

ORIGINAL PAPER

Ecological differentiation of calcareous vegetation across the lowlands and foothills of Ukraine

Iuliia A. VASHENIAK^{1,2} 

Affiliation

¹National University of Kyiv-Mohyla Academy, Kyiv, Ukraine

²M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, Ukraine

Correspondence:

Iuliia Vasheniak
vasheniakiuliia@gmail.com

Funding information

Project of National Academy of Science of Ukraine
№ 0125U000701

Co-ordinating Editor

Anna Kuzemko

Data

Received: 28 November 2025
Revised: 22 December 2025
Accepted: 22 December 2025

e-ISSN 2308-9628

<https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-3>

**ABSTRACT**

Question. What environmental parameters drive the differentiation of calcareous vegetation?

Location. Calcareous rocks and outcrops in the lowland regions of Ukraine and adjacent foothill areas within 48.3–50.5 °N and 23.8–38.2 °E.

Methods. A database comprising 1704 phytosociological relevés of calcareous vegetation was compiled, of which 1512 were selected and classified using expert systems and the k-means method. Environmental differentiation was assessed based on geomorphological parameters and ecological indicator values ECODID. DCA ordination was applied to identify the parameters that significantly influence the structure of calcareous vegetation. In addition, univariate analyses of syntaxa distributions were performed, accompanied by boxplots to identify homogeneous groups and evaluate the significance of each environmental parameter.

Nomenclature. Euro+Med PlantBase (<https://europlusmed.org>), Hodgetts *et al.* 2020, Index Fungorum (<https://indexfungorum.org>), Mucina *et al.* 2016, Didukh *et al.* 2018, Didukh *et al.* 2021, Vynokurov 2021.

Results. Statistical analysis revealed that the primary environmental parameters determining the differentiation of calcareous vegetation are soil moisture and calcium carbonate content. These factors influence other key environmental characteristics, including soil acidity, total salt regime, and aeration. The vegetation communities, although strongly dependent on local microclimatic conditions, are also sensitive to regional macroclimatic factors. Additionally, elevation above sea level and slope steepness were found to affect environmental differentiation significantly.

Conclusions. Calcareous vegetation is shaped by significant substrate heterogeneity and by the interactions among local and regional environmental drivers, resulting in pronounced environmental differentiation. The reliance on unique calcareous and gypsum substrates, together with specialised microhabitats, highlights the high vulnerability of these communities and underscores the need to prioritise their conservation.

KEYWORDS

biodiversity, differentiation, environmental parameters, statistical analysis, vascular plants.

CITATION

Vasheniak, I.A. (2025). Ecological differentiation of calcareous vegetation across the lowlands and foothills of Ukraine. *Chornomorski Botanical Journal* 21 (4): 338–353. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-3>

Кальцієпетрофітні угруповання, що формуються на відслоненнях карбонатних порід, рендзинових, гіпсових лептосолях і кальцисолях із тонким ґрунтовим профілем, високою концентрацією іонів кальцію та магнію, дефіцитом фосфатів, значною кам'янистістю та низькою водоемністю, характеризуються стабільною відкритою структурою та високим рівнем едафічної спеціалізації (Cross & Lambers 2021, Nicklas *et al.* 2021). Сукупність цих факторів створює суттєві фізіологічні бар'єри для укорінення й росту деревних і чагарникових видів, що перешкоджає переходу таких біотопів до лісових або чагарникових угруповань навіть за тривалої відсутності антропогенних впливів (Lichter-Marck & Baldwin 2023). У Центральній та Східній Європі такі умови сприяють підтриманню відкритої рослинності навіть у кліматично сприятливих для лісу зонах, тоді як деревні угруповання виникають лише там, де товщина та водоемність субстрату є істотно вищими.

У європейській класифікаційній системі (Mucina *et al.* 2016) кальцієпетрофітні угруповання належать до кількох синтаксономічних класів, зокрема *Asplenietea trichomanis*, *Montio-Cardaminetea*, *Festuco-Brometea* та *Sedo-Scleranthetea*. Сукупно вони представлені сімома порядками та тринадцятьма союзами, що відображають широкий спектр едафічної спеціалізації та біогеографічних зв'язків у межах карбонатних та гіпсових субстратів.

Попри значний обсяг синтаксономічних досліджень (Chytrý *et al.* 2007, Świerkosz *et al.* 2010, Hinterlang 2017, Didukh *et al.* 2018, 2021, Vynokurov 2021, Vasheniak *et al.* 2024), екологічна диференціація кальцієпетрофітних угруповань залишається недостатньо узагальненою. Більшість синтаксонів описано на основі флористичних ознак, однак межі між ними часто встановлені регіонально, тоді як екологічні чинники, що зумовлюють відмінності між типами кальцієпетрофітної рослинності на різних субстратах і в різних географічних умовах, вивчені фрагментарно. Зокрема, недостатньо досліджено, як варіюють ключові едафічні та кліматичні фактори між синтаксонами кальцієпетрофітної рослинності.

Метою даного дослідження є порівняння екологічних факторів, які впливають на диференціацію різних типів кальцієпетрофітної рослинності та визначення ключових чинників, що зумовлюють їх розподіл в межах карбонатних та гіпсових субстратів різного походження й фізико-хімічних властивостей.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Територія дослідження. Ми розглядаємо кальцієпетрофітні угруповання, що спорадично трапляються на відслоненнях кальцієвмісних порід (вапняків, доломітів, крейди, опоків, гіпсів, мергелів і травертинів) рівнинної частини України та передгірських районів у межах 48.3–50.5° N та 23.8–38.2° E. Досліджуваний ареал охоплює Середньоруську височину, Донецький кряж, передгір'я Кримських гір, Волино-Подільську височину, долину річки Дністер та каньйоноподібні долини її приток, а також окремі локалітети Причорноморської низовини (Rudenko 2007).

Клімат регіону загалом помірно континентальний, із посиленням континентальності в східному напрямку. Середньорічна температура коливається від +7,0...+8,5 °C на заході до +8,5...+10,0 °C на сході, а річна кількість опадів – від 550–700 мм до 450–520 мм відповідно (<https://chelsa-climate.org/>). Поєднання цих кліматичних градієнтів формує широкий спектр мікрокліматичних та едафічних ніш, у межах яких розвиваються кальцієпетрофітні угруповання.

Збір та підготовка фітосоціологічних даних. Ми зосередились на угрупованнях, що трапляються на відкритих ділянках відслонень та скель кальцієвмісних порід та зібрали 1050 власних геоботанічних описів, 598 геоботанічних описів, люб'язно переданих О.О. Чусовою з бази даних рослинності крейדיаних відслонень (Didukh *et al.* 2018), та 56

неопублікованих геоботанічних описів з Кримського півострова, люб'язно наданих Я.П. Дідухом.

Для класифікації рослинного покриву був застосований інтегрований підхід, що поєднував: (1) використання двох експертних систем для трав'яних кальцієпетрофітних угруповань та угруповань скель і жорстководних джерел з подальшою ідентифікацією відповідних біотопів; (2) виконання кластеризації методом *k-means* у межах кожної з виділених груп після застосування Геллінгер-трансформації (Legendre & Legendre 2012) та з урахуванням критеріїв оптимізації Optimclass 1 (Tichý *et al.* 2010). Таксономічні назви судинних рослин були уніфіковані відповідно до бази Euro+Med (<http://www.emplantbase.org/>), бріофітів – за Hodgetts *et al.* (2020), а лишайників – згідно з Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/>).

Діагностичні види для виділених кластерів визначали на основі *phi*-коефіцієнта, розрахованого із застосуванням стандартизованих розмірів кластерів (Chytrý *et al.* 2002, Tichý & Chytrý 2006). Як поріг вірності використовували значення $\phi = 0,25$ у поєднанні з точним критерієм Фішера ($p < 0,05$). Порогові значення константності становили 25% та 50% для визначення постійних і високопостійних видів відповідно.

