

ORIGINAL PAPER

Comparative-structural analysis of the coenofloras of ruderal vegetation of Ukraine. II. Biomorphological structure

Dmytro V. DUBYNA  | Tetiana P. DZIUBA  |
Svitlana M. IEMELIANOVA  | PAVLO A. TYMOSHENKO 

Affiliation

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Correspondence

Tetiana Dziuba
tdziuba2014@gmail.com

Funding information

not support

Co-ordinating Editor

Viktor Shapoval

Data

Received: 17 February 2025

Revised: 10 June 2025

Accepted: 30 June 2025

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-2-2>

**ABSTRACT**

Question: What is the biomorphological structure of flora of the classes of the ruderal vegetation of Ukraine?

Locations: Ukraine.

Materials and methods: field research, comparative-structural analysis, detailed route geobotanical.

Nomenclature: Mosyakin & Fedoronchuk 1999, Dubyna et al. 2019.

Results: The analyzed biomorphological structure of the coenoflora of the ruderal vegetation of Ukraine according to Raunkiaer's life form system, represented by the classes *Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*, *Bidentetea*, *Galio-Urticetea*, *Plantaginetea majoris*, *Polygono-Poëtea annuae*, *Robinietea*, *Epilobieteae angustifolii*, has 1475 species of vascular plants belonging to 570 genera and 116 families, which includes hemicryptophytes 705 species (47.8 %), therophytes 355 (24.1 %), cryptophytes 253 (17.1 %), phanerophytes 135 (9.2 %), chamaephytes 28 (1.9 %). It was established, that ten leading families make up 60 % of the entire flora of ruderal vegetation. They are represented by hemicryptophytes – 478 species, or 55.8 % of their total number, therophytes – 346 (23.4 %), cryptophytes – 126 (8.5 %), phanerophytes – 45 (3.1 %) and chamaephytes – 12 (0.8 %). A comparison of the number of species of different life forms in the classes of ruderal vegetation is given. The highest percentage of phanerophytes was in the *Robinietea* class, chamaephytes – *Stellarietea mediae*, hemicryptophytes – *Plantaginetea majoris*, cryptophytes – *Bidentetea*, therophytes – *Polygono-Poëtea annuae*. The dendrogram of the similarity/dissimilarity of species of the considered classes by life forms consists of 3 groups of clusters formed by ecotopes of coenoflora of the classes *Stellarietea mediae* and *Artemisietea vulgaris* (first group), *Galio-Urticetea* and *Robinietea* (second), *Polygono-Poëtea annuae* and *Plantaginetea majoris*, *Bidentetea* and *Epilobieteae angustifolii* (form two subgroups in the third group). Among the particularly dangerous invasive alien species of plants found in the coenoflora of ruderal vegetation are 8 phanerophytes, 5 hemicryptophytes, 3 cryptophytes, and 15 therophytes. The most widespread species of alien invasive plants in the ruderal coenoflora include 8 phanerophytes, 3 hemicryptophytes, 1 cryptophyte, and 6 therophytes. There are 12 rare species in the ruderal coenoflora, among them one phanerophyte (*Tamarix gracilis*), eight hemicryptophytes (*Linaria biebersteinii*, *Vincetoxicum rossicum*, *Senecio borysthenticus*, *Otites artemisetorum*, *Chrysopogon gryllus*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. pulcherrima*), two cryptophytes (*Agropyron cimmericum*, *Orchis picta*), and one therophyte (*Tragopogon borysthenticus*).

KEYWORDS

biomorph, ruderal vegetation, coenoflora, comparative structural analysis, leading families, floristic proportions

CITATION

Dubyna, D.V., Dziuba, T.P., Iemelianova, S.M., Tymoshenko, P.A. (2025). Comparative-structural analysis of the coenofloras of ruderal vegetation of Ukraine. II. Biomorphological structure. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (2): 123–133. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-2-2>

ВСТУП

Публікація присвячена аналізу біоморфологічної структури ценофлор класів рудеральної рослинності України і продовжує започатковану серію зі з'ясування їхніх структурних особливостей (Dubyna et al. 2024).

Морфологічна організація видів рослин є однією з визначальних характеристик різноманіття форм життя, виробленого у процесі еволюційного розвитку і спрямованого на подовження циклу перетворень сонячної енергії на Землі та гальмування її ентропії (Komarov 1921a, b). У світлі мінімізації ентропії сонячної енергії особливого значення набувають питання біоморфологічної організації рослинного покриву. Надзвичайну важливість воно має для слабоорганізованих фітоценосистем, зокрема рудеральних, у яких зв'язки не відзначаються стабільністю через високу трансформованість і варіабельність умов середовища, його ізоляцію та характеризуються підвищеним ступенем формоутворення (Nechaeva et al. 1973).

Біоморфологічна структура ценофлор класів рудеральної рослинності залишалася досі дослідженою недостатньо. Європейські дослідження біоморфологічної структури рослинності у континентальному масштабі базувалися здебільшого на природних угрупованнях (ліси, луки, чагарники та водно-болотні угіддя) (Leuschner & Ellenberg 2017, Midolo et al. 2024). Вважається, що кліматоморфотипи природної флори поряд з іншими формами функціональної різноманітності беруть участь у стратегіях збереження (Violle et al. 2014, Conti et al. 2022, Taylor et al. 2023). Разом з тим існує припущення, що піонерні і рудеральні угруповання, внаслідок розвитку в екстремальних екологічних умовах та під тиском антропогенних чинників, мають специфічні риси адаптацій, а також швидше реагуватимуть на глобальні зміни клімату, ніж представники інших типів організації рослинності (Svenning & Sandel 2013). Ця різниця зумовлена більшою виразністю альтернативних механізмів регуляції сезонних циклів у піонерних і рудеральних видів, ніж у представників інших еколого-ценотичних груп (Zozulin 1961).

