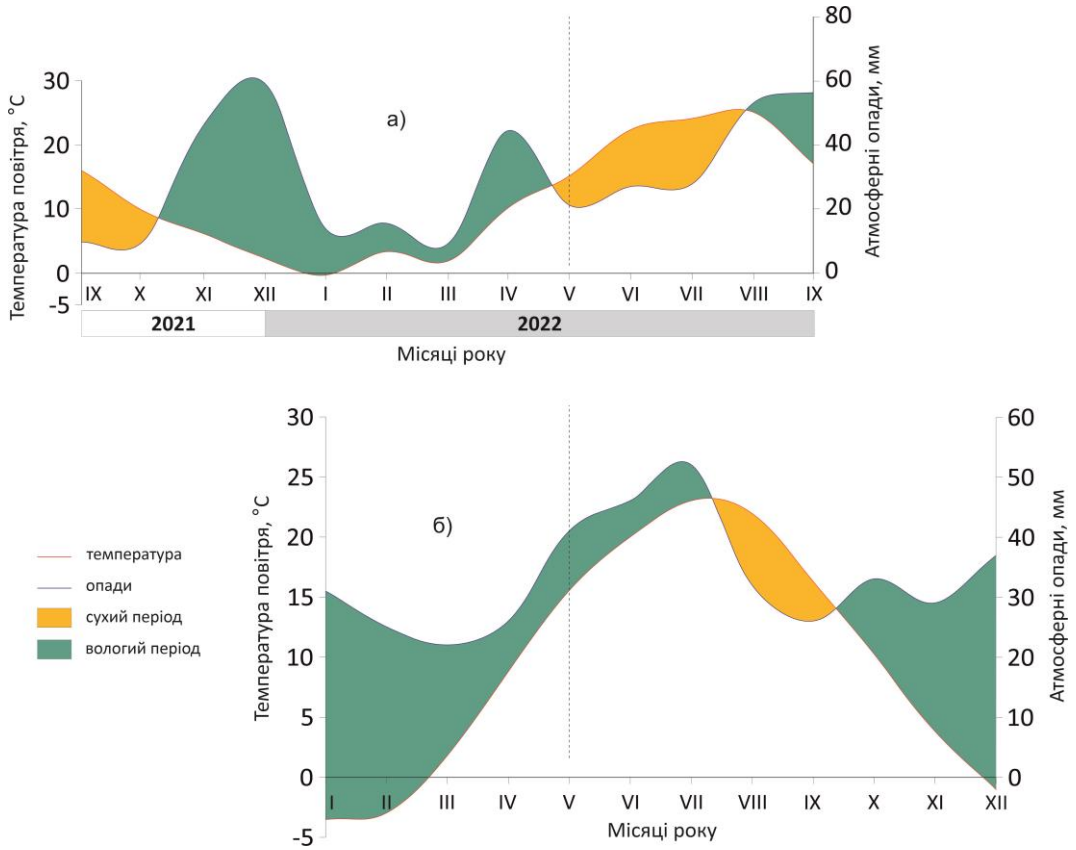


Рисунок 2. Клімадіаграми Асканії-Нова: а) – ситуаційна за 2021/2022 рр., б) – середньобагаторічні дані

Детальні результати досліджень надземної фітомаси рослинності природно-антропогенного ряду території Біосферного заповідника "Асканія-Нова" подано нижче (табл. 1 та 2). Розподіл фітомаси та фракції біомаси досліджених рослинних угруповань у розрізі постексараційної та резерватогенної сукцесій візуалізовано на рисунку 3.

Загалом, внаслідок різких коливань кількості опадів продовж вегетаційного сезону та їх нерівномірного розподілу по території, травостій характеризується широкою амплітудою за показниками надземної фітомаси (Lim = 288,4–815,0 г/м^2) та має істотні розбіжності з середньобагаторічними даними моніторингу на стаціонарах екологічного ряду. Як бачимо, найменшими показниками біомаси та сумарної фітомаси у межах антропогенного ряду (постексараційної сукцесії) означується забур'янений стихійний переліг 2019 р. – необроблені богарні землі з пануючою асоціацією *Anisantha tectorum* + *Bromus squarrosus* (+ *Acroptilon repens*). Відсутність підстилки у цих фітоценозах позначилась на пересиханні ґрунту і низькій урожайності травостою. Максимальні ж середні величини надземної фітомаси притаманні багаторічному Східному перелогу природного ядра – 741,7±29,11 г/м^2,

Таблиця 1. Запаси надземної фітомаси на перелогах Біосферного заповідника "Асканія-Нова" у 2022 р. (у повітряно-сухому стані, г/м^2)

Фракції фітомаси	Дослідні пробні площі											
	переліг 2019 р. (виділ №5)			переліг 2002 р. (виділ №2)			переліг 1996 р. (виділ №1)			Східний переліг 1967 р. (виділ №3)		
	Lim	M±m	CV	Lim	M±m	CV	Lim	M±m	CV	Lim	M±m	CV
Біомаса	222,2–294,8	253,6±21,53	14,7	304,8–462,6	391,2±26,83	15,3	470,0–633,4	567,5±28,64	11,3	326,0–529,8	460,8±39,08	19,0
а) злаки	154,4–234,2	195,2±23,05	20,5	264,3–434,6	343,5±28,05	18,3	433,5–542,8	488,2±22,02	10,1	294,5–517,1	425,8±40,75	21,4
б) р-трав'я	9,5–140,4	58,4±41,27	122,5	28,0–83,0	47,8±9,27	43,4	31,3–124,5	79,3±18,27	51,5	12,7–48,2	34,9±6,41	41,0
Мортмаса	173,3–233,8	210,2±18,69	15,4	67,1–117,6	93,0±8,55	20,6	97,8–220,1	151,0±23,15	34,3	201,5–391,1	280,9±31,82	25,3
Сумарно	**445,7–477,5**	**463,8±9,43**	**3,5**	**422,4–563,2**	**482,2±26,49**	**12,2**	**623,2–795,6**	**718,5±35,39**	**11,0**	**661,2–815,0**	**741,7±29,11**	**8,8**
Біомаса / мортмаса	1,2:1			4,2:1			3,8:1			1,6:1		

Таблиця 2. Запаси надземної фітомаси на дослідних площах екологічного ряду Біосферного заповідника "Асканія-Нова" у 2022 р. (у повітряно-сухому стані, г/м^2)

Фракції фітомаси	Дослідні пробні площі											
	діл. "Стара", плакор (виділи №8, №10)			діл. "Успенівка", плакор (виділ №4)			ВЧп*, схил (виділ №6)			ВЧп, днище (виділ №7)		
	Lim	M±m	CV	Lim	M±m	CV	Lim	M±m	CV	Lim	M±m	CV
Біомаса	109,6–238,6	172,6±37,26	37,2	147,8–303,0	224,8±30,33	30,2	331,0–426,0	385,2±19,68	11,4	118,6–446,6	310,3±55,71	40,2
а) злаки й осоки	25,6–150,4	81,4±12,48	72,9	122,2–290,0	207,1±32,21	34,8	328,2–423,6	366,0±17,57	10,7	85,1–380,8	285,4±55,06	43,1
б) р-трав'я	78,2–105,8	91,2±17,00	15,1	9,7–35,6	17,6±3,28	41,6	1,0–41,2	19,3±8,27	95,9	0,0–65,8	31,0±12,92	83,3
Мортмаса	93,9–181,2	131,4±25,94	32,3	142,6–309,4	201,4±29,01	32,2	68,9–150,8	116,0±15,35	29,6	56,7–169,4	115,0±23,22	45,2
Сумарно	**288,4–332,4**	**304,0±14,28**	**7,2**	**329,6–612,4**	**426,2±48,88**	**25,6**	**413,5–564,0**	**500,9±25,60**	**11,4**	**175,3–519,7**	**425,2±64,24**	**33,8**
Біомаса / мортмаса	1,3:1			1,1:1			3,3:1			2,7:1		

Примітка: * ВЧп – Великий Чапельський під.