Екологічні індикатори та статистичний аналіз екологічних параметрів. Для оцінки екологічних відмінностей між синтаксонами використано індикаторні значення за шкалами Я.П. Дідуха (Didukh 2011). Для кожного опису розраховували невиважені середні індикаторні значення світла, температури, вологи, реакції ґрунту, сольового режиму тощо й накладали їх на ординацію DCA за допомогою функції *envfit* пакета *vegan* (R). Саму ординацію DCA виконували у *vegan* з параметрами за замовчуванням. Покривність видів за шкалою Браун-Бланке перетворювали у відсоткові значення ($r = 1\%, + = 2\%, 1 = 3\%, 2 = 13\%, 3 = 38\%, 4 = 68\%, 5 = 88\%$) і трансформували $\log(x + 1)$ (Borcard & Legendre 2002, Borcard *et al.* 2018).

Статистичну значущість відмінностей між синтаксонами перевіряли критерієм Крускала-Воліса (Kruskal & Wallis 1952). За наявності значущого результату виконували *post hoc* тест Манна-Вітні (Mann & Whitney 1947). На основі результатів парних порівнянь формували групи гомогенності, позначені літерами на boxplot-діаграмах (Piepho 2004, Hothorn *et al.* 2008). Для візуалізації геоморфологічних відмінностей побудовано радарні діаграми на основі нормованих (min–max) значень висоти, експозиції та крутості схилу.

Кластерний аналіз кальцієпетрофітних угруповань був здійснений на основі матриці екологічних індикаторів, трансформованої у попарні евклідові відстані. Побудову кластерної структури виконано методом агломеративної класифікації Варда, який мінімізує внутрішньогрупову дисперсію та забезпечує формування статистично однорідних кластерів. Дендрограму візуалізовано в середовищі R із додатковим нанесенням кольорових маркерів, що позначають належність кожного опису до відповідного кластеру (A–M). Загалом кольори використовувались як допоміжний візуальний елемент, тоді як основна ідентифікація кластерів забезпечувалась підписами та порядком кластерів уздовж осі. Послідовна палітра застосована для відображення градієнтного характеру кластерної серії, а не для їх категоріального розрізнення.

Обчислення також виконані у R 4.4.2 з використанням пакетів *tidyverse*, *rstatix*, *ggplot2*, *multcompView*.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Порівняння подібності-відмінності кластерів за екологічними індикаторами.

На дендрограмі простежується формування трьох основних агрегатів: (1) мала та відокремлена група з кластерів A–C, (2) центральний блок, що об'єднує кластери E, F, J, M та крайні праві блоки: (3) блок, що об'єднує як I, G, H та (4) блок, що об'єднує кластери

D, K, L. Таке групування відображає градацію подібності екологічних характеристик – від найбільш специфічних умов у кластерів А–С до ширших, більш варіабельних екологічних ніш у кластерів D–M (FIGURE 1).

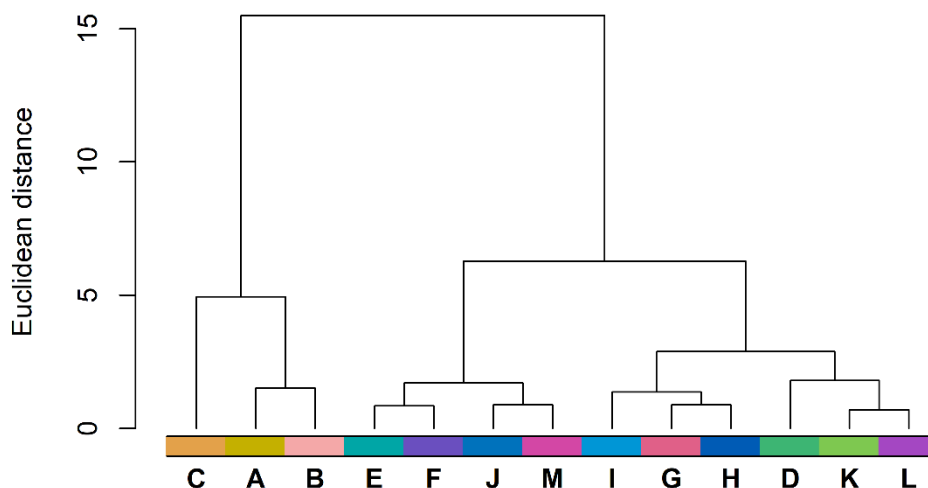


FIGURE 1. Dendrogram of vegetation clusters based on ecological indicator values, constructed using Ward's method with Euclidean distances.

РИСУНОК 1. Дендрограма кластерів рослинності за екологічними індикаторами, побудована методом Варда на основі евклідових відстаней.

Cluster A. *Caricion remotae* Kästner 1941

Кількість описів: 16.

Diagnostic species: *Aegopodium podagraria*, *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Cardamine amara* aggr., *Chrysosplenium alternifolium*, *Glechoma hederacea* aggr., *Myosoton aquaticum*, *Ranunculus repens*, *Scrophularia umbrosa*; *Brachythecium rivulare*, *Cratoneuron filicinum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Marchantia polymorpha*.

Constant species: *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Ranunculus repens*, *Scrophularia umbrosa*; *Brachythecium rivulare*, *Cratoneuron filicinum*, *Hygroamblystegium tenax*, *Marchantia polymorpha*.

Cluster B. *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati* Hadač 1983

Кількість описів: 139.

Diagnostic species: *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Cardamine amara*, *Carex flava* aggr., *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium parviflorum*, *Equisetum arvense*, *Eupatorium cannabinum*, *Mentha longifolia*, *Molinia caerulea* aggr., *Palustriella commutata*, *Tussilago farfara*; *Eucladium verticillatum*, *Philonotis calcarea*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* aggr.

Constant species: *Agrostis stolonifera*, *Apopellia endiviifolia*, *Palustriella commutata*; *Ptychostomum pseudotriquetrum* aggr.

Cluster C. *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani* Ferrez 2010

Кількість описів: 71.

Diagnostic species: *Asplenium scolopendrium*, *A. trichomanes*, *Campanula trachelium*, *Carex digitata*, *Cicerbita muralis*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris filix-mas*, *Galium intermedium*, *Hedera helix*, *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*, *Poa nemoralis*, *Polypodium vulgare*; *Plagiomnium medium*, *Pseudanomodon attenuatus*.

Constant species: *Asplenium ruta-muraria*, *A. scolopendrium*, *A. trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Geranium robertianum*, *Lamium galeobdolon*, *Polypodium vulgare*; *Pseudanomodon attenuatus*.

Cluster D. *Asplenio trichomanis-Ceterachion officinarum* Ferrez 2010

Кількість описів: 11.

Diagnostic species: *Arabis alpina* subsp. *caucasica*, *Asplenium ceterach*, *Centaurea sarandiniakiae*, *Centaurea sterilis*, *Cota dubia*, *Iberis simplex*, *Jurinea roegneri*, *Melica ciliata*, *Parietaria lusitanica* subsp. *serbica*, *Poa sterilis*, *Sedum hispanicum*, *Seseli gummiferum*, *Sideritis taurica*.

Constant species: *Arabis alpina* subsp. *caucasica*, *Asplenium ceterach*, *A. ruta-muraria*, *Galium mollugo* aggr., *Melica ciliata*, *Odontarrhena tortuosa*, *Poa sterilis*, *Sedum hispanicum*, *Seseli gummiferum*, *Sideritis taurica*.

Cluster E. *Sempervivo zelebouri-Schivereckion podolicae* (Pînzaru et Rushchuk 2009) Pînzaru 2022

Кількість описів: 36.

Diagnostic species: *Allium flavescens*, *Asplenium ruta-muraria*, *Aurinia saxatilis*, *Clinopodium acinos*, *Draba podolica*, *Sedum acre*; *Cladonia pyxidata*, *Ctenidium molluscum*, *Homalothecium philippeanum*, *Schistidium apocarpum*.

Constant species: *Arenaria serpyllifolia*, *Asplenium ruta-muraria*, *Aurinia saxatilis*, *Clinopodium acinos*, *Draba podolica*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Poa compressa*, *Potentilla incana*, *Sedum acre*, *Thymus odoratissimus* aggr.; *Abietinella abietina*, *Cladonia pyxidata*, *Homalothecium philippeanum*, *Schistidium apocarpum*, *Syntrichia ruralis*.