Серед багатьох показників біоморфологічної структури досі найповнішою для встановлення процесів еволюції та з'ясування ускладнення морфологічної будови залишається система організації життєвих форм рослин, розроблена Крістеном Раункієром (Raunkiaer 1937). Ця система базується на теорії, що стратегія захисту органів багаторічних рослин відображає адаптацію рослин до (мікро)кліматичних умов, зокрема екстремальних, таких як заморозки та посуха. Виходячи з розвитку рудеральних фітоценозів у екстремальних умовах – як біокліматичних, так і антропогенного навантаження, порівняльний аналіз біоморфологічної структури ценофлор рудеральної рослинності становить науковий інтерес. Проведення аналізу повного списку видів ценофлор, на противагу аналізу константів і домінантів угруповань, при досить значних масивах фактичних даних дозволяє виявити будову фітоценозів на основі статистичних узагальнень.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Основним матеріалом були оригінальні описи рудеральної рослинності України, виконані авторами протягом 1984–2024 років, а також інших дослідників, наведені у публікаціях (Gutte 1973, Levon 1996 a, b, c, 1997, Osypenko & Shevchyk 2001, Smetana 2002, Bahrykova 2004, Chokha 2005, Tokaryuk et al. 2018, Davydov 2020, Goncharenko & Yatsenko 2020 та ін.). Повний список публікацій доступний у GIVD (Global Index of Vegetation-Plot Databases) (Dengler et al. 2011) у базі даних «Антропогенна рослинність України» (EU-UA-11). Аналізували флористичний склад фітосоціологічних описів вказаної бази даних. Використали загальнонаукові методи (спостереження, аналіз, синтез, порівняння, системний підхід); бібліографічний пошук; дослідження характеристик угруповань та різноманіття судинних рослин.

Ценофлори класів рудеральної рослинності порівнювали між собою з використанням математичних методів (Schmidt 1984) і комп'ютерних статистичних програм (STATISTICA 10.0, MS Excel). Ценофлори окремих класів розглядаються як конкретні флори (Tolmachev 1986), з огляду на кількість задіяних геоботанічних описів (більше 8 тисяч), що дозволяє припускати повноту їхнього виявлення.

Назви синтаксонів наведені згідно «Продромусу рослинності України» (Dubyna et al. 2019); номенклатура таксонів – за «Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist» (Mosyakin & Fedoronchuk 1999).

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Рудеральна рослинність України представлена 165 асоціаціями, які об'єднані у 41 союз, 16 порядків та вісім класів (*Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*, *Bidentetea*, *Galio-Urticetea*, *Plantaginetea majoris*, *Polygono-Poëtea annuae*, *Robinietea*, *Epilobietea angustifolii*). Їхні ценофлори нараховують 1475 видів судинних рослин, що належать до 570 родів і 116 родин (Dubyna et al. 2024).

Аналіз життєвих форм ценофлор виявив в цілому переважання гемікриптофітів – 704 види (47,8 % загальної їх кількості), що за цим показником наближає їх до піонерної (47,2 %), а також є характерним для флор помірної області Європи (Midolo et al. 2024).

Представленість терофітів (355 видів, 24,1 % від загальної кількості) (у піонерній 31,04 %) вказує на їхню близькість до ценофлор аридних екотопів (FIGURE 1).

Третє місце займають криптофіти 253 видів (17,1 %). Фанерофіти нараховують 135 (9,2 %) видів і займають четверте місце. Хамефіти представлені 28 (1,9 %) видами і знаходяться на п'ятому місці.

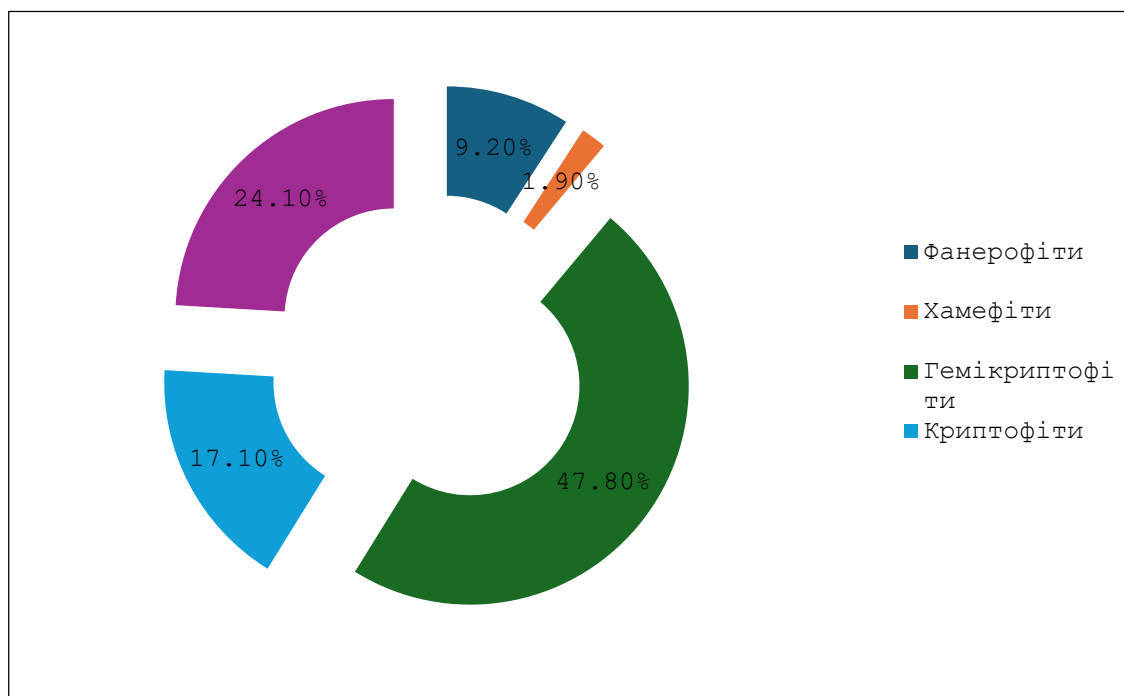


РИСУНОК 1. Спектр біоморф ценофлор класів рудеральної рослинності України.

FIGURE 1. Spectrum of biomorphs of the classes' coenofloras of the ruderal vegetation of Ukraine.

Серед дводольних рослин переважають гемікриптофіти (582 види, 49,0 %), терофітів – 304 (25,6 %), криптофітів – 149 (12 %), фанерофітів – 127 (10,7 %), хамефітів – 26 (2,2 %). Однодольних, відповідно, – 352 (37,1 %); 345 (36,4 %); 250 (26,3 %); 2 (0,2 %); фанерофіти серед однодольних розглянутої рослинності відсутні.

