

# Methodology of topological research of vegetation cover (on the example of the Dniester canyon)

Yulia V. ROZENBLIT<sup>1,2</sup>  | YAKIV P. DIDUKH<sup>1</sup> 

## Affiliation

<sup>1</sup>M.G. Kholodny Institute of Botany National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 01601, Ukraine

<sup>2</sup>Vasyl' Stus Donetsk National University, Vinnytsa, Ukraine

## Correspondence

Yulia Rosenblit, e-mail:  
[yuliya.rozenblit@gmail.com](mailto:yuliya.rozenblit@gmail.com)

## Funding information

not support

## Co-ordinating Editor

Ruslana Melnyk

## Data

Received: 12 April 2023

Revised: 05 September 2023

Accepted: 07 October 2023

doi: 10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-2



## ABSTRACT

**Question:** What research methods should be used to assess the topological differentiation of habitats (on the example of the Dniester canyon)?

**Locations:** Dniester canyon, Ukraine.

**Methods:** critical analysis of the literature sources and electronic resources.

**Nomenclature:** Euro+Med Plantbase (<https://www.europlusmed.org/>), Mucina *et al.* 2016, Dubyna *et al.* 2021.

**Results:** We outlined methodology (approaches, methods) for the ecological and topological differentiation of vegetation (habitats) evaluation and illustrated its use on the example of the Dniester canyon. We conducted critical analysis of the relevant terms and proposed a schematic structure of their relationships. The basic concept of the topological structure is the ecomere, which is represented by macrocombinations of habitats at the altitudinal-regional level, by mesocombinations at the catena-landscape level, and by microcombinations at the facies-local level. The Dniester Canyon is considered as a model of ecological and topological differentiation of the river valley catena which includes mesocombinations of slopes and floodplains. The main unit of the mesocombination is the links characterized by the proper phytocenoses (habitats). According to the influence of external factors series are distinguished, and geoserries are distinguished according to the changes in cenotic structure. Based on comparative analysis of ecological and coenotic profiles of various series and geoserries we identified 16 sigma syntaxa. Their nomination is given by the typical syntaxon. For example, specific petrophyte-grass (*Poetosigmatum versicoloris*) and shrub-forest (*Corno-Quercosigmatum*) ecomers are illustrated.

**Conclusions:** Based on synphytoindicative assessment and modern mathematical methods (the main components of PCA-ordination and the "thermal" matrices of correlation dependence construction) we established the nature of interdependencies between changes in ecological indicator values and their influence on the plant communities (habitats) differentiation. The obtained results of the topological differentiation assessment and the quantitative (score) indicators are important for further monitoring, comparative analysis and forecasting of possible changes in the vegetation cover.

## KEYWORDS

ecomers, topological differentiation, biotopes, vegetation, mesocombinations, sigma-syntaxa

## CITATION

Rozenblit, Yu.V., Didukh, Ya.P. (2023). Methodology of topological research of vegetation cover (on the example of the Dniester canyon). *Chornomorski Botanical Journal* 19(3): 272–296. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-2

## ВСТУП

Співіснування видів у фітоценозах обумовлене їхніми біоморфологічними, біотопічними, філогенетичними особливостями, трофічними зв'язками, потребами у ресурсах, що визначає властивості еконіш і упаковку їх в екопростір, який характеризує структуру біотопів (Whitaker 1965). У такому розумінні структура біотопу є багатовимірною і може досліджуватися в різних аспектах. Одним із ключових є будова, або геометрична структура, що визначається вертикальною та горизонтальною проекцією на певний простір. Особливо актуальною є проблема оцінки горизонтальної проекції, що характеризується такими поняттями, як мозаїчність, комплексність, комбінаційність, гетерогенність тощо. При цьому залежно від розмірності ці характеристики оцінюються на різних рівнях: топічному (локальному), ландшафтному, регіональному, глобальному (Sochava 1972, Grodzynskyi 1993). Основою топічного рівня є фітоценози (фації), у межах яких виділяються синузії чи мікрокомбінації, на катенно-ландшафтному рівні (фітоценомери) – мезокомбінації, регіональному (фітоценохори) – макрокомбінації, глобальному (біоми) – мегакомбінації.

У свою чергу дослідження цих одиниць можливе у різних аспектах: типологічному – класифікації, топологічному – оцінці поєднання у екологічному вимірі по відношенню до зміни одного або кількох екофакторів та регіональному – районуванні (Didukh 1995, 2005; Rozenblit 2020a,b).

У рамках геоботаніки найбільш розробленими та методично відпрацьованими є класифікація рослинності й геоботанічне районування. Водночас, дослідження еколого-ценотичних структур в топологічному вимірі розроблені недостатньо і викликають гострі дискусії (Sochava 1968, Mirkin 1970, 1974, 1975, Katenin 1988, Yurtsev 1988, Belikovich 2000, Didukh 2005).

Теоретичні та практичні аспекти територіальних та топологічних виділів рослинності розглянуто В.Б. Сочавою, що знайшло відображення у поняттях «фітоценохор» та «фітоценомер». Під фітоценомерою він мав на увазі комбінацію фітоценозів та фрагментів, а під фітоценохорою – їх територіальне об'єднання в межах певних одиниць ландшафту (Sochava 1968, 1972, 1979). Відповідно до цього, класифікаційні ранги фітоценохор пов'язані з елементами рельєфу, згідно з якими: мікрогеохора відповідає рівню урочища; мезогеохора – групі урочищ, місцевості; топогеохора – ландшафту; макрогеохора – району, та є яка є найбільшою одиницею хоричного і найменшою – регіонального рівня (Grodzynskyi 1993, 2005). Характер поєднання рослинних угруповань та їх фрагментів в межах територіальних виділів ландшафту описується такими категоріями, як мікрокомбінації, що відповідають ценотичному рівню; мезокомбінації – ландшафтному, макрокомбінації – регіональному (Didukh 1995, 2005, Didukh et al. 2015).

У Західній Європі теоретичні аспекти класифікації та оцінки територіальних одиниць рослинності розроблялися Р. Тюксом та його школою (Tüxen 1973, 1978, 1979) і трактуються як окремий напрям – симфітосоціологія. Виділення територіальних одиниць рослинності ґрунтувалась на синтаксономічній класифікації Браун-Бланке і система топологічного розподілу синтаксонів перебудовувалась у систему сигма-синтаксонів (Géhu & Rivas-Martínez 1981). Р. Тюксен виділяє два типи структур таких одиниць: набір рослинних угруповань (серії) на більш-менш гомогенній ділянці в межах однорідного екологічного ряду (тесели), що представлені різними стадіями сукцесійних змін, розглядаються як сигмети, і це є об'єктом симфітосоціологічних досліджень сукцесійного їх розвитку. При поєднанні різнорідних угруповань у гетерогенних екологічних умовах (катени) виділяються геосигмети, що є об'єктом досліджень геосимфітосоціології (Géhu & Rivas-Martínez 1981, Rivas-Martínez 2005).

Методика виділення сигма-синтаксонів аналогічна методиці проведення класифікації фітоценозів, хоча за класифікацією Браун-Бланке останні трактувалися інакше (Géhu 1977). Першочерговим етапом збору даних для виділення сигма-синтаксонів є

закладання еколого-ценотичних профілів через певні елементи ландшафту та проведення геоботанічних описів. Камеральна обробка полягає у занесенні відповідних даних щодо виділених синтаксонів у таблицю: вказується їхня кількість і протяжність кожного з них на закладеному профілі. За формою така таблиця відповідає типовій для описів синтаксонів, але замість назв видів у рядки заносять назви угруповань (синтаксонів), а стовпчики таблиці відображають конкретний екологічний ряд (в межах тесели або катени). Під час опрацювання таблиці такі ряди порівнюють, у результаті чого, виокремлюють групу подібних профілів, що дає можливість виділити стійкі поєднання угруповань – сигма-синтаксони (Tüxen 1973, 1978, Géhu 1986, 1991). Наступним етапом є встановлення їхнього рангу і присвоєння назви з використанням відповідного закінчення: сигма-клас – -sigmetea, сигма-порядок – -sigmetalia, сигма-союз – -sigmion), сигма-асоціація – -sigmetum (Tüxen 1979, Rivas-Martínez 2005).

Напрямок симфітосоціології був підтриманий і апробований багатьма вченими (Mirkin 1974, 1975, Masing 1982, Kononov 1982, Bulokhov 2001). Успішність розвитку симфітосоціології підтверджується створенням відповідних груп та шкіл у Франції (Géhu 1977, 1986, 1991, Béguin 1998, 2007, 2009), Іспанії (Rivas-Martínez 1976, 1981, 1987, 2005), Італії (Blasi et al. 2000, 2010, 2014), Німеччині (Schwabe 1989, 1997) та застосуванням методики в рамках національної стратегії на 2011–2020 роки по збереженню біорізноманіття та картування типів оселищ (CarHab) на острові Корсика (Delbosc et al. 2015), де наводиться класифікаційна схема сигмет та геосигмет.

Проте фахівці геоботанічного картографування вважали недостатніми лише флористичні та екологічні критерії, які на їх думку, у практичному застосуванні придатні лише для незначних за розміром територій. Згодом, про переваги методичних підходів та складнощі використання даної методики для великих за розміром територій було висвітлено у працях Б.М. Міркіна та Л.Г. Наумової (Mirkin 1970, Naumova et al. 1987, Mirkin & Naumova 2012). Спірним питанням залишалось й найменування запропонованих сигмет, яке пройшло ряд трансформацій від початку створення топологічних категорій до сьогодення. Ряд критичних зауважень (Doing 1979, Schwabe 1989, 1997) було висунуто на рахунок запропонованої термінології, зокрема до абревіатури – «сигма». Дана абревіатура з одного боку вже використовувалась для скороченої назви фітосоціологічної школи Браун-Бланке (Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine – SIGMA), а з іншого – з латинської, слово «сигма» перекладається як сума, тоді як виділені комбінації рослинних угруповань за своєю природою являють більш складні структури, ніж проста їх сума. Чимало праць присвячено критичному аналізу та видозміненій методиці дослідження територіальних одиниць рослинності.

В Україні інформацію щодо питання еколого-топологічної диференціації рослинного покриву висвітлено у попередніх наших працях (Didukh 1995, 2005, Didukh & Kontar 1999, Didukh & Pavlyuk 2008, Didukh & Rozenblit 2017, Rozenblit 2020a).

На основі аналізу цих напрацювань та нашого уявлення щодо дослідження топологічної диференціації рослинних угруповань ми пропонуємо наступну схему, яка упорядковує ці різнобічні підходи та поняття у певну систему (FIGURE 1).

Оскільки рослинність визначає структуру та функціонування екосистем, то ці підходи успішно застосовуються при дослідженнях біотопів. У розвиток цих ідей нами запропоновано оцінку топологічної диференціації біотопів у системі екомер. Термін «екомера» за змістом є близьким до поняття "фітоценомера", запропонованого В.Б. Сочавою (Sochava 1972, 1979). Мова йде не лише про формальну зміну поняття, а зміщення акцентів дослідження у бік оцінки впливу зовнішніх екологічних факторів на рослинний покрив, взаємозв'язків між останнім та зовнішніми чинниками, а також взаємодії між екофакторами. Екомера відображає характер поєднання біотопів у межах екологічного ряду, певну закономірність їхнього розташування відносно до одного (або кількох, але взаємозалежних) факторів ( $\beta$  – біотопічне різноманіття), тоді як фітоценомера – певну комбінацію рослинних угруповань ( $\beta$  – ценорізноманіття).

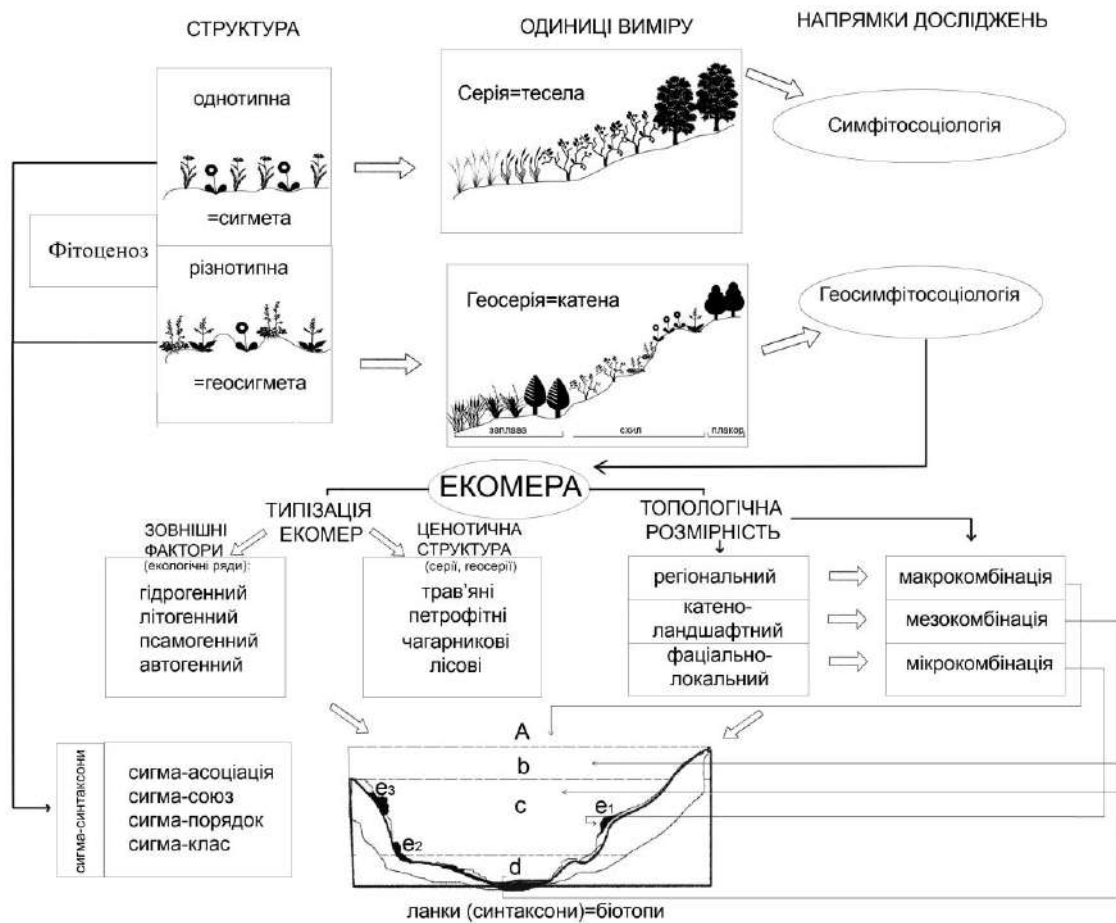


РИСУНОК 1. Схема співвідношення між поняттями, які відображають топологічну диференціацію рослинного покриву.

