



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.04.282>

RESEARCH ARTICLE

## Рослинність Дністровського каньйону та оцінка її адаптивного потенціалу

Яків П. ДІДУХ<sup>1</sup> , Юлія В. РОЗЕНБЛІТ<sup>1\*</sup>, Ілля І. ЧОРНЕЙ<sup>2</sup> , Василь В. БУДЖАК<sup>2</sup> , Алла Л. ТОКАРІУК<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна

<sup>2</sup>Чернівецький національний університет ім. Ю. Федьковича, вул. Коцюбинського 2, Чернівці 58012, Україна

**Abstract.** Syntaxonomy of the natural vegetation of the Dniester Canyon, including 20 classes, 30 orders, 44 alliances, and 71 associations, is presented. The natural vegetation of the canyon is formed by communities of the classes *Carpino-Fagetea sylvaticae*, *Quercetea pubescentis*, *Quercetea robori-petraeae*, *Alno glutinosae-Populetea albae*, *Crataego-Prunetea*, *Festuco-Brometea*, *Trifolio-Geranietea sanguine*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Sedo-Scleranthetea*, *Phragmito-Magnocaricetea*, *Bolboschoenetea maritimi*, and *Isoëto-Nanojuncetea*. Grassland vegetation is characterized by the highest syntaxonomic diversity. Quantitative assessment of syntaxonomic diversity in the three-dimensional system of ecological strategies of species according to Ramensky-Grime (CRS) was carried out. Adaptive capabilities, i.e. the potential for possible further development of forest, shrub and grassland habitats, have been assessed. It has been found that the dynamics of forest shrub, grass meadow and steppe communities is determined by successive endoecogenetic processes. In petrophytic communities, fluctuation changes are not manifested and successional changes are rather limited. Significant fluctuations are inherent in floodplain grasslands that depend on the sharp variability of moisture during the growing season. At the same time, it is emphasized that actual realization of these processes depends on influences of external drivers that can be considered as regulatory factors in possible development of syntaxa.

**Keywords:** adaptation, Dniester Canyon, ecological strategies, successions, syntaxonomy, vegetation

**Article history.** Submitted 25 June 2021. Revised 23 July 2021. Published 30 August 2021

**Citation.** Didukh Ya.P., Rozenblit Yu.V., Chorney I.I., Budzhak V.V., Tokariuk A.I. 2021. Vegetation of the Dniester Canyon and assessment of its adaptive potential. *Ukrainian Botanical Journal*, 78(4): 282–296 [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.04.282>

**Affiliation.** M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine: Ya.P. Didukh, Yu.V. Rozenblit. Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 2 Kotsyubynsky Str., Chernivtsi 58012, Ukraine: I.I. Chorney, V.V. Budzhak, A.I. Tokariuk.

\*Corresponding author (e-mail: [yuliya.rozenblit@gmail.com](mailto:yuliya.rozenblit@gmail.com))

### Вступ

Можлива реакція рослинних угруповань на зміни зовнішніх факторів хоча і залежить від впливу останніх, однак визначається і внутрішньою організацією ценозу, його адаптивними можливостями, які реалізуються у відповідь на зовнішні умови. Традиційно зміни внутрішньої структури ценозів ґрунтуються на уявленнях про сукцесії, однак при цьому недооцінюються інші механізми, процеси (флуктуаційні, філценогенетичні), які

визначаються різноманітною поведінкою видів, що характеризуються різними типами екологічних стратегій. Саме цей аспект оцінки зміни внутрішньої структури ценозів було апробовано на основі синтаксономічного різноманіття Дністровського каньйону.

Дністровський каньйон – це унікальний природно-територіальний комплекс у середній течії долини річки Дністер, де вона перетинає Подільську височину. Складність геолого-морфологічної структури каньйону, що

© 2021 Ya.P. Didukh, Yu.V. Rozenblit, I.I. Chorney, V.V. Budzhak, A.I. Tokariuk. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

обумовлена загальною розчленованістю території, меандруючим характером русла, багатовіковою геологією підстилаючих порід, крутизною та експозиціями схилів визначає різнотипність поєднання ландшафтних, кліматичних, ґрунтових і флористичних компонентів. За геоботанічним районуванням України територія Дністровського каньйону розташована в межах Покутсько-Медоборського округу Південнопольської-Західноподільської підпровінції широколистяних лісів, лук, лучних степів та евтрофних боліт Центральноєвропейської провінції широколистяних лісів Європейської широколистянолісової області та Центральноподільського округу Східноєвропейської лісостепової провінції (Didukh, Shelyah-Sosonko, 2003). Таке розташування території в межах двох геоботанічних областей відображає зонально-регіональні особливості регіону, на які накладається геоморфологічна специфіка рельєфу, що в комплексі визначає високу різноманітність, строкатість та специфіку рослинних угруповань. Зважаючи на це, рослинність каньйону нами використана як модель для апробації методики оцінки різноспрямованості можливих змін, які визначаються на основі співвідношень флористичного складу видів у синтаксонах за показниками екологічної стратегії Раменського-Грайма.