Значний інтерес для з'ясування біоморфологічних особливостей ценофлор складає аналіз розподілу видів за життєвими формами у провідних родинах. Як вже зазначалося у попередній публікації, десять провідних родин складають 60 % всієї флори рудеральної рослинності. Вони представлені гемікриптофітами – 478 видів (67,8 % їх загальної кількості), терофітами – 346 (97,5 %), криптофітами – 126 (49,8 %), фанерофітами – 45 (33,3 %) і хамефітами – 12 (42,9 %) (TABLE 1). Структура інших родин ценофлор відзначається невеликим числом терофітів. Їхня біоморфологічна структура представлена гемікриптофітами – 227 видів (32,2 %), терофітами – 9 (2,5 %), криптофітами – 127 (50,2 %), фанерофітами – 90 (66,7 %), хамефітами – 16 (57,1 %).

У *Asteraceae* переважають гемікриптофіти. На другому місці знаходяться терофіти. На третьому – криптофіти. Четверте місце займають хамефіти, які представлені одним видом. Фанерофіти відсутні. У *Poaceae* на першому місці також знаходяться гемікриптофіти. Друге належить терофітам. Криптофіти займають третє місце. Представники решти життєвих форм (фанерофіти і хамефіти) відсутні. У *Fabaceae* кількісно переважають гемікриптофіти. На другому місці знаходяться терофіти. Фанерофіти займають третє, криптофіти – четверте. На п'ятому місці знаходяться хамефіти. У *Brassicaceae*, на відміну від попередніх родин, перше місце поділяють терофіти та гемікриптофіти. Криптофіти знаходяться на третьому. Представники решти життєвих форм (фанерофіти і хамефіти) відсутні. У *Lamiaceae* перше місце займають гемікриптофіти. Друге – належить криптофітам. Терофіти і хамефіти займають третє місце. Фанерофіти – відсутні. У *Rosaceae*, на відміну від інших, фанерофіти на першому місці. Гемікриптофіти – на другому, криптофіти – на третьому, терофіти займають четверте місце. Фанерофіти – відсутні. У *Apiaceae* перше місце займають гемікриптофіти. Друге місце належить терофітам. Третє – криптофітам. Фанерофіти і хамефіти відсутні. У *Caryophyllaceae* кількісно переважають гемікриптофіти. На другому місці знаходяться терофіти. Третє належить криптофітам. Четверте – хамефітам. У *Scrophulariaceae* перше місце також займають гемікриптофіти. Друге – терофіти, третє – криптофіти, четверте – хамефіти, п'яте – фанерофіти. У *Cyperaceae*, як і у попередніх родин, на першому місці знаходяться гемікриптофіти. Друге місце належить криптофітам, третє – терофітам. Представники інших біоморфологічних груп (хамефіти і фанерофіти) відсутні.

Виявлено особливості трапляння видів різних життєвих форм у ценофлорах класів (TABLE 2).

Гемікриптофіти переважають у ценофлорах усіх класів. Значення вище середнього виявлено у *Artemisietea vulgaris*. Середніми значеннями відзначаються *Stellarietea mediae*, *Galio-Urticetea*. Нижче середнього – *Robinietea*, *Plantaginetea majoris*, *Polygono-Poëtea annuae*, *Bidentetea* і *Epilobietea angustifolii*.

Види криптофіти також представлені у всіх класах рудеральної рослинності. Значення вище середнього виявлено у *Artemisietea vulgaris*, середнього – *Galio-Urticetea*, *Stellarietea mediae*, нижче середнього – у *Robinietea*, *Bidentetea*, *Plantaginetea majoris*, *Epilobietea angustifolii*. Найнижче – *Polygono-Poëtea annuae*.

Види терофіти також представлені в усіх класах рудеральної рослинності України. Ця біоморфа за чисельністю видів переважає у ценофлорах *Artemisietea vulgaris* і *Stellarietea mediae*. Середні значення – у *Galio-Urticetea*, *Polygono-Poëtea annuae*, *Robinietea*. Нижче середнього – у *Plantaginetea majoris*, *Bidentetea*, *Epilobietea angustifolii*.

ТАБЛИЦЯ 1. Розподіл видів за життєвими формами у провідних родинх ценофлор класів рудеральної рослинності України

TABLE 1. The distribution by the species of life forms in the leading families of the classes' coenofloras of the ruderal vegetation of Ukraine

Біоморфи	Родини									
	AST	POA	FAB	BRA	LAM	ROS	API	CAR	SCR	CYP
Фанерофіти	-	-	11 (12,5 %)	-	-	33 (50 %)	-	-	1 (1,9 %)	-
Хамефіти	1 (0,5 %)	-	1 (1,1 %)	-	8 (11,4 %)	-	-	1 (1,8 %)	1 (1,9 %)	-
Гемікриптофіти	136 (60,7 %)	70 (47,9 %)	42 (47,7 %)	36 (44,4 %)	39 (55,7 %)	27 (40,9 %)	37 (63,8 %)	31 (54,4 %)	32 (60,4 %)	29 (72,5 %)
Криптофіти	30 (13,4 %)	32 (22,2 %)	7 (8,0 %)	9 (11,1 %)	15 (21,4 %)	5 (7,6 %)	5 (8,6 %)	6 (10,5 %)	7 (13,2 %)	10 (25,0 %)
Терофіти	57 (25,5 %)	43 (29,9 %)	27 (30,7 %)	36 (44,4 %)	8 (11,4 %)	1 (1,5 %)	16 (27,6 %)	19 (33,3 %)	12 (22,6 %)	1 (2,5 %)
Всього	224	145	88	81	70	66	58	57	53	40

Примітки: мнемочоди родин: API – *Apiaceae*, AST – *Asteraceae*, BRA – *Brassicaceae*, CAR – *Caryophyllaceae*, CYP – *Cyperaceae*, FAB – *Fabaceae*, LAM – *Lamiaceae*, POA – *Poaceae*, ROS – *Rosaceae*, SCR – *Scrophulariaceae*.