FIGURE 1. Scheme of the correlation between the concepts that reflect the topological differentiation of the vegetation cover.

Таким чином, екомера є безранговою класифікаційною одиницею топологічного рівня, яка відображає закономірні поєднання біотопів та їх комплексів, що функціонують як єдине ціле у ландшафті (Didukh *et al.* 2015, Didukh & Rozenblit 2017). Такі дослідження ґрунтуються не на прямих фізичних вимірах екологічних показників через їх трудноємність та дороговизну (хоча це вітається і використовується у міру можливості), а на основі даних методики синфітоіндикації (Didukh 2012). Це означає, що ми оцінюємо не показники зовнішніх чинників (вміст тих чи інших речовин), а реакцію рослинного покриву на вплив зовнішніх факторів, тобто зворотні зв'язки, відповідь екосистеми на зовнішній вплив.

Топологічні дослідження мають різноплановий характер, що прослідковується у наявній системі категоризаційних понять та методичних підходів їх виділення і аналізу. Мета роботи полягала в удосконаленні понятійного апарату та подальшій розробці методів дослідження топологічної оцінки біотопів, які відпрацьовуються нами на прикладі Дністровського каньйону.

## МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

В аспекті топологічних досліджень рослинного покриву Дністровський каньйон є вдалим модельним об'єктом, що обумовлено високим ступенем його топологічної диференціації угруповань.

Польові дослідження топологічної диференціації біотопів проводилися на основі закладання еколого-ценотичних профілів. Попередньо відбувалося візуальне рекогносцирування місцевості і оцінювалася рельєфно-ландшафтна приналежність угруповань в межах різних форм рельєфу, схематичне картування схилів протилежного берега каньйону та присвоєння номерів виділам (ланкам) відповідних умовних екомер з відміткою на карті масштабом 1:10000. Наступний етап полягав у закладанні й описуванні еколого-ценотичних профілів вздовж певного градієнту, які формують окремий тип мезокомбінації, із географічною прив'язкою за допомогою GPS-навігатора. Для отримання репрезентативних даних в умовах неоднорідності форм рельєфу на схилах необхідно закладати якомога більше еколого-ценотичних профілів, що включають різні мікро- та мезокомбінації.

Рівню мікрорельєфу у межах схилів відповідають поєднання (мікрокомбінації) рослинних угруповань та їх фрагментів на скелястих обривах, виступах з численними полицьками, брилами, а у заплаві – набору мікропоясів рослинності вздовж берега річки. Рівню мезорельєфу відповідають мезокомбінації, які у межах ландшафту виокремлювалися на плакорній частині (не була об'єктом даного дослідження), схилів та заплавної частини, рівню макрорельєфу відповідає набір рослинних ценозів (біотопів) у межах ландшафту, що включає всі елементи рельєфу від плакорів, схилів долини річки, заплави і русла, які пов'язані між собою як парагенетичні просторові компоненти.

Топологічні одиниці – мікро-, мезокомбінації – не мали стандартних розмірів опису пробних ділянок, оскільки в умовах гетерогенності ландшафтних умов в межах каньйону їхній розмір та форма сильно варіюють, але вони прив'язувалися до контурів фітоценозів, і їх пробні ділянки відповідали стандартам опису рослинних угруповань. В межах закладених 45 еколого-ценотичних профілів було здійснено 622 геоботанічні описи (Rozenblit 2020a). Описи трав'яних угруповань виконували на ділянках  $5 \times 5$  м, наскельних – не менше  $10 \text{ м}^2$ , лісових ценозів –  $25 \times 25$  м, а чагарникових –  $10 \times 10$  м.

Камеральний етап обробки зібраного матеріалу полягав у виділенні та проведенні типізації екомер (Didukh *et al.* 2015, Didukh *et al.* 2016b, Didukh & Rozenblit 2017, Didukh *et al.* 2018, Rozenblit 2020b). Алгоритм операцій передбачав наступні дії:

1. Формування геоботанічної бази даних у програмі Turboveg. Крім зроблених нами польових описів, для відображення усього фітоценотичного різноманіття також використовувалися опубліковані раніше геоботанічні дані (Korotchenko & Didukh 1997, 2003, Didukh & Vacheniak 2018, Abduloeva & Didukh 1999, Abduloeva 2002, Kozak 2012, Onyshenko 2009, Vasheniak 2013, Eliáš 2017, Hrivnák *et al.* 2019, Goncharenko *et al.* 2020). Потім на основі програми JUICE 7.0. та кластерного методу двостороннього аналізу індикаторних видів Modified TWINSpan Classification (Roleček *et al.* 2009) розроблялася класифікація рослинності. Для ідентифікації синтаксонів використовували зведення Л. Муцини (Mucina *et al.* 2016) та «Продромус рослинності України» (Dybuna *et al.* 2019), а для біотопів – роботи Я.П. Дідуха з колегами (Didukh *et al.* 2011, 2016a, 2020).

2. За результатами проведеного порівняльного аналізу закономірностей розподілу угруповань в межах мезокомбінації (екологічного ряду) та синфітоіндикаційної їх оцінки, здійснювалася типізація встановлених поєднань в межах мезокомбінації відповідно до методичних підходів симфітосоціологічного напрямку (Tüxen 1973, 1978, Géhu 1986, Holub & Chorbadze 1991, Rivas-Martínez 2005, Izho 2014, Chalumeau & Bioret 2013). Виділені синтаксони розміщувалися у вигляді таблиці із інформацією про ландшафтну приналежність, протяжність, гео-топологічні характеристики. За змістом

та формою така таблиця відповідає типовій синоптичній фітоценотичній, але замість назв видів у рядки заносять назви угруповань (синтаксонів) з бальним траплянням кожного в межах конкретного екологічного ряду, який вноситься у стовпчики таблиці. В процесі порівняння екологічних рядів виокремлюють групу подібних профілів, що дає можливість виділити стійкі поєднання угруповань – сигма-синтаксони (Tüxen 1973, 1979, Géhu 1986, 1991, Rivas-Martínez 2005). В даному розумінні екомера виділяється на основі однотипних, закономірно повторювальних екологічних рядів та геосерій, до складу яких входять ценози різного розміру та синтаксономічного вираження. Назва присвоюється на основі аналізу всього ряду ланок (фітоценозів), де виділяються специфічні або домінуючі синтаксони, характерні для даної екомери, відповідно до симфітосоціологічної номенклатури (Izco 2014, Rozenblit 2020a). Із групи закладених еколого-ценотичних профілів екомери у межах мезокомбінацій (схилової та заплавної частини долини річки) типізуються за характером рослинності: петрофітно-трав'яні, та чагарниково-лісові. Кожна із екомер характеризується типологічною контрастністю і екологічною приналежністю. Назва присвоюється за переважаючим чи характерним синтаксоном, який найбільш повно відображає специфіку еколого-ландшафтних умов.

3. За методикою синфітоіндикації (Didukh & Plyuta 1994, Didukh *et al.* 2011, Didukh 2012, Didukh & Budzhak 2020) проводилася екологічна бальна оцінка синтаксонів, біотопів. Для оцінки екологічної диференціації використано метод PCA-ординації у програмі JUICE з інтегрованим програмним пакетом R-проект (Hill & Gauch 1980). Статистичний аналіз та розрахунки екологічних амплітуд угруповань проведено в програмі STATISTICA 6.0. та Past з урахуванням середньостатистичного сигма-відхилення ( $\pm 2$  сигми) від показників середніх значень. «Теплові» кореляційні матриці побудовано у програмі Past на основі розрахунку коефіцієнтів Пірсона (Hammer *et al.* 2001, Shamray & Zadorozhnyi 2010).

4. На основі отриманих бальних середніх значень синтаксонів розраховувалися фонові (референтні) показники для екомер (мезокомбінацій), а також допустимі межі їх відхилень. Ця операція трактується як використання лінеаризаційного підходу, що дозволяє уникати ситуації, коли значення розрахунків залежать від величини вибірки описів, яка для різних синтаксонів може значно відрізнятись. Ступінь відмінності між мезокомбінаціями оцінювався на основі формули розрахунку нормованого відхилення для різниці між середніми значеннями  $t = \frac{x_1 - x_n}{\sqrt{\sigma_1^2 + \sigma_n^2}}$ , ( $t > 3$  при достовірності – 100%,  $t > 2,58$  – 99%,  $t > 1,96$  – 95%,  $t > 1,65$  – 90%, а нижче різниця є недостовірною (Rokitskiy 1973, Shamray & Zadorozhnyi 2010).

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Поєднання біотопів Дністровського каньйону від плакорних ділянок до русла ми розглядаємо як макрокомбінацію, у складі якої виділено чотири мезокомбінації: плакор, схили берегів ріки, заплава та русло. Предметом досліджень були дві мезокомбінації – схили берегів та заплава, що характеризують особливості каньйону.

За типом рослинності мезокомбінації схилів та заплав представлені чагарниково-лісовим та петрофітно-трав'яним, у межах яких біотопи розподіляються відповідно до експозиції та літо-морфологічної структури схилів, тобто за сукупністю екологічних факторів. Реально на профілі серед лісових масивів можуть траплятись трав'яні біотопи, а серед трав'яних – осередки лісів та чагарників кущів, що трактується як анклав іншого типу екомер. Включення до екомери лісового чи трав'яного типу іншого типу біотопу (наприклад, скель) можливо лише тоді, коли вони не формують самостійний ряд, а є характерним елементом схилу і розглядаються як певна ланка. Кожен із типів мезокомбінацій представлений певним набором біотопів, розподіл яких визначається градієнтом зміни одного чи кількох екологічних факторів і трактується як екологічний ряд. Хоча кількісні показники екофакторів визначаються на основі

методики синфітоіндикації, однак загальна картина розташування вимальовується на основі положення їх по відношенню до елементів рельєфу та один по відношенню до іншого.

На основі оцінки всього різноманіття біотопів проведено їхню типізацію, фітоіндикаційний аналіз та запропоновано назви сигма-синтаксонів. У межах Дністровського каньйону різноманіття екомер представлено 16 геосигметумами (Rozenblit 2020a,b) (APPENDIX 1, 2, 3).

Кожна екомера формується із певної кількості еколого-ценотичних профілів. Участь синтаксона в межах тієї чи іншої екомери представлено у відсотковому співвідношенні його трапляння до показників трапляння інших синтаксонів і оцінено у 6-бальній шкалі: + – поодинокі, I – 1–20 %, II – 21–40 %, III – 41–60 %, IV – 61–80 %, V – 81–100 %. Номінацію екомер проведено за характерним синтаксоном, наприклад, *Poetosigmatum versicoloris*. Характеристика екомер включає наступну інформацію: поширення, ландшафтна характеристика, склад, центична структура та екологічні умови. Для прикладу, нами розглянуто екомеру петрофітно-трав'яної геосерії (сигма-асоціація *Poetosigmatum versicoloris*) (FIGURE 2) та чагарниково-лісової геосерії (сигма-асоціація *Corno-Quercetosigmatum*) (FIGURE 3). Екомери заплави описано п'ятьма сигма-синтаксонами: *Typhetosigmatum angustifoliae*, *Bolboschoenosigmatum maritimi*, *Eleocharitetosigmatum palustris* – трав'яного типу та чагарниково-лісового – *Salicetosigmatum purpureae*, *Rubocaesii-Amorphosigmion fruticosae*. Детальну характеристику екомер заплавного типу Дністровського каньйону наведено у попередній публікації (Rozenblit 2020a), тому тут використано отримані дані для порівняння.

### Екомера *Poetosigmatum versicoloris*

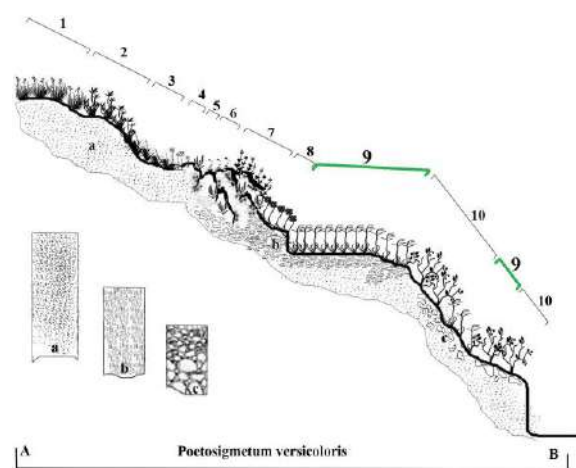
*Поширення та ландшафтна характеристика.* Угруповання, що формують дану геосигмету, включають набір ланок, приурочених до схилів значної крутизни (від 45° до 75°–90°) південної експозиції на карбонатних відкладах, середня частина яких зазвичай закінчується обривом (FIGURE 2). В таких умовах відбуваються процеси акумуляції дрібно-уламкового матеріалу, площинний змив та сильна ерозія, де ґрунти змиваються. У верхній частині схилу на лесових породах вони представлені змитими чорноземами чи сірими лісовими ґрунтами, в середній частині на вапняках – змитими рендзинами й літосолями. Екомера характеризується трав'яно-петрофітним типом рослинності, що відповідає рангу мезокомбінації та включає поєднання угруповань петрофітної та криптогамної рослинності рангу мікрокомбінацій. Чагарникові ценози в складі даної екомери розглядаються нами як анклав, що не формують окремий екологічний ряд.