Cluster F. *Alyssso alyssoidis-Sedion* Oberdorfer et T. Müller in T. Müller 1961

Кількість описів: 240.

Diagnostic species: *Allium podolicum*, *Alyssum alyssoides*, *Arenaria serpyllifolia*, *Clinopodium acinos*, *Draba verna* aggr., *Sedum acre*, *Thymus odoratissimus* aggr., *Abietinella abietina*, *Bryum argenteum*, *Bryum caespitium*, *Homalothecium sericeum*, *Rhytidium rugosum*, *Syntrichia ruralis*.

Constant species: *Alyssum alyssoides*, *Arenaria serpyllifolia*, *Clinopodium acinos*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Sedum acre*, *Thymus odoratissimus* aggr., *Abietinella abietina*, *Syntrichia ruralis*.

Cluster G. *Sileno supinae-Artemision hololeucae* Didukh 1989

Кількість описів: 225.

Diagnostic species: *Artemisia hololeuca*, *Asperula tephrocarpa*, *Festuca cretacea*, *Hyssopus officinalis*, *Matthiola fragrans*, *Plantago maritima* subsp. *ciliata*, *Pimpinella tragioides* aggr., *Scrophularia cretacea*, *Thymus calcareus*.

Constant species: *Artemisia hololeuca*, *Asperula tephrocarpa*, *Cephalaria uralensis*, *Gypsophila oligosperma*, *Hyssopus officinalis*, *Matthiola fragrans*, *Pimpinella tragioides* aggr., *Scrophularia cretacea*, *Thymus calcareus*.

Cluster H. *Euphorbia cretophilae*-*Thymion cretacei* Didukh ex Vasheniak et al. 2025**Кількість описів:** 89.**Diagnostic species:** *Artemisia salsoloides*, *Asperula tephrocarpa*, *Brassica elongata*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia petrophila*, *Genista tinctoria* aggr., *Gypsophila oligosperma*, *Hedysarum grandiflorum*, *Helianthemum cretophilum*, *Jurinea stoechadifolia*, *Onosma simplicissima*, *Pimpinella tragium* aggr., *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Constant species:** *Artemisia salsoloides*, *Asperula tephrocarpa*, *Brassica elongata*, *Cephalaria uralensis*, *Euphorbia petrophila*, *Gypsophila oligosperma*, *Jurinea stoechadifolia*, *Linum pallasianum*, *Odontarrhena tortuosa*, *Onosma simplicissima*, *Pimpinella tragium* aggr., *Reseda lutea*, *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Cluster I. *Centaureo carbonatae*-*Koelerion talievii* Romashchenko et al. 1996****Кількість описів:** 284.**Diagnostic species:** *Androsace villosa* subsp. *koso-poljanskii*, *Euphorbia seguieriana*, *Gypsophila oligosperma*, *Koeleria talievii*, *Polygala cretacea*, *P. sibirica*, *Stipa pennata*, *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Constant species:** *Asperula tephrocarpa*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Euphorbia seguieriana*, *Festuca valesiaca* aggr., *Gypsophila oligosperma*, *Linum pallasianum*, *Onosma simplicissima*, *Pimpinella tragium* aggr., *Polygala cretacea*, *Reseda lutea*, *Salvia nutans*, *Stipa capillata*, *Teucrium polium*, *Thymus calcareus*.**Cluster J. *Galio campanulati*-*Poion versicoloris* Kukovytsia et al. ex Didukh et Vasheniak 2018****Кількість описів:** 181.**Diagnostic species:** *Euphorbia cyparissias*, *Sesleria heuflerana*, *Teucrium chamaedrys*, *Teucrium montanum*.**Constant species:** *Achillea millefolium* aggr., *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Potentilla incana*, *Salvia verticillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Teucrium chamaedrys*, *T. montanum*, *Thymus odoratissimus* aggr., *Abietinella abietina*.**Cluster K. *Potentillo arenariae*-*Linion czerniaevii* Krasova et Smetana 1999****Кількість описів:** 130.**Diagnostic species:** *Astragalus vesicarius*, *Bromopsis riparia*, *Cerastium gracile*, *Cytisus graniticus*, *Euphorbia nicaeensis*, *Genista scythica*, *Haplophyllum suaveolens*, *Jurinea stoechadifolia*, *Onosma visianii*, *Potentilla astracanica*, *Psephellus marschallianus*, *Salvia nutans*, *Sanguisorba minor*, *Seseli tortuosum*, *Stipa lessingiana*, *Teucrium polium*, *Thymus* × *dimorphus*.**Constant species:** *Asperula cynanchica*, *Bromopsis riparia*, *Euphorbia nicaeensis*, *Festuca valesiaca* aggr., *Jurinea stoechadifolia*, *Linum tenuifolium*, *Odontarrhena tortuosa*, *Psephellus marschallianus*, *Salvia nutans*, *Sanguisorba minor*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*.**Cluster L. *Bromopsido tauricae*-*Asphodelinion tauricae* Didukh et al. 2021****Кількість описів:** 45.**Diagnostic species:** *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum*, *Asperula tenella*, *Astragalus tauricus*, *Bromopsis cappadocica*, *Carex caryophyllea*, *Cephalaria coriacea*, *Convolvulus calvertii* subsp. *calvertii*, *C. cantabrica*, *Cruciata taurica*, *Dianthus capitatus* subsp. *andrzejowskianus*, *Euphorbia petrophila*, *Festuca callieri*, *Fumana procumbens*, *Galium biebersteinii*, *Helianthemum stevenii*, *Leontodon crispus* aggr., *Lomelosia micrantha*, *Medicago rupestris*, *Melica taurica*, *Onobrychis arenaria* subsp. *miniata*, *Onosma cinerea*,

O. rigida, *Poa sterilis*, *Potentilla astracantha* subsp. *callieri*, *Salvia scabiosifolia*, *Sanguisorba minor* subsp. *balearica*, *Satureja taurica*, *Sideritis montana* subsp. *montana*, *Stipa pontica*, *Takhtajaniantha crispa*, *Trinia glauca*.

Constant species: *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum*, *Bromopsis cappadocica*, *Carex caryophyllea*, *Euphorbia petrophila*, *Fumana procumbens*, *Helianthemum stevenii*, *Jurinea stoechadifolia*, *Linum tenuifolium*, *Poa sterilis*, *Potentilla astracantha* subsp. *callieri*, *Teucrium chamaedrys*.

Cluster M. *Cirsio-Brachypodium pinnati* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944

Кількість описів: 45.

Diagnostic species: *Achillea millefolium* aggr., *Adonis vernalis*, *Agrimonia eupatoria*, *Allium oleraceum*, *Anemone sylvestris*, *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Aster amellus*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula bononiensis*, *Carex humilis*, *Centaurea jacea*, *C. scabiosa*, *Cirsium pannonicum*, *Convolvulus arvensis*, *Cruciata glabra*, *Cyanus triumfettii*, *Cytisus albus*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia intermedia*, *E. repens*, *Falcaria vulgaris*, *Filipendula vulgaris*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Inula ensifolia*, *I. hirta*, *Iris aphylla*, *Jurinea calcarea*, *Knautia arvensis*, *Laserpitium latifolium*, *Lathyrus pannonicus*, *Lembotropis nigricans*, *Leucanthemum vulgare*, *Linum flavum* aggr., *Lotus corniculatus*, *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Peucedanum cervaria*, *Plantago media*, *Pontechium maculatum*, *Primula veris*, *Prunella grandiflora*, *Pulsatilla vulgaris*, *Ranunculus breyninus*, *R. polyanthemos*, *Salvia pratensis*, *S. verticillata*, *Sanguisorba officinalis*, *Securigera varia*, *Stachys officinalis*, *S. recta*, *Tanacetum corymbosum*, *Teucrium chamaedrys*, *Thalictrum minus*, *Thesium linophyllum*, *Tragopogon pratensis*, *Trifolium alpestre*, *T. montanum*, *T. pannonicum*, *Vicia cracca*, *Viola hirta*.