## Матеріали та методи

Основу роботи складають матеріали польових досліджень, проведених у 2014–2017 рр. Геоботанічні описи виконували із застосуванням еколого-флористичних критеріїв опису рослинних угруповань (Braun-Blanquet, 1964; Yunatov, 1964; Aleksandrova, 1969; van Der Maarel, 2004) на ділянках, відносно однорідних щодо структури, видового складу та екологічних умов. Описи трав'яних угруповань (лучно-степових, лучних, чагарникових) виконувалися на ділянках розміром  $10 \times 10$  м, а прибережно-водної й наскельної, залежно від конфігурації ценозів – на площі до  $5 \times 5$  м. Для лісових ценозів ділянки мали розміри  $25 \times 25$  м. За допомогою GPS-навігатора фіксували координати центрів цих ділянок. У ході виконання опису вказували експозицію, крутизну схилів, висоту над рівнем моря, будову ярусів, загальне проективне покриття угруповань та окремих видів, умови місцезростання. Криптогамні рослини

наведені частково у геоботанічних описах наскельної рослинності. Проективне покриття в описі вказували у відсотках для кожного виду окремо з подальшим перетворенням їх у бали за шкалою: 1 –  $\leq 1\%$ , 2 – 2–5%, 3 – 6–20%, 4 – 21–50%, 5 –  $> 50\%$ .

Формування бази даних геоботанічних описів здійснено в програмі Turboveg 2.0. (Hennekens, Schaminee, 2001; Hennekens, 2009), обробку описів та класифікацію рослинності – в середовищі програми JUICE (Tichý, 2002) із застосуванням модифікованого методу двостороннього аналізу індикаторних видів (Modified TWINSPAN Classification) (Roleček et al., 2009).

Виділені кластери ідентифікували на основі "Hierarchical floristic classification system of plant, lichen, and algal communities" (Mucina et al., 2016) та Продромусу рослинності України (Dubyna et al., 2019) а також характеристик окремих синтаксонів (Didukh, Korotchenko, 1997; Abduloieva, Didukh, 1999; Abduloieva, 2002; Korotchenko, 2004; Kozak, 2012; Onyshchenko, 2009; Vasheniak, 2013, 2016; Eliáš, 2017; Hrivnák et al., 2019).

Назви таксонів вищих судинних рослин подано переважно за *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

При формуванні класифікаційної схеми рослинності Дністровського каньйону також враховано опубліковані раніше відомості про ценотичне різноманіття території досліджень (Solodkova et al., 1986; Didukh, Korotchenko, 1997; Abduloieva, Didukh, 1999; Abduloieva, 2002; Korotchenko, 2004; Fitsaylo, 2007, 2014, 2016; Kozak, 2012; Vasheniak, 2013, 2016; Budzhak et al., 2016; Didukh et al., 2018a, b; Didukh, Vasheniak, 2011, 2012, 2018; Dubyna et al., 2019; Goncharenko et al., 2020; Vashenyak et al., 2021).

Кількісний розподіл видів за екологічними стратегіями Раменського-Грайма (Grime, 1974, 1979) виділених синтаксонів проводили за методикою Я.П. Дідуха, суть якої полягає у розрахунку "центру маси" відповідних показників по відношенню до вершин C, R, S. Підрахунок кількості видів кожного типу стратегії для конкретних описів проводився за формулою:  $S_s = S + (CS/2) + (SR/2) + (CRS/3)$ ;  $C_c = C + (CS/2) + (CR/2) + (CRS/3)$ ;  $R_r = R + (CR/2) + (RS/2) + (CRS/3)$ . Далі розраховано середні значення та квадратичні відхилення (сигми) для синтаксонів, а також співвідношення між показниками:  $S_s:C_c$ ;  $R_r:C_c$ ;  $S_s:R_r$  та пропорції C:S:R = 1,0:X:Y. Отримані показники (у відсотках) співвідношень відобража-

лися на сторонах трикутника Дж.Ф. Грайма (Grime's C-S-R Triangle), де вершини відповідають 100%. По лінії C-S точка  $C_C = 100C_C / (C_C + S_S)$ , тоді положення  $S_S = 100 - C_C$ . По лінії C-R положення  $R_R = 100R_R / (R_R + C_C)$ , тоді точка  $C_C = 100 - R_R$ . По лінії S-R положення  $S_S = 100S_S / (S_S + R_R)$ ; тоді точка  $R_R = 100 - S_S$ . Точки наносилися на сторони трикутника і з'єднувалися. На основі таких зображень (рисунки) визначалися "центри мас" трикутника (а), що відповідають точці перетину його медіан, що приурочені до відповідних полів (б). Зони ("мертві поля"), в які навіть теоретично не можуть потрапити "центри мас", позначені штриховкою (с).