*Склад та структура.* Для даної сигма-асоціації характерний наступний склад синтаксонів: більшу частину приплакорної ділянки (крутизною до 20°) з протяжністю схилу до 10 м займають ценози *Botriochloetum ischaemi* (E:2.126) та угруповання з домінуванням *Festuca valesiaca*, *F. rupicola* (E:2.123). У зниженнях рельєфу трапляються угруповання *Carici praecocis-Thymetum marschalliani* (E:2.123). На денудованих крутих схилах сухих освітлених відслонень, місцями при наявності щербенистих та елювіальних відкладів, на карбонатах, вапнякових дрібноземах поширені ценози *Galio campanulatae-Poion versicoloris*, зокрема угруповання типової асоціації *Poetum versicoloris* та субасоціації *Poetum versicoloris elytrigietosum intermediae* (E:4.21). Нижче по схилу над обривом зафіксовано невеликі ділянки угруповань *Melico transylvanicae-Lembotropetum nigricantis* (E:4.211). Середня частина схилу закінчується стрімким обривом до 90° крутизни та 18–25 м висоти, де відмічається нашарування карбонатних силурійських та тріасових порід. Як анклав, при основі схилів вузькою смугою тягнуться чагарникові ценози, що представлені асоціацією *Swido sangunei-Crataegetum leiomonogynae* (F:3.22).

Біля підніжжя схилу за умов накопичення делювіально-колювіальних відкладів формуються зарості *Salix cinerea* L., *Amorpha fruticosa*, яка останніми роками активно поширюється.

У складі цієї екомери наявні мікрокомбінації карбонатних відслонень сарматських вапняків (кам'яні брили до 4–9 м), що характеризуються поєднанням угруповань *Aurinio saxatilis-Allietum podolici*, *Schivereckio podolicae-Seselietum libanotidis*, *Thymo sibthorpii-Seselietum hippomaranthrae* (E:4.31), а на обривах – *Asplenietum trichomano-rutae-murariae*, *Aspicillion calcareae*, *Caloplacion decipientis* (H:2.11).

**Екологічні умови.** Ця екомера є найбільш специфічною, оригінальною, оскільки угруповання союзу *Galio campanulatae-Poion versicoloris* поширені лише у долині Дністра. У її складі багато рідкісних видів та наявні рідкісні ценози.



**РИСУНОК 2.** *Poetosigmatum versicoloris*. АВ – мезокомбінація схилу; а – чорноземні ґрунти на лесових породах; б – рендзини; с –літосолі.

**FIGURE 2.** *Poetosigmatum versicoloris*. АВ – slope mesocombination; а – chernozem soils on loess rocks; б – rendzyny; с – lithosols.

Синтаксони (у дужках – код біотопу): 1 – *Festucion valesiacaе* (E:2.123); 2 – *Botriochloetum ischaemi* (E:2.126); 3 – *Thymo marschalliani-Caricetum praecocis* (E:2.123); 4 – *Schivereckio podolicae-Seselietum libanotidis* (E:4.31); 5 – *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* (H:2.11); 6 – *Thymo sibthorpii-Seselietum hippomaranthrae* (E:4.31); 7 – *Aurinio saxatilis-Allietum podolici* (E:4.31); 8 – *Melica transylvanicae-Lembotroposum nigricantis* (E:4.211); 9 – *Poetum versicoloris typicum* (E:4.21); 10 – анклави чагарникових біотопів *Swido sanguinei-Crataegetum leiomonogynae* (F:3.22). Діагностичний синтаксон *Poetum versicoloris typicum* (E:4.21) виділено зеленим кольором.

В даних умовах рослинність добре збережена і завдяки високій крутизні схилів захищена від антропогенного впливу. Поєднання ценозів у складі цієї екомери представляє собою літогенно-петрофітний екологічний ряд. Аналіз екологічних факторів (FIGURE 3) екомери показав, що за показниками едафічних факторів бальні значення вологості ґрунту (Hd) коливаються в діапазоні 7,6–9,2 балів, оптимум складає – 8,5 балів, характерні для угруповань *Botriochloetum ischaemi* та *Aurinio saxatilis-Allietum podolici*. Змінність зволоження (fH) (4,5–6,75) для скельних та чагарників різко контрастує по відношенню до інших. Показники сольового режиму (Sl) та кислотності (Rc) знижуються від плакорної ділянки до підніжжя схилів, а вміст карбонатів (Ca) від центральної частини схилів (виходів вапняків) вгору і вниз. Найтеплішою (Tm, Cr) є центральна частина випуклих схилів. Континентальність, омброрежим та освітлення, хоча і мають однакові показники, але чагарники різко контрастують і вибиваються із цього ряду.



### Екомера *Corno-Quercetosigmetum*

Поширення та ландшафтна характеристика. Мезокомбінація характерна для південних крутих 45–60° схилів, нижня частина яких закінчується крутим обривом висотою понад 10 м. Даний тип екомери має обмежене поширення та трапляється фрагментарно (FIGURE 4).

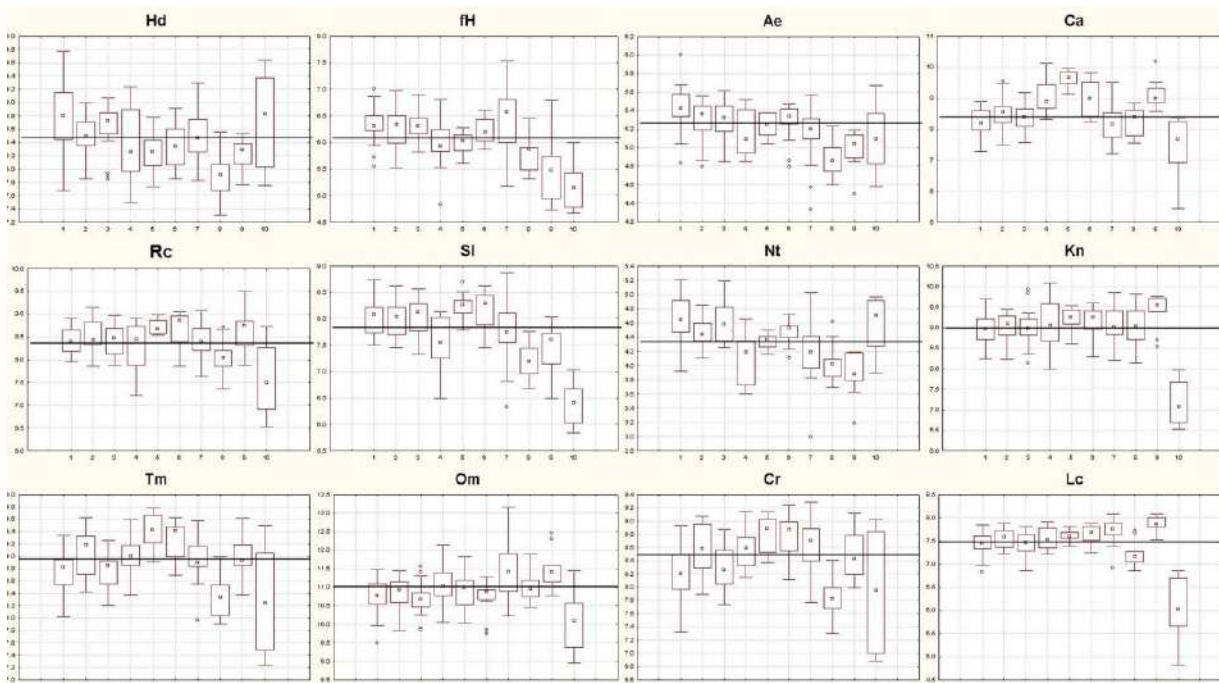


РИСУНОК 3. Діаграма розмаху (боксплот) синфітоіндикаційної оцінки біотопів екомери *Poetosigmetum versicoloris*.

Синтаксони (у дужках – код біотопу): 1 – *Thymo marschalliani-Caricetum praecocis* (E:2.122); 2 – *Botriochloetum ischaemi* (E:2.126); 3 – *Festucion valesiacae* (E:2.123); 4 – *Poetum versicoloris* (E:4.21); 5 – *Melica transylvanicae-Lembotroposum nigricantis* (E:4.21); 6 – *Thymo sibthorpii-Seselietum hippomaranthrae* (E:4.31); 7 – *Aurinio saxatilis-Allietum podolici* (E:4.31); 8 – *Schivereckio podolici-Seselietum libanotitis* (E:4.31); 9 – *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* (H:2.11); 10 – анклав чагарникових біотопів *Swido sanguinei-Crataegetum leiomonogynae* (F:3.22).

Примітка. Тут і на Рисунках 5, 6, 7 та у Таблиці 1, 2, 3 позначено екологічні фактори: Hd – вологість; fH – змінність зволоження; Ae – аерація ґрунту; Nt – доступність форм азоту; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим; Ca – доступність до сполук карбонатів; Tm – терморезим; Om – омброрезим; Kn – континентальність; Cr – криоклімат; Lc – світловий режим.

FIGURE 3. Phytosignification assessment of biotopes characterizing the *Poetosigmetum versicoloris* ecomere.

Syntaxa (in brackets – habitat code): 1 – *Thymo marschalliani-Caricetum praecocis* (E:2.122); 2 – *Botriochloetum ischaemi* (E:2.126); 3 – *Festucion valesiacae* (E:2.123); 4 – *Poetum versicoloris* (E:4.21); 5 – *Melica transylvanicae-Lembotroposum nigricantis* (E:4.21); 6 – *Thymo sibthorpii-Seselietum hippomaranthrae* (E:4.31); 7 – *Aurinio saxatilis-Allietum podolici* (E:4.31); 8 – *Schivereckio podolici-Seselietum libanotitis* (E:4.31); 9 – *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* (H:2.11); 10 – анклав чагарникових біотопів *Swido sanguinei-Crataegetum leiomonogynae* (F:3.22).

Note. Here, and in Figures 5, 6, 7 and Tables 1, 2, 3 the environmental factors are designated: Hd – soil humidity; fH – damping variability; Ae – soil aeration; Nt – accessibility to nitrogen compounds in soil; Rc – soil acidity; Sl – salt regime; Ca – accessibility to carbonate compounds in soil; Tm – thermal climate; Om – climate humidity (ombroregime); Kn – climate continentality; Cr – cryoclimate; Lc – light.

Склад та структура. Більшу частину схилу займають угруповання асоціації *Corno-Quercetum* (G:1.213) з домішками *Quercus robur* та *Carpinus betulus*. Фрагментарно у середній частині трапляються угруповання асоціації *Tilio cordatae-Carpinetum*

(G:1.215) та угруповання союзу *Melico-Tilion platyphyllis* (G:1.232). В улоговинах, де накопичується органіка, відмічаються угруповання *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris* (G:1.231). Нижню частину схилу формують стрімкі схили, складені девонськими вапняками та представлені петрофітними угрупованнями класу *Asplenietea* (H:2.11). Біля урізу води формуються угруповання *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F:5.112). Досить характерними для даного типу екомери є чагарникові угруповання. У верхів'ях схилу вниз по катені під обривами на колюв'яльних відкладах формуються ценози *Prunetum spinosae* (F:3.212).

Також у верхній та середній частині схилу на відкритих опуклих ділянках відмічені чагарникові ценози з *Cornus mas*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum lantana*, *Sorbus torminalis*, *Malus praecox*, *Pyrus communis*, *Swida sanguinea*, *Rosa* sp., *Crataegus* sp. представлених асоціацією *Rahmno-Cornetum sanquenei* (F:3.134). Подекуди на стрімчаках зростає *Cotinus coggygia* (F:3.213).

**Екологічні умови.** Угруповання даної мезокомбінації в цілому характеризуються досить гетерогенними умовами, про що свідчать значні коливання амплітуд за факторами Hd, fH, Sl, Nt, Ae та Ca, але для лісів вони більш-менш стабільні і вузькі (FIGURE 5). Референтні значення даних факторів відповідають семіевтрофним, мезофітним умовам, проте ці показники дещо знижуються на відкритих, випуклих ділянках виходів вапнякових порід.

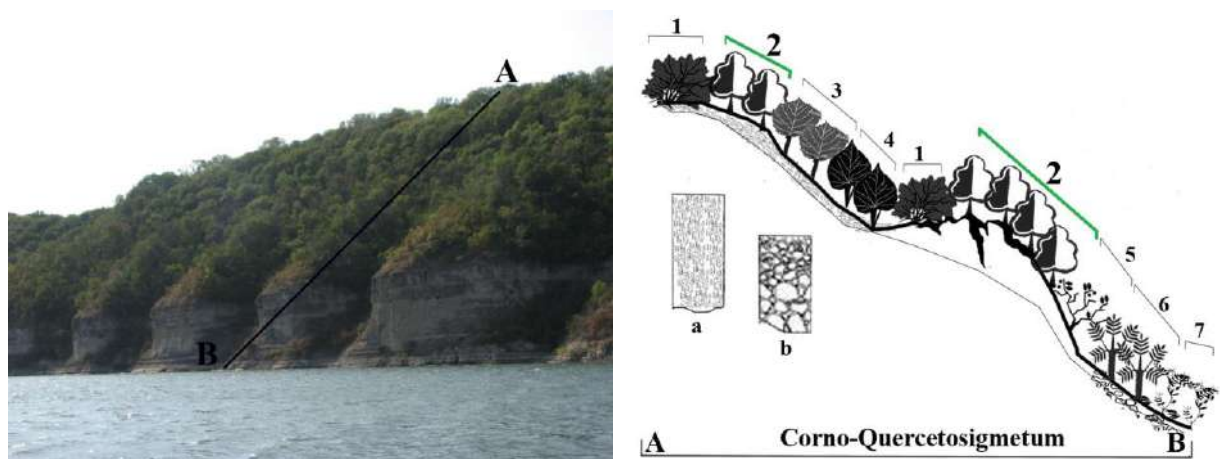


РИСУНОК 4. *Corno-Quercetosigmatum*. АВ – мезокомбінація схилу; а – сірі-лісові ґрунти та рендзини; б – колювій.