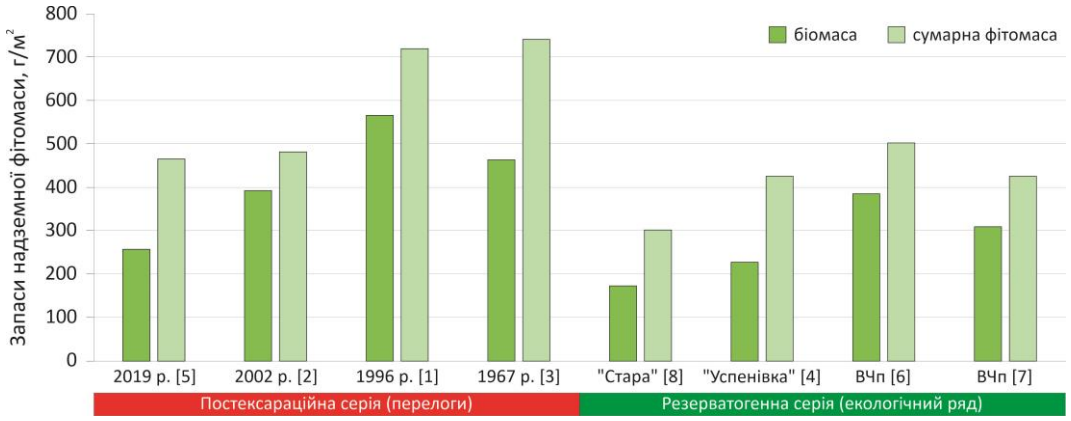


Рисунок 3. Розподіл загальних запасів надземної фітомаси та фракції біомаси досліджених рослинних угруповань у розрізі постексараційної та резерватогенної сукцесій (різновікові перелоги та цілина з різним режимом природокористування, за градієнтом зволоженості)

проте необхідно відмітити, що значна частка (практично 40%) у даних валових запасах належить саме мортмасі – 280,9±31,82 г/м^2. Додамо, що вагому роль у пробах з плакорно-зональних фітоценозів грає минулорічний сухостій тирси *Stipa capillata* L. та лежача

підстилка (після аномально вологого минулого сезону). Добре простежується залежність величини фітомаси від віку перелогу (див. рис. 3) – найменші сумарні запаси у "свіжого" перелогу 2019 р. (пробна площа №5), найбільші у 55-річного Східного перелогу (пробна площа №3).

У складі цілинної рослинності Біосферного заповідника "Асканія-Нова" мінімальні показники надземної фітомаси у 2022 р. були властиві діл. "Стара" (квартал 43, плакор) – 304,0±14,28 г/м^2, максимальні – ксероморфним фітоценозам схилу Великого Чапельського поду – 500,9±25,60 г/м^2 (див. табл. 2), що незначно обійшли за врожайністю лучну рослинність днища, з огляду на більшу її вразливість до посухи, сильну стоптаність та вибіркову стравленість копитними. Попри те, що територія Великого Чапельського поду зазнає цілорічного пасовищного навантаження, а подекуди простежується виразна дигресія травостою, умови вологозабезпечення у поду безперечно кращі за плакорно-зональні екотопи, а це – лімітуючий екологічний чинник, що загалом детермінує поточний стан і визначає рівень продуктивності рослинності степу.

Надважливим структурним показником та, одночасно, індикатором функціонального стану досліджених рослинних угруповань є співвідношення біомаси та мортмаси у валових запасах надземної продукції (див. табл. 1, 2). Встановлено, що максимальними значеннями характеризуються "зрілі" перелоги на дернинній стадії демутації (спонтанного відновлення) [4,2:1 та 3,8:1] та фітоценози Великого Чапельського поду [3,3:1 та 2,7:1], де надлишки рослинної продукції регулярно вилучаються копитними, тим самим забезпечується оптимальний баланс між продуцентним та консументним блоком екосистеми. Натомість, означена вагова пропорція у фітоценозах діл. "Стара", "Успенівка", Східного перелогу набуває критичних ситуаційних значень, знижуючись до 1,3:1 – 1,1:1 – 1,6:1 відповідно. Причиною є накопичення потужної підстилки, що змінює гідротермічний режим ґрунту і запускає процес мезофітизації, з побіжними наслідками збіднення біорізноманіття (рис. 4).

а) б)

Рисунок 4. Прояви мезофітизації фітосистем (накопичення прошарку підстилки) у природному ядрі Біосферного заповідника "Асканія-Нова"

а) – діл. "Південна", 75 квартал, цілинний під; б) – Джамбекський переліг, квартал 37, плакор.

У контексті оцінки поточного стану і загальних тенденцій динаміки надземної біомаси рослинності асканійського степу доречно зазначити, що за даними Є.П. Ведєнькова та В.Г. Водоп′янової (1974) продовж 1949–1970 рр. модельне ковилово-типчакове угруповання асканійського степу у розпал вегетації забезпечило середній врожай біомаси 21,5 ц/га; за період з 1966 по 1970 рр. – 27,4 ц/га. Згідно з обліками Н.Ю. Дрогобич (2010) запаси біомаси аналогічної асоціації діл. "Стара" у допожежні 2006–2010 рр. були наближені і трималися у середньому 27,0 ц/га. За часовий відрізок 1996–2012 рр. усереднені показники надземної біомаси на плакорному стаціонарі діл. "Стара" (43 квартал) склали 29,2 ц/га, на стаціонарі діл. "Південна" (68 квартал) – 29,4 ц/га. За період 2011–2014 рр. у плакорно-зональних фітоценозах діл. "Північна" (15 квартал) урожайність біомаси відповідала рівню 27,7 ц/га, змінюючись у діапазоні 21,4–35,9 ц/га (Шаповал, Гофман, 2010). Таким чином, встановлені поточні запаси біомаси ксероморфних асоціацій рослинності діл. "Ста-

ра" та діл. "Успенівка" у 2022 р. помітно поступались середньобагаторічним показникам споріднених угруповань на дослідних стаціонарах, складаючи лише 172,6 та 224,8 г/м^2 або близько 17,3 та 22,5 ц/га відповідно.

Викладення фактажу та результатів досліджень підземної фітомаси на пробних площах Біосферного заповідника "Асканія-Нова" почнемо з порівняльної характеристики даних відбору проб за допомогою ударного та обертального бурів (табл. 3). Указані відбори здійснені одночасно – 1 листопада 2021 р., у межах однієї дослідної площі абсолютно заповідної діл. "Стара" (квартал 59), ас. *Stipa ucrainica + S. capillata + Festuca valesiaca*, до глибини 50 см. Таким чином, результати виявились наближеними як за окремими горизонтами, так і за сумарними запасами, складаючи у прошарку 0–50 см 1,17±0,125 та 1,66±0,217 г/100 см^3 відповідно.