## Результати та обговорення

Синтаксономічна схема природної рослинності Дністровського каньйону складена нами на основі власних геоботанічних описів (підкреслено), а також раніше опублікованих праць і представлена 20 класами, 30 порядками, 44 союзами, 71 асоціацією та 6 нетипіфікованими угрупованнями, що хоча й не вичерпують всього фітоценотичного різноманіття, але достатньо повно репрезентують рослинність каньйону.

### Лісові угруповання

#### Cl. *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs Ex Passarge 1968

- Ord. *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski 1928  
 All. *Fagion sylvaticae* Luquet 1926  
 Ass. *Stellario holosteeae-Fagetum* Onyshchenko 2009
- Ord. *Carpinetalia betuli* P.Fukarek 1968  
 All. *Carpinion betuli* Issler 1931  
 Ass. *Isopyro thalictroidis-Carpinetum* Onyshchenko 1988  
 Ass. *Tilio cordatae-Carpinetum* Traczyk 1962  
 Ass. *Waldsteinio-Carpinetum* (Jakucs et Jurko, 1967) Soó 1971
- Ord. *Aceretalia pseudoplatani* Moor 1976  
 All. *Tilio-Acerion* Klika 1955  
 Ass. *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris* (Klika 1942) Husová in Moravec et al. 1982 nom. Bayrak 1996 (art. 31)  
 Ass. *Aceri platanoidis-Fraxinetum excelsioris* Onyshchenko 1998  
 All. *Melico-Tilion platyphyllis* Passarge 1968

#### Cl. *Quercetea pubescentis* Doing-Kraft ex Scamoni et Passarge 1959

- Ord. *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933  
 All. *Quercion petraeae* Issler 1931  
 Ass. *Seslerio heufleranae-Quercetum petraeae* Šomšák et Háberová 1979  
 All. *Betonico officinalis-Quercion roboris* Goncharenko et Semenishchenkov 2020  
 Ass. *Galio tinctoriae-Quercetum roboris* Goncharenko 2003  
 All. *Quercion pubescenti-petraeae* Br.-Bl. 1932  
 Ass. *Corno-Quercetum* Máthé & Kovács 1962

#### Cl. *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tx. ex Oberd. 1957

- Ord. *Quercetalia roboris* Tx. 1931  
 All. *Agrostio-Quercion petraeae* Scamoni et Passarge 1959  
 Ass. *Genisto pilosae-Quercetum petraeae* Zólyomi et al. Soó 1963

#### Cl. *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek & Fabijanić 1968

- Ord. *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968  
 All. *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968  
 All. *Alnion incanae* Pawłowski 1928  
 Ass. *Ficario-Ulmetum minoris* Knapp 1942 emend. J.Matuszkiewicz  
 Ass. *Carici remotae-Fraxinetum excelsioris* Koch ex Faber 1936

#### Cl. *Salicetea purpureae* Moor 1958

- Ord. *Salicetalia purpureae* Moor 1958  
 All. *Salicion albae* Soó 1951  
 Ass. *Salicetum albae* Issler 1926

#### Cl. *Robinietea* Jurko ex Hadač et Sofron 1980

- Ord. *Chelidonio-Robinietalia pseudoacaciae* Jurko ex Hadač et Sofron 1980  
 All. *Balloto nigrae-Robinion pseudoacaciae* Hadač et Sofron 1980  
 Ass. *Chelidonio-Pinetum sylvestris* (Gorelov 1997) Davydov nom. inv.  
 All. *Chelidonio majoris-Robinion pseudoacaciae* Hadač et Sofron ex Vítková in Chytrý 2013  
 Ass. *Chelidonio majoris-Robinietum pseudoacaciae* Jurko 1963

### Чагарникові угруповання

#### Cl. *Crataego-Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961

- Ord. *Prunetalia spinosae* R.Tx. 1952  
 All. *Prunion spinosae* Soó (1931) 1940