Синтаксони (у дужках – код біотопу): 1 – *Rhamno-Cornetum* (F:3.134).; 2 – *Corno-Quercetum* (G:1.213); 3 – *Melico-Tilion platyphyllis* (G:1.232); 4 – *Tilio cordatae-Carpinetum* (G:1.215); 5 – *Prunetum spinosae* (F:3.212).; 6 – *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris* (G:1.231).; 7 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F:5.112). Діагностичний синтаксон *Corno-Quercetum* (G:1.213) виділено зеленим кольором.

FIGURE 4. *Corno-Quercetosigmatum ecomere*. АВ – mesocombination of the slope; а – gray forest reedy soils; б – colluvium.

Syntaxa (in brackets - habitat code): 1 – *Rhamno-Cornetum* (F:3.134).; 2 – *Corno-Quercetum* (G:1.213); 3 – *Melico-Tilion platyphyllis* (G:1.232); 4 – *Tilio cordatae-Carpinetum* (G:1.215); 5 – *Prunetum spinosae* (F:3.212).; 6 – *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris* (G:1.231).; 7 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F:5.112). Diagnostic syntaxon *Corno-Quercetum* (G:1.213) selected by green colour.

Найсухіші умови (9–10 балів) характерні для чагарників *Rahmno-Cornetum sanquenei*, *Prunetum spinosae*, найвищі значення за фактором змінності зволоження – для ценозів *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*, що мають найнижчу кислотність та аерацію. За показниками Тm та Кп вони більш-менш. схожі, і їхні значення коливаються у незначних межах (1,5 бала). Однак за показниками Са та Om чагарникові ценози різко

відрізняються від лісових і більше адаптовані до цих умов. Відтак за кліматичних змін лісові ценози можуть скоротити свої площі або бути втраченими.

### Екологічна оцінка екомер

Одним із методів екологічної оцінки екомер (описаних 16 сигма-синтаксонами) мезокомбінацій схилів та заплави є порівняння взаємозалежностей між показниками різних екологічних факторів. Екологічна оцінка екомер проведена за методикою синфітоіндикації (Didukh *et al.* 2011) з подальшим статистичним опрацюванням (середнє значення – MED та квадратичне відхилення –  $\sigma$ ) (TABLE 1). На основі отриманих даних, наступний етап полягав у встановленні взаємозалежностей між показниками різних екологічних факторів, що знайшло відображено за допомогою «теплових» кореляційних матриць (FIGURE 6) (Hammer *et al.* 2001, Leontyev 2007, Shamray & Zadorozhnyi 2010), а також оцінки ролі кожного із факторів, що підтверджено методом PCA-ординації (FIGURE 7).

Аналіз кореляційних зв'язків екологічних факторів для усього біотопічного різноманіття каньйону чітко відображає диференціовальну роль у їх ландшафтному розподілі, що проілюстровано на теплових матрицях (FIGURE 6) для кожного типу екомер. Якісна відмінність зображень свідчить про те, що у різних типах угруповань, тобто екомер, залежність між показниками екофакторів різна і, судячи із концентрації та розмірності кліцець, вона найбільш тісна у межах чагарниково-лісових екомер, що свідчить про високу ценотичну роль угруповань цього типу і залежність від специфіки умов існування.

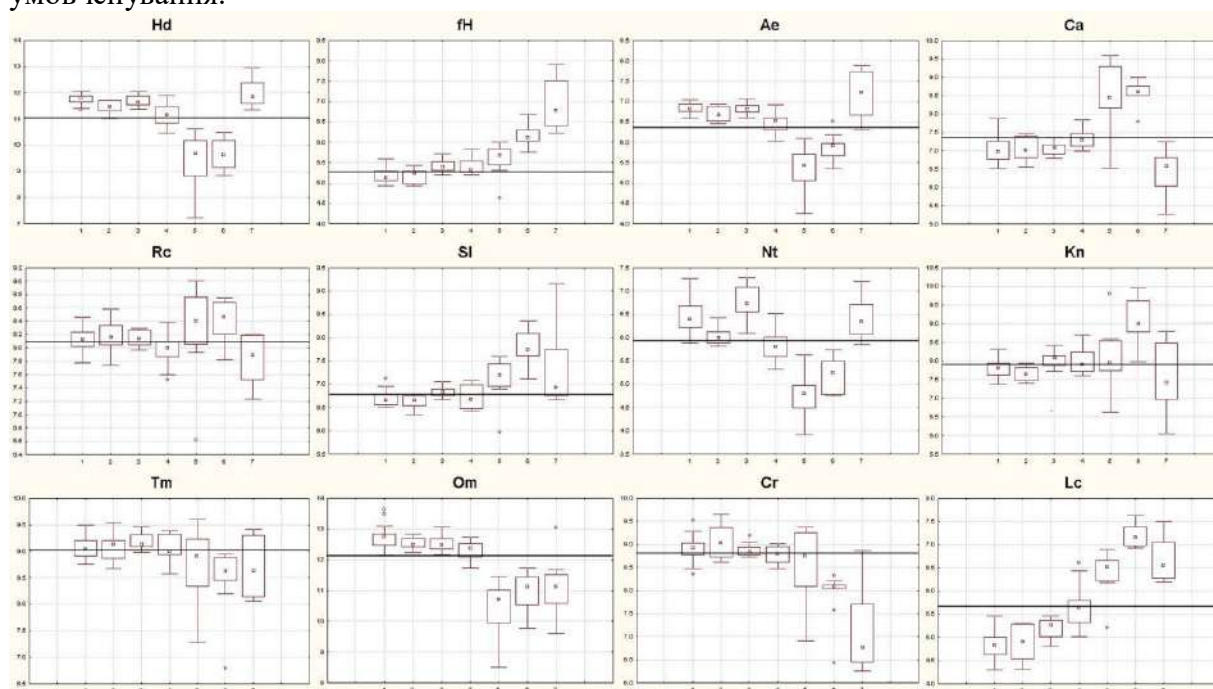


РИСУНОК 5. Діаграма розмаху (боксплот) синфітоіндикаційної оцінки біотопів екомери *Corno-Quercetosigmetum*.

Синтаксони (у дужках – код біотопу): 1 – *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris* (G:1.231); 2 – *Tilio cordatae-Carpinetum* (G:1.215); 3 – *Melico-Tilion platyphyllis* (G:1.232); 4 – *Corno-Quercetum* (G:1.213); 5 – *Rhamno-Cornetum* (F:3.134); 6 – *Prunetum spinosa* (F:3.212); 7 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F:5.112).

FIGURE 5. The synphytoindicative assessment of biotopes of the ecomera *Corno-Quercetosigmetum*.

Syntaxa (in brackets - habitat code): 1 – *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris* (G:1.231); 2 – *Tilio cordatae-Carpinetum* (G:1.215); 3 – *Melico-Tilion platyphyllis* (G:1.232); 4 – *Corno-Quercetum* (G:1.213); 5 – *Rhamno-Cornetum* (F:3.134); 6 – *Prunetum spinosa* (F:3.212); 7 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F:5.112).

Екомери заплавл характеризуються суттєвою відмінністю і тут проявляється взаємозалежність між показниками окремих груп екофакторів, а екомери петрофітно-трав'яних геосерій відображають слабкішу взаємозалежність, проте, як видно із розташування їх на [FIGURE 7](#), вони досить залежать від впливу окремо діючих екофакторів. Найвищі показники прямолінійної кореляційної залежності для екомер петрофітно-трав'яних геосерій ([FIGURE 6A](#)) спостерігаються між показниками Ae-Sl, Kn-Tm, Kn-Ca, Tm-Ca, тоді як оберненолінійна залежність відмічається для факторів Hd-Kn, Hd-Rc, Hd-Tm, Hd-Ca, Ae-Cr, Cr-Sl, Om-Sl. Загалом, витримується загальна корелятивна закономірність між екофакторами, разом з тим, показники факторів Ca, Sl та Kn хоча й і не відіграють диференціююче значення для екомер даного типу, проте тісно корелюють із провідними факторами. Для екомер чагарниково-лісових геосерій спостерігається кореляційна закономірність, що має суттєві відмінності із екомерами петрофітно-трав'яного типу. У прямолінійній залежності знаходяться фактори Hd-Ae, Hd-Cr, Hd-Tm, Ae-Cr, Ae-Tm Om-Fh, Om-Nt, Tm-Cr, Kn-Sl, Kn-Rc, Sl-Rc, що свідчить про вологостабілізуючу функцію лісів.

Оберненолінійна залежність відмічається для факторів Hd-Fh, Hd-Nt, Hd-Om, Ae-Nt, Ae-Om, Fh-Cr, Nt-Cr, Tm-Nt, Cr-Om, Om-Tm. Така залежність відображає чутливість до фактору омброрежиму, який хоча й не відіграє диференціальне значення для екомер лісового типу, проте є досить залежним від основної групи екологічних факторів. Кореляційна залежність екологічних факторів екомер в межах заплави є досить подібною до попереднього типу. Витримується тісна прямолінійна залежність між факторами Hd-Ae, Hd-Rc, Hd-Om, Hd-Ca, Hd-Sl, Ae-Rc, Ae-Sl, Ae-Om, Fh-Tm, Rc-Om, Rc-Ca, Rc-Sl, Om-Ca.

Обернена залежність відмічається для факторів Fh-Cr, Tm-Nt, Cr-Ca, Tm-Nt, Ca-Cr, Tm-Cr. Аналіз кореляційних залежностей чітко відображає диференціююче значення фактору Hd в межах мезокомбінації заплави.

На основі ординаційного аналізу головних компонент (PCA) встановлено, що провідними екологічними факторами для екомер трав'яного типу є показники факторів терморезиму та омброрежиму, тоді як показники кріорежиму та доступ до вмісту азотних сполук – для екомер лісового типу. Для екомер в межах заплави диференціююче значення відіграють показники змінності зволоження ґрунтів (fH), вологості (Hd) та аерації (Ae). Показники континентальності, кислотності ґрунтів, доступність вмісту карбонатів (Ca) та сольових сполук в ґрунті (Sl) відіграють найменшу диференціальну функцію, що пов'язано з літологічною структурою каньйону, материнською породою якого виступають карбонатні породи (доломіти, крейда, вапняки).

Наступним етапом наших досліджень стало проведення розрахунків, що відображають ступінь диференціації представлених екомер. Оскільки екомери включають різні типи угруповань, то амплітуди екологічних показників є досить широкими, тому зрозуміло, що їх відмінність за середніми значеннями буде невелика. Із наведених розрахунків видно, що чітко виділяється три типи екомер (1–5, 6–11 та 12–16), які за показниками більшості факторів мають високе значення нормованого відхилення ( $t$ ) від середніх значень ([APPENDIX 4](#)).

Найвищі показники, тобто найбільшу диференційну роль, відіграють гідрорежим, багатство ґрунту (вологість та вміст нітрогенів) та кліматичні фактори (кріо-, континентальність та омброрежим), натомість хімічні фактори (кислотність, сольовий режим) не мають диференційного значення, оскільки угруповання формуються на збагачених карбонатами ґрунтах.

ТАБЛИЦЯ 1. Бальні показники синфітоіндикаційної оцінки екомер (середні значення та квадратичні відхилення) за провідними екологічними факторами.

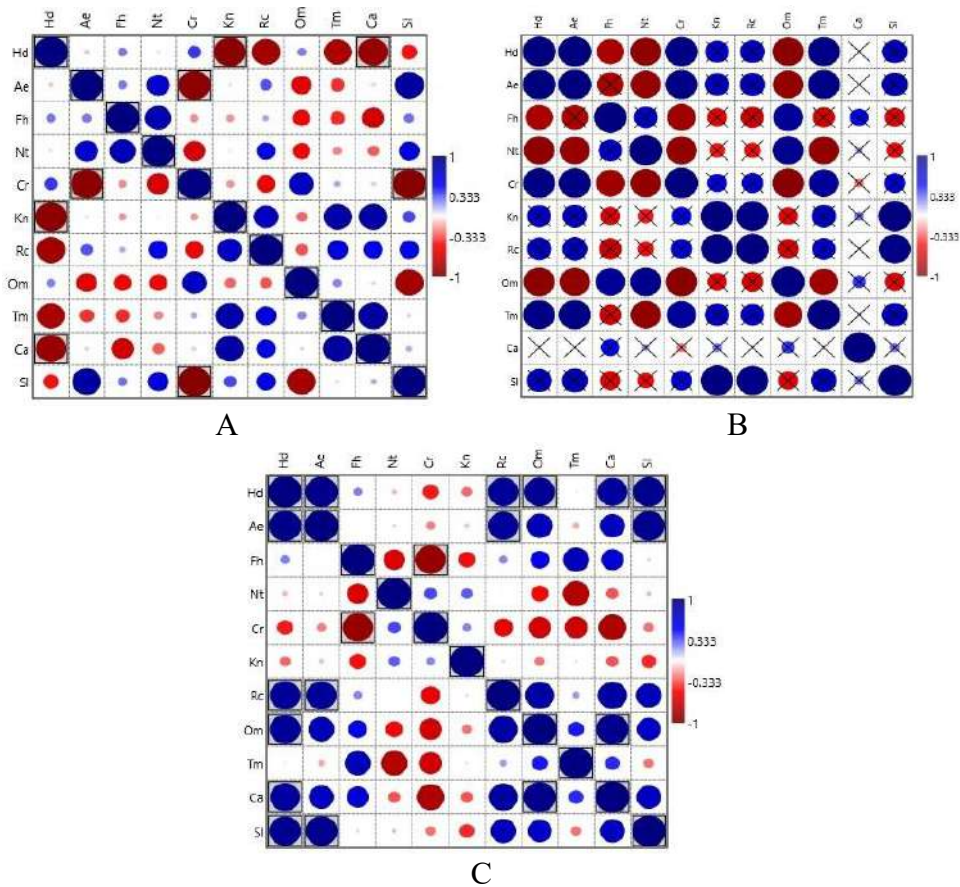
TABLE 1. Score indicators of synphytoindicative assessment of ecomers (mean values and squared deviations) according to leading ecological factors.