Таблиця 3. Порівняльні результати відбору проб підземної фітомаси за допомогою ударного та обертального бурів на діл. "Стара", 1.11.2021 р. (г/100 см^3 у повітряно-сухому стані)

Тип буру	Глибина відбору, см	Повторність					Запаси	
		I	II	III	IV	V	M ± m	CV
Ударний	0–10	0,45	0,69	0,55	0,55	0,29	0,51±0,066	29,3
	10–20	0,22	0,28	0,30	0,21	0,12	0,23±0,031	30,7
	20–30	0,19	0,22	0,20	0,47	0,13	0,24±0,060	55,5
	30–40	0,16	0,11	0,09	0,12	0,11	0,12±0,011	20,5
	40–50	0,08	0,10	0,08	0,08	0,10	0,09±0,005	12,3
	[0–50]	**1,08**	**1,40**	**1,22**	**1,42**	**0,74**	**1,17±0,125**	**23,8**
Обертальний (Смертіна)	0–10	1,27	0,66	0,39	0,75	0,50	0,72±0,152	47,5
	10–20	0,60	0,29	0,38	0,42	0,39	0,42±0,051	27,2
	20–30	0,27	0,21	0,19	0,26	0,19	0,22±0,018	18,1
	30–40	0,16	0,26	0,15	0,23	0,18	0,19±0,020	23,5
	40–50	0,17	0,08	0,13	0,10	0,11	0,12±0,015	29,0
	[0–50]	**2,46**	**1,49**	**1,24**	**1,75**	**1,37**	**1,66±0,217**	**29,2**

Нижче (табл. 4, 5) узагальнено результати досліджень валових запасів підземної фітомаси на дослідних площах природно-антропогенного ряду асканійського степу.

Таблиця 4. Запаси підземної фітомаси на дослідних перелогах Біосферного заповідника "Асканія-Нова" у розпал вегетаційного сезону 2022 р. (г/100 см^3 у повітряно-сухому стані)

Глибина відбору, см	Дослідні пробні площі (перелоги)							
	2019 р. [виділ 5]		2002 р. [виділ 2]		1996 р. [виділ 1]		1967 р. [виділ 3]	
	M ± m	CV	M ± m	CV	M ± m	CV	M ± m	CV
0–10	1,50±0,242	51,3	0,67±0,089	29,5	0,99±0,097	22,0	1,25±0,085	15,1
10–20	0,61±0,136	49,8	0,46±0,031	15,1	0,57±0,108	42,3	1,19±0,087	16,4
20–30	0,31±0,077	54,7	0,41±0,081	44,1	0,31±0,048	35,2	0,39±0,049	28,0
30–40	0,16±0,033	46,3	0,44±0,157	80,5	0,46±0,165	81,3	0,34±0,058	38,9
40–50	0,14±0,046	73,3	0,33±0,139	94,5	0,20±0,059	66,7	0,25±0,032	28,8
[0–50]	**2,73±0,441**	**43,3**	**2,30±0,295**	**28,6**	**2,52±0,264**	**23,5**	**3,42±0,163**	**10,7**

Таблиця 5. Запаси підземної фітомаси на цілинних пробних площах асканійського степу у вегетаційні сезони 2021–2022 рр.* (г/100 см^3 у повітряно-сухому стані)

Глибина відбору, см	Дослідні пробні площі (цілина)							
	пасовище [виділ 9]		діл. "Успенівка" [виділ 4]		ВЧп, схил [виділ 6]		ВЧп, днище [виділ 7]	
	M ± m	CV	M ± m	CV	M ± m	CV	M ± m	CV
0–10	0,62±0,151	54,5	1,39±0,248	40,0	1,47±0,168	25,5	2,90±0,309	23,9
10–20	0,23±0,065	63,4	0,59±0,052	19,6	0,73±0,133	40,8	0,99±0,194	44,0
20–30	0,16±0,037	52,0	0,35±0,026	16,5	0,33±0,033	22,6	0,46±0,032	15,4
30–40	0,11±0,021	41,8	0,24±0,040	37,4	0,44±0,030	15,2	0,43±0,089	46,5
40–50	0,13±0,022	39,1	0,24±0,046	42,6	0,24±0,018	16,7	0,34±0,059	39,3
[0–50]	**1,21±0,180**	**32,2**	**2,81±0,343**	**27,3**	**3,21±0,150**	**10,4**	**5,10±0,527**	**23,1**

Примітка: * – зразки підземної фітомаси на пасовищі громадської худоби у буферній зоні (виділ №9) відібрано 1 листопада 2021 р., решту (виділи 4, 6, 7) – у II декаді червня 2022 р.

На графіку (рис. 5) візуалізовано загальний розподіл підземної фітомаси за дослідними полігонами та прошарками ґрунту (0–10, 10–20, 20–30, 30–40, 40–50 та сумарно 0–50 см). Отже, за результатами досліджень встановлено, що максимальними показниками підземної фітомаси у 0–50 см прошарку ґрунту характеризуються фітоценози днища Великого Чапельського поду з пасовищним режимом утримання (випас диких копитних). Загалом, маса підземних органів рослин на перелогах різної давності варіює у діапазоні від 2,30±0,295 до 3,42±0,163 г/100 см^3; на пробних площах заповідної зони (схили та днище Великого Чапельського поду і плакорні екотопи діл. "Успенівки") запаси помітно вищі, а означений діапазон складає 2,81±0,343 – 5,10±0,521 г / 100 см^3. Фактично, найбільші запаси підземної фітомаси днища Великого Чапельського поду визначені мезоморфним характером рослинності та кореневищним типом біоморфи домінуючих рослин (*Elytrigia pseudocaesia* (Pacz.) Prokud., *Poa angustifolia* L., *Carex praecox* Schreb., *C. melanostachya* M. Bieb. ex Willd.). На багаторічних перелогах чітко простежується тенденція до збільшення запасів кореневої маси пропорційно віку перелогу, однак молодий переліг 2019 р. "випадає" з цієї залежності. Мінімальні, по загальній серії проб, запаси кореневої маси у ґрунтах цілинного пасовища громадської худоби – 1,21±0,180 г/100 см^3 (див. табл. 5) – могли бути спричинені строками відбору – (кінець вегетаційного сезону) та сильною дигресією рослинності, фактично станом полинного збою.

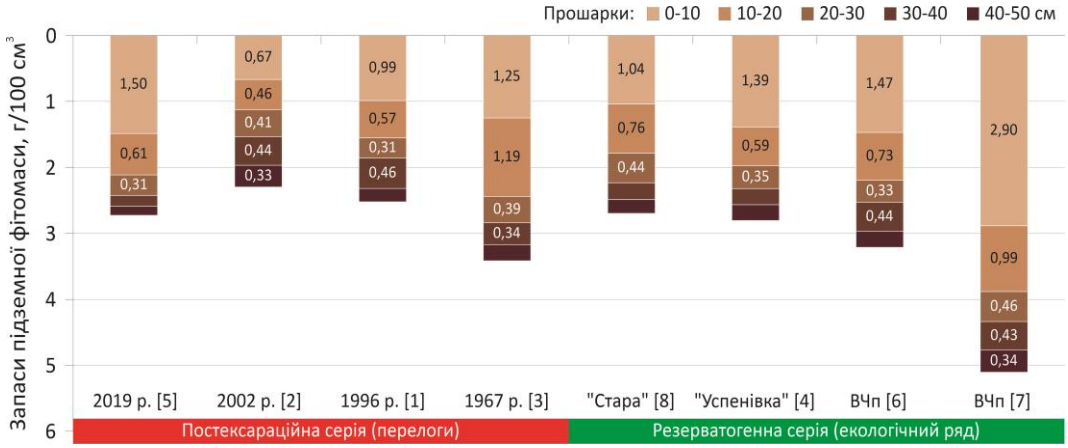


Рисунок 5. Узагальнений розподіл підземної фітомаси за дослідними стаціонарами та прошарками ґрунту

Подана діаграма ілюструє кратне переважання запасів підземної фітомаси у верхньому 0–10 см прошарку та її пропорційне зменшення з глибиною, причому спад може набути різкого характеру, починаючи з відмітки 10 см, але частіше – з глибини 20 або 30 см (див. рис. 5). До прикладу, на пробній площі діл. "Стара" (виділ №8) означена градація має досить плинний вигляд (1,04–0,76–0,44–0,26–0,21 г / 100 см^3), по днищу Великого Чапельського поду (виділ №7) різкий спад починається з другого прошарку (2,90–**0,99**–0,46–0,43–0,34), на Східному перелозі (виділ №3) найбільше падіння спостерігається у третьому прошарку (1,25–1,19–**0,39**–0,34–0,25).