Constant species: *Achillea millefolium* aggr., *Adonis vernalis*, *Anthericum ramosum*, *Asperula cynanchica*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media*, *Bupleurum falcatum*, *Campanula sibirica*, *Carex humilis*, *Centaurea jacea*, *C. scabiosa*, *Cirsium pannonicum*, *Elytrigia intermedia*, *Euphorbia cyparissias*, *Festuca valesiaca* aggr., *Filipendula vulgaris*, *Galium verum*, *Inula ensifolia*, *Knautia arvensis*, *Lembotropis nigricans*, *Leucanthemum vulgare*, *Linum flavum* aggr., *Medicago falcata*, *Onobrychis arenaria*, *Plantago media*, *Primula veris*, *Prunella grandiflora*, *Salvia pratensis*, *S. verticillata*, *Scabiosa ochroleuca*, *Securigera varia*, *Stachys recta*, *Tanacetum corymbosum*, *Teucrium chamaedrys*, *Thalictrum minus*, *Thesium linophyllum*, *Trifolium montanum*, *Viola hirta*.

Ординаційна структура рослинності (DCA). Аналіз відповідностей із усуненням тренду (DCA) виявив короткі екологічні градієнти, що свідчить про поступові зміни видового складу без різких переходів між угрупованнями, окрім кластерів А–С, які розташовуються окремо у правій частині вздовж осі DCA1, а також окрім кластерів D, L, які відділяються вздовж градієнтів термо- та кріорежиму (FIGURE 2). Власне значення першої осі становило 0,87, що відповідає 41,23% варіації. Друга та третя осі мали значення 0,45 (21,40%) та 0,43 (17,29%) відповідно.

Екологічні градієнти (envfit). Аналіз *envfit* визначив Hd ($R^2 = 0,82$) і Ca ($R^2 = 0,81$) як провідні екологічні фактори, що формують основну вісь варіації видового складу. Значущими на рівні $p < 0,001$ також були Sl, Rc, Ae, Kn, Om, Lc із R^2 у межах 0,62–0,70. Середню силу впливу продемонстрували Tm та Nt, тоді як найнижчі значення були характерні для fH та Cr. Усі змінні були статистично значущими (TABLE 1).

Порівняння кластерів за екологічними індикаторами. Непараметричний дисперсійний аналіз (тест Крускала-Уолліса) виявив статистично значущі відмінності між кластерами за всіма проаналізованими показниками екологічних індикаторів ($p < 0,001$). Попарні порівняння, виконані за критерієм Манна-Вітні з корекцією Данна,

визначили статистично однорідні групи, наведені нижче. Кластери позначені літерами А–М, статистичні групи – літерами у дужках (FIGURE 3).

Вологість ґрунту (Hd) варіює уздовж ряду кластерів ($\chi^2 = 1043,99$, $p < 0,001$). Найвищі значення спостерігаються в А–В (група а). С формує окрему групу b. Кластери D–G займають проміжні позиції та належать до частково перекривних груп c, cd, c і e. H–J розташовані в середньому діапазоні (f, dg, h), тоді як найнижчі значення зафіксовано у К–М (gi, efi, j).

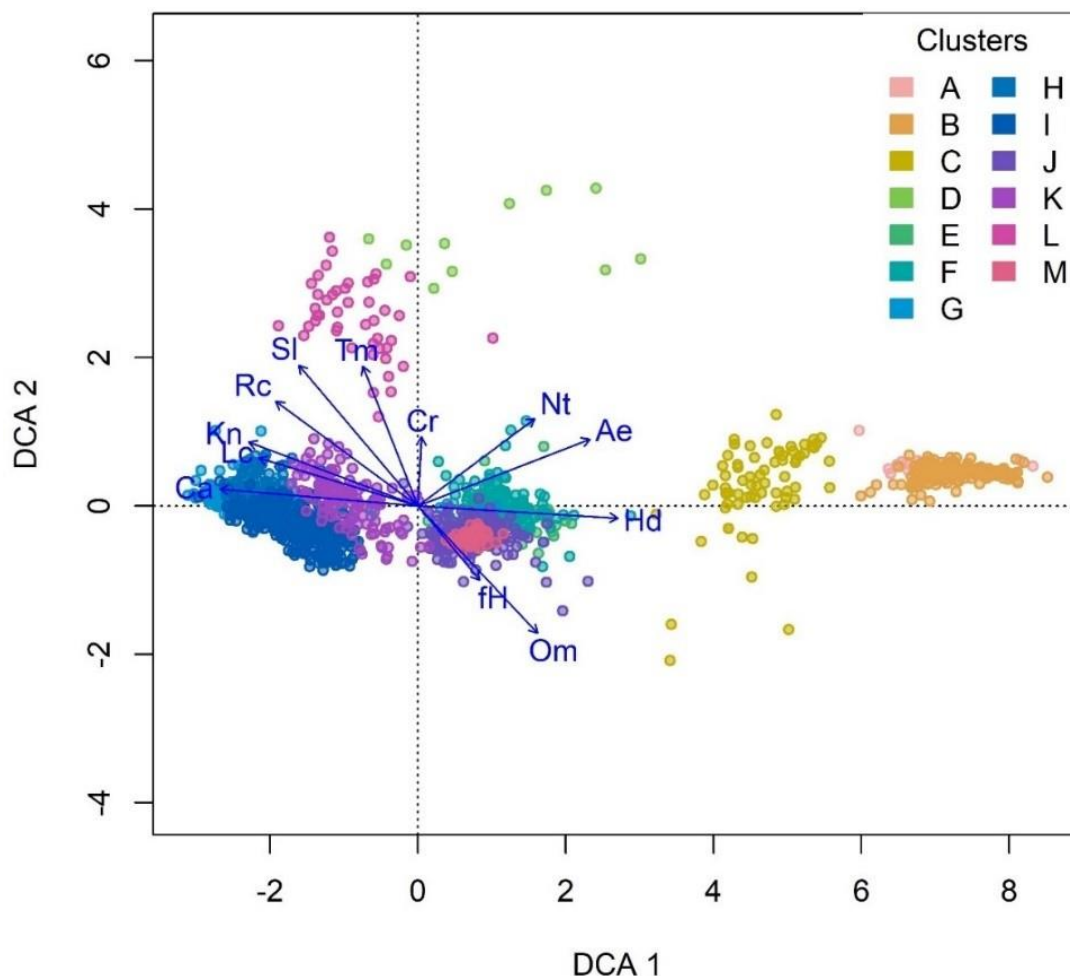


FIGURE 2. Ecological gradients of calcareous vegetation in the DCA space. Points represent 13 vegetation clusters (A–M) identified using the k-means method. Vectors show the direction and strength of environmental gradients based on the *envfit* analysis. The length of the vectors is proportional to the R^2 value ($p < 0,001$).

РИСУНОК 2. Екологічні градієнти кальцієпетрофітних угруповань у просторі DCA. Точки позначають 13 кластерів рослинності (А–М), виділених методом k-means. Вектори відображають напрям і силу екологічних градієнтів за результатами аналізу *envfit*. Довжина векторів пропорційна значенню R^2 ($p < 0,001$).

Вміст кальцій карбонату (Ca) загалом зростає від кластерів А–В (а) до високих значень у кластерах із підвищеним вмістом Ca. Абсолютні максимуми зафіксовані у кластерах D та G–I (c, d, e), тоді як кластери К–М (f, ef, hi) характеризуються стабільно високим, але не максимальним вмістом Ca. Кластер С займає окреме проміжне положення (b). Кластери D–J формують перехідну серію з частковим перекриттям значущих груп ($\chi^2 = 1244,18$, $p < 0,001$).

Аерація ґрунту (Ae) демонструє схожий розподіл ($\chi^2 = 915,33$, $p < 0,001$). А–В мають найвищі значення (а), С – нижчі (b). D–H займають проміжні рівні та розподілені між групами cdef, cd, se, d та c. I та J утворюють окремі групи f і g, тоді як М має підвищене значення в межах середнього діапазону (група h).

Сольовий режим (Sl) змінюється від нижчих значень у А–С (ab, ab, c) до високих у G–H (g; $\chi^2 = 1164,13$, $p < 0,001$). D–F займають середні значення (bdef, bd, d). I, K та L – проміжні (e, e, fg). J та M належать до групи d.