Екологічні фактори		Hd	Fh	Ae	Sl	Rc	Ca	Nt	Tm	Kn	Cr	Om
Нумерація екомер												
1	A, (x)	8.56	6.10	5.28	7.82	8.45	8.66	4.37	8.95	9.04	8.47	11.01
	$\sigma$	0.58	0.31	0.27	0.36	0.19	0.57	0.35	0.34	0.23	0.33	0.26
2	A, (x)	8.95	6.18	5.31	7.71	8.45	8.36	4.57	8.88	8.84	8.51	11.26
	$\sigma$	0.82	0.36	0.30	0.40	0.17	0.56	0.53	0.23	0.40	0.30	0.41
3	A, (x)	8.82	6.29	5.47	7.76	8.31	8.04	4.65	8.70	8.85	8.21	10.76
	$\sigma$	0.71	0.13	0.31	0.17	0.03	0.34	0.29	0.28	0.22	0.26	0.07
4	A, (x)	8.77	6.35	5.28	7.82	8.49	8.28	4.68	8.90	8.98	8.48	10.91
	$\sigma$	0.72	0.37	0.12	0.15	0.10	0.18	0.22	0.16	0.20	0.25	0.41
5	A, (x)	8.14	6.22	5.43	8.04	8.58	8.73	4.75	9.00	9.11	8.21	10.88
	$\sigma$	1.23	0.31	0.16	0.22	0.24	0.50	0.41	0.26	0.31	0.49	0.34
6	A, (x)	11.74	5.10	6.84	6.62	8.00	6.91	6.52	8.90	7.75	8.74	12.76
	$\sigma$	0.14	0.14	0.08	0.13	0.16	0.09	0.16	0.12	0.28	0.13	0.13
7	A, (x)	11.66	5.14	6.79	6.64	8.06	6.95	6.47	8.98	7.74	8.84	12.61
	$\sigma$	0.16	0.12	0.09	0.12	0.15	0.12	0.29	0.14	0.21	0.16	0.10
8	A, (x)	11.49	5.47	6.69	6.84	8.02	6.96	6.69	8.93	7.85	8.73	12.37
	$\sigma$	0.51	0.30	0.29	0.26	0.11	0.35	0.80	0.13	0.19	0.22	0.35
9	A, (x)	11.09	5.35	6.43	6.79	8.13	7.40	5.98	9.02	7.93	8.83	12.10
	$\sigma$	0.97	0.17	0.62	0.19	0.11	0.62	0.77	0.17	0.19	0.18	0.95
10	A, (x)	10.44	5.53	5.92	6.65	7.74	7.43	5.21	8.74	7.98	8.58	11.74
	$\sigma$	0.74	0.36	0.46	0.45	0.69	0.91	0.47	0.37	0.31	0.24	0.89
11	A, (x)	10.69	5.55	6.15	6.75	7.83	7.44	5.45	8.79	8.00	8.64	11.98
	$\sigma$	0.71	0.41	0.49	0.15	0.62	0.21	1.06	0.35	0.07	0.26	0.22
12	A, (x)	13.79	7.79	8.37	8.42	7.92	6.03	6.55	8.49	8.38	7.67	10.88
	$\sigma$	0.96	0.96	0.67	0.22	0.17	0.30	0.24	0.51	0.26	0.50	0.43
13	A, (x)	13.65	8.10	8.05	8.28	7.95	6.03	6.47	8.17	8.27	7.31	10.92
	$\sigma$	1.06	0.73	0.44	0.45	0.12	0.47	0.23	0.32	0.16	0.31	0.41
14	A, (x)	14.03	6.78	8.96	8.10	8.02	6.11	6.34	8.37	8.26	7.60	11.20
	$\sigma$	1.47	0.77	1.78	0.50	0.36	0.42	0.39	0.28	0.37	0.31	0.37
15	A, (x)	13.18	7.00	7.68	7.41	7.86	6.02	6.45	8.39	8.09	7.09	11.32
	$\sigma$	0.32	0.42	0.32	0.35	0.30	0.22	0.08	0.18	0.41	0.21	0.17
16	A, (x)	12.83	7.00	7.40	7.28	7.84	6.12	6.40	8.48	7.89	7.08	11.19
	$\sigma$	0.29	0.42	0.18	0.23	0.28	0.29	0.11	0.23	0.21	0.21	0.07

$\sigma$  – квадратичне відхилення; A, (x) – середнє значення бальних показників екофакторів.

$\sigma$  – quadratic deviation; A – mean value of indicators of ecofactors.

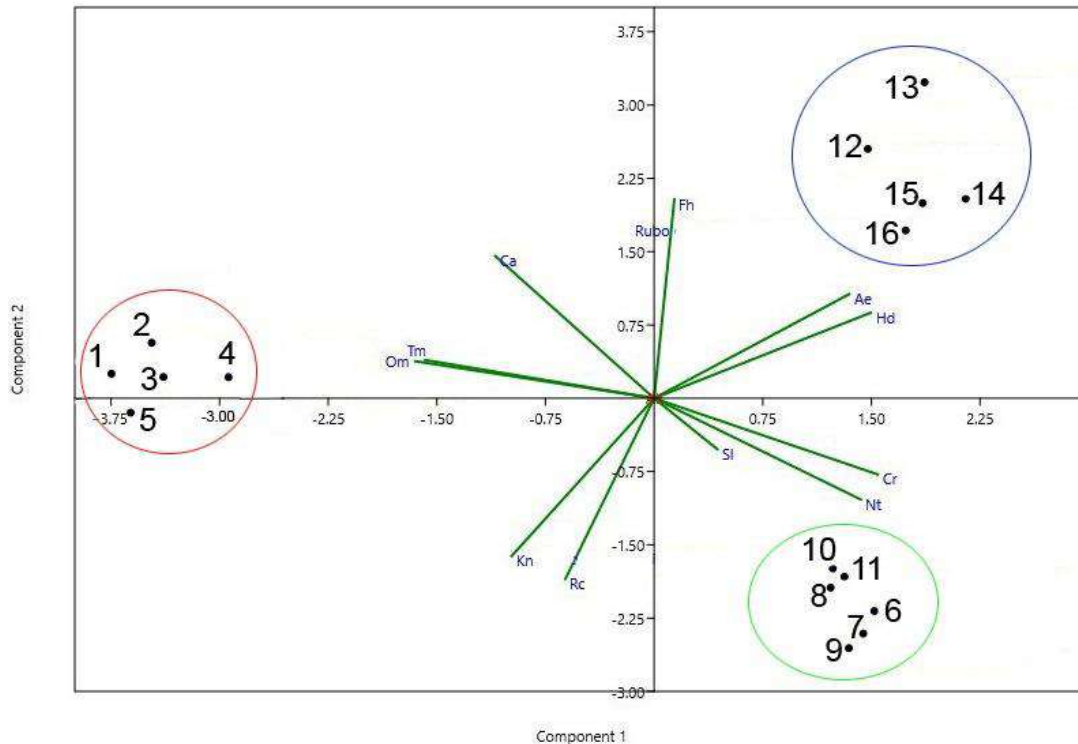
Нумерація екомер (Number of ecomers): 1 – *Poetosigmetum versicoloris*; 2 – *Seslerietosigmetum heuflerianae*; 3 – *Botriochloetosigmetum ischaemii*; 4 – *Koelerio macranthae-Stipetosigmetum joannis*; 5 – *Cirsio-Brachypodiosigmetum*; 6 – *Stellario holosteeae-Fagetosigmetum*; 7 – *Isopyro Thalictroides-Carpinetosigmetum*; 8 – *Mercuriali perennis-Fraxinetosigmetum*; 9 – *Corno-Quercetosigmetum*; 10 – *Corno-Quercetosigmetum var. Betonico officinalis*; 11 – *Genisto pilosae-Quercetosigmetum*; 12 – *Bolboschoenosigmetum maritimi*; 13 – *Eleocharitetosigmetum palustris*; 14 – *Typhetosigmetum angustifoliae*; 15 – *Salicetosigmetum purpureae*; 16 – *Rubo caesii-Amorphosigmetum fruticosae*.



**РИСУНОК 6.** «Теплові» матриці кореляційної залежності між показниками екологічних факторів для екомер: А – екомери петрофітно-трав'яних геосерій; В – чагарниково-лісових геосерій; С – чагарниково-лісових та трав'яних геосерій в межах заплави. Великий розмір кружка вказує на високий коефіцієнт кореляції, малий – на низьке значення коефіцієнту кореляції; синій колір – позитивна кореляція (прямолінійна); червоний – негативна (оберненолінійна) кореляція; р – показник статистичної значущості.  $P > 0,05$  – crossed,  $P < 0,05$  – обрамлено.

**FIGURE 6.** "Thermal" matrices of correlation between ecological indicator values for ecomers: A – ecomers of petrophyte-herbaceous geoseries; B – shrub-forest geoseries; C – shrub-forest and grass geoseries within the floodplain. A large circle indicates a high correlation; a small circle indicates a low value of the correlation respectively; blue color is a positive correlation (straight-line); red one is a negative (inverse linear) correlation; p is an indicator of statistical significance.  $P > 0.05$  – crossed,  $P < 0.05$  – framed.

Найвища різниця між нормованими відхиленнями ( $t$  близько 7) зафіксована між мезокомбінаціями петрофітно-степових *Poetosigmetum versicoloris* та заплавними *Salicetosigmetea purpureae* і неморальними лісами (*Corno-Quercetosigmetum*, *Corno-Quercetosigmetum* var. *Betonico officinalis*, *Genisto pilosae-Quercetosigmetum*). По суті, таку ж картину ми спостерігаємо у відношенні показників нітрогену, але максимальне значення показників нормованого відхилення ( $t=7,4$ ) зафіксовано між *Koelerio macranthae-Stipetosigmetum joannis* та заплавними лісами *Salicetosigmetea purpureae*. За кислотністю ґрунтів найвищі показники ( $t>3$ ) отримані між *Botriochloetosigmetum ischaemii* та *Koelerio macranthae-Stipetosigmetum joannis* по відношенню до *Mercuriali perennis-Fraxinetosigmetum Bolboschoenosigmetum maritimi*, *Eleocharitetosigmetum palustris*.



**РИСУНОК 7.** Графік ординаційного розподілу різних типів екомер методом головних компонент (PCA).

Розшифровка цифр відповідає нумерації сигма-синтаксонів в таблиці 1. Червоний колір – екомери петрофітно-трав'яних геосерій мезокомбінацій схилу; зелений – чагарниково-лісових геосерій мезокомбінацій схилу; синій – чагарниково-лісових та трав'яних геосерій у межах заплави.

**FIGURE 7.** Ordination distribution of various types of ecomers by the principal component analysis (PCA).

The decoding of the numbers corresponds to the numbering of sigma syntaxons in Table 1. Red color – ecomers of petrophytic and herbaceous geoserries of slope mesocombinations; green – shrub-forest geoserries of slope mesocombinations; blue – shrub-forest and herbaceous geoserries within the floodplain.

Континентальність клімату виступає диференціюючим фактором між степовими та лісовими типами мезокомбінацій, зокрема  $t > 5$  між *Isopyro Thalictroides-Carpinetosigmatum* та *Poetosigmatum versicoloris* і *Koelerio macranthae-Stipetosigmatum joannis*. Натомість мезокомбінації заплави (крім *Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae*) за континентальністю мало відрізняються від інших. За омброрежимом чітко відмежовуються ( $t=5,7-6,4$ ) типові неморальні ліси від трав'яних петрофітно-степових та заплавних, які за показниками цього фактора подібніші між собою. За кріорежимом простежується чітка відмінність авто- та літоморфних екологічних рядів від гігоморфних і найвищий показник ( $t > 6,5$ ) зафіксований з одного боку між лісовими *Stellario holosteaе-Fagetosigmatum*, *Isopyro Thalictroides-Carpinetosigmatum* ( $t > 6$ ), *Mercuriali perennis-Fraxinetosigmatum*, а з іншого – заплавними *Salicetosigmatum purpureae*, *Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae*.

### ОБГОВОРЕННЯ РЕЗУЛЬТАТІВ

Найвищим біотопічним різноманіттям характеризуються екомери петрофітно-трав'яної геосерії, зокрема *Poetosigmatum versicoloris* та *Seslerietosigmatum heuflerianae*, до складу яких входить 11 та 10 класів біотопів. В інших екомерах ця цифра варіює від 6 до 8 біотопів (Електронний додаток, А). Таке різноманіття напряму задається геолого-морфологічною структурою каньйону, наявністю меандруючих долин та експозицією. Крутосхили займають лучно-стєпова, петрофітна та криптогамна рослинність, яка

сформувалась в оптимальних кліматичних умовах каньйону, а ландшафтна приуроченість обумовлює високий ступінь їх збереження. В таких ділянках відмічаються також рідкісні, ендемічні та реліктові види (*Allium obliquum*, *Ephedra distachya*, *Poa versicolor*, *Schivereckia podolica*, *Euphorbia volhynica*, *Astragalus monspessulanus*, *Chamaecytisus blockianus*, *Chamaecytisus podolicus*, *Thymus moldavicus*, *Thalictrum uncinatum*). Варто відмітити, що встановлені екомери характеризуються численними включенням чагарникових ценозів, які досить добре адаптовані до диференціації екологічних факторів та збільшують свої площі.

Екомери чагарниково-лісових геосерій займають значене поширення на схилах каньйону, кількість біотопів в яких коливається від 3 до 8 (APPENDIX 2). Ландшафтна приуроченість обумовлює наявність у складі екомер значної кількості чагарникових біотопів, що займають найбільш випуклі, добре прогріті ділянки крутосхилів. Загалом, топологічний розподіл лісової рослинності відображає зональні особливості поширення.

