НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. М. Г. ХОЛОДНОГО

ВАШЕНЯК ЮЛІЯ АНАТОЛІЇВНА



УДК 581.526:581.55:502.7

ФІТОРІЗНОМАНІТТЯ КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ РІВНИННОЇ ЧАСТИНИ УКРАЇНИ: КЛАСИФІКАЦІЯ, СТРУКТУРА ТА ОХОРОНА

03.00.05 — ботаніка

Реферат
на здобуття наукового ступеня доктора наук

Київ – 2026

Дисертація є рукописом
Робота виконана в Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України

Науковий консультант:	доктор біологічних наук, професор, академік НАН України, **Дідух Яків Петрович,** Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, завідувач відділу геоботаніки та екології
Опоненти:	доктор біологічних наук, професор, **Мінарченко Валентина Миколаївна,** Національний медичний університет ім. О. О. Богомольця
	доктор біологічних наук, доцент, **Коломійчук Віталій Петрович**, Ботанічний сад ім. акад. О. В. Фоміна Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, заступник директора
	доктор біологічних наук, професор, **Скляр Вікторія Григорівна,** Сумський національний аграрний університет, професор кафедри екології та ботаніки

Захист відбудеться «07» грудня 2026 року о 12 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601.

Із дисертацією можна ознайомитися на офіційному сайті Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України https://www.botany.kiev.ua/spec_advice.htm та в бібліотеці Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України за адресою: вулиця Велика Житомирська, 28, Київ, 01025.

Реферат розісланий «04» листопада 2026 року.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук — Світлана НИПОРКО

ВСТУП

Обґрунтування вибору теми дослідження. Кальцієпетрофітні угруповання, що формуються на відслоненнях кальцієвмісних порід, рендзинових, гіпсових лептосолях і кальцисолях із тонким ґрунтовим профілем, високою концентрацією йонів кальцію та магнію, дефіцитом фосфатів, значною кам'янистістю та низькою вологоємністю, характеризуються стабільною відкритою структурою та високим рівнем едафічної спеціалізації (Cross & Lambers, 2021; Nicklas et al., 2021). Сукупність цих чинників створює суттєві фізіологічні бар'єри для вкорінення й росту деревних і чагарникових видів, що перешкоджає переходу таких угруповань до лісових або чагарникових 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 вологоємність субстрату є істотно вищими.

У європейській класифікаційній системі (Mucina et al., 2016) кальцієпетрофітні угруповання належать до кількох класів, зокрема *Asplenietea trichomanis*, *Montio-Cardaminetea*, *Festuco-Brometea* та *Sedo-Scleranthetea*, а також *Helianthemo-Thymetea*. Сукупно вони представлені вісьмома порядками та дванадцятьма 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.

Сучасний стан досліджень свідчить про відсутність узагальненої класифікації кальцієпетрофітної рослинності та біотопів України, недостатню вивченість закономірностей їх екологічної диференціації, структури, походження та наукової цінності. Вирішення цих питань потребує інтеграції синтаксономічних, екологічних, флористичних і созологічних підходів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота пов'язана з науково-дослідними темами відділу геоботаніки та екології: 0120U104763 «Трав'яні біотопи України загальноєвропейського значення: сучасний стан, масштаби втрат та стратегія збереження в умовах глобальних кліматичних змін і антропогенної трансформації довкілля», 0120U101129 «Топологічна диференціація біотопів України», 0125U000701 «Розроблення і використання методології та алгоритмів оцінки впливу воєнних дій на фіторізноманіття природних екосистем України для визначення їхніх втрат, відновлювального та адаптивного потенціалу», 0125U000702 «Синтез фітосоціологічних даних як основи класифікації,

картування, збереження рослинного покриву України в умовах впливу зовнішніх чинників». Виконання дисертаційного дослідження було підтримано грантами за проєктом «Раритетні види та біотопи, що трапляються на вапнякових відслоненнях Дністровського каньйону» (Rufford Small Grant, ID 19026-1), а також за проєктом «Угруповання порядку *Alysso-Sedetalia* у Центральній та Східній Європі» (Czech Science Foundation, ID 19-28491X).

Мета і завдання досліджень. Мета роботи – дослідити видове, ценотичне та біотопічне різноманіття кальцієпетрофітних угруповань рівнинних та передгірських районів України.

Для досягнення **мети** були поставлені такі завдання:

- розробити класифікацію кальцієпетрофітної рослинності за методикою Браун-Бланке;
- виявити екологічні закономірності диференціації кальцієпетрофітних угруповань;
- розробити класифікацію кальцієпетрофітних біотопів України до IV-V рівня;
- здійснити структурний (систематичний, географічний, біоморфологічний та екологічний) аналіз ценофлори кальцієпетрофітних угруповань та виявити її особливості;
- здійснити аналіз філогенетичного різноманіття кальцієпетрофітних біотопів та встановити флорогенетичні зв'язки кальцієпетрофітної ценофлори;
- провести созологічну оцінку кальцієпетрофітних біотопів та оцінку впливу загроз;
- здійснити аналіз трапляння кальцієпетрофітних біотопів в межах територій ПЗФ та Смарагдової мережі України;
- запропонувати методику оцінки збитків, завданих кальцієпетрофітним біотопам внаслідок воєнних дій.

Об'єкт дослідження – флора, рослинність та біотопи кальцієпетрофітних угруповань рівнинних та передгірських регіонів України.

Предмет дослідження – структура, різноманіття, диференціація та охорона кальцієпетрофітних угруповань рівнинних та передгірських регіонів України.

Методи дослідження: маршрутні (виконання повних геоботанічних описів); структурний аналіз ценофлори, кластерний, ординаційний, фітоіндикаційний, статистичний аналіз рослинних угруповань, застосування експертних систем. Для формування бази даних використано програми TURBOVEG, JUICE, RStudio. Для картування кальцієпетрофітних угруповань використано пакет програм ArcGIS 10.8.2.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше розроблено синтаксономічну схему кальцієпетрофітної рослинності України, яка включає 5 класів, 8 порядків, 12 союзів, 35 асоціацій та 5 субасоціацій; описано один новий союз і три нові субасоціації, валідизовано один союз і три асоціації. Статистично підтверджено коректність більшості синтаксономічних рішень шляхом порівняння масиву геоботанічних описів із номенклатурними типами та обґрунтовано необхідність широкого трактування окремих асоціацій. Визначено, що провідними екологічними чинниками диференціації рослинності

є ксеротичність субстрату, високий валовий вміст кальцію та магнію, pH ґрунту, аерованість, загальний сольовий режим та континентальність. Доведено, що азональні кальцієпетрофітні угруповання характеризуються вищим рівнем філогенетичного різноманіття та ендемізму порівняно із зональними степами, що свідчить про їх складну еволюційну історію та роль екологічної ізоляції у процесах видоутворення. Встановлено, що кальцієпетрофітна ценофлора України є гетерогенною та гетерохронною і сформована елементами різного біогеографічного походження, пов'язаними переважно із середземноморським, ірано-туранським та альпійсько-карпатським макрорегіонами. Уперше проаналізовано систематичну, біоморфологічну та екологічну структуру кальцієпетрофітної ценофлори України й обґрунтовано її давньосередземноморський генезис, домінування гемікриптофітів за значної участі хамефітів з переважанням стрес-толерантних екологічних стратегій. Виявлено диференційовану чутливість кальцієпетрофітних угруповань до модельованих кліматичних змін (за сценаріїв підвищення середньорічної температури на +1, +2 і +3 °C), причому найбільші зміни екологічних показників прогнозуються для угруповань союзів *Potentillo arenariae-Linion czernjajevii* та *Cirsio-Brachypodion pinnati*, сформованих на гумусованих рендзинових лептосолях. Уперше розроблено адаптовану експертну систему кальцієпетрофітних біотопів України *EUNIS UkrCalc* на основі даних експертної системи *EUNIS-ESy*, що враховує їх регіональні особливості. Уперше розроблено інтегральну методику оцінки збитків, завданих кальцієпетрофітним угрупованням, унаслідок воєнних дій із урахуванням ступеня пошкодження, відновлюваності та їх созологічної цінності.

Практичне значення одержаних результатів. Результати досліджень надано до Літописів Природи НПП «Дністровський каньйон» (2016-2018), «Кременецькі гори» (2018), РЛП «Дністровський» (2021-2024), ПЗ «Медобори» (2024) та використано для підготовки «Національного каталогу біотопів України» (2018), «Атласу трав'яних біотопів України» (2022). Було розроблено та подано до Міндовкілля три обґрунтування щодо створення ботанічних заказників місцевого значення та трьох об'єктів Смарагдової мережі України. Розроблено та апробовано методику підрахунку збитків на прикладі кальцієпетрофітних біотопів, а ключові засади ревайлдингу кальцієпетрофітних біотопів введено до курсів «Принципи та практики екологічного відновлення» та «Рослинність України» для студентів Національного університету «Києво-Могилянська академія». При виконанні роботи біоетичні норми не були порушені.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є самостійним дослідженням здобувача. Протягом 2015-2024 рр. було здійснено 56 експедиційних виїздів до Вінницької, Дніпропетровської, Закарпатської, Івано-Франківської, Луганської, Миколаївської, Одеської, Рівненської, Тернопільської, Херсонської, Хмельницької областей та АР Крим, виконано 1050 повних геоботанічних описів, здійснено статистичний аналіз даних та інтерпретацію результатів, сформульовано висновки. У рамках міжнародних дослідницьких проєктів проведено міжрегіональний аналіз кальцієпетрофітної рослинності Центральної

та Східної Європи із залученням даних, зібраних у ході дисертаційного дослідження. Результати відображені в наукових публікаціях та дисертації, яка є завершеною науковою працею. Під час публікації результатів у співавторстві здобувач є повноправним членом авторського колективу. На всі елементи спільних досліджень здобувачки зі співавторами є посилання у тексті. Права співавторів не порушені.

Апробація результатів дисертації. Основні теоретичні й практичні положення, висновки, пропозиції та рекомендації, сформульовані у дисертації, представлено й обговорено на засіданнях відділу геоботаніки та екології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, апробовано на 13-й міжнародній конференції Eurasian Dry Grassland Group «Management and Conservation of Semi-natural grasslands: from theory to practice» (Sighişoara, Romania, 2016); міжнародній конференції European Vegetation Survey «Vegetation survey 90 years after the publication of Braun-Blanquet's textbook» (Wrocław, Poland, 2018); міжнародній конференції «From monitoring to implementation. Ukrainian Rufford Small Grants Conference» (Харків, Україна, 2018); 17-й міжнародній науковій конференції «Grassland dynamics and conservation in a changing world» (Tolosa, Spain, 2022); міжнародній конференції European Vegetation Survey «Methods and approaches in a changing environment» (Rome, Italy, 2023); міжнародній конференції European Vegetation Survey «Vegetation of Europe: diversity, dynamics, conservation, and restoration» (Perugia, Italy, 2025); на всеукраїнській науково-теоретичній конференції «Класифікація рослинності та біотопів України» (Київ, Україна, 2018, 2020, 2024), XV З'їзді Українського ботанічного товариства (Івано-Франківськ, Україна, 2024), засіданнях круглого столу «Дністровські читання» (онлайн-засідання, 2023, 2024).

Публікації. Основні результати дисертації представлені у 54 публікаціях: 2 колективних монографіях, 33 статтях, із яких 24 статті у провідних фахових виданнях, що індексуються у міжнародних наукометричних базах даних Scopus та Web of Science, та 8 – у фахових виданнях України, які належать до переліку МОН України, 17 тез доповідей і матеріалів конференцій та 3 баз даних.

Структура та обсяг дисертації. Праця складається зі вступу, дев'яти розділів, висновків, використаних джерел та десяти додатків. Загальний обсяг дисертації – 573 сторінки, з яких 296 сторінок основного тексту. Ілюстративний матеріал представлений 87 рисунками та 29 таблицями.

Подяки. Ми щиро вдячні академіку НАН України, доктору біологічних наук Я. П. Дідуху за наукове керівництво, цінні коментарі та зауваження, висловлені в процесі виконання дослідження. Особливу подяку висловлюємо доктору біологічних наук А. А. Куземко за ідею дослідження кальцієпетрофітних угруповань та концептуальні ідеї, що сприяли розвитку роботи; проф. Milan Chytrý – за допомогу у підготовці експертних систем та обговоренні класифікації та екологічної специфіки кальцієпетрофітних угруповань; проф. Ladislav Mucina – за консультації щодо аналізу філогенетичного різноманіття та обговорення макрорегіональних зв'язків походження кальцієпетрофітної флори; Petra Hajková, Michal Hajek, Tomas Peterka – за допомогу в класифікації рослинності жорстководних джерел; Wolfgang Willner – за допомогу у валідизації та

критичній оцінці виділених синтаксонів; Stephan Henneken за допомогу у роботі з базами даних у середовищі TURBOVEG. Щиро дякуємо О. Є. Ходосовцеву та В. В. Дармостуку за визначення лишайників, С. О. Нипорко, В. М. Вірченко, М. Є. Рагуліній – за визначення мохоподібних; О. В. Прилуцькому – за допомогу в опануванні середовища R; О. Л. Качаловій – за підготовку палеогеографічних і геологічних карт. Також висловлюємо вдячність В. В. Буджаку, Д. Г. Вашеняку, Л. О. Вікирчак, О. К. Вікирчаку, І. І. Дмитраш-Вацебі, М. І. Ковтуну, А. М. Кравцю, О. О. Кучер, Ю. В. Розенбліт, І. Б. Термені та О. Є. Ходосовцеву, О. О. Чусовій, О. Г. Яворській за допомогу в організації та логістичному супроводі експедиційних досліджень.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ІСТОРІЯ ТА НАПРЯМКИ ДОСЛІДЖЕННЯ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ ВІДСЛОНЕНЬ КАЛЬЦІЄВМІСНИХ ПОРІД В УКРАЇНІ ТА ЄВРОПІ

У розділі проаналізовано історію досліджень кальцієпетрофітної флори, рослинності та біотопів України в контексті Центральної та Південно-Східної Європи, узагальнено основні етапи розвитку уявлень про їх походження, класифікацію та диференціацію. Показано, що розвиток досліджень відбувався від описово-флористичних робіт кінця XIX – початку XX ст. до сучасних синтаксономічних ревізій, заснованих на еколого-флористичному підході.