Континентальність клімату (Kn) зростає від найнижчих значень у кластерах А–С (abc, a, a) до найвищих у кластері G (e). Кластери H та I (f) характеризуються подібно високими значеннями Kn і статистично не відрізняються між собою. Кластер K (g) також має підвищені значення Kn, але належить до окремої групи значущості. Кластери D–F формують середній діапазон (abcd, bcd, b), тоді як J, L та M займають проміжне положення між середніми та високими значеннями (c, d, c) ($\chi^2 = 1213,15$, $p < 0,001$).

TABLE 1. Results of the *envfit* analysis for environmental factors on the DCA ordination

ТАБЛИЦЯ 1. Результати аналізу *envfit* екологічних факторів у просторі ординації DCA

Екологічний фактор	DCA1	DCA2	R ²	p-value	Статус фактору
Hd	0,998	-0,061	0,821	0,0010	провідний
Ca	-0,996	0,084	0,809	0,0010	провідний
Ae	0,933	0,36	0,695	0,0010	сильний
Sl	-0,647	0,762	0,691	0,0010	сильний
Kn	-0,936	0,352	0,668	0,0010	сильний
Rc	-0,807	0,591	0,635	0,0010	сильний
Om	0,687	-0,727	0,62	0,0010	сильний
Lc	-0,958	0,286	0,564	0,0010	сильний
Tm	-0,367	0,93	0,457	0,0010	середній
Nt	0,802	0,597	0,434	0,0010	середній
fH	0,641	-0,768	0,189	0,0010	слабкий
Cr	0,054	0,999	0,097	0,0010	слабкий

Кислотність ґрунту (Rc) змінюється від мінімальних значень у А–С (a) до максимальних у G–H (f; $\chi^2 = 1156,1$, $p < 0,001$). Кластери D–F формують проміжні групи bc, bde, d. I–M займають середній діапазон (c, be, c, c, de), частково перекриваючись із нижчими та вищими значеннями.

Омборежим (Om) загалом зменшується вздовж кластерної серії ($\chi^2 = 1158,1$, $p < 0,001$). Найвищі значення характерні для кластерів А–С (a, b), тоді як найнижчі зафіксовані у кластерах G та H (e). Кластери D–F формують проміжний діапазон, а I–M демонструють поступове зростання Om від мінімальних до помірних значень із частковим перекриттям значущих груп (f–h).

Освітленість (Lc) достовірно варіює між кластерами ($\chi^2 = 1197,13$, $p < 0,001$). Найвищі значення характерні для кластерів G (h) та H (d), що відповідає відкритим, добре інсольованим скельним угрупованням. Високі, але дещо нижчі значення спостерігаються у кластерів I та K–L (e). Найнижчі значення притаманні кластерам C (b) та A (ab). Кластери D–F і J–M формують поступовий перехід між затіненими та відкритими субстратами з частковим перекриттям значущих груп (c–g).

Інші екологічні фактори, як-то: терморежим (Tm), вміст нітрогену у ґрунті (Nt), змінність зволоженості (fH) та кріорежим (Cr) за нашими даними є середньою та слабкою дією та не зумовлюють диференціацію кальцієпетрофітних угруповань.

Порівняння кластерів за параметрами рельєфу. Результати аналізу показали (FIGURE 4), що диференціація кальцієпетрофітних угруповань достовірно пов'язана з двома із трьох досліджених параметрів рельєфу ($p < 0,001$). Найсильніший зв'язок встановлено для ухилу схилу (Slope) ($R^2 = 0,3099$). Висота над рівнем моря (Altitude) також продемонструвала виражене співвідношення з ординаційним градієнтом ($R^2 = 0,2434$). В обох випадках значення p були дуже низькими ($p = 0,000999$), що підтверджує надійність отриманих результатів. Показник аспекти (Aspect) не виявив статистично значущого зв'язку ($R^2 = 0,0067$; $p = 0,0549$), однак цей параметр збережено на діаграмах як додаткову орієнтовну інформацію.

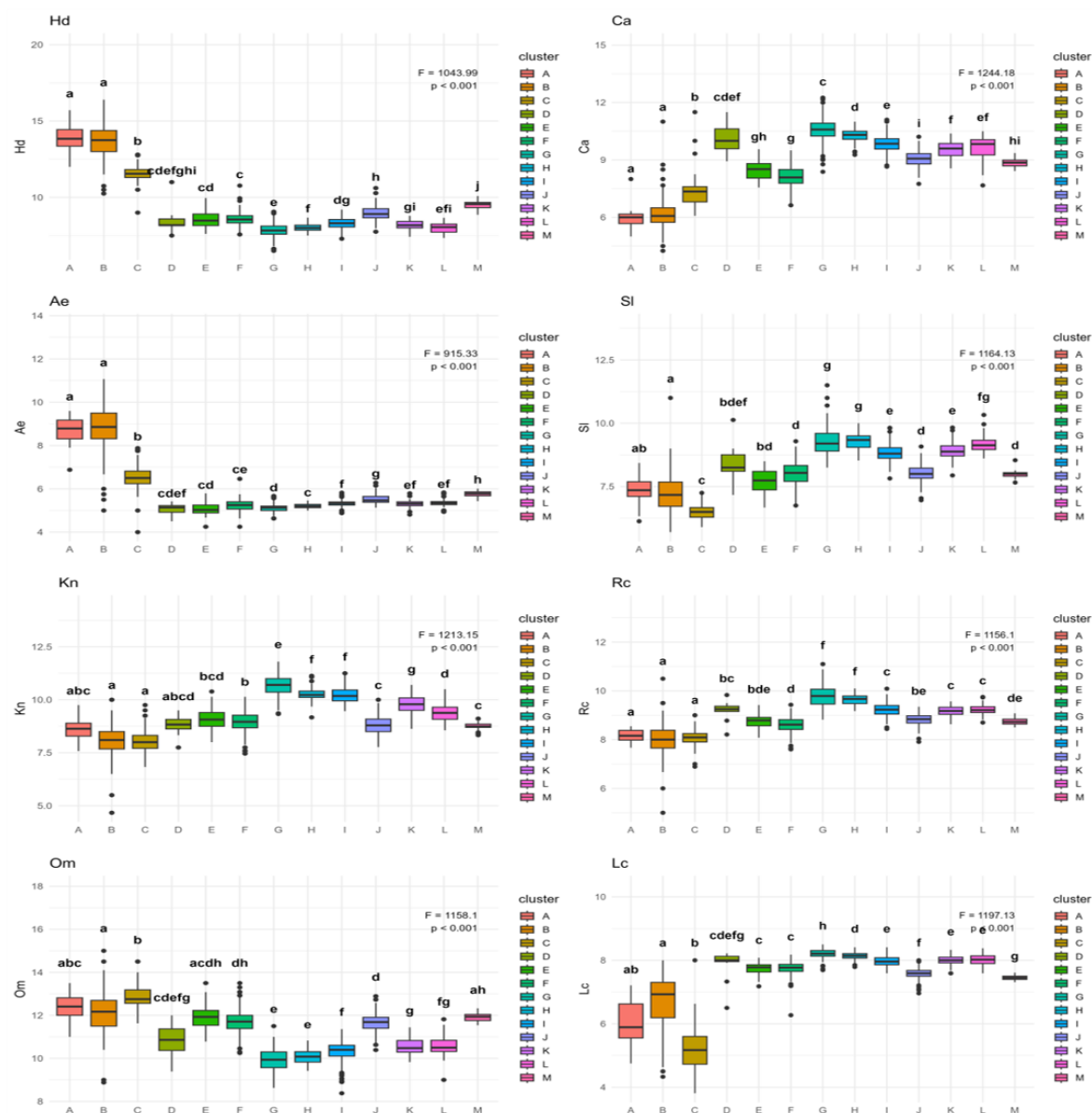


FIGURE 3. Boxplot diagrams showing the variation of ecological indicator values across the 13 vegetation clusters (A–M) identified by k-means classification. Different letters indicate homogeneous groups according to *post hoc* tests ($p < 0,05$).

РИСУНОК 3. Вохplot-діаграми, що відображають варіацію значень екологічних індикаторів для 13 кластерів рослинності (A–M), виокремлених методом k-means. Різні літери позначають групи гомогенності за результатами *post hoc* тестів ($p < 0,05$).