Окремим аспектом досліджень стало виявлення валових запасів підземної фітомаси та її розподілу до максимальної глибини проникнення коренів. Модельною площею обрано абсолютно-заповідну діл. "Стара", ас. *Stipa ucrainica* + *Stipa capillata* + *Festuca valesiaca*. Отримані результати відображені у таблиці 6 та на рисунку 6.

Таким чином, корені рослин простежуються до глибини 2,5 м, а основні запаси підземних органів локалізуються у першому 0–50 см горизонті – 72,0% від валових. При цьому, у верхньому прошарку 0–20 см ґрунту зосереджена практично половина (47,9%) підземної фітомаси. Починаючи з глибини 60–70 см вміст кореневої маси у зразках добирається критично низьких значень, тому надалі скорочується малопомітно, з незначними локальними відхиленнями від тренду, зокрема на глибині 120–130 см (див. рис 6: а). У останньому прошарку 200–250 см залишаються "сліди" підземної фітомаси – мізерний показник у 3,0%.

Таблиця 6. Валові запаси підземної фітомаси та її розподіл до глибини 2,5 м у типчаково-ковиловому угрупованні діл. "Стара" (г/100 см^3 у повітряно-сухому стані)

Глибина відбору, см	Повторність			Запаси		
	I	II	III	M±m	CV	%
0–10	0,99	0,89	1,24	1,04±0,105	17,6	
10–20	0,44	0,82	1,01	0,76±0,166	38,2	
20–30	0,41	0,46	0,45	0,44±0,015	6,0	
30–40	0,26	0,28	0,23	0,26±0,014	9,4	
40–50	0,21	0,26	0,17	0,21±0,025	20,2	
[0–50]	**2,31**	**2,71**	**3,10**	**2,71±0,228**	**14,6**	**72,0**
50–60	0,06	0,16	0,20	0,14±0,043	53,3	
60–70	0,07	0,12	0,05	0,08±0,018	40,1	
70–80	0,17	0,09	0,09	0,12±0,027	40,7	
80–90	0,03	0,02	0,06	0,04±0,013	60,1	
90–100	0,07	0,08	0,05	0,07±0,010	24,8	
[50–100]	**0,40**	**0,47**	**0,45**	**0,44±0,021**	**8,2**	**11,7**
100–110	0,03	0,03	0,05	0,04±0,006	31,2	
110–120	0,10	0,05	0,01	0,05±0,024	76,5	
120–130	0,06	0,16	0,12	0,12±0,028	42,5	
130–140	0,07	0,12	0,06	0,08±0,020	40,3	
140–150	0,06	0,05	0,04	0,05±0,006	21,6	
[100–150]	**0,32**	**0,41**	**0,28**	**0,34±0,038**	**19,8**	**9,1**
150–160	0,04	0,05	0,05	0,05±0,004	14,3	
160–170	0,04	0,03	0,03	0,03±0,005	25,5	
170–180	0,02	0,02	0,03	0,02±0,002	10,6	
180–190	0,02	0,06	0,03	0,03±0,012	63,1	
190–200	0,02	0,02	0,02	0,02±0,002	14,2	
[150–200]	**0,14**	**0,18**	**0,16**	**0,16±0,012**	**12,5**	**4,2**
200–210	0,03	0,04	0,02	0,03±0,007	39,8	
210–220	0,02	0,04	0,01	0,02±0,008	62,8	
220–230	0,01	0,04	0,02	0,02±0,006	48,4	
230–240	0,02	0,02	0,04	0,02±0,007	49,0	
240–250	0,01	0,02	0,02	0,01±0,004	53,9	
[200–250]	**0,09**	**0,16**	**0,11**	**0,12±0,021**	**30,0**	**3,0**
[0–250]	**3,23**	**3,92**	**4,09**	**3,75±0,262**	**12,1**	**100**

Значною мірою описаний розподіл кореневої маси у плакорно-зональних фітоценозах асканійського степу корелює з характеристиками профілю фонового темно-каштанового залишково солонцюватого ґрунту. Так, за даними П.С. Лозовіцького (2009) горизонти гумусово-дерновий Hed, потужністю 0–8 см, та гумусовий H(i) 9–30 см густо пронизані коренями. Нижче, до глибини 60–70 см, залягають перехідні горизонти Hpi (30–45 см) та Phi/k – з гумусованими плямами та язиками з високим вмістом коріння. Далі йде лес слабогумусований Pk(h) з ходами коріння та численними вкрапленнями білозірки – карбонатні слабозцементовані стягнення у вигляді чітко обмежених білих плям (очок) діаметром 1–2 см (рис. 7: а). З відмітки приблизно 100 см починається лес Pk. У материнській породі на глибині 209±34,4 см залягає гіпс (Ушачева, Звегинцов, 1997).

Безперечно, указані закономірності вертикального розподілу та кількісні пропорції підземної фітомаси видозмінюються залежно від типу ґрунту і будови його профілю (потужності гумусового горизонту, щільності, глибини залягання солей), стану та структури рослинності, спектру біоморф домінуючих видів рослин (з поверхневими або глибинними кореневими системами, метаморфізованими підземними органами тощо), подекуди спотворюються норами чи підземними ходами землериїв (див. рис. 7: б, в), проте у загальних рисах визначена схема витримується.

Викладені кількісні дані щодо розподілу підземної фітомаси за прошарками ґрунту до глибини 2,5 м мають вагоме практичне значення, оскільки забезпечують можливість здійснювати відповідні перерахунки та вводити поправки (уточнення) до експериментальних відборів з меншою глибиною.