Види хамефіти відсутні лише у *Bidentetea*. Найбільшою кількістю відзначаються *Artemisietea vulgaris* і *Stellarietea mediae*, меншою – *Robinietea* і найменшою – *Galio-Urticetea*, *Epilobietea angustifolii*, *Polygono-Poëtea annuae*, *Plantaginetea majoris*.

Співвідношення кількості видів біоморфологічних груп у класах у відсотковому відношенні також виявило специфічні особливості (FIGURE 2).

Діаграма вказує на можливі зміни чисельності біоморфологічних груп за умови заміщення угруповань одного класу рудеральної рослинності іншим і яка частка біоморф залишиться при цьому незмінною. Наприклад, якщо угруповання класу *Stellarietea mediae* внаслідок посилення антропогенної трансформації замістяться *Polygono-Poëtea annuae*, то частка терофітів, криптофітів і гемікриптофітів залишиться незмінною, а фанерофітів приблизно удвічі зменшиться, і хамефітів – у кілька разів (FIGURE 2).

ТАБЛИЦЯ 2. Розподіл видів за життєвими формами у ценофлорах класів рудеральної рослинності України

TABLE 2. Distribution of species by life forms of coenofloras classes of the ruderal vegetation of Ukraine

Класи Біоморфи	<i>Robinetea</i>	<i>Epilobietea angustifolii</i>	<i>Stellarietea mediae</i>	<i>Artemisietea vulgaris</i>	<i>Polygono-Poëtea annuae</i>	<i>Plantaginetea majoris</i>	<i>Galio-Urticetea</i>	<i>Bidentetea</i>
Фанерофіти	95 (20,7 %)	32 (16,6 %)	40 (5,6 %)	70 (6,6 %)	8 (2,7 %)	9 (3,2 %)	54 (9,5 %)	6 (2,7 %)
Хамефіти	5 (1,1 %)	2 (1,0 %)	12 (1,8 %)	15 (1,4 %)	1 (0,3 %)	1 (0,4 %)	3 (0,5 %)	0 (0 %)
Гемікриптофіти	212 (46,1 %)	104 (53,9 %)	346 (48,2 %)	524 (49,7 %)	150 (51,6 %)	162 (56,6 %)	303 (53,3 %)	110 (48,7 %)
Криптофіти	62 (13,5 %)	42 (21,8 %)	90 (12,5 %)	153 (14,5 %)	37 (12,7 %)	44 (15,4 %)	108 (19,0 %)	60 (26,6 %)
Терофіти	86 (18,7 %)	13 (6,7 %)	230 (32,0 %)	292 (27,7 %)	95 (32,7 %)	70 (24,5 %)	101 (17,8 %)	50 (22,1 %)
Всього	460	193	718	1054	291	286	569	226

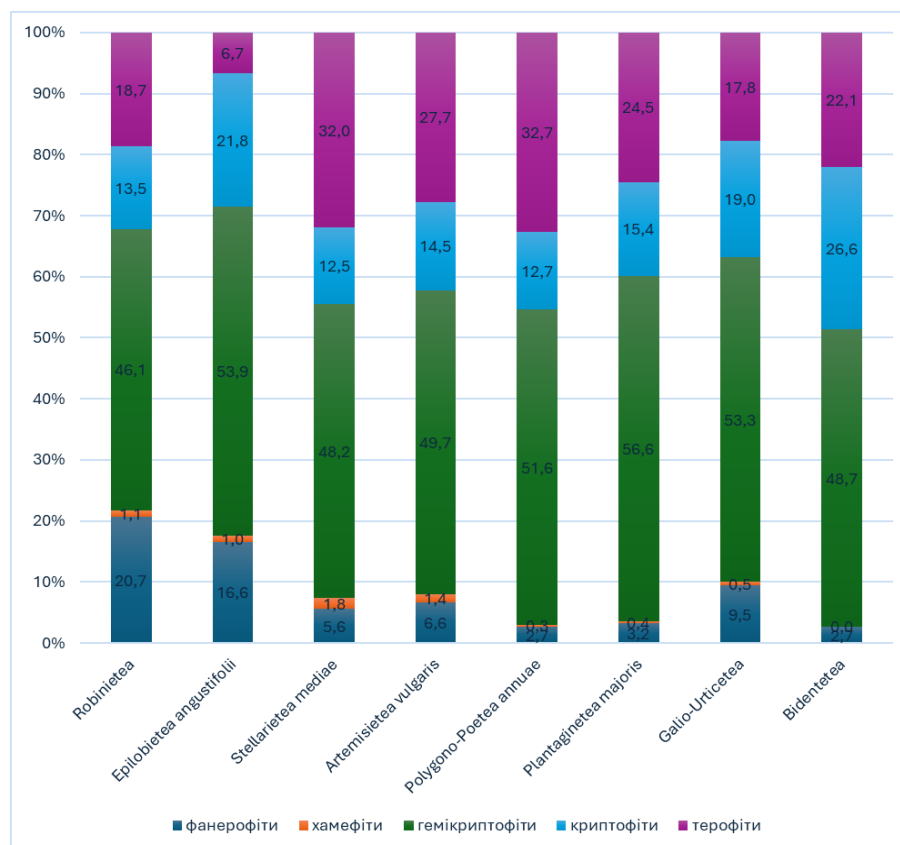


РИСУНОК 2. Співвідношення біоморфологічних груп у класах рудеральної рослинності (%).

FIGURE 2. Ratio of biomorphological groups in classes of ruderal vegetation (%).

Найвищий відсоток криптофітів (26,6 %) відмічений у класі *Bidentetetea*, хоча його діагностичними і домінантними видами є терофіти. Це зумовлено тим, що ця біоморфологічна група є характерною для ділянок з перемінною зволоженістю, до яких належать місцезростання класу. Найбільша частка терофітів (32,7 %) зафіксована нами для класу *Polygono-Poëtea annuae*. На нашу думку, це пояснюється тим, що у процесі формування терофіти інтенсивно заносяться до фітоценозів *Polygono-Poëtea annuae*, хоча в подальшому і не витримують інтенсивних навантажень вищого рівня ділянок, до яких приурочені угруповання цього класу.