- Ass. *Swido sanguinei-Crataegetum leiomonogynae* Fitsailo 2005  
 Ass. *Prunetum spinosae* Soó (1931) 1940  
 All. *Berberidion vulgaris* Br.-Bl. 1950  
 Ass. *Pado-Coryletum* Moor 1958  
 Ass. *Roso vosagiatae-Coryletum* Oberd. 1957  
 Ass. *Corno-Prunetum spinosae* (R.Tx. 1952) Wittig 1975  
 Ass. *Rhamno-Cornetum sanguinei* Pass. (1957) 1963  
 Ass. *Lembotropido nigricantis-Cornetum maris* Fitsailo 2016  
 Comm. *Caragana frutex*  
 Comm. *Spiraea polonica*  
 All. *Lamio purpureae-Acerion tatarici* Fitsailo 2007
- Cl. Salicetea purpureae** Moor 1958  
 Ord. *Salicetalia purpureae* Moor 1958  
 All. *Salicion triandrae* T. Müller et Görs 1958  
 Ass. *Salicetum triandrae* Malcuit ex Noirfalise in Lebrun et al. 1955  
 All. *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* Shevchyk et Solomakha 1996
- Трав'яні угруповання**
- Cl. Festuco-Brometea** Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947  
 Ord. *Festucetalia valesiaca* Soó 1947  
 All. *Festucion valesiaca* Klika 1931  
 Ass. *Koelerio macranthae-Stipetum joannis* Chytrý 2007  
 Ass. *Stipetum pulcherrimae* Soó 1942  
 Ass. *Potentillo-Stipetum capillatae* Libb. 1933 em. Krausch 1960  
 Ass. *Botriochloetum ischaemi* (Kristinsson 1937) I. Pop 1977  
 Ord. *Brachypodietalia pinnati* Korneck 1974  
 All. *Cirsio-Brachypodion pinnati* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944  
 Ass. *Inuletum ensifoliae* Kozłowska 1925  
 Ass. *Orchido militaris-Seslerietum heufleranae* Schneider ex Dengler et al. 2012  
 Ass. *Origano-Brachypodietum pinnati* Medw.-Korn. et Kornas 1963  
 Ass. *Seslerietum heufleriana* Soó 1947  
 Ass. *Asteri-Linetum flavae* Glaczek 1968  
 Ass. *Carici humilis-Festucetum valesiaca* Klika 1951  
 All. *Fragario viridis-Trifolion montani* Korotchenko & Didukh 1997  
 Ass. *Thalictro-Salvietum pratensis* Medwecka-Kornaś 1959
- Ass. *Thymo marschalliani-Caricetum praecocis* Korotchenko et Didukh 1997  
 Ass. *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae* Korotchenko & Didukh 1997  
 All. *Artemisio marschalliana-Elytrigion intermediae* Korotchenko et Didukh 1997  
 Ass. *Salvio nemorosae-Elytrigietum intermediae* Abduloyeva 2002  
 Ord. *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968  
 All. *Galio campanulatae-Poion versicoloris* Kukovitsa, Movchan, V.Solomakha et Shelyag ex Didukh et Mucina in Mucina et al. 2013  
 Ass. *Schivereckio podolicae-Seselietum libanotidis* Didukh et Vasheniak 2017  
 Ass. *Poetum versicoloris* Kukovitsa et al. 1992  
 Ass. *Melico transsilvanicae-Lembotropetum nigricantis* Korotchenko 2004  
 Ass. *Thymo moldavici-Seselietum hippoamaranthrae* Pinzaru 2006 corr. Vasheniak et Didukh 2018
- Cl. Molinio-Arrhenatheretea** Tx. 1937  
 Ord. *Galiotalia veri* Mirkin et Naumova 1986  
 All. *Agrostion vinealis* Sipaylova et al. 1985  
 Ass. *Festuco valesiaca-Poetum angustifoliae* Mirkin in Denisova et al. 1986  
 Ord. *Arrhenatheretalia elatioris* Tx. 1931  
 All. *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926  
 Ass. *Festucetum pratensis* Soó 1938  
 Ass. *Poëtum pratensis* Ravarut et al. 1956  
 All. *Cynosurion cristati* Tx. 1947  
 Ass. *Lolio perennis-Cynosuretum cristati* Tx. 1937  
 Ord. *Molinietalia caeruleae* Koch 1926  
 All. *Calthion palustris* Tx. 1937  
 Ass. *Scirpetum sylvatici* Ralsky 1931  
 All. *Filipendulion ulmariae* Segal ex Westhoff et DenHeld 1969  
 Ass. *Lysimachio vulgaris-Filipenduletum ulmariae* Balotova-Tulachova 1971  
 All. *Molinion caeruleae* Koch 1926  
 Comm. *Palusturiella commutata-Agrostis stolonifera*  
 Comm. *Molinia arundinacea*  
 Comm. *Agrostis stolonifera*  
 Comm. *Eupatorium cannabinum*
- Cl. Trifolio-Geranietea** Th.Müller 1962  
 Ord. *Origanetalia vulgaris* T. Müller 1962  
 All. *Trifolion medii* T. Müller 1962  
 Ass. *Vicietum sylvaticae* Oberd. et T.Müller in T.Müller 1962



- Ord. *Antherico-ramosi-Geranietalia sanguinei* Julve ex Dengler in Dengler et al. 2003  
 All. *Geranion sanguinei* Tx. in T.Müller 1962  
 Ass. *Geranio-Dictamnenum* Wendelberger ex T.Müller 1962  
 Ass. *Trifolio alpestris-Melampyretum cristati* Rameau 1974  
 Ass. *Geranio sanguinei-Trifolietum alpestris* T.Müller 1962

- Cl. *Plantaginetea majoris*** Tx. et Preising ex von Rochow 1951  
 Ord. *Potentillo-Polygonetalia avicularis* Tx. 1947  
 All. *Potentillion anserinae* Tx. 1947  
 Ass. *Rumici crispis-Agrostietum stoloniferae* Moor 1958  
 Ass. *Potentilletum anserinae* Rapaics 1927