Початковий етап характеризувався накопиченням відомостей про різноманіття та походження кальцієпетрофітної флори. У другій половині XX ст. сформувалася домінантна класифікація рослинності та описано основні формації рослинності. Починаючи з кінця 1980-х років провідним напрямом досліджень став еколого-флористичний підхід, що забезпечив інтеграцію українських матеріалів до європейської синтаксономічної системи та проведення подальших синтаксономічних ревізій.

Проведений аналіз показав, що, незважаючи на понад столітню історію досліджень, кальцієпетрофітна рослинність України залишається вивченою нерівномірно. Основними науковими проблемами є: i) відсутність узагальненої класифікації кальцієпетрофітної рослинності України (Дідух, 1989; Куковиця та ін., 1994; Ромащенко та ін., 1996; Коротченко, Дідух, 1997; Красова, Сметана, 1999; Онищенко, 2001); ii) недостатня вивченість чинників її екологічної диференціації (Kuzemko et al., 2014, 2016; Didukh et al., 2018; Didukh & Vasheniak, 2018; Vasheniak et al., 2021), структури та походження флористичного складу кальцієпетрофітних біотопів (Литвинов, 1890, 1902; Талієв, 1896, 1900, 1904; Котов, 1927, 1939, 1940; Гринь, 1938; Дідух, 1974, 1982); iii) відсутність комплексної класифікації кальцієпетрофітних біотопів України (Дідух та ін., 2011, 2021; Куземко, 2022); iv) методики та кількісної оцінки їх втрат (Дідух, 2022; Дідух та ін., 2025).

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріали досліджень. Матеріалами досліджень є власні геоботанічні описи (1050 описів) за підходом Браун-Бланке з врахуванням судинних рослин,

мохів та епігейних лишайників за методикою EDGG (Dengler et al., 2016), виконані під час експедиційних виїздів у 2015-2024 роках; а також описи із наразі окупованих або важкодоступних територій (686 описів), люб'язно надані Я. П. Дідухом та О. О. Чусовою – загалом 1736 описів.

Територія досліджень. Дані, використані під час досліджень, зібрані з Вінницької, Дніпропетровської, Донецької, Закарпатської, Запорізької, Івано-Франківської, Кіровоградської, Луганської, Миколаївської, Одеської, Рівненської, Тернопільської, Харківської, Херсонської, Хмельницької, Чернівецької областей та АР Крим.

Методи досліджень. Матеріали досліджень було зведено до бази даних, сформованої за допомогою пакета програм TURBOVEG (Hennekens & Schaminée, 2001). Увесь масив описів було переведено до середовища JUICE (Tichý, 2002), у якому здійснювалась подальша класифікація угруповань різних типів рослинності за допомогою формалізованої експертної системи *EUNIS UkrCalc* (Vasheniak, 2026).

Кластерний аналіз рослинності на рівні союзів здійснювався за допомогою методу k-means на основі Hellinger-трансформованих даних покриття видів (Legendre & Legendre, 1998). Для визначення оптимальної кількості кластерів ми використовували OptimClass 1 (Tichý et al., 2010). Для інтерпретації назв синтаксонів опрацьовували протологи кальцієпетрофітної рослинності, а для верифікації синтаксономічних рішень – статистичні порівняння номенклатурних типів із виділеними кластерами.

Для оцінки екологічних відмінностей між синтаксонами використано індикаторні значення за шкалами Дідуха (Didukh, 2011). Статистичну значущість відмінностей між синтаксонами перевіряли за допомогою критерію Крускала-Воліса (Kruskal & Wallis, 1952). За наявності значущого результату виконували *post hoc* тест Манна-Вітні (Mann & Whitney, 1947) з поправкою Холма. Для визначення провідних чинників диференціації кальцієпетрофітних угруповань застосовано безтрендовий аналіз відповідностей (DCA), а вплив екологічних чинників оцінено за допомогою функції *envfit*. Для прогнозування змін екологічних чинників за сценаріїв підвищення середньорічної температури на +1, +2 і +3 °C застосовано методику Я. П. Дідуха, що ґрунтується на аналізі кореляцій між температурним режимом та іншими екологічними факторами (Didukh, 2021, 2023).

Для аналізу ценофлори кальцієпетрофітних угруповань сформовано узагальнений перелік характерних кальцієфільних видів на основі власних геоботанічних описів, літературних джерел і екологічних шкал Я. П. Дідуха (Didukh, 2011). Проведено географічний, систематичний та біоморфологічний аналіз ценофлори, оцінено екологічні стратегії видів, реконструйовано флорогенетичні зв'язки, визначено показники філогенетичного різноманіття та їх взаємозв'язок з екологічними факторами. Для аналізу ценофлори застосовано методи ієрархічної кластеризації, кореляційного та філогенетичного аналізу (Faith, 1992; Webb et al., 2002; Legendre & Legendre, 2012; Tucker et al., 2017).

Ефективність сучасної природоохоронної мережі щодо збереження кальцієпетрофітних біотопів оцінювали шляхом просторового аналізу

представленості їх локалітетів у межах територій природно-заповідного фонду та Смарагдової мережі України із застосуванням сучасних геоінформаційних методів (Pebesma, 2018; Hijmans, 2025). Созологічну оцінку біотопів проведено за методикою Я. П. Дідуха (Дідух, 2014; Дідух та ін., 2018). Для оцінки екологічних втрат кальцієпетрофітних біотопів внаслідок воєнних дій розроблено інтегральну методику, що враховує ступінь пошкодження, природоохоронну цінність, потенціал відновлення та просторово-часові аспекти впливу.

Статистичну обробку даних, аналіз і візуалізацію результатів виконано в програмному середовищі R (R Core Team, 2024) із використанням спеціалізованих пакетів для статистичного, філогенетичного та просторового аналізу (Hijmans, 2025; Kembel et al., 2010; Oksanen et al., 2026; Paradis & Schliep, 2019; Pebesma, 2018; Wickham et al., 2019). Під час розроблення окремих скриптів мовою R використовувалися генеративні моделі штучного інтелекту (OpenAI, 2025) як допоміжний інструмент програмування; усі результати були перевірені та верифіковані автором.

Карти було створено за допомогою програми ArcGIS 10.8.2 (ESRI, 2024): як картографічні основи використано National Geographic World Map, World Imagery, палеогеологічні карти (Popov et al., 2006), а також шари мережі природно-заповідного фонду, Смарагдової мережі України та «випаленої землі», люб’язно надані О. Василюком та Н. Брусенцовою.

КЛАСИФІКАЦІЯ КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНОЇ РОСЛИННОСТІ

Класифікація кальцієпетрофітної рослинності тривалий час залишалася дискусійною через складну організацію цих угруповань. Вони поєднують у собі судинні рослини, мохоподібні та лишайники, які по-різному реагують на екологічні фактори та відіграють різну роль у формуванні біотопів. У зв’язку з цим серед дослідників не існувало єдиного підходу до класифікації: одні автори використовували як діагностичну основу лише судинні рослини, тоді як інші враховували повний видовий склад угруповань, разом із криптогамними видами. Дискусійним залишалося також синтаксономічне положення окремих угруповань, зокрема кретофільної рослинності, яку часто розглядали як складову зональної степової рослинності, проте інтегральний підхід до вивчення таких угруповань дозволив переглянути наявні синтаксономічні рішення.

Кальцієпетрофітна рослинність представлена 5 класами, 8 порядками, 12 союзами, 35 асоціаціями і 5 субасоціаціями, з яких валідизовано 1 союз і 3 асоціації, а також описано 1 новий союз і 3 нові субасоціації (позначені на схемі червоним кольором).

Синтаксономічна схема кальцієпетрофітної рослинності:

Cl. *Montio-Cardaminetea* Br.-Bl. et Tx 1943
Ord. *Montio-Cardaminetalia* Pawlowski 1928 (Ord. *Cardamino-Cratoneuretalia* Maas 1959)
All. *Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati* Hadač 1983
Ass. *Brachythecio rivularis-Cratoneuretum commutati* Dierßen 1973*

Subass. *Brachythecio rivularis-Cratoneuretum commutati typicum* Vasheniak et al. 2026
Subass. *Brachythecio rivularis-Cratoneuretum commutati rhynchostegietosum riparioidis* Vasheniak et al. 2026
Ass. *Eucladietum verticillati* Allorge ex Braun 1968

Cl. *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977
Ord. *Geranio robertiani-Asplenietalia trichomanis* Ferrez 2009
All. *Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani* Ferrez 2009
Ass. *Asplenietum rutae-murariae-trichomanis* Kühn 1937
Ass. *Cystopterido fragilis-Phyllitidetum scolopendrii* Royer in Royer et al. 2006*
Subass. *Cystopterido fragilis-Phyllitidetum scolopendrii typicum* Royer in Royer et al. 2006
Subass. *Cystopterido fragilis-Phyllitidetum scolopendrii chrysosplenietosum alternifolii* Vasheniak 2026
All. *Sempervivo ruthenici-Schivereckion podolicae* Pînzaru et Rushchuk 2009
Ass. *Asplenio-Schivereckietum* Mititelu et al. 1971*
Ord. *Tortulo-Cymbalarietalia* Segal 1969
All. *Cymbalario-Asplenion* Segal 1969 (Ass. *Adiantho-Parietarietum judaicae* Segal 1969*)
Ass. *Asplenio-Parietarietum serbicae* Korzhenevsky et Klyukin 1989

Cl. *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 1955
Ord. *Alysso-Sedetalia* Moravec 1967
All. *Alysso alyssoidis-Sedion* Oberdorfer et T. Müller in T. Müller 1961
Ass. *Alysso alyssoidis-Sedetum* Oberdorfer et T. Müller in T. Müller 1961* ???
Ass. *Aurinio saxatilis-Allietum podolici* Onyshchenko 2001
Ass. *Saxifrago tridactylitae-Poetum compressae* Géhu 1961 *nom. invers.* Vasheniak et al. 2024
Ass. *Sempervivo ruthenici-Poetum versicoloris* Pinzaru 2006
Ass. *Erodio cicutarii-Brometum hordeacei* Mucina in Mucina et Kolbek 1993 ???

Cl. *Helianthemo-Thymetea* Romashchenko et al. 1996
Ord. *Thymo cretacei-Hyssopetalia cretaceae* Didukh ex Romashchenko et al. 1996
All. *Sileno supinae-Artemision hololeucae* Didukh 1989
Ass. *Erysimo cretacei-Festucetum cretacei* Demina 2014
Ass. *Lepidio meyeri-Scrophularietum cretacei* Demina 2014
Ass. *Sileno supinae-Matthioletum fragrantis* Didukh 1989*
Ass. *Artemisio nutantis-Plantaginetum salsae* Didukh 1989
All. *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei* Didukh ex Vasheniak et al. 2025

Ass. *Euphorbio cretophilae-Jurinetum brachycephalae* Didukh 1989 ex Vasheniak et al. 2025*

Ass. *Genisto scythicae-Artemisietum salsoloides* Sereda 2009

All. *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* Romashchenko et al. 1996

Ass. *Hedysaro grandiflori-Psephelletum carbonatae* Averinova 2014 corr. Didukh et al. 2018

Ass. *Pimpinello titanophillae-Artemisietum salsoloides* Didukh 1989

Ass. *Jurineo brachycephalae-Koelerietum talievii* Romashchenko et al. 1996*

Ass. *Androsacio koso-poljanskii-Caricetum humilis* Korotchenko & Didukh 1998

Ass. *Gypsophilo oligospermae-Campanuletum sibiricae* Romashchenko et al. 1996

Ass. *Carici humilis-Thymetum calcarei* Poluyanov 2009

Subass. *Carici humilis-Thymetum calcarei androsacietosum koso-poljanskiae* Poluyanov 2009

Cl. *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Ord. *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968

All. *Galio campanulati-Poion versicoloris* Kukovytsia et al. ex Vynokurov 2021

Ass. *Ranunculo zapalowiczii-Helictotrichetum desertori* Kukovytsia et al. ex Kukovitsa in Solomakha 1995

Ass. *Poetum versicoloris* Kukovytsia ex Didukh et Vasheniak 2018*

Ass. *Schivereckio podolicae-Seslerietum heuflerianae* Pînzaru 2006

Ass. *Minuartio auctae-Festucetum pallentis* Onyshchenko 2001

Ass. *Gypsophilo fastigiatae-Teucrietum chamaedrys* Kukovytsia et al. ex Vasheniak 2026

Ord. *Cephalario uralensis-Jurineetalia stoechadifolii* Vynokurov 2021

All. *Potentillo arenariae-Linion czernjajevii* Krasova et Smetana 1999

Ass. *Lino tenuifolii-Jurineetum brachycephalae* Krasova et Smetana 1999*

Ass. *Festuco valesiacae-Linetum czerniaevii* Krasova et Smetana 1999

Ass. *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* Dubyna, Dziuba et Vakarenko 2019

All. *Bromopsido tauricae-Asphodelinion tauricae* Didukh et al. 2021

Ass. *Bromopsido tauricae-Asphodelinetum tauricae* Didukh et Mucina 2014*

Ass. *Melico tauricae-Helianthemetum stevenii* Didukh et Mucina 2014

Ord. *Brachypodietalia pinnati* Korneck 1974

All. *Cirsio-Brachypodion pinnati* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944 (Ass. *Sesleria calcarea-Cirsium pannonicum*-Assoziation Klika 1933*)

Ass. *Inuletum ensifoliae* Kozłowska 1925

Ass. *Jurineo calcareae-Stipetum capillatae* Kukovitsa et al. ex Kukovitsa in Solomakha 1995

Найвищим фітоценотичним різноманіттям характеризуються угруповання класів *Festuco-Brometea* та *Helianthemo-Thymetea*, що свідчить про широкий спектр еколого-ценотичних умов, у яких вони формуються. Коректність синтаксономічних рішень перевірено шляхом порівняння виділених кластерів із номенклатурними типами. Для більшості асоціацій і субасоціацій медіанні значення подібності перевищували порогове значення 0,05, що підтверджує правильність їх інтерпретації. Виняток становлять асоціації *Alysso alyssoidis-Sedetum* та *Erodio cicutarii-Brometum hordeacei* класу *Sedo-Scleranthetea*, які за діагностичними видами відповідають описам цих асоціацій, однак характеризуються медіанними значеннями подібності, нижчими за порогове (0,05), тому в роботі наведені зі знаком питання. Аналогічний підхід використано для перевірки коректності інтерпретації союзів за їх номенклатурними типами (позначені зірочкою).

ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ

Кальцієпетрофітні угруповання формуються переважно на рендзинових і гіпсових лептосолях, кальцисолях та дрібноземах, що характеризуються високим вмістом кальцію та магнію, нейтральною або слабколужною реакцією ґрунтового розчину, низькою забезпеченістю доступними формами фосфору, малою потужністю ґрунтового профілю та обмеженою вологоємністю. Сукупність цих властивостей формує специфічний едафічний комплекс, який виступає головним екологічним фільтром і визначає склад, структуру та просторову диференціацію кальцієпетрофітної рослинності. Водночас карбонатні та гіпсові ініціальні ґрунти суттєво відрізняються за фізико-хімічними властивостями, що зумовлює формування різних типів угруповань.

За результатами кластерного аналізу союзи рослинності відносяться до трьох основних екологічних груп, які відповідають різним типам місцезростань. Найбільш відокремленими є угруповання жорстководних джерел і затінених скель, тоді як подільські та причорноморські кальцієпетрофітні трав’яні угруповання утворюють окремі групи. Це свідчить про неоднорідність кальцієпетрофітної рослинності та наявність кількох напрямків її екологічної диференціації (рис. 1).

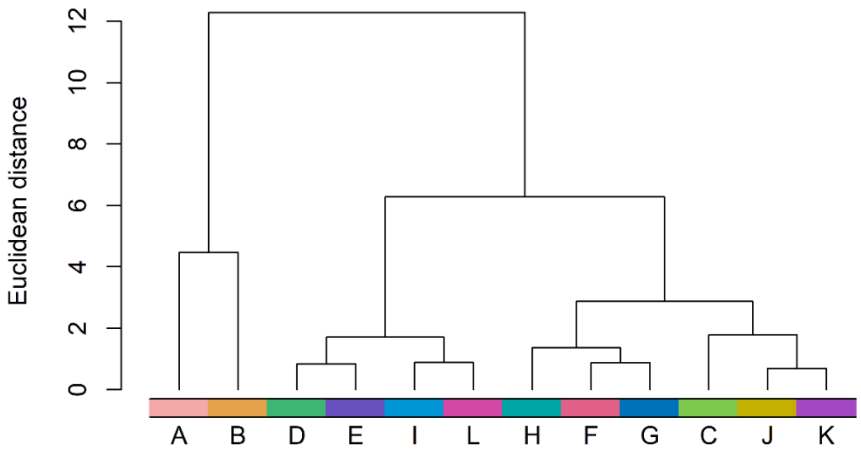


Рис. 1. Дендрограма подібності виділених союзів рослинності за екологічними індикаторами, побудована методом Варда на основі евклідових відстаней. A-*Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*; B-*Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*; C-*Cymbalario-Asplenion*; D-*Sempervivo ruthenici-Schivereckion podolicae*; E-*Alysso alyssoidis-Sedion*; F-*Sileno supinae-Artemision hololeucae*; G-*Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*; H-*Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*; I-*Galio campanulati-Poion versicoloris*; J-*Potentillo arenariae-Linion czernjajevii*; K-*Bromopsido tauricae-Asphodelinion tauricae*; L-*Cirsio-Brachypodion pinnati*

Ординаційний аналіз (DCA) з використанням функції *envfit* показав, що провідними чинниками диференціації кальцієпетрофітної рослинності є вологість ґрунту (Hd) та валовий вміст кальцію та магнію (Ca), які визначають головний екологічний градієнт. Важливими чинниками також є загальний сольовий режим (Sl), аерованість ґрунту (Ae), континентальність клімату (Kn), pH ґрунту (Rc) та омброрежим (Om), тоді як терморежим (Tm), вміст нітрогену (Nt), кріорежим (Cr) і змінність зволоження (fH) мають другорядне значення і суттєво не впливають на диференціацію (рис. 2).

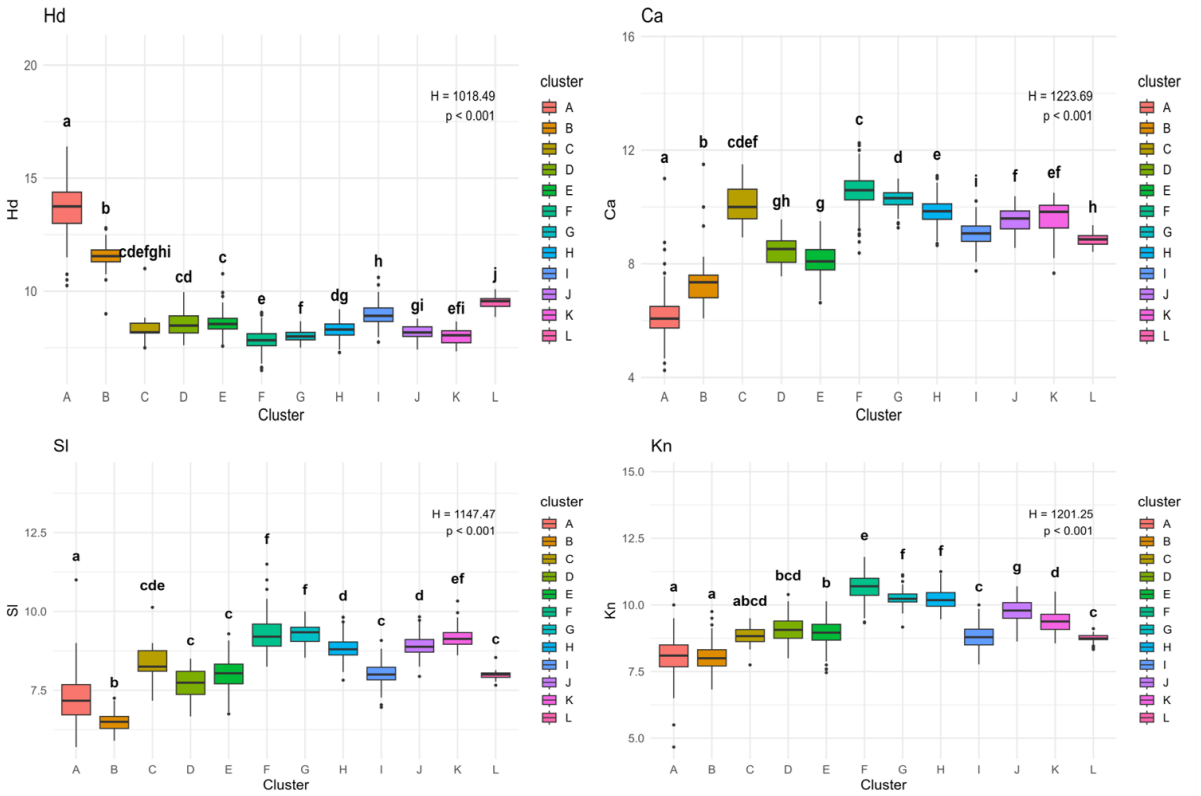


Рис. 2. Розподіл кальцієпетрофітних угруповань на рівні союзів за показником вологості (Hd), валового вмісту кальцію та магнію (Ca), загального сольового режиму (Sl) та континентальності (Kn). Малі літери позначають групи гомогенності за результатами *post hoc* тесту ($p < 0,05$). Позначення великих літер відповідає позначенням на рис. 1.

Примітка: Показник Ca характеризує приуроченість рослин до субстратів, збагачених кальцієм і магнієм; у шкалі цей градієнт традиційно виражається через оксидні еквіваленти CaO і MgO (Didukh, 2011).. Таке поняття відповідає геохімічній практиці, де вміст основних елементів порід і ґрунтів подають у вигляді оксидів. Водночас цей показник не слід ототожнювати з карбонатністю у вузькому хімічному розумінні, оскільки високі значення Ca характерні не лише для карбонатних порід (вапняків, крейди, доломітів), але й для гіпсових субстратів, у яких карбонатні аніони відсутні. Отже, шкала Ca відображає комплексний екологічний градієнт кальцієво-магнієвої насиченості субстрату та приуроченість рослин до кальцієфільних едафотопів, а не лише вміст карбонатів.

Найбільш ксерофітними виявилися угруповання крейдяних відслонень союзів *Sileno supinae-Artemision hololeucae* та *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*, для яких характерні найвищі показники валового вмісту кальцію та магнію, лужності та загального сольового режиму субстрату. З іншого боку, угруповання жорстководних джерел (*Lycopodo europaei-Cratoneurion commutati*) і затінених карбонатних скель (*Asplenio scolopendrii-Geranion robertiani*) формуються в умовах підвищеної вологості та специфічного мікроклімату. Інші союзи займають проміжне положення, відображаючи поступові переходи між основними екологічними градієнтами.

Найбільшу чутливість до прогнозованого підвищення середньорічної температури на +1, +2 та +3 °С виявили союзи *Potentillo arenariae-Linion czernjajevii* та *Cirsio-Brachypodion pinnati*. За всіх сценаріїв потепління саме в цих синтаксонах спостерігаються найсуттєвіші зміни екологічних показників, насамперед за pH ґрунту (Rc) та валовим вмістом кальцію та магнію (Ca).

Таким чином, екологічна диференціація кальцієпетрофітної рослинності визначається насамперед едафічними чинниками, пов'язаними з вмістом кальцію та магнію, вологістю і фізико-хімічними властивостями субстрату, тоді як кліматичні чинники мають переважно модифікуючий вплив на структуру та просторову організацію угруповань.

БІОТОПІЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ ТА ЙОГО ОСОБЛИВОСТІ

Ефективна охорона кальцієпетрофітних екосистем неможлива без їх чіткої типологічної інтерпретації та гармонізації національної класифікації з сучасними європейськими підходами. Незважаючи на впровадження системи *EUNIS*, класифікація кальцієпетрофітних біотопів України потребує адаптації з урахуванням регіональних геологічних, флористичних, екологічних і синтаксономічних особливостей. Тому одним із завдань дослідження було розроблення класифікаційної схеми кальцієпетрофітних біотопів України та оцінювання її відповідності сучасній експертній системі *EUNIS-ESy*.

На основі синтаксономічного та екологічного аналізу для України розроблено класифікаційну схему кальцієпетрофітних біотопів, адаптовану до сучасної експертної системи *EUNIS-ESy*. Запропонована експертна система *EUNIS UkrCalc* враховує особливості геологічної будови, екологічної диференціації та синтаксономічної структури кальцієпетрофітної рослинності, що дозволило уточнити діагностичні критерії та деталізувати типологічну структуру біотопів України.

Біотопічне різноманіття кальцієпетрофітних біотопів включає 21 одиницю IV-V рівнів. Встановлено, що такі кальцієпетрофітні біотопи формують екологічний ряд від жорстководних джерел і хазмофітних угруповань до кальцієпетрофітних степів та томілярів. У межах цього ряду виділено основні типи біотопів (C21b, H32c, R13, R15, R16a, R16b, R18, R1A), які відрізняються умовами місцезростання, структурою рослинного покриву, флористичним складом та географічним поширенням, що відображає регіональні особливості. Для кожного типу встановлено екологічні умови, характерні види, особливості поширення, природоохоронний статус та основні чинники загрози.

Класифікаційна схема біотопічного різноманіття кальцієпетрофітних угруповань:

C Континентальні поверхневі водойми
C2 Поверхневі проточні водойми
C21 Джерела, струмки, що беруть початок із джерел, та гейзери
C21b Жорстководні джерела та потоки

C21b.1 Добре освітлені угруповання з домінуванням *Palustriella commutata*, *Didymodon tophaceus*, *Eucladium verticillatum*, що формуються на розвинених травертинах (рис. 3).

C21b.2 Угруповання затінених травертинів в широколистяних лісах з домінуванням *Brachythecium rivulare*, *Cratoneuron fillicinum*

H Континентальні біотопи без рослинності або із розрідженим рослинним покривом

H3 Континентальні скелі, скельні плити та відслонення

H32 Біотопи континентальних скель на основних та ультраосновних породах

H32c Континентальні скелі помірної зони на багатих основами породах (від рівнин до гір)

H32c.1 Затінені угруповання вапнякових скель-останців

H32c.2. Угруповання вапнякових освітлених скель

R Трав'яні біотопи, у рослинному покриві яких домінують різнотрав'я, мохи або лишайники

R1 Сухі трав'яні біотопи

R13 Кальцієпетрофітні угруповання з домінуванням однорічників, сукулентів, геофітів, мохів та лишайників

R13.1 Угруповання на відслоненнях сарматських доломітизованих вапняків з домінуванням *Aurinia saxatilis*, геофітів *Allium podolicum*, *A. lusitanicum* та сукулентів *Sedum acre*, *S. sexangulare* (*Aurinio saxatilis-Allietum podolici*, *Sedo acri-Allietum montani*)

R13.2 Угруповання на відслоненнях сарматських, сеноманських, понтичних вапняків, тортонських гіпсів з переважанням однорічників

R13.3 Кальцієпетрофітні угруповання на поличках, виступах, еродованих схилах з домінуванням *Poa versicolor* (*Sempervivo ruthenici-Poetum versicoloris*)

R15 Континентальні остепнені та чагарничкові (томілярні) угруповання на відслоненнях крейди та мергелів Середньоруської височини та Донецького кряжу, що розвиваються на рендзинових лептосолях та кальцисолях

R15.1 Кальцієпетрофітні степи на відслоненнях крейди Середньоруської височини

R15.2 Кальцієпетрофітні томілярні угруповання степової зони на відслоненнях крейди та мергелів з домінуванням *Jurinea stoechadifolia*

R15.3 Кальцієпетрофітні низькорослі томілярні угруповання з домінуванням *Artemisia hololeuca* на щільних крейдяних субстратах, що розвиваються на кальцисолях

R15.4 Кальцієпетрофітні високорослі томілярні угруповання з домінуванням *Hyssopus officinalis* subsp. *montanus*, *Scrophularia cretacea* на рихлих крейдяних субстратах, що розвиваються на змитих кальцисолях

R15.5 Кальцієпетрофітні високорослі томілярні угруповання з домінуванням *Artemisia salsoloides* на відслоненнях крейди, що розвиваються на рендзинових лептосолях

R16 Багаторічні петрофітні степи Центральної та Південно-Східної Європи

R16a Кальцієпетрофітні степи гумідного та семіаридного клімату лісової та лісостепової зони

R16a.1 Угруповання, сформовані на стінках із силурійських вапняків, на змитих з верхніх ярусів рендзинових лептосолях, із домінуванням *Sesleria heuflerana*

R16a.2 Угруповання, сформовані на пологих схилах, добре розвинених багатих на гумус рендзинових лептосолях на сарматських вапняках, з домінуванням *Sesleria heuflerana*

R16a.3 Угруповання, сформовані на рендзинових лептосолях, на відслоненнях сарматських вапняків та тортонських гіпсів з домінуванням *Festuca pallens* (*Minuartio auctae-Festucetum pallentis*)

R16a.4 Угруповання на рендзинових лептосолях, сформованих на відслоненнях тортонських гіпсів та сеноманських крейдяних вапняків з домінуванням *Helictotrichon desertorum* (*Ranunculo zapalowiczi-Helictotrichetum desertori*)

R16a.5 Угруповання еродованих схилів Дністровського каньйону, сформовані на силурійських мергелях

R16b Кальцієпетрофітні понтичні степи

R16b.1 Кальцієпетрофітні степи на понтичних вапняках та мергелях з домінуванням *Pimpinella tragium*, *Euphorbia petrophila*, *Thymus ×dimorphus*

R16b.2 Кальцієпетрофітні степи Придніпров'я на виходах вапняків та доломітів верхнього девону та нижнього карбону.