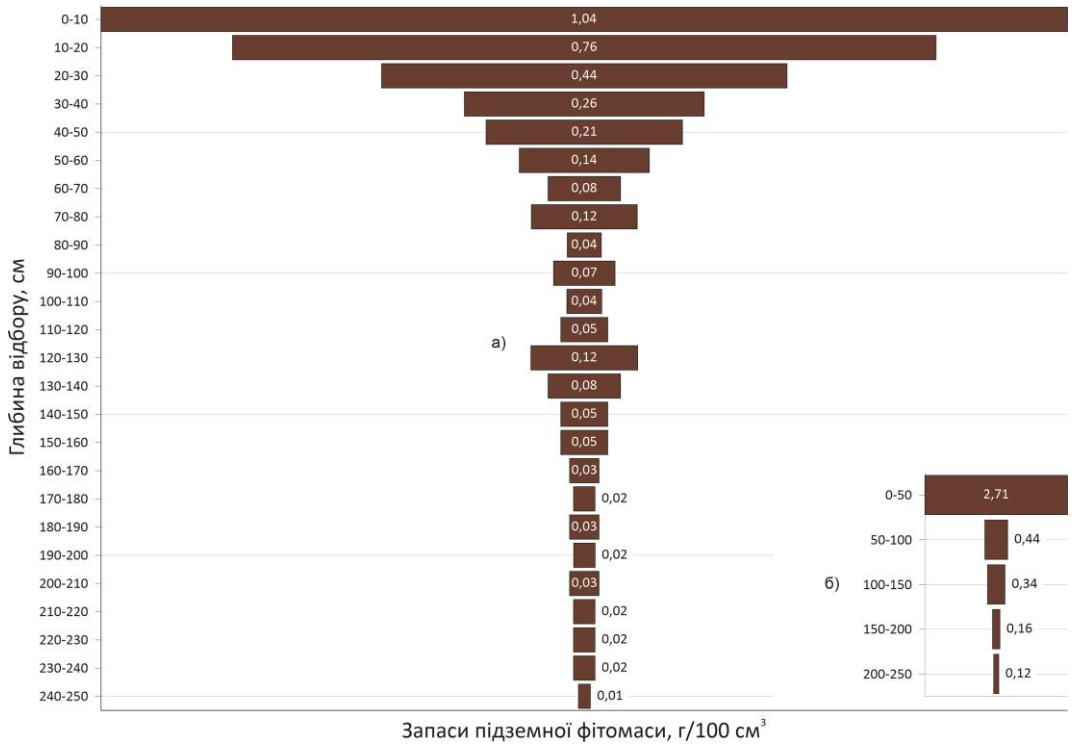


Рисунок 6. Розподіл підземної фітомаси у типчаково-ковиловому угрупованні діл. "Стара" (г/100 см^3 у повітряно-сухому стані) до глибини 2,5 м за 10-см (а) та 50-см (б) прошарками

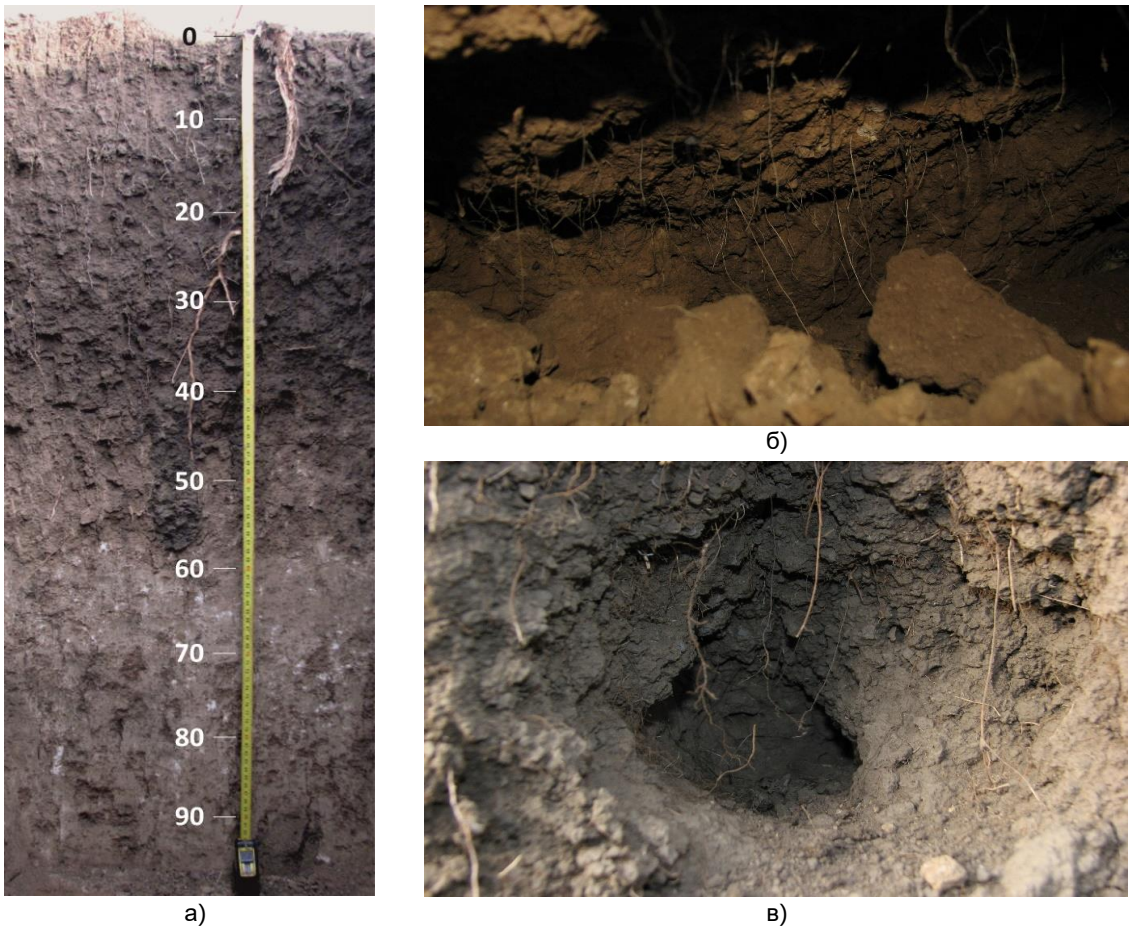


Рисунок 7. Будова верхньої частини профілю темно-каштанового солонцюватого ґрунту (а) та "висячі" корені рослин у ходах землериїв (б, в) на стінках ґрунтового розрізу

Варто зазначити, що отримані результати багато у чому збігаються з класичними даними ґрунтознавчих досліджень. Так, за матеріалами М.С. Шалита та А.А. Калмикової (1935) на території Державного інституту-заповідника "Чаплі" (Асканія-Нова) у складі типчаково-ковилової асоціації *Festuca sulcata* + *Stipae* максимальна кількість коренів приурочена до приповерхневої частини гумусового горизонту. Надалі спостерігається "поступове, але досить швидке" зменшення кількості коренів до нижньої границі гумусового горизонту (близько 50 см глибини). З переходом до "підґрунту" запаси "різко і раптово" зменшуються, а з подальшим заглибленням спостерігається наступне "різке падіння" маси коренів. Водночас, ще на глибині 2 м присутні корені рослин, "котрі тут не закінчуються, а йдуть глибше". Для даної асоціації дослідники наводять запаси підземної фітомаси у розмірі 3002,5 г/м^2 у повітряно-сухому стані до глибини 1 м, тобто 3,0 кг/м^3, що практично збігається з отриманими нами результатами (див. табл. 6). Так, у 1-м прошарку ґрунту під аналогічною асоціацією рослинності асканійського степу запаси підземної фітомаси складають 2,71 г/500 см^3 + 0,44 г/500 см^3 = 3,15 г/1000 см^3 або 3,15 кг/м^3. При цьому варто підкреслити, що класичні дані отримані методом відмивки ґрунтових монолітів, узятих за генетичними горизонтами. Таким чином, різні методи різночасових досліджень дали ідентичний результат.