ОБГОВОРЕННЯ

Провідні екологічні фактори. Як свідчать результати статистичного аналізу (TABLE 1, FIGURES 1, 2, 3), ключовими екологічними факторами, що визначають диференціацію кальцієпетрофітних угруповань, є вологість ґрунту та вміст йонів кальцію (кальцій карбонат) у ґрунтовому розчині. Це підтверджується і результатами детрендованого аналізу відповідностей (DCA) (FIGURE 2): чітко простежується відокремлення угруповань, сформованих на травертинах – *Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*, *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*. Вони займають окремий сегмент ординаційного простору, що відображає їх специфічні едафогідрологічні умови, зокрема розвиток на туфогенних ініціальних ґрунтах, які характеризуються постійним промочуванням джерельною водою (Peterka et al. 2023).

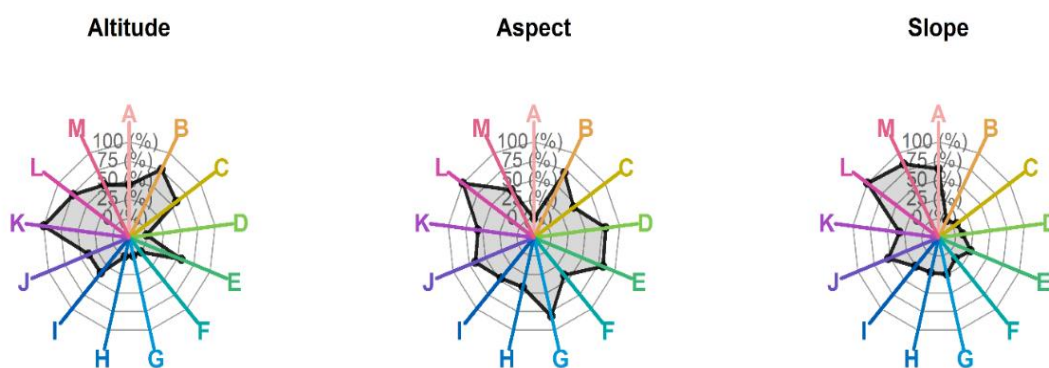


FIGURE 4. Variation of relief parameters (altitude, aspect, slope) across the identified vegetation clusters. Radar charts illustrate the relative values of three geomorphological parameters (altitude, aspect, slope) for 13 vegetation clusters (A–M). Values are expressed as percentages of the maximum value for each parameter.

РИСУНОК 4. Варіація параметрів рельєфу (висота, експозиція, крутість схилу) для виділених кластерів рослинності. Радарні діаграми демонструють відносні значення трьох геоморфологічних параметрів (висота, експозиція, крутість схилу) для 13 кластерів угруповань (A–M). Значення подано у відсотках від максимальної величини для кожного параметра.

Саме цей перманентний водний вплив зумовлює їх максимальні значення за градієнтом вологості та мінімальні – за вмістом йонів кальцію. Інші трав'яні угруповання (*Asplenio trichomanis-Ceterachion officinarum*, *Sempervivo zeleboursi-Schivereckion podolicae*, *Alyso alyssoidis-Sedion*, *Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*, *Galio campanulati-Poion versicoloris*, *Potentillo arenariae-Linion czerniaievii*, *Bromopsido tauricae-Asphodelinion tauricae*, *Cirsio-Brachypodion pinnati*) розвиваються у ксерофітних умовах, де вирішальним є механічний склад рендзинових та гіпсових лептосолів, кальцисолів. Ці ґрунти демонструють високу мозаїчність характеристик: наприклад, ґрунти на мергелях і силурійських вапняках містять тонкий шар глини (каолініту), який покращує вологоутримувальні властивості й підвищує катіон-обмінну здатність, зокрема утримання Ca^{2+} , Mg^{2+} та K^{+} (Sakin & Hanardag 2024). Водночас на добре освітлених вершинах і еродованих південних схилах такі ґрунти інтенсивно висихають, що сприяє розвитку однорічників або багаторічників із вираженою посухостійкістю (Tyler 1992, 1996, 2003). На діаграмах типу boxplot (FIGURE 3) також добре помітна чітка диференціація всіх кластерів за вмістом кальцію. Найнижчі значення притаманні угрупованням на травертинах (*Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*, *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*), тоді як найвищі – угрупованням крейдових відслонень

(*Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*). Це відображає різноманітність материнських порід, які варіюють за вмістом кальцію від 20–40% у мергелях та силурійських вапняках до 60–90% у крейді.

Сильні екологічні фактори. За діаграмами типу boxplot (FIGURE 3) угруповання, сформовані на травертинах (*Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*, *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*), мають вищий показник аерованості, ніж решта угруповань. У контексті кальцієпетрофітних біотопів аерованість відображає не стільки високу сухість субстрату, скільки структурні особливості породи – її пористість, наявність дрібних каналів, тріщин і мікропорожнин, які забезпечують циркуляцію води й повітря. У травертинах така мікропористість поєднується з постійним зволоженням, тому підвищений показник аерованості створює стабільний гідрорежим для гідрофільних мохів та судинних рослин (Larson et al. 2000).

Таким чином, показник аерованості в аналізованих угрупованнях є швидше структурним параметром субстрату, що характеризує мікрокапілярність, водопроникність і динаміку вологи, ніж показником сухості. Саме ці властивості додатково впливають на диференціацію кальцієпетрофітних угруповань.

Очевидно, сольовий режим у едафотопях кальцієпетрофітних угруповань відображає вміст гідрокарбонатів в ґрунтовому розчині, які переходять у нерозчинні карбонати за зменшення рівня вологості ґрунту, тому угруповання союзів *Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* мають найвищі показники. З іншого боку, перехід карбонатів у гідрокарбонати та осадження карбонатів після висихання сприяють утворенню твердої поверхневої кірки із кальцій карбонату, яка впливає на кислотність ґрунту та катіонно-аніонний обмін (Sakin & Hanardag 2024). У класичному розумінні про засолення говорити не зовсім коректно, оскільки цей показник також передбачає наявність інших аніонів у ґрунтовому розчині, як-то: сульфатів, хлоридів, що більш пов'язано з добре розвиненими ґрунтами з повноцінними горизонтами та водним режимом.

За рівнем рН кальцієпетрофітні угруповання чітко диференціюються відповідно до геохімічних властивостей материнської породи, на якій вони формуються (FIGURE 3). Найвищі значення рН притаманні угрупованням крейдових відслонень (*Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*), де рН ґрунтового розчину підвищується внаслідок високої концентрації Ca^{2+} та інших основних катіонів і, відповідно, низького вмісту аніонів, зокрема фосфат-іонів, у рендзинових лептосолях чи кальцисолях (Sakin & Hanardag 2024). Поряд із цим частина угруповань розвивається на гіпсових лептосолях, сформованих на гіпсах із вмістом кальцій сульфату ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$). Попри підвищений вміст йонів кальцію, рівень рН таких ґрунтів зазвичай нейтральний або слабколужний, що зумовлено впливом сульфат-іонів, які регулюють хімічні процеси у ґрунтовому розчині. Гіпсові субстрати також відзначаються значно вищою розчинністю солей, що призводить до інтенсивнішої водної витрати та потенційного осмотичного стресу для рослин (Soil Resources 1990).

За аналізом кліматопу угруповання диференціюють загалом за омброрежимом та континентальністю (FIGURE 3) – екологічними факторами, які впливають на осадження кальцій карбонату, зв'язування катіонів кальцію у рендзинових і гіпсових лептосолях та кальцисолях або ж перехід нерозчинних карбонатів у розчинені гідрокарбонатні форми. Найвищі показники омброрежиму характерні для угруповань жорстководних джерел (*Caricion remotae*, *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*) та затінених хазмофітних угруповань (*Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*), що відображає вологі та прохолодні умови. Найнижчі значення спостерігаються в угрупованнях крейдових відслонень (*Sileno supinae-Artemision hololeuca*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*), які формуються у семіаридних умовах степової

зони. З іншого боку, хазмофітні угруповання (*Sempervivo zelebouri-Schivereckion podolicae*, *Asplenio trichomanis-Ceterachion officinarum*) трапляються у тріщинах і заглибинах, де формується локально вологий мікроклімат, достатній для розвитку мохів і папоротей. Подібні закономірності спостерігаються і за континентальністю (FIGURE 2): найвищі показники характерні для крейдових угруповань східної України, тоді як найнижчі – для *Galio campanulati-Poion versicoloris*. Показник освітленості загалом повторює ці тенденції: максимальні значення мають угруповання відкритих крейдових і вапнякових відслонень, тоді як найнижчі – затінені джерельні та хазмофітні угруповання, де інсоляція обмежена рельєфом та структурою мікроніш.