#### Петрофітні угруповання

- Cl. *Sedo-Scleranthetea*** Br.-Bl. 1955  
 Ord. *Alysso-Sedetalia* Moravec 1967  
 All. *Alysso-Sedion* Oberdoferet Müller in Müller 1961  
 Ass. *Aurinio saxatilis-Allietum podolici* Onyschenko 2001  
 Ass. *Bryo argentei-Ajugetum chiaie* Didukh et Vasheniak 2017  
 Ass. *Alysso alyssoidis-Sedetum* Oberdofer et Th.Müller in Müller 1961

- Cl. *Asplenietea trichomanis*** (Br.-Bl. 1934) Oberdorfer 1977  
 Ord. *Potentilletalia caulescentis* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926  
 All. *Potentillion caulescentis* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926  
 Ass. *Asplenietum trichomano-rutae-murariae* Kuhn 1937  
 Ord. *Ctenidio-Polypodietalia* Jurko et Pecier ex Boscaiu, Gargely et Cotoreanu in Patiu et al. 1966  
 All. *Ctenidio-Polypodium vulgare* Jurko et Pecier ex Boscaiu, Gargely et Cotoreanu in Patiu et al. 1966  
 Ass. *Ctenidio-Polypodietum* Jurko et Peciar 1963 (*Asplenio-Phyllidetum scolopendrii* Redzic et al. 2002)

- Cl. *Verrucarietea nigrescentis*** Wirth 1980  
 Ord. *Verrucarietalia nigrescentis* Klement 1950  
 All. *Aspicillion calcareae* Albertson 1946 ex Routx 1978  
 All. *Caloplacion decipientis* Klem 1950

#### Прибережно-водна рослинність

- Cl. *Phragmito-Magnocaricetea*** Klika in Klika et Novak 1941  
 Ord. *Oenanthetalia aquatica* Hejný ex Balátová-Tuláčková et al. 1993  
 All. *Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae* Passarge 1964  
 Ass. *Butometum umbellati* Philippi 1973  
 Ass. *Eleocharitetum palustris* Savič 1926  
 Ord. *Phragmitetalia australis* W.Koch 1926  
 All. *Phragmition communis* Koch 1926  
 Ass. *Iridetum pseudacori* Egger 1933  
 Ass. *Phragmitetum communis* Savič 1926  
 Ass. *Typhetum angustifoliae* Pignatti 1953  
 Ord. *Nasturtio-Glycerietalia* Pignatti 1953  
 All. *Phalaridion arundinaceae* Kopecký 1961  
 Ass. *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931

- Cl. *Bolboschoenetea maritimi*** Vicherek et Tx. in Tx. et Hülbusch 1971  
 Ord. *Bolboschoenetalia maritimi* Hejný in Holub et al. 1967  
 All. *Scirpion maritimi* Dahl et Hadač 1941  
 Ass. *Bolboschoenetum maritimi* Egger 1933

- Cl. *Isoëto-Nanojuncetea*** Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952  
 Ord. *Nanocyperetalia* Klika 1935  
 All. *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968  
 Ass. *Cyperetum micheliani* Horvatič 1931  
 Ass. *Juncetum bufonii* Felföldy 1942

- Cl. *Bidentetea tripartitae*** Tx. et al. ex von Rochow 1951  
 Ord. *Bidentetalia* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944  
 All. *Bidention tripartitae* Nordhagen ex Klika et Hadač 1944  
 Ass. *Polygonetum hydropiperis* Passarge 1965  
 Ass. *Bidentetum tripartitae* Miljan 1933  
 Ass. *Bidentetum frondoso-connatae* Makhynya 2015

- Cl. *Montio-Cardaminetea*** Br.-Bl. et Tx 1943  
 Ord. *Montio-Cardaminetalia* Pawlowski 1928  
 All. *Lycopo-Cratoneurion commutati* Hadac 1983 (= *Pellio endiviifoliae-Cratoneurion commutati* Rivola 1992)  
 Ass. *Cratoneuretum flicino-commutatae* (Oberdorfer 1977)

Переважаючим типом рослинності в каньйоні є неморальні широколистяні ліси класу *Carpino-Fagetea sylvaticae* (порядки *Fagetalia sylvaticae*, *Carpinetalia betuli*, *Aceretalia pseudoplatani*), серед яких найбільшу площу займають дубово-грабові

ліси порядку *Carpinetalia betuli*, поширені переважно у північній частині каньйону по обидва берега Дністра. Особливої уваги заслуговує асоціація *Waldsteinio-Carpinetum* (Jakucs et Jurko, 1967) Soy 1971, яка раніше в літературі для території України не наводилася. Нами виявлені її ділянки на лівому березі Дністра та його приток, де *Waldsteinia geoides* Willd. є домінантом трав'яного ярусу, а діагностичними видами виступають *Helleborus purpurascens* Waldst. & Kit., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Milium effusum* L., *Lonicera xylosteum* L. Букові ліси порядку *Fagetalia sylvaticae* знаходяться на східній межі ареалу та трапляються в Дністровському каньйоні окремими острівцями. Специфікою досліджуваного регіону є наявність угруповань термофільних (*Quercetea pubescentis*) і ацидофільних (*Quercetea robori-petraeae*) дібров, що займають опуклі добре прогріті крутосхили. Ацидофільні діброви (*Genisto pilosae-Quercetum petraeae*) відмічені нами невеликими фрагментами поблизу с. Зелений Гай Тернопільської області (заказник Жижавський) і на території РЛП "Дністровський" та НПП "Хотинський" (неопубліковані дані І.І. Чорнея, В.В. Буджака, А.І. Токарюк). Заплавні тополеві, вербові ліси належать до класів *Salicetea purpureae*, *Alno glutinosae-Populetea albae* та досить часто трапляються на перших надзаплавних терасах Дністра.