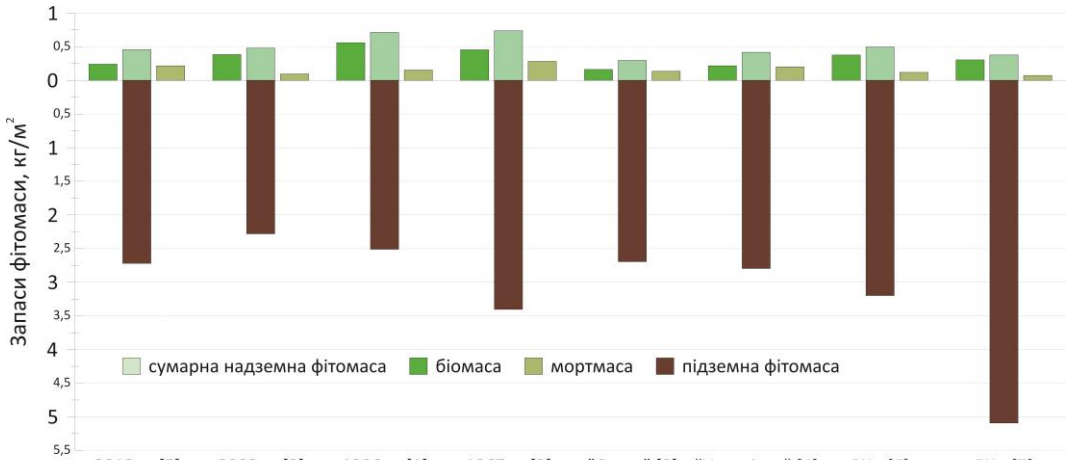
Принагідно відмітимо, що за матеріалами Т.І. Ушачової (1998), зібраними методом ударного бура до глибини 0,4 м з наступною відмивкою проб через щільну тканину, запаси підземної фітомаси у ковилово-типчаковій асоціації асканійського степу (плакор, темно-каштановий залишково солонцюватий ґрунт) відповідають показнику 140,2 т/га або 14,02 кг/м^2 у повітряно-сухому стані. Таке істотне розходження з класичними даними (приблизно 5-кратне!) авторка пояснює саме удосконаленням методики відмивки рослинних решток з ґрунту, що "практично цілком виключає втрати". Але при цьому валові запаси кореневої маси залишаються неприродно високими, а "виключені втрати" позиціонують себе абсолютно нереалістичними – до 80%, тобто 4/5 загального вмісту.

Згідно з аналітичними даними по динаміці підземної фітомаси рослинності діл. "Буртинський степ" Оренбурзького заповідника (Дусаева, Калмыкова, Дусаева, 2020), що репрезентує підзону різнотравно-дернинно-злакового степу на південних чорноземах, загальні запаси у прошарку 0–50 см в контрольних угрупованнях варіювали від 1089 до 2566 г/м^2 у повітряно-сухому стані або 1,09–2,57 кг/м^2 (обліки здійснено методом відбору монолітів, розміром 0,25 м^2 через кожні 10 см). Таким чином, наведені кількісні показники дещо поступаються, але співставні з аналогічними розмірними параметрами підземної фітомаси щільнодернинно-злакових формацій рослинності асканійського степу.

При дослідженні підземної частини рослинності різнотравно-дернинно-злакового степу ("Хомутовський степ", сучасне відділення Українського державного степового заповідника НАН України) М.С. Шалит (1950) наводить запаси у розмірі 14,7–16,9 т/га до глибини 1 м (що відповідає 1,47–1,69 кг/м^3 у повітряно-сухому стані). Окрім того, стверджується, що "основна маса коріння міститься у верхньому шарі ґрунту, де до глибини 20 см знайдено в середньому 61,7–67,7%…, до глибини 43–46 см – 85,2–88,1% усіх коренів", а також, що "на 1 г живої надземної маси рослин припадає 4,8–6,8 г підземної, в тому числі 4,7–6,6 г коренів, а на 1 г усієї надземної маси (разом з мертвим покривом) припадає 3,6–4,4 г підземної, також майже виключно коренів" (Шалит, 1950: с. 136). Нагадаємо, що за матеріалами оригінальних досліджень у фітоценозах асканійського степу, у прошарку ґрунту 0–20 см зосереджено 47,9% валових запасів підземної фітомаси, а у горизонті 0–50 см – 72,0% (див. вище), що загалом корелює з указаними літературними даними.

Співвідношення між запасами підземної та надземної фітомаси асканійського степу на дослідних пробних площах природного екологічного ряду (плакорний степ з абсолютно-заповідним режимом утримання, схил та днище Великого Чапельського поду з випасом диких копитних) та антропогенної, постексараційної серії (перелоги різного віку – 2019, 2002, 1996, 1967 рр.) відображено на рисунку 8. Отже, валові запаси кореневої маси ($Ф_1$) у перерахунку на 1 м^2 площі до глибини 0,5 м складають 2,30–5,10 кг/м^2 у повітряно-сухому стані, надземної фітомаси ($Ф_2$) – 0,3040–0,7417 кг/м^2, тому співвідношення підземної фітомаси до надземної ($Ф_1/Ф_2$) реалізується у діапазоні 3,5:1 (переліг 1996 р.) – 12,0:1 (днище Великого Чапельського поду). Зрозуміло, що стравлювання рослинності поду копитними та відносно низькі показники надземної фітомаси його рослинності у підсумку посприяли багатократній

кількісній перевазі кореневої маси, однак треба зазначити, що і запаси останньої були максимальними саме на цій дослідній площі. Загалом, помітно (див. табличну врізку до рис. 8), що указане співвідношення менше у екотопах постексараційної серії, складаючи у середньому 4,5:1 та поступаючись природному цілинному ряду – у середньому 8,5:1. Враховуючи експериментально встановлену нами закономірність розподілу валових запасів підземної фітомаси, – локалізацію 72,0% кореневої маси у верхньому 0,5-м прошарку ґрунту – доречно скоригувати означену пропорцію ($Ф_1/Ф_2$). Таким чином, отримуємо мінімальне значення 4,9:1, максимальне – 16,7:1, середнє по усьому дослідному ряду – 9,2:1.



	2019 р. [5]	2002 р. [2]	1996 р. [1]	1967 р. [3]	"Стара" [8]	"Успенівка" [4]	ВЧп [6]	ВЧп [7]
	Постексараційна серія (перелоги)				Резерватогенна серія (екологічний ряд)			
$Ф_1$	2,73	2,30	2,52	3,42	2,81	2,71	3,21	5,10
$Ф_2$	0,4638	0,4822	0,7185	0,7417	0,4262	0,3040	0,5009	0,4252
$Ф_1/Ф_2$	5,9:1	4,8:1	3,5:1	4,6:1	6,6:1	8,9:1	6,4:1	12,0:1
	Коефіцієнт 0,72							
$Ф_1/Ф_2$	8,2:1	6,6:1	4,9:1	6,4:1	9,2:1	12,4:1	8,9:1	16,7:1

Рисунок 8. Співвідношення між сумарними запасами підземної ($Ф_1$) та надземної ($Ф_2$) фітомаси (кг/м^2 у повітряно-сухому стані) на дослідних пробних площах постексараційної сукцесійної серії та природного екологічного ряду асканійського степу у 2022 р.

Отримані показники загалом узгоджуються з класичними даними [4,8:1–6,8:1] (Шалит, 1950) і пристайними результатами досліджень надземної та підземної фітомаси рослинності екологічного ряду діл. "Стара", з оцінкою вертикального розподілу фітомаси окремих едифікаторів – *Stipa ucrainica* P. Smirn., *Festuca valesiaca* Gaudin та *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv. (Шаповал, Звегінцов, Гофман, 2013; Shapoval, Hofman, Drozd, 2013). Так, у межах дослідженого екологічного ряду максимальні запаси підземної фітомаси встановлені у ксероморфних фітоценозах асоціації *Festuca valesiaca* + *Crinitaria villosa*, поширених на плакорах з темно-каштановими залишково середньосолонцюватими ґрунтами. Співвідношення між підземною та надземною фітомасою у волохатогрудницевих типчатниках реалізується як 11,0:1. Максимум коренемаси приурочений до гумусово-елювіального горизонту (0–10 см) – 55,6% загального запасу з товщі 0–70 см. По схилах з темно-каштановими вилугуваними глеюватими ґрунтами, зайнятими фітоценозами *Poeta angustifoliae*, різниця у запасах підземної та надземної фітомаси істотно зменшується, а співвідношення вирівнюється до 5,1:1. Максимум підземної фітомаси (49,6% загального запасу) залягає у шарі 0–20 см. До оглеєного горизонту вміст підземної фітомаси розподілений пропорційно, складаючи по 10-см відрізках 12,0–15,0% сумарної. Нарешті, у подах, що репрезентують глейосолоді та дерново-глейові ґрунти з пирійниками *Elytrigieta pseudocaesiae* та *Elytrigieta repentis*, указана пропорція варіює у діапазоні 4,8–5,4:1. У горизонті 0–10 см накопичується 40,0% підземної фітомаси. До низу профілю спостерігається плинний спад продукції з локальною специфікою профільного розподілу.