Екомери в межах заплави характеризуються досить збідненим, трансформованим складом біотопів, структура яких втрачається, зокрема це характерно для екомер *Salicetosigmetea purpureae* та *Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae* (APPENDIX 3). У їх складі відмічається значна кількість адвентивних та рудеральних (*Salix fragilis*, *Amorpha fruticosa*, *Iva xanthiifolia*, *Acer negundo*), а тому дана закономірність ландшафтного розподілу в майбутньому може змінитись, окремі ланки екомер можуть бути втраченими (угруповання з *Salicion albae*). Екомери *Bolboschoenosigmatum maritime*, *Eleocharitetosigmatum palustris*, *Typhetosigmatum angustifoliae* хоча й мають у своєму складі більшу біотопічну різноманітність, проте в їх складі відмічається також значна кількість адвентивних та інвазійних видів (*Eloдея canadensis*, *Impatiens parviflora*, *Bidens frondosa*, *Echinocystis lobata*, *Parthenocissus quinquefolia*, *Solidago canadensis*, *Rumex confertus*, *Oenothera biennis*, *Helianthus tuberosus*, *Xanthium albinum*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Rudbeckia laciniata*). Така тенденція спостерігається у місцях із посиленням рекреаційним навантаженням та наявністю селитебної забудови, поруч з якими фіксується масове зростання синантропної рослинності. В даних умовах одні сигма-синтаксони можуть заміщуватись іншими.

## ВИСНОВКИ

Запропонована методологія, яка включає аналіз підходів, розробку методів та їх апробацію на прикладі модельного об'єкту – Дністровського каньйону, показує перспективність розвитку наукового напрямку щодо оцінки топологічної диференціації рослинності (біотопів) і відображає їх різноманіття. На основі критичного аналізу відповідних понять, термінів запропонована схематична структура їх співвідношень, що упорядковує логічний зв'язок між ними у певній системі. Базовим поняттям оцінки топологічної диференціації є екомера як закономірне поєднання ланок у екологічному ряду по відношенню до зміни показників провідних екологічних чинників і від локального до глобального рівня має різну розмірність. Характер диференціації рослинності ландшафту, який являє собою макрокомбінацію, добре проявляється у межах катени річкових долин, що включають кілька мезокомбінацій схилів та заплави, типізація яких проведена на основі оцінки дії зовнішніх факторів (екологічних рядів) та зміни ценотичної структури (геосерій).

На основі аналізу екологічних рядів та геосерій у межах Дністровського каньйону виділено 16 екомер, що розглядаються як геосигмети, номінація яких дається на основі характерного, специфічного синтаксону. Прикладом аналізу Дністровського каньйону є петрофітно-трав'яна геосигмета (діагностична асоціація *Poetum versicoloris*) та чагар-



никово-лісова (діагностична асоціація *Corno-Quercetum*), що приурочені до середньої частини схилів і відображають специфічні екологічні умови каньйону.

Виходячи із вище сказаного, встановлені особливості ландшафтного розподілу рослинності в межах каньйону та їх екологічна оцінка дозволяють не лише виявити загальні закономірності рослинності регіону дослідження, а є зручним інструментом для аналізу, порівняння, моніторингу й прогнозування. Ключовим інструментом для таких досліджень є проведення кількісних розрахунків, що відображають ступінь відмінності та кількісно характеризують складність структури й екологічної варіабельності територіальних одиниць рослинності.

## REFERENCES

- Abduloieva, O.S. & Didukh, Ya.P. (1999). Luchno-stepova roslynnist erodovanykh skhyliv Prydnistrov'ya (Natsionalnyi pryrodnyi park "Podilski Tovtry") v aspekti yiyi okhorony. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A* 3(14): 10–36. (in Ukrainian).
- Abduloieva, O.S. (2002). Do syntaksonomii kserofitnoi trav'yanystoi roslynnosti Zakhidnoho Lisostepu. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A* 1(18): 124–143. (in Ukrainian).
- Béguin, C., Géhu, J.-M. & Hegg, O. (1979). La symphytosociologie: une approche nouvelle des paysages végétaux. *Documents phytosociologiques*. . 4: 49–68.
- Béguin, C. (1998). De l'utilisation des cartes phytosociologiques pour l'établissement des concepts de paysages végétaux (phytogéocénoses). *Saussurea* 29: 149–165.
- Béguin, C. (2007). De l'usage des cartes phytosociologique et géomorphologique pour la conceptualisation des unités de paysage végétal (Sigmata), exemple dans la région de Lona (Valais – Suisse). *Documents phytosociologiques* 20: 155–166.
- Béguin, C. (2009). Carte des paysages végétaux de la région Lona-Sasseneire (Valais). *Bulletin de la Murithienne* 126: 53–62.
- Belikovich, A.V. (2000). Vegetational cover of Koryak Upland, northern part. Vladivostok: Dalnauka, 420 p. (in Russian).
- Blasi, C., Carranza, M.-L., Frondoni, R. & Rosati, L. (2000). Ecosystem classification and mapping: a proposal for Italian landscapes. *Applied Vegetation Science* 3: 233–242.
- Blasi, C., Di Pietro, R., Filibeck, G., Filesi, L., Ercole, S. & Rosati, L. (2010). Le Serie di vegetazione della regione Lazio. *La Vegetazione d'Italia*. Palombi Editori, Roma.: 281–309.
- Blasi, C., Capotorti, G., Copiz, R., Guida, D., Mollo, B., Smiraglia, D. & Zavatiero, L. (2014). Classification and mapping of the ecoregions of Italy. *Plant Biosystems* 148(6): 1255–1345.
- Bulokhov, A.D. (2001). Travyanaya rastitelnost Yugo-Zapadnogo Nechernozemya Rossii, Bryansk: Izd-vo BrGU, 296 p. (in Russian).
- Chalumeau, A. & Bioret, F. (2013). Méthodologie de cartographie phytosociologique en Europe: approches symphytosociologique et géosymphytosociologique. *Synthèse bibliographique*, 124 p.
- Delbosc, P., Bacchetta, G., Gonçalves, J.-C., Bioret, F., Panaïotis, Ch., Lalanne, A., Pedrotti, F., Boulet, V. & Sawtschuk, J. (2015). Phytosociologie dynamico-catenale des végétations de la Corse: méthodologies typologique et cartographique. *Geographie*. Université de Bretagne occidentale. Brest., 748 p.
- Didukh, Ya.P. (1995). Struktura klassifikatsionnykh edinits rastitelnosti i ee taksonomicheskie kategorii. *Ekologia and noosferologia* 1(1–2): 56–73. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. (2005). Theoretical approaches for the creation of ecosystems' classification. *Ukrainskyi fitosenolohichnyi zbirnyk* 1(23): 3–14. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. (2012). Fundamentals of bioindication. Kyiv: Naukova Dumka, 342 p. (in Ukrainian).
- Didukh, Y.P. (ed.) (2020). Biotopes of Steppe zone of Ukraine. Acad. of the National Academy of Sciences of Ukraine. Kyiv, Chernivtsi: DrukArt, 392 p.
- Didukh, Ya.P. & Plyuta, P.H. (1994). Fitoindykatsiya ekolohichnykh faktoriv. Kyiv: Naukova Dumka, 280 p. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. & Kontar, I.S. (1999). Topolohichna dyferentsiatsiya roslynnoho pokryvu vidslonen krystalichnykh porid lisovoi zony Ukrainy. *Ukrainian Botanical Journal*, 56(5): 454–460. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. & Pavlyuk, V.S. (2008). The landscape and ecological peculiarities of distribution of rare plant communities in the soil pits of the Prut and Dnister forest-steppe. *Ukrainian Botanical Journal* 65(4): 495–503. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P., Fitsaylo, T.V., Korotchenko, I.A., Yakushenko, D.M., Pashkevych, N.A. & Aloskina, U.M. (2011). Biotopy lisovoi ta lisostepovoi zon Ukrainy. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: TOV Makros, 288 p. (in Ukrainian).

- Didukh, Ya.P. & Vasheniak, I.A. (2013). Ecological and geobotanical zoning of Central Podillya. *Ukrainian Botanical Journal* **70**(6): 715–722. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P., Chusova, O.O., Olshevska, I.A. & Polischuk, Yu.V. (2015). River valleys as the object of ecological and geobotanical research. *Ukrainian Botanical Journal* **72**(5): 415–430. <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.05.415> (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P., Mala, Y.I., Pashkevich, N.A., Fitsailo, T.V. & Khodosovtsev, O.E. (2016a). Biotopes of the Crimean Mountains. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: TOV NVP Interservis, 292 p. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P., Chorney, I.I., Budzhak, V.V., Tokaryuk, A.I., Kish, R.Ya., Protopopova, V.V., Shevera, M.V., Kozak, O.M., Kontar, I.S., Rozenblit, Yu.V. & Norenko, K.M. (2016b). Climatogenic changes of plant life of the Ukrainian Carpathians. Eds Ya.P. Didukh, I.I. Chorney. Chernivtsi: Druk Art, 280 p. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. & Rozenblit, Yu.V. (2017). Methodological principles of selection and assessment of ecomers (using the Dnister Canyon as a case study). *Ukrainian Botanical Journal* **74**(3): 227–247. (in Ukrainian). <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.227>
- Didukh, Ya.P. & Vasheniak, Yu.V. (2018). Vegetation of limestone outcrops in Western and Central Podillia (Ukraine) *Tuexenia* **38**: 419–444. <http://dx.doi.org/10.14471/2018.38.023>
- Didukh, Ya.P., Chorney, I.I., Budzhak, V.V., Vashenyak, Yu.A., Korzhyk, V.P., Rozenblit, Yu.V., Tokaryuk, A.I. & Mykhaylyuk, T.I. (2018). Rare tufa forming habitat in the Dnister River basin. *Ukrainian Botanical Journal* **75**(2): 149–159. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.149>
- Didukh, Ya.P. & Budzhak, V.V. (2020). Prohrama dlya avtomatyzatsii protsesu rozrakhunku balnykh pokaznykiv ekolohichnykh faktoriv: metodychni rekomendatsii. Chernivtsi: Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 40 pp. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P., Kucher O.O., Rosenblit, Yu.V. & Chusova, O.O. (2022). Topological differentiation of the vegetation cover of the Sandomiria Upper Dnister geobotanical district. *Ukrainian Botanical Journal* **79**(5): 277–289. (in Ukrainian).
- Didukh, Ya.P. & Rosenblit, Yu.V. (2022). Ecological and topological differentiation of biotopes in the Mountain Crimea. *Ukrainian Botanical Journal* **79**(4): 221–245. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.04.221>
- Doing, H. (1979). Gesellschaftskomplexe und Landschaftskartierung. Methodische und praktische Überlegungen. *Berichte des Geobotanischen Institutes ETH Stiftung Rübel* **46**: 31–61.
- Dubyna, D.V., Dzyuba, T.P., Yemelyanova, S.M., Bahrikova, N.O., Borysova, O.V., Borsukevych, L.M., Vynokurov, D.S., Hapon, S.V., Hapon, Yu.V., Davydov, D.A., Dvoretzkyi, T.V., Didukh, Ya.P., Zhmud, O.I., Kozyr, M.S., Konishchuk, V.V., Kuzemko, A.A., Pashkevych, N.A., Ryff, L.E., Solomakha, V.A., Felbaba-Klushyna, L.M., Fitsaylo, T.V., Chorna, H.A., Chorney, I.I., Shelyah-Sosonko, Yu.R. & Yakushenko, D.M. (2019). Prodrôme of the Vegetation of Ukraine. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dzyuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 p. (in Ukrainian).
- Eliš, P. (2017). Komentovaný prehľad rastlinných spoločenstiev: mikroregión Tribečsko. Schválil rektor Slovenskej poľnohospodárskej univerzity v Nitre. Nitra, 156 p.
- Géhu, J.-M. (1977). Le concept de sigmassociation et son application à l'étude du paysage végétal des falaises atlantiques françaises. *Vegetatio* **34**(2): 117–125.
- Géhu, J.-M. (1986). Des complexes de groupements végétaux à la phytosociologie paysagère contemporaine. Eds J.-M. Géhu. *Informatore Botanico Italiano. Bollettino della societa botanica Italiana* **18**(1–3): 53–83.
- Géhu, J.-M. (1991). L'analyse symphytosociologique et géographique de l'espace. Théorie et méthodologie. Eds J.-M. Géhu. *Colloques Phytosociologiques* **17**: 11–46.
- Géhu, J.-M. & Rivas-Martínez, S. (1981). Notions fondamentales de Phytosociologie. *Berichte Symposium International Vereinigung Vegetationsk*: 5–33.
- Goncharenko, I., Semenishchenkov, Y. Tsakalos, J.-L. & Mucina, L. (2020). Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia. *Springer, Biologia*: 17.
- Grodzinskyi, M.D. (1993). The basics of landscape ecology. Kyiv: Lybid. (in Ukrainian).
- Grodzinskyi, M.D. (2005). Piznannya landsaftu: mistse i prostir. Ed. M.D. Grodzinskyi. Kyiv: Vidavnicopoligrafichnyi tsentr "Kiivskiy universitet", Vol.1, 431 s. (in Ukrainian).
- Hammer, Ø., Harper, D. A.T. & Ryan, P.D. (2001). Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, vol. 4, issue 1, art. 4: 9 p, 178kb. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. (1980). Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**: 47–58.
- Holub, V.B. & Chorbadze, N.B. (1991). Syhmasyntaksony ostrova Vranhelya. Rastyelnost. *Biologicheskie nauki*, Series botanika **1**: 124–133. [In russian].