R18 Кальцієпетрофітні степи з домінуванням багаторічників субсередземномор'я

R18.1 Кальцієпетрофітні угруповання на відслоненнях вапняків рівнинного і передгірного Криму

R1A Кальцифітні лучні степи центральноєвропейського типу

R1A.1 Кальцифітні лучні степи на рендзинових лептосолях, з домінуванням різнотрав'я (*Inula ensifolia*, *Linum flavum*, *L. hirsutum*, *Anthericum ramosum*, *T. montanum*, *Thymus* sp.)

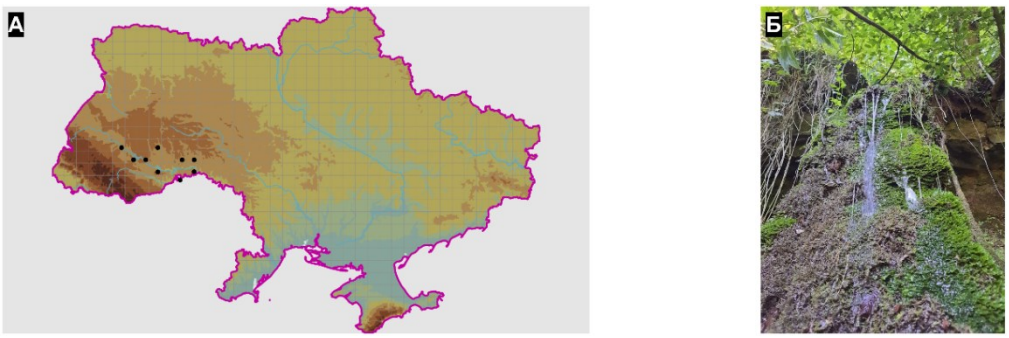


Рис. 3. Приклади поширення біотопу С21b.2 в Україні (А) та його зображення (Б) (фото С. О. Нипорко)

У роботі наведено характеристику 21 біотопу IV-V рівнів, карти їх поширення та відповідні зображення.

Для оцінки ефективності запропонованої класифікації проведено її порівняння з експертною системою *EUNIS-ESy*. Аналіз геоботанічних описів показав, що 51,08 % класифікаційних рішень повністю збігаються, тоді як 48,92 % потребували уточнення. Найбільша кількість змін стосувалася біотопів R16, R18, R1B! та R1B і була пов'язана переважно з уточненням меж між близькими типами, а не зі зміною їхнього класифікаційного положення. Це свідчить про загальну узгодженість запропонованої системи з *EUNIS-ESy* та водночас демонструє необхідність регіональної адаптації європейської класифікації для України.

Запропонована класифікація дозволила деталізувати різноманіття кальцієпетрофітних біотопів, уточнити їхнє місце у системі *EUNIS-ESy* та сформувати основу для картографування, моніторингу, оцінювання природоохоронної цінності й подальшої гармонізації національної класифікації біотопів із європейськими стандартами.

СТРУКТУРНИЙ АНАЛІЗ ЦЕНОФЛОРИ КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ ТА ЇЇ ХАРАКТЕРИСТИКА

На основі аналізу видового складу нами виділено ценофлору біотопів R, тоді як видовий склад біотопів C та H набагато бідніший, що не дає можливості проводити їх повноцінне порівняння.

Систематична структура. Систематична структура кальцієпетрофітної ценофлори відображає її своєрідність, сформовану під впливом екстремальних едафічних умов. Ценофлора досліджених біотопів налічує 459 видів із 177 родів і 47 родин, причому 98 % видів належать до *Magnoliophyta*. Співвідношення класів *Liliopsida* і *Magnoliopsida* (1:4,51) є характерним для флор Давнього Середзем'я (Дідух, 1992; Попов, 1963; Takhtajan, 1986), що свідчить про значний внесок середземноморських і південно-західноазійських флористичних елементів у формування кальцієпетрофітної ценофлори України.

У систематичному спектрі домінують родини *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae* та *Brassicaceae*, тоді як участь типових для гумідних флор родин *Ranunculaceae* і *Rosaceae* є незначною (рис. 4). Така структура зумовлена переважанням видів, адаптованих до кальцієвмісних субстратів із малопотужним ґрунтовим профілем, високою інсоляцією та дефіцитом вологи. Серед провідних родів найбільшим видовим багатством характеризуються *Astragalus*, *Linum*, *Silene*, *Allium*, *Stipa*, *Thymus* та *Euphorbia*.



Рис. 4. Спектр провідних родин кальцієпетрофітної ценофлори біотопів R

Кластерний аналіз показав високий рівень подібності систематичної структури більшості кальцієпетрофітних біотопів R. Найбільш відокремлене положення займає біотоп R13, який характеризується підвищеною часткою родин *Brassicaceae* та *Caryophyllaceae* і відображає специфіку піонерної рослинності карбонатних відслонень. З іншого боку, біотопи R16a, R16b, R18 та R15 формують групу зі спільним домінуванням *Asteraceae*, *Poaceae* та *Fabaceae*, характерним для кальцієпетрофітних степів.

Отримані результати свідчать, що систематична структура ценофлори визначається впливом клімату та специфічних едафічних умов кальцієвмісних субстратів, а її диференціація між окремими біотопами відображає ступінь їх екологічної спеціалізації.

Географічна структура. Аналіз географічної структури ценофлори кальцієпетрофітних біотопів України засвідчив домінування степового елемента, що підтверджує загалом ксеротичний характер досліджуваної рослинності. Значну роль у формуванні ценофлори відіграють також середземноморський та неморальний елементи, тоді як ірано-туранський і бореальний представлені значно слабше (рис. 5).

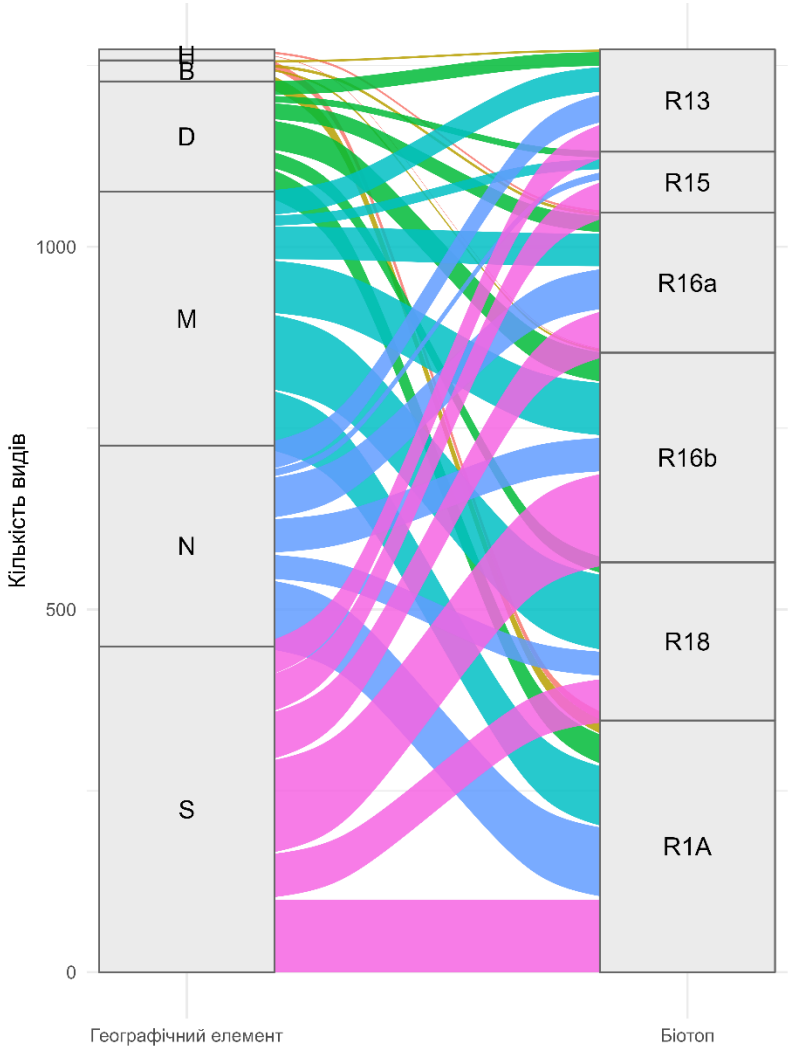


Рис. 5. Розподіл географічних елементів ценофлори. H-голарктичний , B-бореальний, D-ірано-туранський, M-середземноморський, N-неморальний, S-степовий

Кластерний аналіз біотопів за географічною структурою виявив їхню диференціацію з формуванням кількох груп. Найбільш подібними є біотопи R13, R16a та R1A, які характеризуються схожою географічною структурою і поєднанням степових, середземноморських та неморальних компонентів. Біотоп R16b формує окрему групу з підвищеною часткою степового елемента, тоді як біотопи R15 та R18 є найбільш відокремленими внаслідок специфічного співвідношення флористичних елементів: для R15 характерна максимальна представленість степових субендемічних видів, а для R18 – значна участь середземноморського елемента.

Біоморфологічна структура. Кальцієпетрофітні степи середземноморського регіону (R18), понтичні кальцієпетрофітні степи (R16b) та угруповання крейдяних і мергельних відслонень Середньоруської височини та Донецького кряжу (R15) характеризуються значною часткою хамефітів, що узгоджується з більш континентальними умовами існування цих екосистем. З іншого боку, кальцієпетрофітні центральноєвропейські (R16a) та лучні степи (R1A) мають у своєму складі значну частку гемікриптофітів, що за флористичним складом

подібні до трав'яних угруповань гумідніших регіонів. Кальцієпетрофітні угруповання однорічників, сукулентів, мохів та лишайників (R13), у яких переважають терофіти, а гемікриптофіти не відіграють значної ролі, мають досить складну структуру (рис. 6). Варто зауважити, що досі тривають дискусії щодо трактування цього типу біотопів: пропонується окремо розглядати синузії ефемерів і сукулентів або мохів і лишайників як окремі синтаксономічні одиниці. Загалом такий підхід потребує подальших наукових досліджень та розроблення методів вивчення флористичного складу кальцієпетрофітних угруповань однорічників, сукулентів, мохів та лишайників (R13).

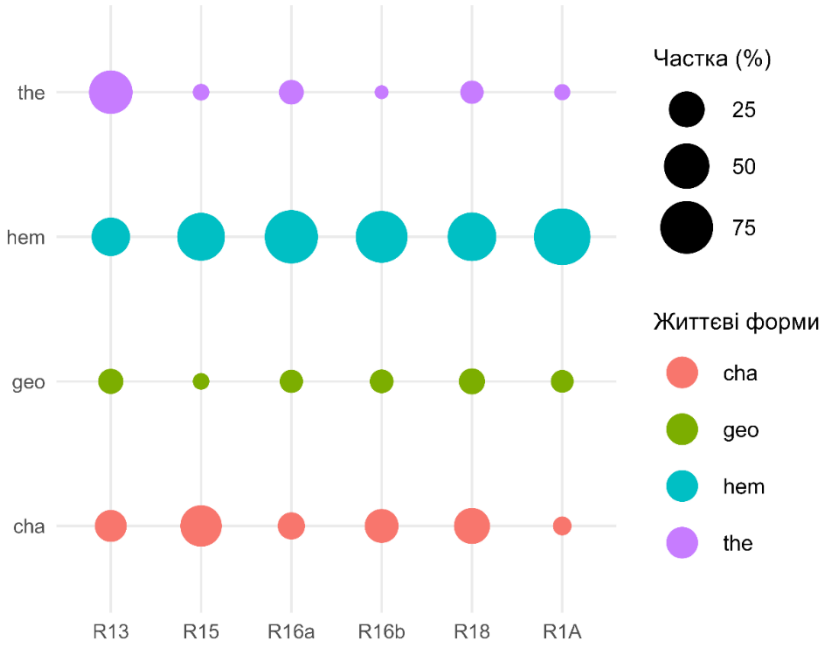


Рис. 6. Порівняльний спектр життєвих форм видів

Екологічна структура. Аналіз CSR-стратегій видів кальцієпетрофітних біотопів виявив переважання стрес-толерантного компонента, що зумовлено екстремальними едафічними умовами кальцієвмісних субстратів: малопотужністю ґрунтового профілю, високим валовим вмістом кальцію та магнію, обмеженою доступністю фосфору та дефіцитом вологи. Найвища частка стрес-толерантів характерна для угруповань крейдяних відслонень R15 (67 %) та піонерної рослинності R13 (44 %). У біотопі R13 помітною є також участь рудеральних видів, переважно однорічників, що пов'язано з господарською діяльністю та здатністю рудеральних видів заселяти антропогенні кам'янисті субстрати.

Біотопи R16a, R16b та R18 характеризуються близьким співвідношенням стрес-толерантних і конкурентних видів, що відображає формування їхніх угруповань на більш розвинених рендзинових лептосолях із вищою доступністю поживних речовин. Водночас у центральноєвропейських кальцієпетрофітних степах R16a зберігається значна частка стрес-толерантів, пов'язана з їхнім розташуванням на східній межі ареалу. Найбільш відмінним від решти біотопів

є біотоп R1A, у якому частка конкурентів досягає 79 %, а частка стрес-толерантів знижується до 18 % (рис. 7). Це зумовлено розвитком лучно-степових угруповань на сформованих рендзинах із нейтральною реакцією ґрунтового розчину та вищою доступністю мікроелементів.