Визначені пропорції корелюють зі згаданими матеріалами досліджень діл. "Буртинський степ" (Дусаева, Калмыкова, Дусаева, 2020), де запаси підземної фітомаси перебільшили надземну фракцію в контрольних фітоценозах у 2,5–7 разів, а у постпірогенних у

8–19 разів. Загалом, необхідно відмітити, що співвідношення підземної фітомаси до надземної має значний діапазон значень через одноосібні або непропорційні зміни того чи іншого показника (компонента). При цьому, саме запаси надземної фітомаси видаються більш лабільними і залежними від поточного впливу різних екологічних чинників.

Аналогічні результати отримано при аналізі пропорцій підземної та надземної фітомаси модельних дернинних біоморф, едифікаторів плакорно-зональних угруповань рослинності асканійського степу: 5,4:1 у *Stipa ucrainica*, 9,0:1 у *Agropyron pectinatum* та 9,9:1 у *Festuca valesiaca*. При цьому, найбільші абсолютні запаси підземної фітомаси притаманні крупним дернинам *Stipa ucrainica* (62,2±7,06 г/дм^3), найменші – типчаку (24,8±5,42 г/дм^3), у *Agropyron pectinatum* зберігається проміжна позиція (43,3±6,75 г/дм^3). Означені різкі диспропорції підземної органічної маси та асимілюючої надземної асоціацій рослинності плакорних місцезростань і ксероморфних омброфітних екобіоморф унаочнюють їх адаптацію до лімітуючого фактору вологозабезпеченості.

Висновки

Отже, за матеріалами натурних досліджень та камеральної обробки даних встановлено, що травостій дослідних площ асканійського степу з різним режимом природокористування характеризується широкою амплітудою за показниками фітомаси (Lim = 288,4–815,0 г/м^2) та має істотні розбіжності з середньобагаторічними даними моніторингу на стаціонарах екологічного ряду внаслідок різких коливань кількості опадів продовж вегетаційного сезону та їх нерівномірного розподілу по території. Найменшими показниками біомаси та сумарної фітомаси у межах антропогенного ряду (постексараційної сукцесії) означуються молоді перелоги буферної зони. Максимальні середні величини надземної фітомаси притаманні багаторічному Східному перелогу природного ядра – 741,7±29,11 г/м^2, проте до 40% у цих валових запасах складає мортмаса (сухостій та підстилка) – 280,9±31,82 г/м^2. Простежується пропорційна залежність величини фітомаси від віку перелогу. У складі цілинної рослинності Біосферного заповідника "Асканія-Нова" мінімальні показники надземної фітомаси у 2022 р. були властиві діл. "Стара" – 304,0±14,28 г/м^2, що знаходиться на постпірогенній стадії відновлення, максимальні – фітоценозам схилу Великого Чапельського поду – 500,9±25,60 г/м^2. Попри те, що територія останнього зазнає цілорічного пасовищного навантаження з ознаками дигресії травостою, кращі умови вологозабезпечення визначають вищий рівень продуктивності рослинності поду.

При аналізі функціонального стану досліджених рослинних угруповань за співвідношенням біомаси та мортмаси у валових запасах надземної продукції встановлено, що максимальними значеннями характеризуються "зрілі" перелоги на дернинній стадії демутації [4,2:1 та 3,8:1] та фітоценози Великого Чапельського поду [3,3:1 та 2,7:1], де надлишки рослинної продукції регулярно вилучаються копитними, тим самим забезпечується оптимальний баланс між продуцентним та консументним блоком екосистеми. Натомість, означена вагова пропорція у фітоценозах діл. "Стара", "Успенівка", Східного перелогу на заповідному режимі утримання набуває критичних значень, ситуаційно знижуючись до 1,3:1 – 1,1:1 – 1,6:1 відповідно. Причиною цього є накопичення потужної підстилки, що змінює гідротермічний режим ґрунту і запускає процес мезофітизації.

У загальному розподілі підземної фітомаси за дослідними полігонами встановлено, що максимальними показниками підземної фітомаси у 0–50 см прошарку ґрунту характеризуються мезоморфні фітоценози днища Великого Чапельського поду з випасним режимом. Коренева маса на перелогах різної давності варіює у діапазоні від 2,30±0,295 до 3,42±0,163 г/100 см^3; на цілинних пробних площах заповідної зони – від 2,81±0,343 до 5,10±0,521 г / 100 см^3.

Різні методи відбору проб підземної фітомаси (монолітами, ударним та обертальним бурами) дали наближені результати і показали найбільшу функціональність та екологічну ощадливість останнього на дослідних площах Біосферного заповідника "Асканія-Нова".

Встановлено, що підземна фітомаса простежується до глибини 2,5 м, але основні запаси локалізуються у першому 0–50 см горизонті – 72,0% від валових. При цьому, у верхньому прошарку 0–20 см ґрунту зосереджена практично половина (47,9%) підземної фітомаси. Указані закономірності вертикального розподілу та кількісні пропорції підземної фі-

томаси видозмінюються залежно від типу ґрунту і будови його профілю, стану та структури рослинності, спектру біоморф домінуючих видів рослин, подекуди спотворюються підземними ходами землериїв.

Співвідношення між запасами підземної та надземної фітомаси на дослідних пробних площах асканійського степу реалізується у діапазоні 4,9:1 – 16,7:1, середнє по усьому дослідному ряду – 9,2:1. Означене різке переважання підземної органічної маси над асимілюючої надземною може розглядатись формою адаптації ксероморфних плакорнозональних фітоценозів асканійського степу до лімітуючого фактору вологозабезпеченості та демонструє вагому роль підземної фітомаси у поглинанні й утриманні карбону, перерозподілі його загального бюджету та зменшенні обсягів емісії CO_2.

Автор висловлює щиру подяку за допомогу у відборі та камеральній обробці дослідних зразків фітомаси співробітникам лабораторії біологічного моніторингу і заповідного степу Біосферного заповідника "Асканія-Нова" Т.В. Старовойтовій, Г.В. Павленко, О.В. Васільєву.

Базилевич Н. И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. Москва : Наука, 1993. 293 с.

Веденьков Є. П., Водоп′янова В. Г. Динаміка корінних фітоценозів заповідного степу "Асканія-Нова". *Рослинні багатства заповідного степу і ботанічного парку "Асканія-Нова". Каталог.* Київ : Наукова думка. 1974. С. 189–247.

Гофман О. П. Кореляційний аналіз динаміки надземної фітомаси рослинності асканійського степу за період 1996–2012 рр. у зв′язку з кількістю опадів. *Наукові записки НаУКМА*. 2014. Т. 158 : Біологія та екологія. С. 70–78.

Гофман О. П. Історія досліджень фітомаси степових рослинних угруповань у Біосферному заповіднику "Асканія-Нова". *Ecology and noospherology*. 2016. Vol. 27, № 3–4. С. 35–46.