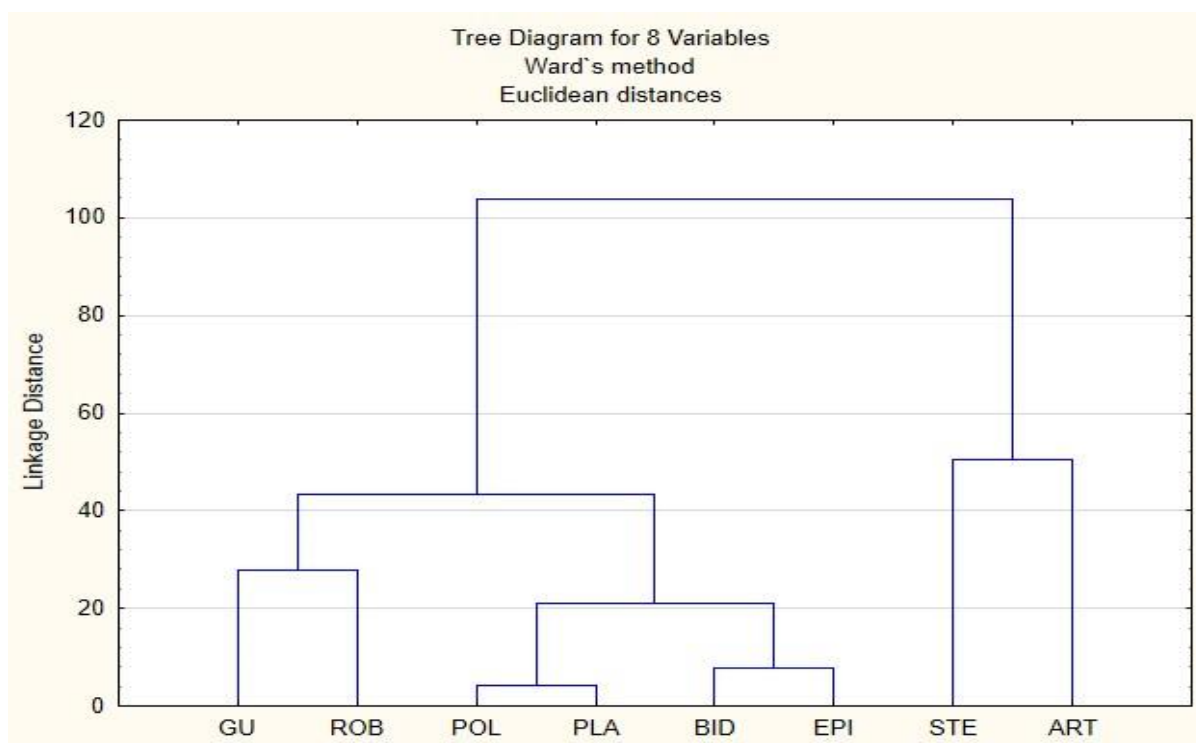


РИСУНОК 3. Дендрограма подібності ценофлор класів рудеральної рослинності за життєвими формами видів.

FIGURE 3. Dendrogram of similarity of coenofloras classes of ruderal vegetation by life forms of species.

Наші дослідження підтверджують висновок європейських фітоценологів про те, що тип середовища існування та біокліматичні умови є ключовими для регулювання різноманітності та поширення життєвих форм рослин (Irl et al. 2020, Midolo et al. 2024). Для рудеральної рослинності, особливо її адвентивної складової, також значний вплив має антропогенний чинник (Hulme 2009, Marini et al. 2012).

Спорідненість ценофлор класів за біоморфологічними параметрами демонструє кластерна діаграма (FIGURE 3). Дендрограма подібності-відмінності видів класів за життєвими формами видів їхніх угруповань вказує на розподіл за трьома групами кластерів. Перша група утворена видами ценофлор класів *Galio-Urticetea* і *Robinietea*. Їх подібність зумовлена формуванням угруповань *Galio-Urticetea* у затінених місцезростаннях та участю ювенільних деревно-чагарникових форм. Друга – поділяється на дві підгрупи: перша вказує на подібність ценофлор класів *Polygono-Poëtea annuae* і *Plantaginetea majoris*, чий життєві форми адаптовані до антропогенно ущільнених ґрунтів, друга об'єднує *Bidentetetea* і *Epilobietea angustifolii*, які своєю чергою подібні між собою внаслідок розвитку у схожих екологічних умовах вологих нітрифікованих ділянок та приуроченості до біокліматичних умов лісової та лісостепової зон. Третя група кластерів представляє ценофлори класів *Stellarietea mediae* і *Artemisietea vulgaris*, які займають антропогенно порушені біотопи відкритих місцезростань з різними типами ґрунтів.

ТАБЛИЦЯ 3. Розподіл видів аборигенної і адвентивної фракцій ценофлор класів рудеральної рослинності за життєвими формами

TABLE 3. Distribution of species of aboriginal and alien fractions of the classes' coenofloras of the ruderal vegetation by life forms

Види Біоморфи	Аборигенні		Адвентивні	
	Індигенофіти	Апофіти	Археофіти	Кенофіти
Фанерофіти	107	2	2	24
Хамефіти	26	0	1	1
Гемікриптофіти	498	131	25	50
Криптофіти	186	29	16	22
Терофіти	116	94	71	76

Рудеральні види становлять більше третини у ценофлорі розглянутих класів. Порівняльний аналіз біоморфологічної структури аборигенної і адвентивної (Protopopova 1991) фракцій наведено в таблиці (TABLE 3). Порівняння чисельності видів спільних життєвих форм адвентивної і аборигенної фракцій у ценофлорах класів та загального їхнього розподілу виявило певні особливості. Насамперед, аборигенна і адвентивна фракції формують відокремлені структури. Гемікриптофіти переважають у аборигенній фракції флори, у адвентивній – терофіти. На другому місці у аборигенній криптофіти, у адвентивній – гемікриптофіти. Терофіти на третьому місці у аборигенній фракції, у адвентивній – криптофіти. Четверте місце у аборигенній і адвентивній фракціях займають фанерофіти, п'яте – хамефіти. Можна стверджувати, що відмінність у розподілі видів за життєвими формами в аборигенній фракції від адвентивної зумовлена їх вищою адаптаційною спроможністю до змінних екологічних умов.