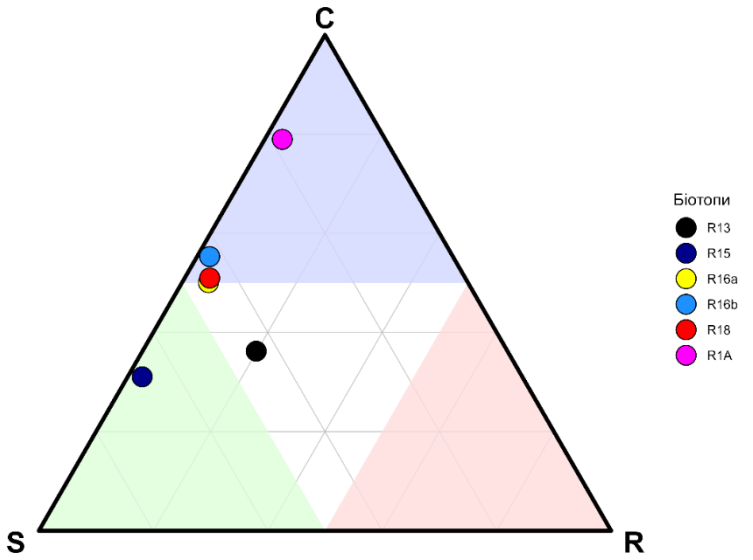


Рис. 7. Трикутник Граїма

Кластерний аналіз і розподіл біотопів у трикутнику Граїма виявили основний градієнт від стрес-толерантних угруповань R15 і R16b до конкурентно орієнтованого біотопу R1A. Біотопи R16a та R18 займають проміжне положення, тоді як R13 вирізняється поєднанням стрес-толерантної та рудеральної стратегій. Отже, структура CSR-стратегій відображає ступінь розвитку ґрунтового покриву та доступність ресурсів: на ініціальних кальцієвмісних ґрунтах переважають стрес-толеранти, а зі збільшенням потужності ґрунту та доступності поживних речовин зростає роль конкурентів. Таке положення біотопів у трикутнику Граїма свідчить, що сукцесійні процеси в таких умовах загальмовані (за винятком R1A).

ЕВОЛЮЦІЙНЕ ФОРМУВАННЯ КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ

Походження, флорогенетичні зв'язки характерних видів кальцієпетрофітних угруповань. Формування кальцієпетрофітної ценофлори розглянуто з позицій сучасної філогенетичної біогеографії, яка поєднує і) центрово-міграційний; іі) філогенетично-консервативний та ііі) екологічно-конвергентний підходи. Для реконструкції еволюційної історії використано аналіз ключових (діагностичних) генезисних елементів флори та їх найближчих таксонів (ACE-аналіз, тобто реконструкція предкових станів) (Bremer, 1992; Paradis & Schliep, 2019).

Аналіз засвідчив поліцентричне походження кальцієпетрофітної ценофлори України. Найширшим філогенетичним охопленням і

представленістю в більшості незалежних клад характеризується Середземноморський макрорегіон, що свідчить про його провідну роль у формуванні сучасної кальцієпетрофітної ценофлори. Ірано-Туранський макрорегіон представлений окремими добре відокремленими кладами, які відображають самостійні еволюційні лінії ксерофітних таксонів. Альпійсько-Карпатський макрорегіон також пов'язаний з окремими кладами, що вказує на його роль у формуванні окремих еволюційних ліній. Степовий і Бореальний макрорегіони не утворюють чітко відокремлених клад, що свідчить про їх менший внесок у формування сучасної кальцієпетрофітної ценофлори. Водночас роль Степового макрорегіону як можливого центру видоутворення або рефугіуму залишається відкритою через недостатню представленість молекулярно-генетичних даних для відповідних таксонів.



Рис. 8. Візуалізація флорогенетичних зв'язків із макрорегіонами на основі реконструкції предкових ареалів

ACE-аналіз підтвердив перевагу моделі з асиметричними швидкостями переходів (ARD) для всіх досліджених макрорегіонів, що свідчить про неоднакову інтенсивність історичних міграційних процесів. Найвищі значення вузлових ймовірностей та найбільша представленість у філогенії характерні для Середземноморського макрорегіону, тоді як Ірано-Туранський макрорегіон вирізняється найвиразнішою філогенетичною структурованістю. Альпійсько-Карпатський макрорегіон має проміжний характер, а Степовий і Бореальний макрорегіони демонструють слабкий або дифузний філогенетичний сигнал (рис. 8).

У складі флори біотопів R15, R16b та R18 переважають види, пов'язані із Середземноморським макрорегіоном, за значної участі видів ірано-туранського походження, що свідчить про провідний внесок південних центрів диверсифікації у її формування. Для біотопів R13 та R16a найвиразніші зв'язки встановлено з Альпійсько-Карпатським макрорегіоном.

Отримані результати свідчать, що кальцієпетрофітна ценофлора України не має єдиного центру походження. Її історичне формування відбувалося переважно в міоцені під впливом орогенних процесів та аридизації клімату в межах Євразії, тоді як пліоцен-плейстоценові кліматичні зміни визначали просторову реорганізацію, міграції та регіональну диференціацію. Таким чином, кальцієпетрофітна ценофлора є результатом поєднання різновікових еволюційних ліній, сформованих переважно у Середземноморському та Ірано-Туранському центрах диверсифікації.

Формулювання дослідницьких гіпотез про філогенетичні особливості кальцієпетрофітної ценофлори та їх перевірка.

Гіпотеза Г1. Філогенетичне різноманіття кальцієпетрофітних угруповань

Філогенетичне різноманіття кальцієпетрофітних біотопів зумовлене високим внеском субендемічних таксонів, тоді як у зональних степах домінують широко поширені види.

Перевірка гіпотези Г1 показала, що азональні кальцієпетрофітні біотопи України (R13, R15, R16a, R16b, R18) характеризуються вищим філогенетичним різноманіттям порівняно із зональними кальцієпетрофітними степами R1A, незважаючи на нижче видове багатство. Підвищені значення PD/SR (нормалізоване філогенетичне різноманіття) і MNTD (середня філогенетична відстань до найближчого таксона) у біотопах R13, R15 та R18 свідчать про більшу представленість еволюційно віддалених ліній і нижчий рівень філогенетичної кластеризації, тоді як біотоп R1A за вищого видового багатства характеризується переважанням споріднених таксонів і нижчим філогенетичним різноманіттям (рис. 9). Отже, гіпотезу підтверджено: азональні кальцієпетрофітні біотопи є осередками концентрації еволюційно відокремлених таксонів і роблять значний внесок у загальне філогенетичне різноманіття кальцієпетрофітної ценофлори України.

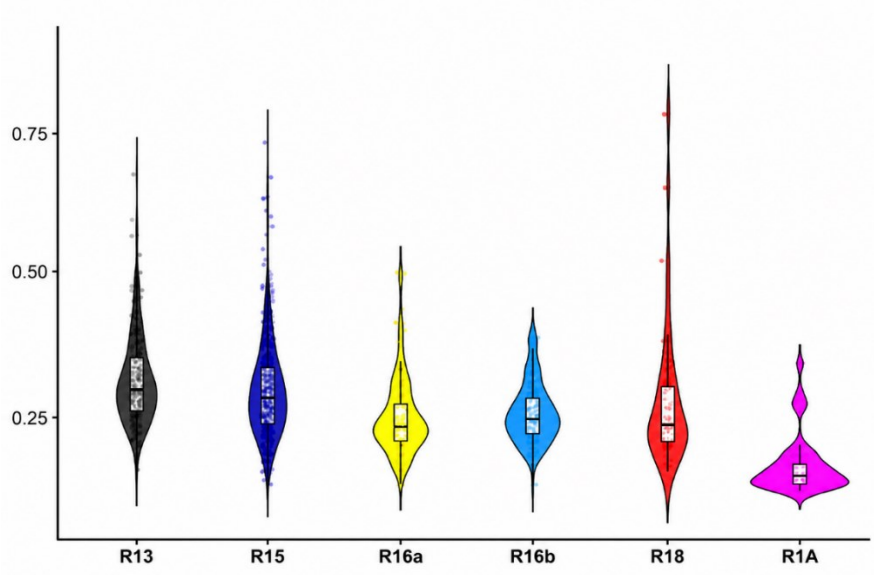


Рис. 9. Розподіл нормалізованого філогенетичного різноманіття на вид у кальцієпетрофітних біотопах. Ширина «скрипки» відповідає щільності розподілу значень, «ящик» відображає міжквартильний розмах, горизонтальна лінія – медіану, «вуса» – діапазон значень без урахування екстремальних точок

Гіпотеза Г2. Ендемізм кальцієпетрофітних угруповань
Азональні кальцієпетрофітні біотопи України характеризуються вищим рівнем локального та регіонального ендемізму порівняно із зональними степовими біотопами.

Перевірка гіпотези Г2 показала, що біотопи R15 та R18 характеризуються найвищими значеннями нормалізованого філогенетичного різноманіття (PD/SR) та найбільшою часткою ендемічних видів у його структурі. Це свідчить про концентрацію в їхніх межах філогенетично унікальних таксонів, які забезпечують непропорційно високий внесок у загальне філогенетичне різноманіття кальцієпетрофітної ценофлори. Таким чином, біотопи R15 та R18 є ключовими осередками збереження еволюційно відокремлених ендемічних ліній, що підтверджує гіпотезу Г2.

Гіпотеза Г3. Вплив екологічних чинників на філогенетичне різноманіття кальцієпетрофітних біотопів
Зі зростанням екологічної екстремальності місцезростань (висока інсоляція, кальцієво-магнієва насиченість субстрату, дефіцит вологи) філогенетичне різноманіття рослинних угруповань зростає внаслідок співіснування представників віддалених еволюційних ліній.

Перевірка гіпотези Г3 показала, що філогенетичне різноманіття значною мірою визначається специфічними екологічними умовами кальцієпетрофітних субстратів. Найвищі значення відносного філогенетичного різноманіття характерні для добре освітлених ксерофітних місцезростань із високим валовим вмістом кальцію та магнію в субстраті та вираженою континентальністю клімату, тоді як збільшення вологості, вмісту нітрогену й аерованості ґрунту супроводжується його зниженням (рис. 10). Отримані результати свідчать, що філогенетична структура біотопів формується насамперед під впливом азональних едафічних і мікрокліматичних чинників, які виступають екологічними фільтрами для представників різних еволюційних ліній. Отже, гіпотезу Г3 підтверджено: провідну роль у формуванні філогенетичного різноманіття кальцієпетрофітної ценофлори України відіграють кальцієвмісні субстрати та пов’язані з ними екологічні умови.

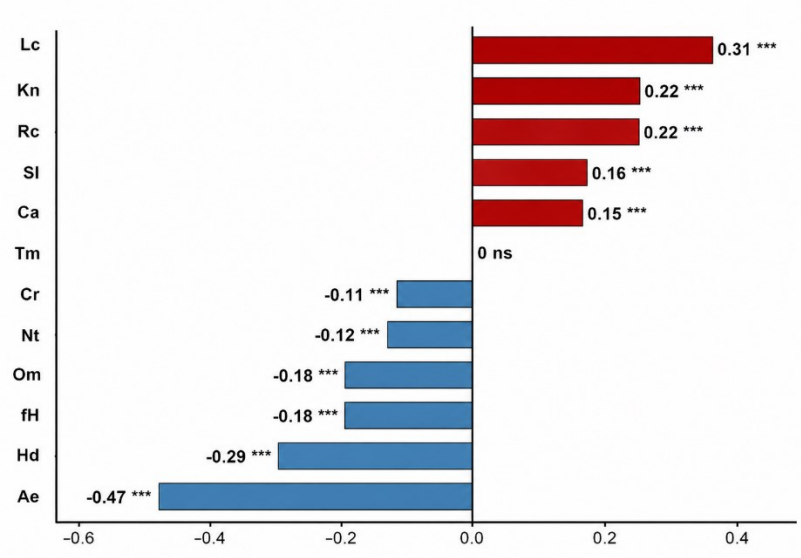


Рис. 10. Коефіцієнти рангової кореляції Спірмена між показниками нормалізованого філогенетичного різноманіття та екологічними чинниками (червоні стовбці – позитивна кореляція; сині стовбці – негативна кореляція)

Гіпотеза Г4. α-різноманіття кальцієпетрофітних угруповань α-різноманіття кальцієпетрофітних угруповань є вищим порівняно з α-різноманіттям навколишньої зональної степової рослинності.

Перевірка гіпотези Г4 показала, що азональні кальцієпетрофітні біотопи України не характеризуються вищим α-різноманіттям порівняно із зональними степовими біотопами (R1A) (рис. 11). Оскільки ці біотопи займають суміжні екологічні ніші, можна було очікувати збагачення кальцієпетрофітних угруповань видами зональних степів. Проте цього не відбувається, що свідчить про дію екологічних фільтрів, які обмежують проникнення та закріплення більшості видів на специфічних кальцієвмісних субстратах. Отже, гіпотеза Г4 не підтвердилася.