Слід відзначити, що в складі лісових угруповань трапляється низка видів з Червоної книги України (Chervona knyha..., 2009) (*Aconitum besserianum* Andr. ex Trautv., *Allium ursinum* L., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *E. purpurata* Smith, *Fritillaria montana* Hoppe, *Galanthus nivalis* L., *Lathyrus venetus* (Mill.) Wohlf., *Lilium martagon* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Scopolia carniolica* Jacq., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (*Torminalis glaberrima* (Gand.) Sennikov & Kurto), *Staphylea pinnata* L., *Waldsteinia geoides* L. та ін.), що свідчить про їхню созологічну цінність.

Чагарникові ценози належать до класу *Crataego-Prunetea*. На схилах каньйону вони представлені союзами *Berberidion vulgaris* (займають відкриті, прогріті ділянки), *Lamio purpureae-Acerion tatarici* (узлісні угруповання, що не утворюють великих масивів) та степові чагарники союзу *Prunion spinosae*, які утворюють густі зарості на схилах балок зі змитими ґрунтами. Зокрема, вперше було зафіксовано локальні угруповання з домінуванням

*Caragana frutex*. У зв'язку із затопленням заплави відмічено інтенсивне поширення *Amorpha fruticosa*, що заселяє тріщини скель із достатнім зволоженням. (all. *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* Shevchuk et Solomakha 1996).

Маргінальну рослинність формують термофільні угруповання класу *Trifolio-Geranietea* (порядки *Origanetalia vulgaris* та *Antherico ramosi-Geranietalia sanguineae*), які переважно займають екотонні ділянки між лучно-степовою та лісовою рослинністю.

Найбільш різноманітною на схилах каньйону є степова рослинність класу *Festuco-Brometea*. Угруповання порядку *Festucetalia valesiaca* – це типові ксерофільні степові угруповання з домінуванням *Stipa capillata* L., *S. pulcherrima* K.Koch, *S. pennata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng та *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski). У ценозах порядку *Brachypodietalia pinnati*, сформованих в мезоксерофільних умовах, домінують *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv., *Carex humilis* Leys, *Sesleria heufleriana* Schur. Петрофільні степи порядку *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* характеризуються домінуванням *Poa versicolor* Besser, *Seseli hippomarathrum* Jacq. тощо.

Лучна рослинність Дністровського каньйону належить до класу *Molinio-Arrhenatheretea* (порядки *Arrhenatheretalia elatioris*, *Molinietalia caeruleae*, *Galiotalia veri*). Угруповання найбільш сухих для класу умов займають більш-менш вирівняні ділянки з легким супіщаним ґрунтом, що добре дреноується, належать до порядку *Galiotalia veri* та представлені одним союзом *Agrostion vinealis*. Для цих угруповань характерна присутність значної кількості видів класу *Festuco-Brometea* у складі ценозів. Типові луки порядку *Arrhenatheretalia elatioris* досить бідні за флористичним складом і містять значну кількість адвентивних та рудеральних видів. Угруповання фрагментарно поширені в нижній частині пологих лесових схилів. Порядок *Molinietalia caeruleae* хоча й представлений трьома союзами (*Calthion palustris*, *Filipendulion ulmariae*, *Molinion caeruleae*), однак їхні угруповання трапляються невеликими пасмами на перезволожених місцях, зокрема вздовж струмків та водоспадів (Budzhak et al., 2016; Didukh et al., 2018).

У складі трав'яних типів угруповань також трапляється значна кількість видів, включених до Червоної книги України (2009): *Aconitum pseudanthora* Blocki ex Pacz., *Allium obliquum* L., *Astragalus monspessulanus* L., *Chamaecytisus albus* (Hacq.) Rothm., *Linum basarabicum* (Savul. et Raiss.) Klokov ex

Juz., *Pulsatilla grandis* Wender., *P. pratensis* (L.) Mill., *Thalictrum foetidum* L., *Schivereckia podolica* (Besser) Andr. ex DC. (*Draba podolica* Andr. ex DC.) Rupr.), *Scutellaria verna* Besser, *Stipa capillata*, *S. pennata*, *S. pulcherrima*.