Співвідношення між видами спільних життєвих форм аборигенної і адвентивної фракцій флори рудеральної рослинності складає: фанерофіти – 1:0,26, гемікриптофіти – 1:0,14, криптофіти – 1:0,27, терофіти – 1:0,71, хамефіти – 1:0,08.

Слід відзначити, що аборигенна фракція ценофлори рудеральної рослинності за відсотковою участю видів гемікриптофітів має більшу подібність до ценофлор помірних широт, а адвентивна (за переважанням терофітів) – аридних (TABLE 3).

Серед особливо небезпечних інвазійних чужорідних видів рослин, які беруть участь у ценофлорі рудеральної рослинності, налічується: фанерофітів – 11 (*Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa*, *Elaeagnus angustifolia*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Gleditsia triacanthos*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Physocarpus opulifolius*, *Salix fragilis*, *Sarothamnus scoparius*, *Ulmus pumila*); гемікриптофітів – дев'ять (*Asclepias syriaca*, *Heracleum mantegazzianum*, *H. sosnowskyi*, *Lupinus polyphyllus*, *Oenothera biennis*, *O. rubricaulis*, *Rudbeckia laciniata*, *Sedum rupestre*, *Solidago canadensis*); криптофітів – три (*Helianthus tuberosus*, *Hylotelephium argutum*, *Cyclachaena xanthifolia*); терофітів – 15 (*Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Artemisia annua*, *Bromus sterilis*, *B. tectorum*, *Bidens connata*, *B. frondosa*, *Cenchrus longispinus*, *Cuscuta campestris*, *Echinocystis lobata*, *Erechtites hieracifolia*, *Grindelia squarrosa*, *Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *Xanthium albinum*).

Види чужорідних інвазійних рослин, що мають найбільше поширення (Kuzemko 2023) налічують у рудеральній ценофлорі: фанерофітів – вісім (*Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Amorpha fruticosa*, *Elaeagnus angustifolia*, *Juglans regia*, *Parthenocissus inserta*, *Quercus rubra*, *Robinia pseudoacacia*); гемікриптофітів – три (*Asclepias syriaca*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Solidago canadensis*); криптофітів – один

(*Erigeron canadensis*); терофітів – шість (*Amaranthus retroflexus*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Bidens frondosa*, *Echinocystis lobata*, *Grindelia squarrosa*, *Impatiens parviflora*).

Паритетних видів у рудеральній ценофлорі 12, серед них: фанерофітів – один (*Tamarix gracilis*); гемікриптофітів – вісім (*Linaria biebersteinii*, *Vincetoxicum rossicum*, *Senecio borysthenticus*, *Otites artemisetorum*, *Chrysopogon gryllus*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. pulcherrima*); криптофітів – два (*Agropyron cimmericum*, *Orchis picta*); терофітів – один (*Tragopogon borysthenticus*).

ВИСНОВКИ

Встановлено, що у складі ценофлор рудеральної рослинності України в цілому переважають гемікриптофіти – 705 видів (47,8 %) та терофіти – 355 (24,1 %). Менше криптофітів 253 види (17,1 %), фанерофітів 135 (9,2 %) і хамефітів – 28 (1,9 %). Десять провідних родин відображають подібне співвідношення: гемікриптофіти представлені 478 видами, або 55,8 % їх загальної кількості, терофіти – 346 (23,4 %), криптофіти – 126 (8,5 %), фанерофіти – 45 (3,1 %) і хамефіти – 12 (0,8 %). Порівняння чисельності видів різних життєвих форм у класах виявило найвищий відсоток фанерофітів у класі *Robinietaea*, хамефітів – у *Stellarietaea mediae*, гемікриптофітів – *Plantaginetea majoris*, криптофітів – *Bidentetea*, терофітів – *Polygono-Poëtea annuae*.

Дендрограма подібності-відмінності видів ценофлор класів за життєвими формами виявила подібність *Stellarietaea mediae* і *Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea* і *Robinietaea*; *Polygono-Poëtea annuae* і *Plantaginetea majoris* та *Bidentetea* і *Epilobietea angustifolii*, що свідчить про адаптацію життєвих форм флористичного складу ценозів до умов місцезростань та антропогенного навантаження.

Співвідношення між видами спільних життєвих форм аборигенної і адвентивної фракцій флори рудеральної рослинності вказує на переважання у аборигенній фракції флори гемікриптофітів, у адвентивній – терофітів. Відмінності у розподілі видів за життєвими формами в аборигенній фракції від адвентивної зумовлені їх вищою адаптаційною спроможністю до змінних екологічних умов. Серед особливо небезпечних інвазійних чужорідних видів рослин найбільше терофітів (15) та фанерофітів (11). Гемікриптофітів – дев'ять, криптофітів – три. Наявність у рудеральній ценофлорі 12 рідкісних видів, серед життєвих форм яких переважають гемікриптофіти, свідчить про те, що ці фітоценози можуть бути осередками їх збереження.

Рудеральна ценофлора за біоморфологічною структурою (переважанням гемікриптофітів) в цілому подібна до ценофлор рослинності помірної зони. Є високою ймовірність формування на їхній основі, внаслідок глобального потепління, якісно нових природно-історичних об'єктів у напрямку рудеральних аридизованих. Це зумовлено наявністю у рудеральних видів альтернативних механізмів регуляції життєвих циклів, на відміну від представників інших еколого-ценотичних груп, та наявності рис, в тому числі біоморфологічних, що сприяють адаптивним еволюційним реакціям до змін клімату. Останнє складає суттєву перевагу для процесів проходження природно-історичного розвитку рудеральної рослинності, яка відзначається антропоотолерантністю, та ставить актуальними завдання з'ясування механізмів стійкості її угруповань для розв'язання питань реструктуризаційної оптимізації.

Біоморфологічна структура ценофлор класів рудеральної рослинності України відображає сучасний стан їхнього еколого-історичного розвитку і може бути використана для порівняння і визначення ступеня подальшої трансформації угруповань під дією природних і антропогенних факторів.