Екологічні фактори середньої та слабкої дії. Інші екологічні показники, зокрема терморежим, кріорежим, змінність зволоженості, вміст азоту в ґрунті, не демонструють вираженої диференціації між кальцієпетрофітними угрупованнями. На відкритих скельних та напівскельних субстратах температурний режим вирівнюється за рахунок високої амплітуди добових коливань, тоді як показники змінності зволоження та азотного живлення обмежено відображають реальні градієнти через слабку розвиненість ґрунтового профілю та низький вміст органічної речовини. Відповідно, ці фактори не відіграють суттєвої ролі у формуванні просторової структури кальцієпетрофітних угруповань і доповнюють загальну екологічну картину лише частково.

Загалом DCA (FIGURE 2) відображає узгоджений вплив кількох факторів середовища на флористичну композицію угруповань (Legendre & Legendre 2012). Вектори *envfit* підтверджують суттєвий вплив градієнтів вологості, вмісту йонів кальцію та кислотності, які формують головні осі варіації видового складу (Zelený 2018). Разом з тим, варто враховувати, що порядок кластерів на DCA не завжди повторює розподіл за окремими екологічними показниками, отриманими з boxplots. Це пояснюється тим, що DCA ґрунтується на подібності угруповань за видовим складом і відображає комплексний, багатовимірний флористичний градієнт (McCune & Grace 2002). Діаграми boxplots (FIGURE 3), навпаки, показують відмінності між кластерами лише за одним фактором середовища. Через це угруповання можуть займати близькі позиції у флористичному просторі, але водночас істотно відрізнятися за конкретним екологічним показником.

Роль параметрів рельєфу у формуванні кальцієпетрофітних угруповань. Серед рельєфних факторів найважливішими виявилися ухил схилу та висота над рівнем моря (FIGURE 4), які визначають швидкість дренажу, втрату вологи та стабільність ініціальних ґрунтів. Аспект схилу не показав статистично значущого впливу, що пов'язано з переважанням локальних мікроніш у кальцієпетрофітних біотопах над макрорельєфом (Nicklas et al. 2021, Cazzavillan et al. 2024, Stojanović et al. 2025).

ВИСНОВКИ

Кальцієпетрофітні угруповання формуються під впливом гетерогенності кальцієвмісних субстратів, що включають різновікові та різнотипні карбонатні, гіпсові й інші породи з ініціальними ґрунтами, де педогенез відбувається за уповільнених темпів і за участі специфічних фізико-хімічних процесів. Саме така структурна різноманітність субстрату створює широкий спектр екоотопів, які забезпечують диференціацію кальцієпетрофітної рослинності.

Екологічний аналіз показує, що вологість субстрату, аерація, кислотність, вміст кальцію, сольовий режим є провідними факторами, які визначають напрям і силу екологічних градієнтів. Поєднання цих умов формує специфічні мікроекологічні ніші, у яких здатні існувати переважно стенотопні види з вузькою екологічною амплітудою та спеціалізацією.

Загалом кальцієпетрофітні угруповання виявляють азонльний або азонально-зонльний характер, зосереджені у специфічних мікронішах лісостепової та степової

зон, де мікрокліматичні умови частково компенсують екстремальність субстрату. Просторове поєднання субстратної гетерогенності, локального мікроклімату та обмеженої адаптивної пластичності видів визначає високу екологічну контрастність цих угруповань порівняно із сусідньою зональною рослинністю. Макрокліматичні показники, такі як континентальність, омброрежим та інсоляція, додатково впливають на структуру цих угруповань і сприяють подальшій диференціації.

Вразливість кальцієпетрофітних угруповань пов'язана із залежністю від унікальних геологічних та ґрунтових умов, які важко відновити після порушення. Їхня рідкісність і чутливість до антропогенного тиску обґрунтовують включення таких біотопів до Резолюції 4 Бернської конвенції та наголошують на необхідності впровадження спеціалізованих заходів охорони та сталого менеджменту.

Подяки

Ми щиро вдячні академіку НАН України Я.П. Дідуху за науковий супровід, цінні коментарі та зауваження, висловлені в процесі дослідження. Висловлюємо особливу подяку А.А. Куземко за ініціацію досліджень кальцієпетрофітних угруповань і за ідеї, що сприяли розвитку цієї роботи; М. Хитрі за допомогу в підготовці експертних систем та обговоренні екологічної специфіки кальцієпетрофітних біотопів; В.В. Дармостуку за визначення лишайників та С.О. Нипорко за визначення мохів. Окрема подяка О.В. Прилуцькому за допомогу в опануванні середовища R. Ми також висловлюємо подяку двом анонімним рецензентам за важливі і цінні коментарі, які допомогли покращити рукопис статті. Ми також вдячні В.В. Буджаку, Д.Г. Вашеньку, І.І. Дмитраш-Вацебі, Л.О. Вікирчак, Ю.В. Розенбліт та О.Є. Ходосовцеву за організацію та логістичний супровід експедиційних досліджень. Робота виконана за підтримки проекту в межах програмно-цільової та конкурсної тематики наукових досліджень Національної академії наук України (№ 0125U000701).

REFERENCES

- Borcard, D., Gillet, F. & Legendre, P. (2018). *Numerical Ecology with R*. Cham: Springer International Publishing. 435 p.
- Borcard, D. & Legendre, P. (2002). All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling* **153**: 51–68.
- Cazzavillan, A., Gerdol, R., Marrochino, E., Vaccaro, C. & Brancaloni, L. (2024). Fine-scale lithochemical features influence plant distribution patterns in alpine grasslands in the Western Alps of Italy. *Plants* **13**: 2280. <https://doi.org/10.3390/plants13162280>
- Chytrý, M., Tichý, L., Holt, J. & Botta-Dukát, Z. (2002). Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* **13**: 79–90.
- Chytrý, M. (ed.) (2007). *Vegetation of the Czech Republic 1. Grassland and heathland vegetation*. Praha: Academia. 528 pp. (in Czech)
- Cross, A.T. & Lambers, H. (2021). Calcicole–calcifuge plant strategies limit restoration potential in a regional semi-arid flora. *Ecology and Evolution* **11**: 6941–6961. <https://doi.org/10.1002/ece3.7544>
- Didukh, Y.P. (2011). *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre. 176 p.
- Didukh, Y., Chusova O., & Demina, O. (2018). Syntaxonomy of chalk outcrop vegetation of the order *Thymocretacei-Hyssopetalia cretacei*. *Hacquetia* **17**: 85–109. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0013>
- Didukh, Y., Vasheniak, I., & Chusova, O. (2021). *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968 of calcareous petrophytic steppes in Ukraine. *Hacquetia* **20**: 303–325. <https://doi.org/10.2478/hacq-2021-0004>
- Hinterlang, D. (2017). *Synopsis der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. Heft 12. *Montio-Cardaminetea* (C6) Quell- und Waldsumpfgesellschaften. Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft, Göttingen.
- Hodgetts, N.G., Söderström, L., Blockeel, T.L., Caspari, S., Ignatov, M.S., Konstantinova, N.A., Lockhart, N., Papp, B., Schröck, C., Sim-Sim, M., Bell, D., Bell, N.E., Blom, H.H., Bruggeman-Nannenga, M.A., Brugués, M., Enroth, J., Flatberg, K.I., Garilleti, R., Hedenäs, L., Holyoak, D. T., Hugonnot, V., Kariyawasam, I., Köckinger, H., Kučera, J., Lara, F. & Porley, R.D. (2020). An annotated checklist of

- bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* **42**: 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* **50**: 346–363.
- Kruskal, W.H. & Wallis, W.A. (1952). Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association* **47**: 583–621.
- Larson, D.W., Kelly, P.E. & Matthes, U. (2000). *Cliff ecology: pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge: Cambridge University Press, 340 p.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. 3rd English edition. Amsterdam: Elsevier. 990 pp.
- Lichter-Marck, I.H. & Baldwin, B.G. (2023). Edaphic specialization onto bare, rocky outcrops as a factor in the evolution of desert angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **120**: e2214729120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2214729120>
- Mann, H.B. & Whitney, D.R. (1947). On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Annals of Mathematical Statistics* **18**: 50–60.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002). *Analysis of Ecological Communities. MjM Software Design*. Oregon: Gleneden Beach (OR), 300 p.
- Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., García, R. G., Chytrý, M., Hájek, M., Di Pietro, R., Iakushenko, D., Pallas, J., Daniëls, F.J.A., Bergmeier, E., Santos Guerra, A., Ermakov, N., Valachovič, M., Schaminée, J.H.J., Lysenko, T., Didukh, Y.P., Pignatti, S., Rodwell, J.S., Capelo, J., Weber, H.E., Solomeshch, A., Dimopoulos, P., Aguiar, C., Hennekens, S.M. & Tichý, L. (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* **19**: 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Nicklas, L., Walde, J., Wipf, S., Lamprecht, A., Mallaun, M., Rixen, C., Steinbauer, K., Theurillat, J.-P., Unterluggauer, P., Vittoz, P., Moser, D., Gattringer, A., Wessely, J. & Erschbamer, B. (2021). Climate change affects vegetation differently on siliceous and calcareous summits of the European Alps. *Frontiers in Ecology and Evolution* **9**: 1–15. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.642309>
- Peterka, T., Hájková, P., Jiroušek, M., Hinterlang, D., Chytrý, M., Aunina, L., Deme, J., Lyons, M., Seiler, H., Zechmeister, H., Apostolova, I., Beierkuhnlein, C., Bischof, M., Biță-Nicolae, C., Brancaloni, L., Čuštěrevska, R., Dengler, J., Didukh, Y., Dítě, D., Felbaba-Klushyna, L., Garbolino, E., Gerdol, R., Iemelianova, S., Jansen, F., Juutinen, R., Kamberović, J., Kapfer, J., Klímová, B., Knollová, I., Kolari, T.H.M., Lazarević, P., Luostarinen, R., Mikulášková, E., Milanović, Đ., Miserere, L., Moeslund, J. E., Molina, J. A., Pérez-Haase, A., Petraglia, A., Puglisi, M., Ruprecht, E., Šmerdová, E., Spitale, D., Tomaselli, M., Vassilev, K. & Hájek, M. (2023). Formalized classification of the class *Montio-Cardaminetea* in Europe: towards a consistent typology of spring vegetation. *Preslia* **95**: 347–383. <https://doi.org/10.23855/preslia.2023.347>
- Piepho, H.-P. (2004). An algorithm for a letter-based representation of all-pairwise comparisons. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **13**: 456–466.
- Rudenko, L. (2007). *National Atlas of Ukraine*. Kyiv: Cartography. 440 pp. (in Ukrainian).
- Sakin, E. & Hanardag, I.H. (2024). The advantages and disadvantages of calcareous soils. *Agricultural Research Updates* **45**: 147–162.
- Soil Resources, Management and Conservation Service & FAO (1990). *Management of gypsiferous soils*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 154 p.
- Stojanović, J., Jenačković Gocić, D., Kuzmanović, N., Zlatković, B., Lakušić, D. & Jušković, M. (2025). The rock-dwelling vegetation of the western Stara Planina mountains in Serbia. *Plant Biosystems: An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* **159**: 387–404. <https://doi.org/10.1080/11263504.2025.2472750>
- Świerkosz, K. (2004). Notes on the syntaxonomy of the *Asplenietea trichomanis* class in Poland. *Polish Botanical Journal* **49** (2): 203–213.
- Tichý, L. & Chytrý, M. (2006). Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *Journal of Vegetation Science* **17**: 809–818.
- Tichý, L., Chytrý, M., Hájek, M., Talbot, S.S. & Botta-Dukát, Z. (2010). OptimClass: Using species-to-cluster fidelity to determine the optimal partition in classification of ecological communities. *Journal of Vegetation Science* **21**: 287–299.
- Tyler, G. (1992). Inability to solubilize phosphate in limestone soils—key factor controlling calcifuge habit of plants. *Plant Soil* **145**: 65–70.
- Tyler, G. (1996). Soil chemistry and plant distributions in rock habitats of southern Sweden. *Nordic Journal of Botany* **16**: 609–635.
- Tyler, G. (2003). Some ecophysiological and historical approaches to species richness and calcicole/calcifuge behaviour – contribution to a debate. *Folia Geobotanica* **38**: 419–428.

- Vasheniak, I., Willner, W., Didukh, Y., Prylutskyi, O. & Chytrý, M. (2024). Vegetation of annuals and succulents on dry calcareous substrates (*Alyso alyssoidis*-*Sedion*) in eastern Central Europe, western Ukraine and Moldova. *Tuexenia* **44**: 103–130. <https://doi.org/10.14471/2024.44.006>
- Volik, O.V. (2007). Morphological features and classification of travertine formations in Podillia. *Fizychna heohtafiya. Naukovi zapysky* **1**: 41–44.
- Vynokurov, D. (2021). New and validated names of some syntaxa of the *Festuco-Brometea* class vegetation from Eastern Europe. *Chornomorski Botanical Journal* **17**: 76–80. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2021-17-1-5>
- Zelený, D. (2018). Which results of the standard test for community–environment relationships are trustworthy? *Journal of Vegetation Science* **29**: 1082–1092. <https://doi.org/10.1111/jvs.12688>

РЕЗЮМЕ

Вашеняк, Ю.А. (2025). Екологічна диференціація кальцієпетрофітної рослинності у рівнинних і передгірських ландшафтах України. *Чорноморський ботанічний журнал* **21** (4): 338–353. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2025-21-4-3>

У цьому дослідженні розглядається питання про те, які екологічні чинники визначають диференціацію різних типів кальцієпетрофітної рослинності. Робота охоплює відслонення кальцієвмісних порід рівнинної частини та передгірських районів України у межах координат 48.3–50.5° пн. ш. та 23.8–38.2° сх. д. Було сформовано базу даних із 1704 фітосоціологічних описів, з яких 1512 відібрано та класифіковано за допомогою експертних систем і методу k-means. Проведено екологічну оцінку геоморфологічних параметрів і значень екологічних індикаторів за шкалами Я.Д. Дідуха, а також виконано ДСА-ординацію для виявлення чинників, що найбільш суттєво впливають на екологічну диференціацію кальцієпетрофітних угруповань. Додатково здійснено уніваріантні аналізи з використанням boxplot-діаграм для оцінювання розподілу синтаксонів, визначення груп гомогенності та значущості кожного екологічного фактора. Результати статистичного аналізу засвідчили, що провідними екологічними факторами, які визначають диференціацію кальцієпетрофітних угруповань, є вологість субстрату та вміст у ньому кальцію; їхній вплив реалізується через модулювання інших ключових характеристик середовища – кислотності, загального вмісту солей та аерації. Угруповання, значною мірою залежні від локальних мікрокліматичних умов, водночас демонструють чутливість до макрокліматичних градієнтів: континентальності, омброрежиму та освітленості. Додатково встановлено, що висота над рівнем моря та крутість схилу також помітно впливають на диференціацію кальцієпетрофітних угруповань. Загалом кальцієпетрофітна рослинність формується в умовах високої субстратної гетерогенності та взаємодії локальних і регіональних екологічних чинників, що зумовлює її виразну екологічну диференціацію. Залежність від унікальних карбонатних і гіпсових субстратів та вузьких мікроекологічних ніш підкреслює високу вразливість цих біотопів і обґрунтовує необхідність їх охорони та сталого менеджменту.

Ключові слова: біорізноманіття, диференціація, екологічні фактори, статистичний аналіз, судинні рослини.