На трав'яних схилах місцями на поверхню виходять скелі, де представлені угруповання класу *Sedo-Scleranthetea*. Значні площі займають стрімкі карбонатні відслонення, на яких формується хазмофітна та епілітна рослинність класу *Asplenietea trichomanis* (*Asplenion rutae-murariae* і *Ctenidio-Polypodium vulgare*). Наскельні лишайникові угруповання представлені класом *Verrucarietea nigrescentis* (*Aspicillion calcareae*, *Caloplacion decipientis*).

Локальне поширення в середніх частинах схилів, у лісах (вздовж потічків) та на крутих відкритих скельних урвищах (де на поверхню виклинюється вода) мають угруповання класу *Montio-Cardaminetea*. (*Cratoneurion commutati*) (Didukh et al., 2018a, b).

Прибережно-водна рослинність включає три класи: *Phragmito-Magnocaricetea*, *Bolboschoenetea maritimi* та *Isoëto-Nanojuncetea*. Угруповання (*Iridetum pseudacori*, *Phragmitetum communis*, *Typhetum angustifoliae*) прируслових ділянок заплави в зоні підтоплення мають обмежене поширення в каньйоні. На ділянках мілководь з алювіальними наносами, де відмічене надмірне антропогенне навантаження, а відтак і ценотичне засолення, сформовані угруповання класу *Bolboschoenetea maritimi*. Угруповання мають дуже локальне поширення.

Угруповання класу *Phragmito-Magnocaricetea* обмежено поширені в каньйоні та займають прируслові ділянки заплави в зоні підтоплення. Іншу екологічну приуроченість на ділянках мілководдя з алювіальними наносами, де відмічене надмірне антропогенне навантаження, а відтак і ценотичне засолення, мають угруповання класу *Bolboschoenetea maritimi*.

Рудеральна рослинність враховувалась нами лише на екотонних ділянках на межі з природними типами рослинності і представлена класами *Plantaginetea majoris*, *Bidentetea*, *Robinietea*.

Однією з особливостей долини р. Дністер є періодичні підтоплення заплави та забір води під час літнього періоду, що обумовлено роботою Дністровської ГЕС. У таких місцях простежується сильний рекреаційний вплив, тут формуються угруповання класу *Isoëto-Nanojuncetea*, що

розвиваються восени на алювіальних наносах, коли рівень води спадає. Угруповання класу *Bidentetea* досить часто трапляються у прирусловій частині. Відмічається домінування *Bidens frondosa* L. у зазначених ценозах, що пов'язане із давньою натуралізацією цього адвентивного виду та його життєвою стратегією.

Отже, найвищою синтаксономічною різноманітністю серед встановлених на території Дністровського каньйону типів рослинності характеризується степова, тоді як найбільші площі зайняті лісовою. Запропонована схема достатньою мірою відображає природну рослинність території дослідження та екологічні особливості умов регіону, проте деякі синтаксони потребують більш детального аналізу, зокрема термофільні й ацидофільні діброви класів *Quercetea pubescentis*, *Quercetea robori-petraeae*.

Наступним етапом наших досліджень стало проведення кількісного розрахунку синтаксономічного різноманіття Дністровського каньйону в тримірній системі екологічних стратегій видів Раменського-Грайма (CRS), що характеризує адаптаційний потенціал, який впливає на характер розвитку екосистем (табл. 1).

Розподіл синтаксонів за екологічними стратегіями та аналіз відповідних процесів подальшого розвитку наведено нами у вигляді графічного зображення на трикутнику Раменського-Грайма (рис. 1, 2).

Аналізуючи відповідні показники розподілу видів у синтаксонах, їхні пропорції та положення "центрів мас", відмітимо, що для типових неморальних лісів показники співвідношень стрес-толерантів становлять 0,02–0,06, а рудералів – 0,03–0,11 по відношенню до конкурентів. "Центри мас" лісових ценозів знаходяться в зоні сукцесійного розвитку – С (*Stellario holosteeae-Fagetum*, *Isopyro thalictroidis-Carpinetum*, *Waldsteinio-Carpinetum*, *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris*, *Tilio cordatae-Carpinetum*), у решти синтаксонів – у зоні CS чи CR, але ближче до вершини С, ніж інших вершин (за винятком *Rubus caesii-Amorhion fruticosae*). Це означає, що динаміка лісових і чагарникових угруповань визначається сукцесійними ендеоекогенетичними процесами, пов'язаними із заміщенням домінуючих видів та зміною структури ценозів через вплив зовнішніх едафічних чинників, зокрема опосередкованого впливу на них клімату. При цьому центри мас вологіших тінистих угруповань (*Aceri platanoidis-Fraxinetum excelsioris*,

Таблиця 1. Кількісний розподіл флористичного складу синтаксонів Дністровського каньйону за екологічними стратегіями Раменського-Грайма

Table 1. Quantitative distribution of the floristic composition of syntaxa of the Dniester canyon according to Grime's ecological strategies