Отримані результати є лише початком біоморфологічних досліджень і мають набути подальшого розвитку, насамперед у місцях проведення бойових дій. Складають значний науковий інтерес прогнози, зокрема щодо біоморфологічної структури постмілітарних, в тому числі рудеральних фітоценозів.

REFERENCES

- Bagrikova, N.A. (2004). Weed vegetation of the Crimea. *Ukrainian Phytosociological Collection*. Ser. A, **1** (21): 1–188 p. (in Russian)
- Chokha, O.V. (2005). *Lawns in the city of Kyiv*. Kyiv: Phytosociocentre, 288 p. (in Ukrainian)
- Conti, L., Méndez-Castro, F.E., Chytrý, M., Götzenberger, L., Hájek, M., Horsák, M., Jiménez-Alfaro, B., Klimešová, J., Zelený, D., Ottaviani, G. (2022). Insularity promotes plant persistence strategies in edaphic Island systems. *Global Ecology and Biogeography* **31** (4): 753–764. <https://doi.org/10.1111/geb.13465>
- Davydov, D.A. (2020). Syntaxonomy of antropogenic forest communities of the left bank Forest-Steppe of Ukraine. *Biology & Ecology* **6**: 8–18. (in Ukrainian)
- Dengler, J., Jansen, F., Glöckler, F., Peet, R.K., De Cáceres, M., Chytrý, M., Ewald, J., Oldeland, J., Lopez-Gonzalez, G., Finckh, M., Mucina, L., Rodwell, J.S., Schaminée, J.H.J. & Spencer, N. (2011). The Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD): a new resource for vegetation science. *Journal of Vegetation Science* **22**: 582–597.
- Dubyna, D.V., Dvoretzkyi, T.V., Dziuba, T.P., Tymoshenko, P.A. (2016). Biomorphological structure of coenofloras of pioneer vegetation of Ukraine. *Chornomorski Botanical Journal* **12** (2): 107–123. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/16.122/1> (in Ukrainian)
- Dubyna, D.V., Dziuba, T.P., Iemelianova, S.M. & Tymoshenko, P.A. (2024). Comparative structural analysis of the coenofloras of ruderal vegetation of Ukraine I. Systematic structure. *Chornomorski Botanical Journal* **20** (2): 209–224. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2024-20-2> (in Ukrainian)
- Dubyna, D.V., Dziuba, T.P., Iemelianova, S.M., Bagrikova, N.O., Borysova, O.V., Borsukevych, L.M., Vynokurov, D.S., Gapon, S.V., Gapon, Y.V., Davydov, D.A., Dvoretzky, T.V., Didukh, Y.P., Zhmud, O.I., Kozyr, M.S., Konyschuk, V.V., Kuzemko, A.A., Paskevych, N.A., Ryff, L.E., Solomakha, V.A., Felbaba-Klushyna, L.M., Fitsailo, T.V., Chorna, G.A., Chorney, I.I., Shelyag-Sosonko, Y.R. & Iakushenko, D.M. (2019). *Prodrome of the vegetation of Ukraine*. Kyiv: Naukova dumka, 782 p. (in Ukrainian)
- Goncharenko, I.V. & Yatsenko, H.M. (2020). Phytosociological study of the forest vegetation of Kyiv urban area (Ukraine). *Hacquetia* **19** (1): 99–126.
- Gutte, P. (1973). Zu einigen nitrophilen Pflanzengesellschaften von Kiev (Ukrainische SSR). *Feddes Repertorium* **84** (7–8): 607–618.
- Hulme, Ph.E. (2009). Relative roles of life-form, land use and climate in recent dynamics of alien plant distributions in the British Isles. *Weed research* **49** (1): 19–28.
- Irl, S.D.H., Obermeier, A., Beierkuhnlein, C. & Steinbauer, M.J. (2020). Climate controls plant life-form patterns on a high-elevation oceanic island. *Journal of Biogeography* **47**(10): 2261–2273. <https://doi.org/10.1111/jbi.13929>
- Komarov, V.L. (1921a). The meaning of evolution. *Diary of the I all-russian congress of russian botanists in Petrograd in 1921* **3**: 27–28. (in Russian)
- Komarov, V.L. (1921b). The meaning of evolution. *Diary of the I all-russian congress of russian botanists in Petrograd in 1921* **5**: 44–45. (in Russian)
- Kuzemko, A.A. (2023). Top 20 of the most dangerous alien plant species according to iNaturalist and GBIF electronic resources. *Chornomorski Botanical Journal* **19** (3): 297–305. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-3> (in Ukrainian)
- Leuschner, C. & Ellenberg, H. (2017). Life forms and growth types of central European plant species. In: *Ecology of central European forests: vegetation ecology of Central Europe, Vol. I*. Cham, Switzerland: Springer International Publishing: 23–28. https://doi.org/10.1007/978-3-319-43042-3_2
- Levon, A.F. (1996a). Syntaxonomy of ruderal vegetation of Yalta. I. Class *Galio-Urticetea*. *Ukrainian Phytosociological Collection* Ser. A, **1**: 78–87. (in Russian)
- Levon, A.F. (1996b). Syntaxonomy of ruderal vegetation of Yalta. II. Class *Chenopodietea*. *Ukrainian Phytosociological Collection* Ser. A, **2**: 93–107. (in Russian)
- Levon, A.F. (1996c). Syntaxonomy of ruderal vegetation of Yalta. III. Class *Bidentetea tripartiti*. *Ukrainian Phytosociological Collection* Ser. A, **3**: 104–107. (in Russian)
- Levon, A.F. (1997). Syntaxonomy of ruderal vegetation of Yalta. IV. Class *Artemisietea vulgaris*. *Ukrainian Phytosociological Collection* Ser. A, **1** (6): 57–75. (in Russian)
- Marini, L., Battisti, A., Bona, E., Federici, G., Martini, F., Pautasso, M. & Hulme, Ph.E. (2012). Alien and native plant life-forms respond differently to human and climate pressures. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 534–544. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00702.x>
- Midolo, G., Axmanová, I., Divíšek, J., Dřevojan, P., Lososová, Z., Večeřa, M., Karger, D. N., Thuiller, W., Bruelheide, H., Aćić, S., Attorre, F., Biurrun, I., Boch, S., Bonari, G., Carni, A., Chiarucci, A., Čušterevska, R., Dengler, J., Dziuba, T., Garbolino, E., Jandt, U., Lenoir, J., Marcenò, C., Răușă, S., Sibík, J., Skvorc, Z., Stančić, Z., Stančić-Vujačić, M., Svenning, J.-C., Swacha, G., Vassilev, K. & Chytrý, M. (2024). Diversity and distribution of Raunkiaer's life forms in European vegetation. *Journal of Vegetation Science* **35** (1): e13229. <https://doi.org/10.1111/jvs.13229>
- Mosyakin, S.L. & Fedoronchuk, M.M. (1999). *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. K: M.G. Kholodny Inst. of Botany, 345 p.