- Hrivnák, R., Slezák, M., Ujházy, K., Máliš, F., Blanár, D., Ujházyová, M. & Kliment, J. (2019). Phytosociological approach to scree and ravine forest vegetation in Slovakia. *Annals of Forest Research* **62**(2): 183–200.
- Izco, J. (2014). Symphytosociological nomenclature: new proposals. *Lazaroa* **35**: 191–194. [https://doi.org/10.5209/rev\\_LAZA.2014.v35.47003](https://doi.org/10.5209/rev_LAZA.2014.v35.47003)
- Katenin, A.E. (1988). Klassifikatsiya neodnorodnykh territorialnykh edinits rastitelnogo pokrova na primere rastitelnosti tundrovoy zony. *Botanical journal* **73**(2): 186–197. (in Russian).
- Katenin, A.E. (1989). Raznoobrazie formy i geometricheskoy struktury (uzora) territorialnykh edinits rastitelnogo pokrova tundrovoy zony. Krupnomasshtabnoe kartografirovaniye rastitelnosti. L.: Vsesoyuznoe Botanicheskoe obshchestvo: 16–19. (in Russian).
- Kononov, K.E. (1982). Luga poymy reki Leny (Ekologo-fitotsenoticheskiy analiz). Yakutsk: Knizhnoe izd-vo, 216 s. (in Russian).
- Korotchenko, I.A. & Didukh, Ya.P. (1997). Stepova roslynnist pivdennoi chasty Levoberezhnoho Lisostepu Ukrainy. II. Klas Festuco-Brometea. *Ukrainian Phytosociological Collection Series A* **1**(6): 20–39.
- Kozak, M.I. (2012). Vyscha vodna flora ta roslynnist Zakhidnoho Podillya: syntaksonomiya, antropohenna dynamika, okhorona. Ed. M.I. Kozak. Kam'yanets-Podilskyi: Medobory–2006, 268 pp.
- Leontyev, D.V. (2007). Florystychnyi analiz u mikolohii: pidruchnyk. Kharkiv.: Vyd. hrupa "Osnova", 160 p. (in Ukrainian).
- Masing, V. (1982). The plant cover of Estonian bogs: a structural analysis. In Peatland ecosystems (V. Masing, ed.) pp. 50–92. Tallinn: Valgus. (in Estonian).
- Mirkin, B.M. (1970). O territorialnykh podrazdeleniyakh rastitelnogo pokrova rechnykh poym. *Geobotanicheskoe kartografirovaniye*. Leningrad: 51–61. (in Russian).
- Mirkin, B.M. (1974). Zakonomernosti razvitiya rastitelnosti rechnykh poym. Moskva: Nauka, 174 p. (in Russian).
- Mirkin, B.M. (1975). O printsipakh tipizatsii khorologicheskikh edinits rastitelnogo pokrova rechnykh poym. *Botanical journal* **60**(3): 313–321. (in Russian).
- Mirkin, B.M. & Naumova, L.G. (2012). Sovremennoe sostoyaniye osnovnykh kontseptsiy nauki o rastitelnosti. Pod red. B.M. Mirkin & L.G. Naumova. Institut biologii Ufimskogo nauchnogo tsentra RAN, 488 p. (in Russian).
- Mucina, L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J.-P., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., Gavilán García, R., 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**(1): 1–783. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Naumova, L.G., Gogoleva, P.A. & Mirkin, B.M. (1987). O symfitosotsiologii. *Byulletin. MOIP, Otdel biologii* **92**(6): 60–72. (in Russian).
- Onyshchenko, V.A. (2009). Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine. Ed. S.L. Mosyakin. Kyiv: Alterpress, 212 p. (in Ukrainian).
- Rivas-Martínez, S. (1976). Synfitosociologia, una nueva metodología para el estudio del paisaje vegetal. *Anales del Instituto Botánico A. J. Cavanilles* **33**: 179–188. (in Spain).
- Rivas-Martínez, S. (1981). Les étages bioclimatiques, secteurs chorologiques et series de végétation de l'Espagne méditerranéenne. *Ecologia Mediterranea* **8**(1–2): 275–288.
- Rivas-Martínez, S. (1987). Nociones sobre Fitosociología, Biogeografía y Bioclimatología. *La vegetación de España*: 19–45.
- Rivas-Martínez, S. (2005). Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science. *Plant Biosystems* **139**(2): 135–144.
- Rokitskiy P.F. (1973). Biologicheskaya statistika. Ed. P. F. Rokitskiy. Minsk: visshaya shkola, 320 pp. [In belorusia].
- Roleček J., Tichý, L., Zelený, D. & Chytrý, M. (2009). Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* **20**: 596–602.
- Rozenblit, Yu.V. (2020a). Ecomers of the Dnister Canyon floodplain. *Ukrainian Botanical Journal* **77**(3): 156–172. (in Ukrainian).
- Rozenblit, Yu.V. (2020b). Ecomers of the Dnister Canyon. Cand. Sci. Diss. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 304 p. (manuscript). (in Ukrainian).
- Schwabe, A. (1989). Vegetation complexes of flowing-water habitats and their importance for the differentiation of landscape units. *Landscape Ecology* **4**: 237–253.
- Schwabe, A. (1997). Sigmachorology as a subject of phytosociological research: A review. *Phytocoenologia* **27**(4): 463–507.

- Shamray, S.M. Zadorozhnyi, K.M. (2010). Biolohichni doslidzhennya. Planuvannya i provedennya. Eds. S.M. Shamray, K.M. Zadorozhnyi. Kh.: Vyd. Hrupa "Osнова", 112 p. (in Ukrainian).
- Sochava, V.B. (1968). Rastitelnye soobshchestva i dinamika prirodnykh sistem. *Doklady in-ta geografii Sibiri i Dalnego Vostoka*, **20**: 12–22. (in Russian).
- Sochava, V.B. (1972). Klassifikatsiya rastitelnosti kak ierarkhiya dinamicheskikh sistem. *Geobotanicheskoe kartografirovaniye*. Leningrad: 3–18. (in Russian).
- Sochava, V.B. (1979). Rastitelnyi pokrov na tematicheskikh kartakh. Novosibirsk: Nauka, 190 s. (in Russian).
- Tüxen, R. (1973). Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae* **19**(1–4): 379–384.
- Tüxen, R. (1978). Bemerkungen zur historischen, bergifflichen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie-Assoziationskomplexe (Sigmäten) und ihre praktische Anwendung R. Tüxen. In: Berichte der Internationalen symposien der Internationalen Vereinigungen für Vegetationskunde Herausgegeben von R. Tüxen (Rientaln 4-7.4.1977). Vaduz: 3–16.
- Tüxen, R. (1979). Sigmäten und Geosigmäten, ihre Ordnung und ihre Bedeutung für Wissenschaft, Naturschutz und Planung. *Biogeographie*: 79–92.
- Vashenyak, Yu.A. (2013). Forest-edge communities of the class trifolio-geranietea sanguinei th. Müller 1961 in Central Podillya. *Biological System* **5**(2): 210–219. (in Ukrainian).
- Whittaker, R.H. (1965). Dominance and Diversity in Land Plant Communities: Numerical relations of species express the importance of competition in community function and evolution. *Science* **147**: 250–260. <http://dx.doi.org/10.1126/science.147.3655.250>
- Yurtsev, B.A. (1988). Osnovnye napravleniya sovremennoy nauki o rastitelnom pokrove. *Botanical Journal* **73**(10): 1380–1395. (in Russian)

## РЕЗЮМЕ

Розенбліт, Ю.В., Дідух, Я.П. (2023). Методологія досліджень топологічної диференціації рослинного покриву (на прикладі Дністровського каньйону). *Чорноморський ботанічний журнал* 19(3): 272–296. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2023-19-3-2

Викладено методологію (підходи, методику) щодо оцінки еколого-топологічної диференціації рослинності (біотопів) та проілюстровано її використання на прикладі Дністровського каньйону. Проведено критичний аналіз відповідних термінів та запропоновано схематичну структуру їх співвідношень. Базовим поняттям топологічної структури є екомера, що на висотно-регіональному рівні представлена макрокомбінаціями біотопів, катенно-ландшафтному – мезокомбінаціями, фаціальо-локальному – мікрокомбінаціями. Дністровський каньйон розглядається як модель еколого-топологічної диференціації катени долини річки, що включає мезокомбінації схилів та заплави. Основною одиницею мезокомбінації є ланки, які характеризуються відповідними фітоценозами (біотопами). За впливом зовнішніх факторів виділяються ряди, а за ознаками зміни ценотичної структури – геосерії. На основі порівняльного аналізу еколого-ценотичних профілів різних рядів та геосерій виділено 16 екоцигмет, номінація яких дається на основі характерного синтаксону. Для прикладу проілюстровано специфічні петрофітно-трав'яний (*Poetosigmatum versicoloris*) та чагарниково-лісовий (*Corno-Quercosigmatum*) екомери. На основі синфітоіндикаційної оцінки та сучасних математичних методів (головних компонент РСА-ординації та побудови «теплових» матриць кореляційної залежності) встановлено характер взаємозалежностей між зміною показників екофакторів та їх вплив на диференціацію рослинних угруповань (біотопів). Отримані результати оцінки топологічної диференціації та їх кількісні (бальні) показники важливі для подальшого моніторингу, порівняльного аналізу та прогнозування можливих змін рослинного покриву.

**Ключові слова:** екомери, топологічна диференціація, біотопи, рослинність, мезокомбінації, сигма-синтаксони.

## ДОДАТОК 1.

Типізація екомер петрофітно-трав'яних геосерій в межах мезокомбінації схилів Дністровського каньйону

## APPENDIX 1.

Typification of petrophyte-herbaceous ecomers within the mesocombination of the slopes of the Dniester Canyon

Характеристика екомер	Екомера*				
	1	2	3	4	5
Крутизна схилів	45–90°	35–65°	25–40°	35–65°	35–65°
Експозиція схилів	180	0–315	180–90	180	0–315
Кількість синтаксонів (біотопів)	11	10	6	8	7
<b>Синтаксони / біотопи</b>					
<i>Poetum versicoloris</i> (E:4.21)	III				
<i>Botriochloetum ischaemii</i> (E:2.126)	II	I	IV	I	
<i>Seslerietum heuflerianae</i> (E:2.113)		IV			
<i>Koelerio macranthae-Stipetum joannis</i> (E:2.212)				IV	+
<i>Carici humilis-Festucetum valisiacae</i> (E:2.112)					III
<i>Origano-Brachypodietum</i> (E:2.111)					II
<i>Stipetum pulcherrimae</i> (E:2.215)				+	
<i>Potentillo-Stipetum capillatae</i> (E:2.211)				+	
<i>Festuca valesiaca, F. rupicola</i> (E:2.123)	II		+	+	
<i>Carici praecocis-Thymetum marschalliani</i> (E:2.122)	II		II	+	
<i>Aurinio saxatilis-Allietum podolici</i> (E:4.31)	I	I		I	
<i>Salvio pratensis-Poetum angustifoliae</i> (E:2.121)		II	I	I	
<i>Melico transylvanicae-Lembotropetum nigricantis</i> (E:4.211).	II				
<i>Swido sangunei-Crataegetum leiomonogynae</i> (F:3.22).	II		II		
<i>Schivereckio podolicae-Seselietum libanotidis</i> (E:4.31)	I	+			
<i>Salvio nemorosae-Elytrigietum intermediae</i> (E:2.231)				I	
<i>Festuco valesiacaе-Poetum angustifoliae (F. vlesiaca-F. Pseudoovina)</i> (E:1.31)		I			
<i>Orchido militaris-Seslerietum heufleranae</i>		+			
<i>Thymo sibthorpii-Seselietum hippomaranthrae</i>	I				
<i>Lembotropido nigricantis-Cornetum maris</i>	+	I			
<i>Geranio sanguinei-Trifolietum alpestris</i> (F:5.12)		II		I	I
<i>Rahmno-Cornetum sanqunei</i> (F3:234)		I	I		
<i>Alyssso alyssoidis-Sedetum</i> (H:2.11)	+	I			
<i>Bryo argentei-Ajugetum chiaе</i> (E:2.311)	+			II	
<i>Prunetum spinosae</i> (F:3.211)			+	I	+
<i>Inuletum ensifilie</i> (F:4.12)				+	II
<i>Thalictro-Salvietum pratensis</i> (E:2.11)					I
<i>Berberidion vulgare</i> (F:3.234)	+	+	+	+	II
<i>Asteri-Linetum flavae</i> (E:4.32)					II

\*1 – *Poetosigmatum versicoloris*; 2 – *Seslerietosigmatum heuflerianae* 3 – *Botriochloeto sigmetum ischaemii*; 4 – *Koelerio macranthae-Stipetosigmatum*; 5 – *Cirsiosigmion-Brachypodion*

## ДОДАТОК 2.

Типізація екомер чагарниково-лісових геосерій в межах мезокомбінації схилів Дністровського каньйону

## APPENDIX 2.

Typification of shrub-forest type ecomers within the mesocombination of the slopes of the Dniester Canyon

Характеристика екомер	Екомера*					
	6	7	8	9	10	11
Крутизна схилів	<40°	35-40°	35-55°	45-60°	35-65°	35-50°
Експозиція схилів	0-270	0-270-180	270	180	180-225	270
Кількість син таксонів (біотопів)	3	6	8	7	6	6
<b>Синтаксони / біотопи</b>						
<i>Stellario holosteaе-Fagetum</i> (G:1.222)	II					
<i>Isopyro thalictroidis-Carpinetum</i> (G:1.215)	III	IV	II	+	+	II
<i>Asplenio-Phyllidetum scolopendrii</i>	I					
<i>Waldsteinio-Carpinetum</i> (G:1.212)		I				
<i>Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris</i> (G:1.231)		II	III	I		
<i>Corno-Quercetum</i> (G:1.213)		+	I	III	III	II
<i>Tilio cordatae-Carpinetum</i> (G:1.215)		I		I		
<i>Melico-Tilion platyphyllis</i> (G:1.232)				I	I	
<i>Betonico officinalis-Quercion roboris</i> (G:1.214)					I	
<i>Seslerio heufleranae-Quercetum petraeae</i> (G:1.213)					I	
<i>Genisto pilosae-Quercetum</i> (G:1.214)						I
<i>Aceri platanoidis-Fraxinetum excelsioris</i> (G:1.232)		I				
<i>Asplenietum trichomano-rutae-murariae</i> (H:2.12)	+	I			+	
<i>Rubo caesii-Amorphion fruticosae</i> (F:5.112)					+	+
<i>Carici remotae-Fraxinetum excelsioris</i>			I			
<i>Ficario-Ulmetum minoris</i>			I			
<i>Trifolio alpestris-Melampyretum cristati</i> (F:5.12)			+			
<i>Vicium sylvaticae</i> (F:5.13)		+				
<i>Pado-Coryletum</i> (F:3.234)			I			
<i>Roso vosagiacae-Coryletum</i> (F:3.234)			I			
<i>Rhamno-Cornetum</i> (F:3.234)				+	+	+
<i>Prunetum spinosae</i> (F:3.211)				+		
<i>Corno-Prunetum</i> (F:3.234)					+	