Десятова-Шостенко Н. Ботанічне обслідування степів Держзаповідника "Чаплі" (кол. Асканія-Нова) на весні 1927 р. *Вісті Державного Степового Заповідника "Чаплі"*. Асканія-Нова, 1928. Т. VII. С. 153–163.

Дрогобич Н. Ю. Післяпасовищне відновлення степової рослинності заповідника "Асканія-Нова". *Охорона природи на півдні України*. Київ : Наукова думка, 1977. С. 59–67.

Дрогобич Н. Ю. Динаміка мортмаси в заповідному степу "Асканія-Нова". *Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження* : матер. міжнар. наук. конф. (Асканія-Нова, 18–22 вересня 2007 р.). Асканія-Нова, 2007. С. 36–38.

Дрогобич Н. Ю. Спонтанні та алогенні зміни рослинності природного ядра Біосферного заповідника "Асканія-Нова". *Вивчити спонтанні довголітні процеси формування клімаксових степових екосистем Біосферного заповідника "Асканія-Нова"* : Звіт про НДР (заключний) за 2006–2010 рр. / Біосферний заповідник "Асканія-Нова" НААН; № держ. реєстр. 0106U002556. Асканія-Нова, 2010. Частина І. С. 46–68.

Дрогобыч Н. Е. Постпирогенная динамика надземной фитомассы степных фитоценозов Причерноморья. *Степи Северной Евразии: стратегия сохранения природного разнообразия и степного природопользования в XXI веке* : матер. междунар. симпозиума. Оренбург, 2000. С. 148–150.

Дусаева Г. Х., Калмыкова О. Г., Дусаева Н. В. Влияние пожара на динамику подземной фитомассы степных фитоценозов на участке "Буртинская степь" Оренбургского заповедника. *Экосистемы.* 2020. № 24. С 83–92.

Короткова Е. И. Динамика растительного покрова южно-украинской степи по наблюдениям в Аскании-Нова : дис. … канд. биол. наук : 03.00.05 / Е. И. Короткова / Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР. Ленинград, 1964. 243 с.

Лозовіцький П. С. Порівняння властивостей темно-каштанового солонцюватого ґрунту заповідника Асканія-Нова та оброблюваних агроценозів. *Заповідна справа в Україні*. 2009. Т. 15, вип. 2. С. 106–113.

Пачоский И. К. Описание растительности Херсонской губернии. Херсон : Паровая типо-литография С. И. Ольховикова и С. А. Ходушина, 1917. Т. II : Степи. 366 с.

Пачоский И. К. Наблюдения над целинным покровом в Аскании-Нова в 1923 году. *Вісті Держ. Степового Заповідника "Чаплі" ім. Х. Раковського*. Харків, 1926. Т. III. С. 17–47.

Раменский Л. Г. Учет и описание растительности (на основе проективного метода). Ленинград : Наука, 1971. С. 57–100.

Тельнова Н. О., Калуцкова Н. Н., Дронин Н. М., Манжетова А. А. Динамика биологической продуктивности заповедных территорий степной зоны Восточной Европы в условиях изменений

климата. *Биоразнообразие и устойчивое развитие* : матер. докладов III междунар. науч.-практич. конф. (Симферополь, 15–19 сентября 2014 г.). Симферополь, 2014. С. 356–357.

Ткаченко В. С., Шаповал В. В., Тищенко В. М., Тищенко О. В. Зміни у рослинному покриві ділянки "Північна" Біосферного заповідника "Асканія-Нова" імені Ф.Е. Фальц-Фейна (попередні результати апробації методів дистанційного зондування землі). *Традиції заповідної справи, сучасні проблеми збереження та повоєнного відновлення територій природно-заповідного фонду* : збірка наукових праць за матеріалами всеукраїнського круглого столу, присвяченого 160-й річниці із дня народження Фрідріха Фальц-Фейна, вченого у галузях акліматизації, тваринництва, рослинництва, заповідної справи, природокористування (8 квітня 2023 р., Екологічна дослідницька станція "Глибокі Балики", с. Балико-Щучинка) / за ред. В. В. Шаповала. Чернівці : Друк Арт, 2023. Серія : "Conservation Biology in Ukraine". Вип. 32. С. 195–202.

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

Ушачева Т. И., Звегинцов С. С. Анализ природопользования темно-каштановых почв юга Украины на примере Биосферного заповедника "Аскания-Нова". *Заповідна справа в Україні*. 1997. Т. 3, вип. 2. С. 75–81.

Шалит М. С. Про підземну частину рослинності різнотравно-дерновинно-злакового степу. *Доповіді Академії наук Української РСР*. 1950. № 2. С. 135–140.

Шалыт М. С. Растительность степей Аскании-Нова. *Изв. Крымск. пед. ин-та им. М.В. Фрунзе*. Симферополь, 1938. Т. VII. С. 45–132.

Шалыт М. С., Калмыкова А. А. Корневая система растений в основных почвенных типах Украины. *Ботанический журнал*. 1935. Т. 20, № 5. С. 357–406.

Шаповал В. В. Надземна продукція фітоценозів депресій Присиваško-Приазовського низовинного степу. *Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова"*. 2004. Т. 6. С. 14–20.

Шаповал В. В., Гофман О. П. Популяційна структура та фітопродукція корінних асоціацій рослинності асканійського степу за спонтанної динаміки та алогенних сукцесій. *Дослідити функціональну організацію і динаміку педосистем, фіто- і зооценозів природно-антропогенного комплексу територій Біосферного заповідника "Асканія-Нова"* : Звіт про НДР (заключний) за 2011–2015 рр. / Біосферний заповідник "Асканія-Нова" НААН; № держ. реєстр. 0111U001635. Асканія-Нова, 2015. С. 67–117.

Шаповал В. В., Звегінцов С. С., Гофман О. П. До аналізу підземної фітомаси корінних асоціацій рослинності асканійського степу. *Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution* : VI International Young scientists conference, dedicated to 150 anniversary from the birth of famous botanist Vladimir Lipskiy (Odesa, 13–17 May 2013) : proceedings. Odesa : Pechatniy dom, 2013. P. 58–59.

Шаповал В., Павленко Г., Старовойтова Т. Матеріали досліджень надземної та підземної фітомаси рослинності асканійського степу та прилеглих угідь. *Екологічна безпека та збалансоване природокористування в агропромисловому виробництві* : матер. міжнар. наук.-практич. конф. (Київ, 6–7 липня 2023 р.). Київ, 2023. Частина 2. С. 264–268.

Belyakov S., Gofman O., Vyshenska I., Zvegintsev S. Analysis of grassland ANPP dynamics due to changes in climate variables at Ukrainian Biosphere Reserve "Askania-Nova". *Ekologia (Bratislava)*. 2017. Vol. 36, No. 3. P. 235–246.

Shapoval V. V., Hofman O. P., Drozd S. V. Materials for analysis of underground phytomass of edificators of zonal vegetable associations in ascanian steppe. *Актуальні проблеми ботаніки та екології* : матер. міжнар. конф. молодих учених (Щолкіне, 18–22 червня 2013 р.). Київ : Фітосоціоцентр, 2013. С. 189–190.

Teetzmann F. Ueber die Sudrussischen Steppen und uber die darin im Taurischen Gouvernement belegen Beisitzungen des Herzogs von Anhalt-Kothen. *Beitrage zur Kenntniss des Russischen Reiches und der angranzenden Lander Asiens*. St. Petersburg : Akademie der Wissenschaften, 1845. S. 89–135.

Рукопис отримано 21.11.2023