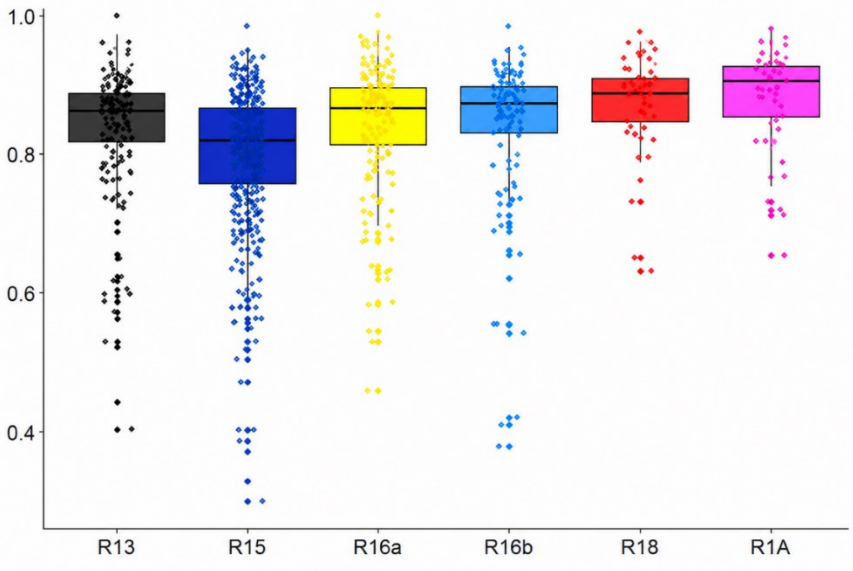


Рис. 11. α-різноманіття кальцієпетрофітних біотопів, оцінене за індексом Сімпсона (1-D)

ОХОРОНА КАЛЬЦІЄПЕТРОФІТНИХ УГРУПОВАНЬ

Просторовий аналіз представленості кальцієпетрофітних угруповань у межах природно-заповідного фонду, Смарагдової мережі України та територій «випаленої землі». Аналіз представленості цих біотопів у межах територій природно-заповідного фонду та Смарагдової мережі України виявив суттєві відмінності у рівні їх охоплення природоохоронною мережею. Частка локалітетів поза межами природоохоронних територій становить від 17,9 % для H32c до 87,7 % для R15. Найвищі значення індексу прогалин охорони встановлено для біотопів R15 (0,877), R16b (0,821), R1A (0,780) та R18 (0,740), що вказує на їх недостатню представленість у природоохоронній мережі. Просторовий аналіз перекриття локалітетів із територіями «випаленої землі» (Василюк та ін., 2026) показав, що частка локалітетів окремих кальцієпетрофітних біотопів, зокрема R15, які потрапляють до зони впливу воєнних дій, сягає 75 % (рис. 12). Отримані результати дозволили визначити біотопи, які потребують першочергових заходів охорони з огляду на поєднання прогалин охорони та значного воєнного впливу.

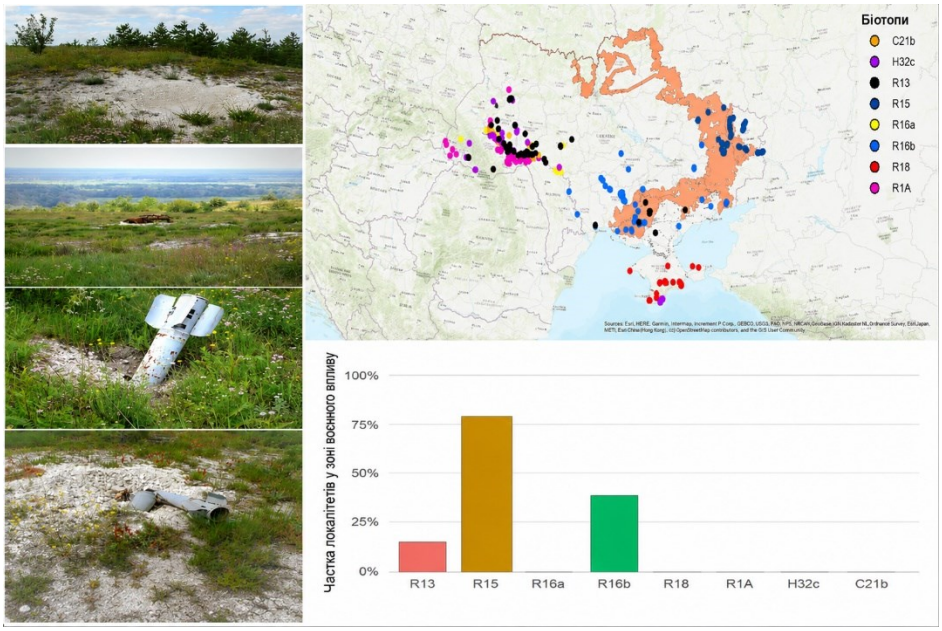


Рис. 12. Розподіл кальцієпетрофітних біотопів у межах території впливу воєнних дій («випаленої землі»). Фото В. Г. Клетьонкіна

Созологічна оцінка та оцінка впливу загроз кальцієпетрофітних біотопів. Кальцієпетрофітні біотопи характеризуються значною варіативністю показників екологічної стійкості, созологічної значущості та ризику втрат, що визначається насамперед типом субстрату, ступенем сформованості ґрунтового покриву та просторовою фрагментацією угруповань. Найвищою созологічною значущістю та підвищеним ризиком втрат відзначаються біотопи, зокрема R15, R16a та R18, які належать до II класу, тоді як біотопи R13, H32c характеризуються нижчою цінністю, але також вразливі до порушень і належать до III класу.

Раритетна компонента флори кальцієпетрофітних угруповань. Аналіз созологічної структури біотопів виявив істотні відмінності у представленості раритетних видів між окремими типами угруповань. Найвищу частку видів, занесених до «Червоної книги України» (Дідух та ін., 2009) та Резолюції 6 Бернської конвенції (Convention, 1979), встановлено для біотопу R15 (у середньому 20,56 %), тоді як високими показниками також характеризуються біотопи R16b, R1A, R16a та R18. Найнижча частка охоронюваних видів відзначена у біотопах C21b, H32c та R13. Біотопи R15, R16b і R18 характеризуються найбільшою концентрацією стенотопних, ендемічних, рідкісних і вразливих видів, що визначає їх як пріоритетні об'єкти охорони.

Інвазійні види у флористичному складі кальцієпетрофітних угруповань. Аналіз поширення інвазійних видів засвідчив їх загалом низьку представленість у флористичному складі досліджених угруповань, що свідчить про високу стійкість досліджених угруповань до біологічних інвазій. Найбільша концентрація інвазійних видів виявлена у біотопі C21b, де наявні *Bidens frondosus*, *Amorpha fruticosa* та *Erigeron annuus*, тоді як біотоп R13 характеризується найбільшим таксономічним різноманіттям інвазійного компонента. Для біотопів R15 і особливо R16b встановлено мінімальне поширення чужорідних видів, що відображає дію жорсткого екологічного фільтра. У біотопах R1A найбільшу потенційну загрозу становить *Acer negundo*, поширення якого пов'язане із заростанням лучно-степових угруповань за недостатнього випасу. Загалом кальцієпетрофітні біотопи характеризуються високою резистентністю до біологічних інвазій, а найбільш уразливими до проникнення адвентивних видів є біотопи C21b та частково R16a.

Методика оцінювання збитків, завданих кальцієпетрофітним біотопам під час воєнних дій. Розроблено інтегральну методику оцінювання збитків, завданих кальцієпетрофітним біотопам внаслідок воєнних дій, яка базується на комплексному врахуванні показників збереженості біотопу (Z), його природоохоронної цінності (T), потенціалу природного відновлення (V) та просторово-часових характеристик впливу (ST). Апробація методики показала, що найвищий пріоритет для охорони та відновлення мають кальцієпетрофітні біотопи крейдяних відслонень групи R15, які характеризуються поєднанням високої природоохоронної цінності, значного ступеня порушення та низького потенціалу самовідновлення. Біотоп R16b.2 також належить до високопріоритетних об'єктів, тоді як угруповання R13.2 відзначаються найвищою здатністю до природного відновлення. Запропонована методика дає змогу диференціювати біотопи за ступенем пошкодження, прогнозувати перспективи їх відновлення та визначати пріоритетність природоохоронних і відновлювальних заходів.

ВИСНОВКИ

1. Кальцієпетрофітні угруповання України мають переважно азональний характер і приурочені до специфічних умов виходів кальцієвмісних порід лісової, лісостепової та степової зон. При цьому зональність опосередковано впливає на структуру та флористичний склад угруповань.

Від гумідних умов півночі до аридних умов півдня спостерігається підвищення концентрації ендемічних видів.

2. Геологічною основою кальцієпетрофітного субстрату є морські органогенні відклади (крейда, доломіти, опоки, мергелі, гіпси та вапняки) різних історичних періодів від силуру до сармату, виходи яких на поверхню пов'язані з герцинським й альпійським орогенезом. Специфіка такого субстрату (відслонення кальцієвмісних порід, рендзинові, гіпсові лептосолі і кальцисолі), з високим вмістом кальцію та магнію, дефіцитом фосфатів зумовила гетерогенний та гетерохронний характер заселення рослин, адаптація яких до цих умов сприяла видоутворенню та формуванню специфічних ендемічних рас.
3. Кальцієпетрофітна рослинність представлена 5 класами, 8 порядками, 12 союзами, 35 асоціаціями 5 субасоціаціями, з яких валідизовано 1 союз і 3 асоціації, а також описано 1 союз і 3 нові субасоціації. Найвищим фітоценотичним різноманіттям характеризуються кальцієпетрофітні угруповання класів *Festuco-Brometea* та *Helianthemo-Thymetea*, що підтверджує складну еволюційну історію угруповань цього типу.
4. Екологічна диференціація кальцієпетрофітних угруповань визначається комплексною дією едафічних і кліматичних чинників. Провідну роль відіграють вологість, pH ґрунту, загальний сольовий режим, вміст кальцію та магнію й аерованість ґрунту, різне поєднання яких формує екологічну специфіку окремих типів угруповань. Вплив кліматичних чинників проявляється насамперед через омброрежим і континентальність, які модифікують едафічні умови та посилюють диференціацію рослинності.
5. Кальцієпетрофітна ценофлора налічує 459 видів із 177 родів та 47 родин із співвідношенням родини : роди : види = 1 : 3,77 : 9,77. У систематичному спектрі провідні позиції займають родини *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae* та *Brassicaceae*, а серед родів – *Astragalus*, *Linum*, *Silene*, *Allium* і *Thymus*, що відображає давньосередземноморський генезис ценофлори. У спектрі життєвих форм переважають гемікриптофіти за значної участі хамефітів, тоді як частка геофітів і терофітів зростає в угрупованнях з переважанням однорічників, сукулентів, мохів та лишайників. За екологічними стратегіями основу ценофлори становлять стрес-толеранти, що відповідає умовам уповільненого перебігу сукцесійних процесів. В угрупованнях із переважанням однорічників, сукулентів, мохів і лишайників зростає роль рудералів, здатних швидко займати вільні екологічні ніші та колонізувати нестабільні місцезростання.
6. Філогенетичне різноманіття та рівень ендемізму у кальцієпетрофітних угрупованнях є вищими порівняно із зональними степами, що вказує на їх складну еволюційну історію, формування в умовах екологічної ізоляції та провідну роль алопатричного видоутворення. Водночас α-різноманіття цих угруповань не перевищує показники зональних степів, що може свідчити про дію екологічних фільтрів і обмеженість придатних ніш кальцієвмісних субстратів.

7. Кальцієпетрофітна ценофлора України має поліцентричне походження та характеризується диференційованими флорогенетичними зв'язками. Для ценофлор угруповань крейдяних і мергельних відслонень Середньоруської височини та Донецького кряжу, а також понтичних кальцієпетрофітних степів найбільш виражені середземноморські та ірано-туранські зв'язки, тоді як для кальцієпетрофітних степів гумідного та семіаридного клімату лісової й лісостепової зон характерні альпійсько-карпатські зв'язки. Результати реконструкції предкових ареалів характерних видів кальцієпетрофітної ценофлори методом ACE підтверджують встановлені закономірності її флорогенетичних зв'язків.
8. За глобальних змін клімату підвищення середньорічної температури на +1 °C та +2 °C для більшості кальцієпетрофітних угруповань не спричиняє істотних змін умов існування на ініціальних ґрунтах, проте в угрупованнях *Cirsio-Brachypodion pinnati* та *Potentillo arenariae-Linion czernjajevii*, сформованих на гумусованих рендзинових лептосолях, можуть відбуватися зміни терморежиму та pH ґрунту. За підвищення середньорічної температури на +3 °C зміни набувають комплексного характеру, охоплюють водний і хімічний режим ґрунтів та підвищують вразливість угруповань, зокрема тих, що формуються на більш розвинених ґрунтах.
9. Внесено корективи до класифікації біотопів *EUNIS-ESy* та створено їх нову адаптовану експертну систему *EUNIS UkrCalc*, яка враховує регіональні особливості України. Біотопічне різноманіття кальцієпетрофітних угруповань включає 8 одиниць вищого рангу, у складі яких виділено 21 одиницю IV-V рівнів, більшість із яких за результатами інтегральної оцінки належать до II-III класів рідкісності і созологічної значущості.
10. Просторовий аналіз охорони кальцієпетрофітних біотопів виявив нерівномірність їх охоплення природоохоронною мережею України. Найбільші природоохоронні прогалини встановлено у південних та східних регіонах, де значна частина територій поширення цих біотопів залишається поза межами об'єктів природно-заповідного фонду та Смарагдової мережі України.
11. Воєнні дії є одним із провідних сучасних чинників деградації кальцієпетрофітних біотопів, спричиняючи порушення структури рослинного покриву, трансформацію субстратів та зміну ґрунтових умов. Найбільш вразливими виявилися біотопи з високою созологічною значущістю та низькою відновлюваністю, зокрема угруповання, приурочені до відслонень крейди та мергелів Середньоруської височини та Донецького кряжу, а також понтичні кальцієпетрофітні степи. Розроблена інтегральна методика оцінювання збитків дозволяє кількісно оцінювати екологічні втрати й визначати пріоритети післявоєнного відновлення кальцієпетрофітної рослинності.
12. Кальцієпетрофітні угруповання являють собою складну багаторівневу систему, сформовану під впливом едафічних, еволюційних та біогеографічних чинників, що визначають їхню високу специфічність,

обмежене поширення та підвищену вразливість до сучасних антропогенних і кліматичних впливів. Отримані результати створюють наукову основу для вдосконалення класифікації, оцінки стану та розробки ефективних стратегій збереження цих унікальних екосистем.