- Nechaeva, N.G., Vasilevskaya, V.K. & Antonova, K.G. (1973). *Life forms of the Karakum desert*. M.: Nauka, 244 p. (in Russian)
- Osyenko, V.V. & Shevchyk, V.L. (2001). Accidental vegetation of Cherkasy. VI. Ruderal community of the riverside area of Cherkasy. *Ukrainian Phytosociological Collection Ser. A*, **1** (17): 104–121. (in Ukrainian)
- Protopopova, V.V. (1991). *Synanthropic flora of Ukraine and ways of its development*. Kyiv: Naukova dumka, 204 p. (in Russian)
- Raunkiaer, C. (1937). *Plant life forms*. Oxford, 104 p.
- Schmidt, V.M. (1984). *Mathematical methods in botany*. L.: Publishing house of Leningrad State University, 288 p.
- Smetana, M.H. (2002). *Syntaxonomy of steppe and ruderal vegetation of Kryvorizhzhya*. Kryvyi Rih: I.B.I, 132 p. (in Ukrainian)
- Svenning, J.-C. & Sandel, B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany* **100** (7): 1266–1286. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200469>
- Taylor, A., Weigelt, P., Denelle, P., Cai, L. & Kreft, H. (2023). The contribution of plant life and growth forms to global gradients of vascular plant diversity. *New Phytologist* **240**: 1548–1560. <https://doi.org/10.1111/nph.19011>
- Tokaryuk, A.I., Chorney, I.I., Budzhak, V.V., Protopopova, V.V., Shevera, M.V., Korzhan, K.V. & Volutsa, O.D. (2018). *Invasive plants of Bukovinian Cis-Carpathian*. Chernivtsi: Druk Art, 176 p. (in Ukrainian)
- Tolmachev, A.I. (1986). *Methods of comparative floristry and problems of florogenesis*. Novosibirsk: Nauka, 197 p. (in Russian)
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J. & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111** (38): 13690–13696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Zozulin, G.M. (1961). Scheme of life forms of higher plants. *Botanical Journal* **46** (1): 3–20. (in Russian)

РЕЗЮМЕ

Дубина, Д.В., Дзюба, Т.П., Ємельянова, С.М., Тимошенко, П.А. (2025). Порівняльно-структурний аналіз ценофлор рудеральної рослинності України. II. Біоморфологічна структура. *Чорноморський ботанічний журнал* **21** (2): 123–133. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-2-2>

Проаналізована біоморфологічна структура ценофлор класів рудеральної рослинності України (класи *Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*, *Bidentetea*, *Galio-Urticetea*, *Plantaginetea majoris*, *Polygono-Poëtea annuae*, *Robinietea*, *Epilobieteae angustifolii*) за системою організації життєвих форм Раункієра. Ценофлора налічує 1475 видів судинних рослин, що належать до 570 родів і 116 родин. Нараховує: гемікриптофітів – 705 видів (47,8 %), терофітів – 355 (24,1 %), криптофітів – 253 (17,1 %), фанерофітів – 135 (9,2 %), хамефітів – 28 (1,9 %). Встановлено, що десять провідних родин представлені гемікриптофітами – 478 видів, або 55,8 % їх загальної кількості, терофітами – 346 (23,4 %), криптофітами – 126 (8,5 %), фанерофітами – 45 (3,1 %) і хамефітами – 12 (0,8 %). Дається порівняння чисельності видів різних життєвих форм у класах рудеральної рослинності. Найвищий відсоток фанерофітів у класі *Robinietea*, хамефітів – *Stellarietea mediae*, гемікриптофітів – *Plantaginetea majoris*, криптофітів – *Bidentetea*, терофітів – *Polygono-Poëtea annuae*. Дендрограма подібності-відмінності видів розглянутих класів за життєвими формами складається з трьох груп кластерів: перша – *Stellarietea mediae* і *Artemisietea vulgaris*, друга – *Galio-Urticetea* і *Robinietea*; третю групу утворюють *Polygono-Poëtea annuae* і *Plantaginetea majoris* та *Bidentetea* і *Epilobieteae angustifolii*. Співвідношення між видами спільних життєвих форм аборигенної і адвентивної фракцій ценофлор рудеральної рослинності складає: фанерофіти – 1:0,26, гемікриптофіти – 1:0,14, криптофіти – 1:0,27, терофіти – 1:0,71, хамефіти – 1:0,08. Серед особливо небезпечних інвазійних чужорідних видів рослин, які беруть участь у ценофлорах класів рудеральної рослинності, налічується: фанерофітів – вісім; гемікриптофітів – п'ять; криптофітів – три; терофітів – 15. Видів чужорідних інвазійних рослин, що мають найбільше поширення, у рудеральній ценофлорі налічується: фанерофітів – вісім; гемікриптофітів – три; криптофітів – один, терофітів – шість. Рідкісних видів налічується у рудеральній ценофлорі 12, серед них: фанерофітів – один (*Tamarix gracilis*), гемікриптофітів – вісім (*Linaria biebersteinii*, *Vincetoxicum rossicum*, *Senecio borysthenticus*, *Otites artemisetorum*, *Chrysopogon gryllus*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *S. pulcherrima*); криптофітів – два (*Agropyron cimmericum*, *Orchis picta*), терофітів – один (*Tragopogon borysthenticus*).

Ключові слова: біоморфа, рудеральна рослинність, ценофлора, порівняльно-структурний аналіз, провідні родини, флористичні пропорції.