\*6 – *Stellario holosteaе-Fagetosigmatum*; 7 – *Isopyro Thalictroides-Carpinetosigmatum*; 8 – *Mercuriali perennis-Fraxinetosigmatum*; 9 – *Corno-Quercetosigmatum*; 10 – *Corno-Quercrtosigmatum* var. *Betonico*; 11 – *Genisto pilosae-Quercetosigmatum*

## ДОДАТОК 3.

## Типізація екомер в межах мезокомбінації заплав Дністровського каньйону

## APPENDIX 3.

## Typification of ecomers within the mesocombination of floodplains of the Dniester Canyon

Характеристика екомер	Екомера*				
	12	13	14	15	16
Кругизна схилів	5–7°	5–7°	5–7°	5–10°	8°
Кількість синтаксонів (біотопів)	7	5	6	3	2
<b>Синтаксони / біотопи</b>					
<i>Butometum umbellati</i> (D:1.121)	II	II			
<i>Bolboschoenetum maritimi</i> (D:1.13)	III				
<i>Eleocharitetum palustris</i> (D:1.33)		II			
<i>Typhetum angustifoliae</i> (D:1.11)	I		IV	+	
<i>Salicion triandrae</i> (F:5.111)				III	
<i>Salicion albae</i> (G:1.111)				IV	III
<i>Rubo caesii-Amorphion fruticosae</i> (F:5.112)				II	IV
<i>Bidentetum tripartitae</i> (D:1.221)	II	+	II	+	
<i>Agrostio giganteae-Festucetum pratensis</i> (E:1.22)	I		I	+	
<i>Cyperetum micheliani</i> (D:1.31)	I	I			
<i>Poëtum pratensis</i> (E:1.22)		I			
<i>Festucetum pretense</i> (E:1.22)		I			
<i>Rumici crispici-Agrostietum stoloniferae</i> (E:1.31)	+	+	+		
<i>Potentilletum anserinae</i> (E:1.31)		+	+		
<i>Phragmitetum communis</i> (D:1.11)			II		
<i>Phalaridetum arundinaceae</i> (D:1.11)			II		
<i>Calthion palustre</i> (E:1.12)			I		

\*12 – *Bolboschoenosigmetum maritime*; 13 – *Eleocharitetosigmetum palustris*; 14 – *Typhetosigmetum angustifoliae*; 15 – *Salicetosigmetea purpureae*; 16 – *Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae*.

## ДОДАТОК 4.

Ступінь диференціації екомер (сигма-синтаксонів) за критерієм Стьюдента.

## APPENDIX 4.

The differentiation of ecomeres (sigma-syntaxa) by the Student's t-distribution.

A

		Hd															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0	0.39	0.46	0.11	0.31	5.60	5.14	3.80	2.23	2.00	2.33	4.67	4.22	3.47	6.99	6.59	
2	0.00	0	0.03	0.55	0.55	3.49	3.24	2.63	1.68	1.35	1.61	3.84	3.51	3.02	4.81	4.47	
3	0.27	0.27	0	0.35	0.50	4.72	4.56	3.39	1.99	1.70	2.02	4.40	3.97	3.29	6.43	6.03	
4	0.13	0.16	0.31	0	0.25	4.60	4.28	3.39	2.14	1.88	2.17	4.42	4.02	3.39	5.95	5.59	
5	0.42	0.45	0.55	0.36	0	2.98	2.84	2.52	1.88	1.60	1.80	3.62	3.39	3.08	3.97	3.71	
6	1.80	1.92	2.75	2.62	2.05	0	0.37	0.48	0.66	1.73	1.44	2.11	1.78	1.55	4.11	3.36	
7	1.60	1.71	2.53	2.41	1.88	0.30	0	0.33	0.57	1.62	1.32	2.19	1.86	1.61	4.28	3.55	
8	1.94	2.11	3.75	3.21	2.17	0.13	0.22	0	0.36	1.18	0.91	2.12	1.84	1.64	2.82	2.29	
9	1.45	1.57	2.78	2.46	1.75	0.70	0.37	0.68	0	0.54	0.33	1.98	1.78	1.67	2.05	1.72	
10	0.99	1.00	1.02	1.07	1.16	0.36	0.45	0.40	0.57	0	0.25	2.77	2.48	2.19	3.41	3.01	
11	0.96	0.96	1.00	1.05	1.14	0.26	0.36	0.30	0.48	0.09	0	2.60	2.32	2.05	3.21	2.80	
12	2.07	2.19	3.06	2.91	2.29	0.32	0.62	0.50	1.07	0.25	0.14	0	0.10	0.14	0.60	0.95	
13	2.21	2.39	4.02	3.51	2.40	0.23	0.57	0.44	1.15	0.30	0.19	0.13	0	0.21	0.42	0.74	
14	1.08	1.10	1.21	1.28	1.34	0.04	0.13	0.03	0.33	0.35	0.25	0.22	0.15	0	0.56	0.80	
15	1.69	1.73	1.98	2.03	1.93	0.43	0.63	0.54	0.89	0.14	0.03	0.21	0.31	0.35	0	0.81	
16	1.78	1.84	2.13	2.16	2.02	0.48	0.69	0.60	0.97	0.13	0.01	0.26	0.37	0.38	0.04	0	

Rc

B

		Kn															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0	0.44	0.60	0.19	0.17	4.73	5.14	3.96	3.75	2.76	4.34	1.90	2.72	1.80	2.01	3.30	
2	0.10	0	0.02	0.31	0.52	2.55	2.66	2.23	2.07	1.70	2.08	0.96	1.31	1.07	1.30	1.99	
3	0.44	0.54	0	0.18	0.34	1.55	1.59	1.40	1.29	1.15	1.23	0.64	0.81	0.76	0.94	1.30	
4	0.03	0.08	0.68	0	0.34	4.97	5.48	4.07	3.84	2.72	4.64	1.83	2.74	1.73	1.94	3.31	
5	0.43	0.53	0.04	0.49	0	3.96	4.18	3.45	3.26	2.59	3.50	1.81	2.39	1.77	1.98	3.01	
6	0.77	0.70	1.74	0.91	1.05	0	0.07	0.40	0.76	0.68	1.58	2.14	2.44	1.28	0.79	0.46	
7	1.02	0.97	1.99	1.19	1.22	0.51	0.00	0.48	0.86	0.73	1.98	2.27	2.71	1.34	0.83	0.51	
8	0.66	0.59	1.46	0.74	0.97	0.02	0.40	0	0.29	0.36	0.73	1.65	1.69	0.98	0.54	0.11	
9	0.97	0.92	1.89	1.12	1.19	0.42	0.04	0.34	0	0.14	0.33	1.40	1.37	0.79	0.36	0.13	
10	0.28	0.18	0.98	0.28	0.68	0.57	0.89	0.48	0.83	0	0.05	0.99	0.84	0.57	0.22	0.23	
11	0.41	0.33	1.11	0.43	0.77	0.33	0.65	0.28	0.59	0.12	0.00	1.42	1.54	0.68	0.22	0.42	
12	1.33	1.45	1.00	1.45	0.78	2.06	2.22	1.95	2.18	1.63	1.72	0	0.35	0.27	0.59	1.33	
13	2.54	2.80	2.28	2.93	1.57	4.24	4.36	3.76	4.24	3.23	3.29	0.61	0	0.03	0.40	1.24	
14	1.93	2.14	1.59	2.23	1.08	3.41	3.56	3.02	3.46	2.51	2.60	0.13	0.64	0	0.29	0.81	
15	3.50	3.90	3.42	4.23	2.12	6.67	6.56	5.42	6.30	4.65	4.66	1.06	0.60	1.35	0	0.42	
16	3.57	3.99	3.52	4.34	2.16	6.95	6.80	5.58	6.51	4.78	4.78	1.09	0.64	1.40	0.04	0	

Cr



C

		Tm															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0	0.17	0.50	0.13	0.12	0.14	0.09	0.06	0.18	0.41	0.32	0.75	1.68	1.32	1.46	1.15	
2	0.52	0	0.41	0.07	0.35	0.08	0.37	0.18	0.49	0.31	0.20	0.70	1.81	1.41	1.68	1.23	
3	0.39	0.71	0	0.35	0.51	0.36	0.52	0.41	0.59	0.02	0.11	0.35	1.01	0.66	0.69	0.49	
4	0.20	0.61	0.29	0	0.33	0.00	0.38	0.13	0.51	0.39	0.27	0.77	2.04	1.65	2.13	1.50	
5	0.30	0.72	0.26	0.06	0	0.35	0.06	0.25	0.06	0.57	0.47	0.89	2.02	1.65	1.93	1.50	
6	4.43	2.88	6.60	3.58	4.14	0	0.43	0.16	0.58	0.40	0.28	0.78	2.14	1.75	2.37	1.62	
7	4.83	2.93	8.26	3.69	4.36	0.23	0	0.27	0.18	0.60	0.49	0.92	2.32	1.96	2.60	1.85	
8	3.14	2.06	4.44	2.70	3.07	0.86	0.65	0	0.42	0.48	0.36	0.83	2.20	1.82	2.44	1.70	
9	1.11	0.81	1.38	1.15	1.21	0.62	0.53	0.27	0	0.68	0.57	0.98	2.35	1.99	2.55	1.88	
10	0.79	0.49	1.07	0.84	0.90	1.06	0.97	0.66	0.27	0	0.11	0.40	1.17	0.79	0.85	0.60	
11	2.87	1.54	5.18	2.29	2.74	2.81	2.60	0.95	0.12	0.26	0	0.49	1.31	0.93	1.02	0.75	
12	0.25	0.65	0.21	0.06	0.00	4.04	3.91	2.70	1.16	0.87	2.29	0	0.54	0.20	0.18	0.03	
13	0.18	0.59	0.32	0.01	0.08	4.13	4.00	2.70	1.13	0.84	2.29	0.06	0	0.48	0.60	0.77	
14	0.41	0.14	1.09	0.51	0.63	3.94	3.79	2.36	0.89	0.58	1.89	0.55	0.50	0	0.06	0.29	
15	1.01	0.13	2.87	0.92	1.16	6.42	6.45	2.70	0.80	0.47	2.39	0.94	0.90	0.30	0	0.30	
16	0.52	0.18	1.77	0.58	0.76	4.31	4.81	2.93	0.94	0.62	2.66	0.62	0.57	0.04	0.53	0	

Om

D

		Nt															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	0	0.31	0.77	0.75	0.72	5.61	4.62	2.66	1.89	1.43	0.97	5.15	4.99	3.76	5.77	5.54	
2	0.21	0	0.25	0.20	0.28	3.53	3.14	2.21	1.50	0.90	0.74	3.41	3.28	2.69	3.50	3.38	
3	0.10	0.06	0	0.08	0.19	4.88	4.01	2.34	1.56	0.95	0.71	4.49	4.32	3.23	4.99	4.78	
4	0.01	0.25	0.84	0	0.16	6.82	4.93	2.43	1.61	1.02	0.71	5.78	5.57	3.71	7.50	7.03	
5	0.51	0.71	0.11	0.83	0	4.04	3.42	2.16	1.40	0.73	0.61	3.80	3.64	2.81	4.06	3.89	
6	0.50	0.71	0.04	0.92	0.07	0	0.16	0.20	0.69	2.64	1.00	0.09	0.18	0.42	0.40	0.63	
7	0.60	0.81	0.22	1.15	0.08	0.30	0	0.25	0.60	2.29	0.93	0.20	0.00	0.27	0.07	0.23	
8	0.52	0.73	0.05	1.09	0.07	0.13	0.22	0	0.64	1.60	0.93	0.17	0.27	0.39	0.30	0.36	
9	0.81	1.00	0.59	1.70	0.38	0.70	0.37	0.68	0	0.86	0.40	0.70	0.61	0.42	0.60	0.54	
10	0.11	0.03	0.38	0.11	0.41	0.36	0.45	0.40	0.57	0	0.21	2.54	2.40	1.85	2.59	2.47	
11	0.01	0.16	0.28	0.02	0.32	0.26	0.36	0.30	0.48	0.09	0	1.01	0.94	0.79	0.94	0.89	
12	0.24	0.47	0.37	0.45	0.43	0.32	0.62	0.50	1.07	0.25	0.14	0	0.24	0.46	0.40	0.58	
13	0.33	0.56	0.29	0.69	0.36	0.23	0.57	0.44	1.15	0.30	0.19	0.13	0	0.29	0.09	0.28	
14	0.36	0.55	0.00	0.49	0.07	0.04	0.13	0.03	0.33	0.35	0.25	0.22	0.15	0	0.28	0.15	
15	0.05	0.27	0.45	0.09	0.50	0.42	0.61	0.52	0.87	0.14	0.03	0.21	0.31	0.35	0	0.36	
16	0.01	0.24	0.55	0.03	0.59	0.51	0.73	0.64	1.02	0.12	0.00	0.29	0.40	0.40	0.06	0	

SI

Примітки: розшифровка цифр відповідає нумерації сигма-синтаксонів в таблиці 1. Значення коефіцієнта  $t > 3,0$  (червоний колір) – 100% відмінність між об'єктами;  $t > 2,58$  – відмінність між об'єктами складає 99% (фіолетовий колір);  $t > 1,96$  – відмінність між об'єктами складає 95% (бірюзовий колір);  $t > 1,65$  – відмінність між об'єктами складає 90% (зелений колір); значення коефіцієнта  $t < 1,65$  – відмінність не достовірна (коричневий колір для факторів Hd, Kp, Nt, Tm; сірий – Rc, Cr, Om, SI).