СПИСОК ОСНОВНИХ ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у фахових виданнях, що входять до міжнародних наукометричних баз даних Scopus і Web of Science

1. Chytrý, M., Hennekens, S. M., Jiménez-Alfaro, B., …, **Vashenyak, Y.** & Yamalov, S. (2016). European Vegetation Archive (EVA): An integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science*, *19*(1), 173–180. https://doi.org/10.1111/avsc.12191 (авторський внесок: виконання 105 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Західного та Центрального Поділля, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
2. Willner, W., Kuzemko, A., Dengler, J., …, **Vashenyak, Y.** & Janišová, M. (2017). A higher-level classification of the Pannonian and western Pontic steppe grasslands (Central and Eastern Europe). *Applied Vegetation Science*, *20*(1), 143–158. https://doi.org/10.1111/avsc.12265 (авторський внесок: виконання 218 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
3. Dengler, J., Wagner, V., Dembicz, I., …, **Vasheniak, I.**, & Campos, J. A. (2018). GrassPlot – a database of multi-scale plant diversity in Palaearctic grasslands. *Phytocoenologia*, *48*(3), 331–347. https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0267 (авторський внесок: виконання 218 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Дністровського каньйону, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
4. Didukh, Y. P., & **Vasheniak, Y. A.*** (2018). Vegetation of limestone outcrops in Western and Central Podillia (Ukraine). *Tuexenia 38*, 419-444. https://doi.org/10.14471/2018.38.023 (авторський внесок: виконання 105 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Західного та Центрального Поділля, проведення кластерного, ординаційного, синтфітоіндикаційного та статистичного аналізу, аналізу просторового розподілу угруповань, участь у написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q3)**
5. Bruelheide, H., Dengler, J., Jiménez-Alfaro, B., …, **Vashenyak, Y**, & Zverev, A. (2019). sPlot – A new tool for global vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science*, *30*(2), 161–186. https://doi.org/10.1111/jvs.12710 (авторський внесок: виконання 180 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Дністровського каньйону, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
6. Nyporko, S. O., **Vashenyak, Yu. A.** (2020). The first find of *Myurella sibirica* (*Plagiotheciaceae*, *Bryophyta*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, *77*(4), 305–313. https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.04.305 (авторський внесок: виконання 25 геоботанічних описів за участі *Myurella sibirica* з

Кременецьких гір, участь у написанні та редагуванні основного тексту) (без квартилю)

7. **Vasheniak, I.***, Dmytrash-Vatseba, I., Markivska, L., Swacha, G., & Kuzemko, A. (2020). Phytosociology, ecology and conservation status of *Carlina acanthifolia* subsp. *utzka* on its northern distribution limit (Poland and Ukraine). *Biologia*, *75*(5), 637–651. https://doi.org/10.2478/s11756-020-00436-8 (авторський внесок: виконання 29 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України за участю *Carlina onopordifolia*, кластерний, ординаційний, синфітоіндикаційний аналіз, участь в написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q3)**
8. Biurrun, I., Pielech, R., Dembicz, I., …, **Vasheniak, I.,** & Dengler, J. (2021). Benchmarking plant diversity of Palaearctic grasslands and other open habitats. *Journal of Vegetation Science*, *32*(4), e13050. https://doi.org/10.1111/jvs.13050 (авторський внесок: виконання 218 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Поділля, Опілля та Покуття, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
9. Dembicz, I., Dengler, J., Steinbauer, M. J., …, **Vasheniak, I.**, & Biurrun, I. (2021). Fine-grain beta diversity of Palaearctic grassland vegetation. *Journal of Vegetation Science*, *32*(3), e13045. https://doi.org/10.1111/jvs.13045 (авторський внесок: виконання 508 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Поділля, Опілля, Покуття, Причорноморської низовини, Закарпаття, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
10. Didukh, Y., **Vasheniak, I.***, & Chusova, O. (2021). *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968 of calcareous petrophytic steppes in Ukraine. *Hacquetia*, *20*(2), 303–325. https://doi.org/10.2478/hacq-2021-0004 (авторський внесок: виконання 998 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, проведення кластерного, ординаційного, синтфітоіндикаційного та статистичного аналізу, участь у написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q2)**
11. **Vasheniak, I.***, Didukh, Y., & Rozenblit, I. (2021). Dry grasslands on sedimentary outcrops of the Dniester canyon (Ukraine). *Biologia*, *76*(4), 1109–1126. https://doi.org/10.1007/s11756-021-00709-w (авторський внесок: створення ідеї та концепції статті, виконання 218 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності Дністровського каньйону, кластерний, ординаційний, синфітоіндикаційний аналіз, синтаксономічна ревізія, участь в написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q3)**
12. Bezsmertna, O., Hleb, R., Orlov, O., **Vasheniak, I.**, Podpriatov, O., Kvakovska, I., Danylyk, I., Kamleitner, K., Ragulina, M., Babytskiy, A., Rubanovska, N., & Lysenko, T. (2022). The genus *Woodsia* R. Br. in Ukraine (*Woodsiaceae*). *Thaiszia – Journal of Botany*, *32*(1). https://doi.org/10.33542/TJB2022-1-03 (авторський внесок: виконання 10 геоботанічних описів за участю

рідкісного виду роду *Woodsia ilvensis* на відслоненнях кальциту, підготовка фітосоціологічної частини статті, формулювання ідеї та концепції статті, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q4)**

13. Chusova, O. O., Shyriaieva, D. V., Budzhak, V. V., …, **Vasheniak, Iu. A.**, & Kuzemko, A. A. (2022). Protected species in grassland habitats of Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, *79*(5), 290—307. https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.05.290 (авторський внесок: виконання 998 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, редагування списку рідкісних видів трав'яних біотопів, участь у написанні та редагуванні основного тексту) (без квартилю)
14. Didukh, Y., **Vasheniak, I.***, & Bednarska, I. (2022). Phytosociological and ecological peculiarities of *Festuca pallens* Host in Ukraine. *Hacquetia*, *21*(2), 235–252. https://doi.org/10.2478/hacq-2022-0004 (авторський внесок: виконання 46 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності за участю *Festuca pallens* України, проведення кластерного, ординаційного, синтфітоіндикаційного та статистичного аналізу, участь у написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q4)**
15. Didukh, Y., Chorney, I., Budzhak, V., **Vasheniak, I.***, Bezsmertna, O., Gleb, R., & Nyporko, S. (2023). Rare shady chasmophytic habitat communities (8210) in Ukraine. *Hacquetia*, *22*(2), 143–160. https://doi.org/10.2478/hacq-2022-0022 (авторський внесок: виконання 26 геоботанічних описів хазмофітної рослинності Закарпаття та долини річки Дністер, проведення кластерного, ординаційного, синтфітоіндикаційного та статистичного аналізу, участь у написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q4)**
16. Didukh, Ya. P., **Vasheniak, Yu. A.**, Kuzemko, A. A., Rosenblit, Yu. V., Chusova, O. O. (2023). Methodological aspects of synphytoindication analysis of topological differentiation of biotopes. *Ukrainian Botanical Journal*, *80*(1), 64–83. https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.01.064 (авторський внесок: виконання 1050 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, проведення кластерного аналізу, участь у написанні та редагуванні основного тексту) (без квартилю)
17. **Vasheniak, I.***, Willner, W., Didukh, Y., Prylutskyi, O., & Chytrý, M. (2024). *V*egetation of annuals and succulents on dry calcareous substrates (*Alysso alyssoidis-Sedion*) in eastern Central Europe, western Ukraine and Moldova. *Tuexenia, 44*, 103-130. https://doi.org/10.14471/2024.44.006 (авторський внесок: створення ідеї та концепції статті, виконання 320 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності з домінуванням сукулентів та однорічників України, формування бази даних кальцієпетрофітної рослинності Центральної та Східної Європи, кластерний, ординаційний, статистичний аналіз, участь в написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q3)**
18. Buzhdygan, O., Baldauf, S., Borovyk, D., …, **Vasheniak, I.,** & Kuzemko, A. (2025). Scale-dependent effects of plant diversity drivers across different grassland habitats in Ukraine. *Ecology and Evolution*, *15*(2), e70941.

https://doi.org/10.1002/ece3.70941 (авторський внесок: виконання 998 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**

19. Mikhailyuk, T., Vinogradova, O., Nyporko, S., **Vasheniak, I.** (2025). Algae, bryophytes, and vascular plants of calcareous rocks of the Dumka Cave complex (Dniester Regional Landscape Park, Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, *82*(6), 535–551. https://doi.org/10.15407/ukrbotj82.06.535 (авторський внесок: виконання 10 геоботанічних описів хазмофітної рослинності Дністровського регіонального ландшафтного парку, написання фітосоціологічної частини, участь у редагуванні основного тексту) **(Q4)**
20. **Vasheniak, I.***, Chusova, O., & Didukh, Y. (2025). Chalk rocky grasslands in the arid Eastern European Plain. *Tuexenia, 45*, 103-128. https://doi.org/10.14471/2024.45.001 (авторський внесок: створення ідеї та концепції статті, виконання геоботанічних описів рослинності на відслоненнях крейди України, кластерний, ординаційний, синфітоіндикаційний аналіз, синтаксономічна ревізія, участь в написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q3)**
21. **Vasheniak, I.***, Dmytrash-Vatseba, I., Didukh, Y., & Chirilă, S. D. (2025). *Viola jooi*: Distribution, ecology and management with a focus on Ukraine. *Biologia*, *80*(9), 2277–2295. https://doi.org/10.1007/s11756-025-01971-y (авторський внесок: створення ідеї та концепції статті, виконання 15 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України за участю *Viola jooi*, кластерний, ординаційний, синфітоіндикаційний аналіз, синтаксономічна ревізія, участь в написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування) **(Q2)**
22. Buzhdygan, O., Baldauf, S., Tietjen, B., …, **Vasheniak, I.,** & Kuzemko, A. (2026). Drivers of plant invasions and their scale-dependency in grasslands. *Biological Conservation*, *313*, 111584. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111584 (авторський внесок: виконання 998 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q1)**
23. Chirilă, S. D., Bădărău, A. S., Vassilev, K., Chirilă, A. M., **Vasheniak, I.**, & Doroftei, M. (2026). Habitat preferences of *Iris aphylla* (*Iridaceae* Juss.), a rare species in Romania. *Folia Geobotanica*, *60*, 157-178. https://doi.org/10.1007/s12224-026-09474-7 (авторський внесок: апробування методики кластерного аналізу k-means для масиву геоботанічних описів за участю *Iris aphylla*, яку згодом було застосовано для класифікації кальцієпетрофітної рослинності України, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q2)**
24. Chirilă, S. D., Bădărău, A.S., Doroftei, M., Vassillev, K., & **Vasheniak I.** (2026). Phytocoenological and ecogeographical study of *Salvia nutans* in Romania. *Biologia 81*, 118. https://doi.org/10.1007/s11756-026-02192-7 (авторський внесок: апробування методики кластерного аналізу апробація двоетапного алгоритму кластеризації (k-means+Ward.D2) для масиву геоботанічних описів за участю *Salvia nutans*, яку згодом було застосовано

для класифікації кальцієпетрофітної рослинності України, участь у написанні та редагуванні основного тексту) **(Q2)**
*Примітка: * - відповідальний автор статті.*

Монографії

25. Куземко, А. А., Дідух, Я. П., Онищенко, В. А., Шеффер, Я. (Ред.). (2018). *Національний каталог біотопів України*. ФОП Клименко Ю. Я. https://geobot.org.ua/files/publication/1828/catalog.pdf (авторський внесок: збір матеріалу, аналіз результатів, узагальнення, написання розділу «Петрофітні степи на карбонатах»)
26. Куземко, А. А. (Ред.). (2022). *Атлас трав'яних біотопів України*. ДрукАрт. https://www.researchgate.net/publication/369013841_Atlas_trav'anih_biotopiv_Ukraini_comp (авторський внесок: збір матеріалу, аналіз результатів, узагальнення, написання розділів «R13 Рослинність з домінуванням криптогамних і однорічних рослин на карбонатних і ультраосновних відслоненнях», «R16 Петрофітні степи Центральної і Південно-Східної Європи з домінуванням багаторічників»)

Статті у наукових фахових виданнях, затверджених МОН України

27. **Вашеняк, Ю. А.** (2016). Біотопічне різноманіття трав'яних угруповань Центрального Поділля та їх созологічна оцінка. *Вісник Чернівецького університету. Біологічні системи*, *8*(1), 108–118.
28. Didukh, Y. P., Chorney, I.I., Budzhak, V., **Vasheniak, Yu. A.***, Korzhyk, V. P., Rozenblyt, Yu. V., Tokariuk, A. I., & Mykhaylyuk, T. I. (2018). Rare tufa forming habitat in the Dnister River basin. *Ukrainian Botanical Journal*, *75*(2), 149–159. https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.149 (авторський внесок: виконання 15 геоботанічних описів рослинності жорстководних джерел України, участь в написанні та редагуванні основного тексту в якості автора для листування)
29. **Вашеняк, Ю. А.**, Ходосовцев, О. Є. (2019). В пошуках петрофітної рослинності навколо Висуні. *Чорноморський ботанічний журнал*, *15*(3), 306–308. (авторський внесок: виконання геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності долини річки Інгулець, участь у написанні та редагуванні основного тексту)
30. Кучер, О. О., Мойсієнко, І. І., Ємельянова, С. М., **Вашеняк, Ю. А.**, Буджак, В. В., Куземко, А. А. (2021). Аналіз синантропізації трав'яних біотопів України. *Чорноморський ботанічний журнал*, *17*(4), 316–330. https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2021-17-4-2 (авторський внесок: виконання 998 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, участь у написанні та редагуванні основного тексту)
31. Ходосовцев, О. Є., Ширяєва, Д. В., Безсмертна, О. О., **Вашеняк, Ю. А.**, Кучер, О. О., Чусова, О. О., Куземко, А. А. (2021). Лишайники роду *Cladonia* P. Browne в трав'яних біотопах України. *Чорноморський ботанічний журнал*, *17*(4), 348–384. https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2021-17-4-5 (авторський внесок: виконання 156 геоботанічних описів

кальцієпетрофітної рослинності України за участю видів роду *Cladonia*, участь у написанні та редагуванні основного тексту)

32. Дідух, Я. П., **Вашеняк, Ю. А.**, Розенбліт, Ю. В., Чусова, О. О., Куземко, А. А. (2022). Методичні аспекти лінійного аналізу нелінійної структури рослинного покриву. *Чорноморський ботанічний журнал*, *19*(2), 169–186. https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2023-19-2-2 (авторський внесок: виконання 998 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України, виконання кластерного, статистичного аналізу, участь у написанні та редагуванні основного тексту)
33. Niporko, S., & **Vasheniak, Yu.** (2024). A new record of *Cololejeunea rossettiana* (*Marchantiophyta*, *Lejeuneaceae*) in the Transcarpathian region. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, (56), 34–37. https://doi.org/10.32782/1998-6475.2024.56.34-37 (авторський внесок: виконання 10 геоботанічних описів кальцієпетрофітної рослинності України за участю *Cololejeunea rossettiana*, участь у написанні та редагуванні основного тексту)
34. **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

Публікації, що засвідчують апробацію матеріалів дисертації

35. Kuzemko, A., Dubyna, D., Dziuba, T., Moysiienko, I., **Vasheniak, I.**, & Zakharova, M. (2015). Syntaxonomy of the sandy and rocky grasslands of Ukraine: preliminary results of large-scale analysis. In *From population biology to community ecology: European Dry Grassland Meeting. Book of abstracts* (24). Mainz, Germany.
36. **Vasheniak, I.** (2016). Limestone outcrops vegetation of the Dniester Valley. In *Management and conservation of semi-natural grasslands from theory to practice: European Grassland Meeting. Book of abstracts* (71). Sighișoara, Romania.
37. **Vasheniak, I.** (2017). Rare types of dry grasslands of the right-bank forest-steppe zone (including the Dniester Canyon). In *NATURA 2000 as the innovation system of rare species and habitats protection in Ukraine. Book of abstracts* (20–22). Kyiv, Ukraine.
38. **Вашеняк, Ю. А.** (2018). До методики виділення та інтерпретації синтаксонів (рівень асоціацій) на прикладі рослинності вапнякових відслонень. *Матеріали третьої науково-теоретичної конференції «Класифікація рослинності та біотопів»* (146–152). Київ, Україна.
39. Didukh, Y., Chorney, I., Budzhak, V., **Vasheniak, I.**, Rozenblit, I., Tokariuk, A., & Mykhailiuk, T. (2018). Habitat 7220 – petrifying springs with tufa formations (*Cratoneurion*) in the basin of the Dniester River (Ukraine). In *Book of abstracts* (25). Wrocław, Poland.

40. **Vasheniak, I.** (2018). Rare limestone outcrops habitats of the Dniester Canyon listed in the Bern Convention. In *From monitoring to implementation: Ukrainian Rufford Small Grants Conference. Book of abstracts* (9–10). Kharkiv, Ukraine.
41. Vasyliuk, O., Spinova, I., Sadogurska, S., Bronskova, O., Kazarinova, H., Bronskov, O., Goncharov, G., Chusova, O., Yarotska, M., Kuzemko, A., **Vasheniak, I.**, Shcherba, I., & Zalevskyi, V. (2018). *Smaragdova merezha Donetskoi oblasti*. Kharkiv: Kharkivska knyzhkova fabryka "Globus".
42. **Вашеняк, Ю. А.**, Дідух, Я. П., Термена, І. Б. (2019). Нове місцезнаходження *Allium obliquum* L. у Дністровському каньйоні. У А. А. Куземко (Ред.), *Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6)* (Т. 1, 162–163). Київ-Чернівці: Друк Арт.
43. **Вашеняк, Ю. А.**, Ворона, Є. І., Долинний, В. В., Яворська, О. Г. (2020). Діджиталізація картування біотопів на прикладі проектованого Смарагдового об'єкту – долини річки Вільшанки (Вінницька обл.). *Моніторинг та охорона біорізноманіття в Україні: прикладні аспекти моніторингу та охорони біорізноманіття* (Серія *Conservation Biology in Ukraine*, Вип. 16, Т. 3, 43–47). Київ; Чернівці: Друк Арт.
44. Куземко, А. А., **Вашеняк, Ю. А.**, Буджак, В. В., Винокуров, Д. С., Дзюба, Т. П., Дідух, Я. П., Коломійчук, В. П., Конайкова, В. О., Мойсієнко, І. І., Савченко, Г. О., Токарюк, А. І., Чорней, І. І., Чусова, О. О., Шаповал, В. В., Ширяєва, Д. В. (2020). База даних трав'яної рослинності України (*Ukrainian Grassland Database*): сучасний стан та перспективи розвитку. *Класифікація рослинності та біотопів України: матеріали четвертої науково-теоретичної конференції* (89–101). Київ, Україна.
45. **Vasheniak, I.**, Didukh, Y., & Chusova, O. (2022). Ecological peculiarities of *Stipo pulcherrimae–Festucetalia pallentis* communities in Ukraine. In *Grassland dynamics and conservation in a changing world. Book of abstracts* (81). Tolosa, Spain. https://edgg.org/sites/default/files/page/Book%20of%20abstracts_0.pdf
46. Нипорко, С. О., Михайлюк, Т. І., Бурова, О. В., Райда, О. В., **Вашеняк, Ю. А.**, Капець, Н. В., Демченко, Е. М. (2023). Мохоподібні, водорості та лишайники травертинових водоспадів Дністровського регіонального ландшафтного парку. *Дністерські читання: матеріали міжнародної конференції Дністровського регіонального ландшафтного парку* (45–49). Тлумач, Україна. https://uncg.org.ua/wp-content/uploads/2024/04/dnistrovski-chytannya.pdf
47. **Vasheniak, I.**, Chytrý, M., & Didukh, Y. (2023). *Alysso–Sedetalia* order communities in the Carpathian-Pannonian region, western Ukraine, and Moldova. In *Methods and approaches in a changing environment. Book of abstracts* (111). Rome, Italy. https://euroveg.org/download/evs/31/EVS-2023-Rome-Abstracts.pdf
48. **Вашеняк, Ю.**, Дмитраш-Вацеба, І., Дідух, Я. (2024). *Viola jooi* у Покутському ексклаві: поширення, стан популяцій та фітоценотична приуроченість. *Дністерські читання: матеріали міжнародної конференції Дністровського регіонального ландшафтного парку* (107–111). Одеса:

Олді+ https://repo.odmu.edu.ua/xmlui/bitstream/handle/123456789/18835/Gerasimyuk.pdf?sequence=1&isAllowed=y

49. **Vasheniak, I.**, Didukh, Y., Nyporko, S., Peterka, T., Hájek, P., & Hájek, M. (2024). *Lycopodo europaei–Cratoneurion commutati* communities in central and south-central Europe and western Ukraine. *Матеріали з'їзду Українського ботанічного товариства* (93). Івано-Франківськ, Україна. https://www.botany.kiev.ua/doc/XV_UBT_proceedings.pdf
50. **Vasheniak, I.**, & Nyporko, S. (2024). Calcareous petrifying springs of the Dniester Valley and its tributaries. *Рослинність та біотопи України: матеріали п'ятої науково-практичної конференції* (50–51). Київ, Україна. https://www.botany.kiev.ua/doc/conf_geobot_2024_2.pdf
51. **Vasheniak, I.**, Hájková, P., Peterka, T., Nyporko, S., Didukh, Y., & Hájek, M. (2025). Vegetation of low-elevation calcareous petrifying springs (*Lycopodo europaei–Cratoneurion commutati*) in western Ukraine in the broader geographical context of central and southeastern Europe. In *Vegetation of Europe: Diversity, dynamics, conservation, and restoration. Book of abstracts* (58). Perugia, Italy. https://euroveg.org/download/evs/33/EVS-2025-Perugia-Abstracts.pdf

Наукові інтернет-публікації

52. Chusova, O., Kucher, O., **Vasheniak, I.**, Borovyk, L. (2024). *Some notes to the flora of the northern part of Luhansk region*. (Version 1.6). [Occurrence dataset]. Ukrainian Nature Conservation Group (NGO). https://ukraine.ipt.gbif.no/resource?r=chusovabotanicaldescripluhansk1&v=1.6 (авторський внесок: виконання геоботанічних описів та підготовка датасету до публікації)
53. Kuzemko, A., Vynokurov, D.**, Vasheniak, I.**, Budzhak, V., Chorney, I., Chusova, O., Dembicz, I., Dengler, J., Didukh, Y., Dziuba, T., Hájek, M., Janišová, M., Kolomiychuk, V., Konaykova V., Moysiyenko, I., Roleček, J., Savchenko, G., Shapoval, V., Shyriaeva, D, Škodová, I., Tokariuk, A. (2024). *Records of vascular plants, bryophytes and lichens from Ukrainian Grassland Database*. (Version 1.3). [Occurrence dataset]. M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine. https://doi.org/10.15468/w4yz9s (авторський внесок: виконання геоботанічних описів та підготовка датасету до публікації)
54. **Vasheniak, I.** (2024). *Ukrainian calcareous vegetation of western and south-western Ukraine* (Version 1.5). [Occurrence dataset]. Ukrainian Nature Conservation Group https://ukraine.ipt.gbif.no/resource?r=vasheniakgeobotanicaldescriptions1&v=1.5

АНОТАЦІЯ

Вашеняк Ю. А. Фіторізноманіття кальцієпетрофітних угруповань рівнинної частини України: класифікація, структура та охорона. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.05 – «ботаніка». – Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ, 2026

Кальцієпетрофітні угруповання є специфічним типом рослинності, що формується на відслоненнях кальцієвмісних порід і характеризується високою едафічною спеціалізацією, значною часткою ендемічних видів, а також складною структурною організацією. Незважаючи на тривалу історію дослідження, їхня класифікація, екологічна диференціація та еволюційне походження залишаються недостатньо вивченими, що зумовлює актуальність комплексного аналізу цих угруповань.

Мета роботи – дослідити видове, ценотичне та біотопічне різноманіття кальцієпетрофітних угруповань рівнинних і передгірських регіонів України, встановити закономірності їх диференціації, класифікації та еволюційного розвитку й обґрунтувати підходи до їх охорони.

Дослідження базується на аналізі великого масиву геоботанічних описів, зібраних у різних регіонах України, а також на залученні даних європейських баз рослинності. Використано методи еколого-флористичної класифікації, кластерний, синфітоіндикаційний та ординаційний аналіз, статистичні підходи до аналізу структури флори, а також розроблено експертну систему для ідентифікації кальцієпетрофітних трав’яних біотопів. Для оцінки просторового розподілу угруповань і їх охоплення природоохоронними територіями застосовано GIS-аналіз.

За результатами дослідження розроблено класифікацію кальцієпетрофітної рослинності України з використанням сучасних методів аналізу та перевіркою синтаксономічних рішень за допомогою порівнянь із номенклатурними типами. Встановлено провідні екологічні чинники диференціації угруповань, зокрема едафічні (вологість субстрату, його аерованість, валовий вміст кальцію та магнію, pH ґрунту, загальний сольовий режим) і кліматичні (континентальність, омброрежим, освітленість). Проаналізовано структурні особливості флори (систематичну, географічну, біоморфологічну та структуру за екологічними стратегіями).

Особливу увагу приділено аналізу філогенетичного різноманіття та біогеографічних зв’язків флори кальцієпетрофітних угруповань. Сформульовано та перевірено гіпотези щодо їх еволюційного походження, що дозволило розглядати ці угруповання як результат складної взаємодії історичних, геологічних і кліматичних процесів.

Розроблено підхід до класифікації кальцієпетрофітних біотопів і проведено оцінку їх представленості у межах природно-заповідного фонду та Смарагдової мережі України. Вперше запропоновано методику оцінки збитків,

завданих кальцієпетрофітним біотопам внаслідок воєнних дій, а також здійснено їх созологічну оцінку та аналіз основних загроз.

Отримані результати мають теоретичне значення для розвитку фітосоціології та біогеографії, а також практичне значення для охорони біорізноманіття, планування природоохоронних заходів і відновлення порушених екосистем.

Ключові слова: кальцієпетрофітна рослинність, кальцієпетрофітні біотопи, синтаксономія, *EUNIS*, екологічна диференціація, кальцієвмісні субстрати, ценофлора, філогенетичне різноманіття, ендемізм, воєнний вплив, екологічні збитки, відновлення.

ABSTRACT

Vasheniak, I. A. (2026). Phytodiversity of Calcareous Rocky Communities in Flat Regions of Ukraine: Classification, Structure, and Conservation. Qualifying scientific work submitted as a manuscript. Thesis submitted for the degree of Doctor of Biological Sciences (Dr. Sci.) in the field of Botany (03.00.05). M. G. Kholodnyi Institute of Botany, NAS of Ukraine, Kyiv.

Calcareous rocky communities are unique vegetation types that develop on calcium-rich rock substrates. These communities are characterized by high edaphic specialization, a significant proportion of endemic species, and complex structural organization. Despite extensive research, their classification, ecological differentiation, and evolutionary origins remain insufficiently explored, underscoring the need for a thorough analysis. The aim of this study is to examine the species, vegetation, and habitat diversity of calcareous rocky communities in the lowland and foothill regions of Ukraine. The research seeks to identify patterns of differentiation, classification, and evolutionary development within these communities, and to propose strategies for their conservation. This study is based on a large dataset of vegetation plots collected from various regions of Ukraine, supplemented by data from European vegetation databases. The methodologies employed include ecological-floristic classification, cluster analysis, synphytoindication, ordination, and statistical analyses of floristic structure. Additionally, an expert system was developed to identify calcareous rocky grasslands, and GIS-based analysis was used to assess the spatial distribution of these communities and their representation in protected areas. As a result, a classification of calcareous rocky vegetation in Ukraine was developed using modern analytical methods, and syntaxonomic decisions were validated through comparisons with nomenclatural types of associations. Key ecological drivers of community differentiation were identified, including edaphic factors such as soil moisture, aeration, calcium/magnesium content, soil pH, and total salt regime. Climatic drivers, including continentality, ombroregime, and light, were also considered. The structural characteristics of the flora were analyzed, focusing on taxonomic, geographical, and biomorphological composition, as well as the ecological strategy spectrum. Special attention was given to the analysis of phylogenetic diversity and biogeographical relationships within the flora of calcareous rocky communities. Hypotheses concerning their evolutionary origins were formulated

and tested, allowing these communities to be understood as the result of complex interactions among historical, geological, and climatic processes. An approach to classifying calcareous rocky habitats was established, and their representation within the protected area network and the Emerald Network of Ukraine was assessed. For the first time, a methodology was developed to evaluate damage to these habitats caused by war-related impacts, alongside an assessment of their conservation status and an analysis of major threats. The findings of this study have theoretical significance for the advancement of phytosociology and biogeography. Furthermore, they hold practical importance for biodiversity conservation, spatial planning of conservation measures, and the restoration of disturbed ecosystems.

Keywords: calcareous rocky vegetation, calcareous rocky habitats, syntaxonomy, *EUNIS*, ecological differentiation, calcium-rich substrates, coenoflora, phylogenetic diversity, endemism, military impacts, ecological damage, restoration.