Синтаксон	Показники числа видів**			Пропорція C:S:R
	%			
	C*	S	R	
<i>Stellario holosteeae-Fagetum</i>	<u>33,32±10,86</u> 92,72	<u>0,53±0,47</u> 1,47	<u>2,09±1,45</u> 5,81	1:0,02:0,06
<i>Isopyro thalictroidis-Carpinetum</i>	<u>36,07±6,92</u> 92,69	<u>0,69±0,48</u> 1,78	<u>2,15±1,39</u> 5,53	1:0,02:0,06
<i>Waldsteinio-Carpinetum</i>	<u>29,27±7,38</u> 93,60	<u>0,45±0,57</u> 1,45	<u>1,55±1,47</u> 4,94	1:0,02:0,05
<i>Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris</i>	<u>22,17±5,35</u> 92,47	<u>0,40±0,51</u> 1,68	<u>1,40±0,88</u> 5,85	1:0,02:0,06
<i>Tilio cordatae-Carpinetum</i>	<u>23,26±4,04</u> 92,00	<u>1,26±0,65</u> 4,99	<u>0,76±0,45</u> 3,01	1:0,05:0,03
<i>Aceri platanoidis-Fraxinetum excelsioris</i>	<u>26,91±7,56</u> 88,30	<u>0,67±0,70</u> 2,21	<u>2,89±1,36</u> 9,49	1:0,03:0,11
<i>Melico (nutantis)-Tilion platyphyllis</i>	<u>29,58±7,56</u> 88,03	<u>0,84±0,68</u> 2,51	<u>3,18±1,47</u> 9,46	1:0,03:0,11
<i>Corno-Quercetum</i>	<u>31,70±12,25</u> 85,68	<u>1,88±1,04</u> 5,08	<u>3,42±2,49</u> 9,23	1:0,06:0,11
<i>Betonico officinalis-Quercion roboris</i>	<u>16,09±8,02</u> 85,82	<u>2,02±0,91</u> 10,76	<u>0,64±1,04</u> 3,42	1:0,13:0,04
<i>Genisto pilosae-Quercetum petraeae</i>	<u>11,42±3,85</u> 77,40	<u>2,92±1,32</u> 19,77	<u>0,42±0,55</u> 2,82	1:0,26:0,04
<i>Seslerio heufleranae-Quercetum petraeae</i>	<u>29,70±9,74</u> 82,04	<u>5,40±2,27</u> 14,92	<u>1,10±0,74</u> 3,04	1:0,18:0,04
<i>Ficario-Ulmetum minoris</i>	<u>9,17±8,18</u> 65,48	<u>2,25±2,36</u> 16,07	<u>2,58±2,22</u> 18,45	1:0,25:0,28
<i>Carici remotae-Fraxinetum excelsioris</i>	<u>37,36±8,64</u> 92,08	<u>0,96±0,51</u> 2,38	<u>2,25±1,37</u> 5,55	1:0,03:0,06
<i>Salicetum albae</i>	<u>10,13±1,98</u> 53,18	<u>4,08±1,43</u> 21,41	<u>4,84±1,55</u> 25,41	1:0,40:0,48
<i>Salicetum triandrae</i>	<u>9,96±2,29</u> 52,01	<u>5,27±1,74</u> 27,51	<u>3,92±1,10</u> 20,48	1:0,53:0,39
<i>Rubo caesii-Amorphion fruticosae</i>	<u>7,54±3,25</u> 53,18	<u>3,42±0,73</u> 22,40	<u>4,29±2,42</u> 28,14	1:0,45:0,57
<i>Chelidonio-Pinetum sylvestris</i>	<u>10,31±3,72</u> 73,61	<u>1,56±0,34</u> 11,11	<u>2,14±1,26</u> 15,28	1:0,15:0,21
<i>Berberidion vulgaris</i>	<u>11,56±2,57</u> 59,29	<u>4,54±1,41</u> 23,29	<u>3,40±1,38</u> 17,41	1:0,39:0,29
<i>Prunion spinosae</i>	<u>6,52±1,61</u> 66,67	<u>1,41±0,71</u> 14,39	<u>1,85±0,75</u> 18,94	1:0,22:0,28
<i>Thalictro-Salvietum pratensis</i>	<u>26,32±2,48</u> 75,62	<u>5,32±2,11</u> 15,28	<u>3,17±1,38</u> 9,10	1:0,2:0,12
<i>Salvio pratensis-Poetum angustifoliae</i>	<u>18,95±3,78</u> 66,99	<u>6,95±2,17</u> 24,57	<u>2,39±1,46</u> 8,44	1:0,37:0,13
<i>Thymo marschalliani-Caricetum praecocis</i>	<u>18,61±3,89</u> 70,18	<u>5,75±2,16</u> 21,67	<u>2,16±1,40</u> 8,15	1:0,31:0,12
<i>Botriochloetum ischaemi</i>	<u>13,32±5,74</u> 60,65	<u>5,53±1,80</u> 25,17	<u>3,11±2,25</u> 14,18	1:0,42:0,23
<i>Thymo moldavici-Seselietum hippomaranthrae</i>	<u>12,76±3,39</u> 54,81	<u>8,65±2,08</u> 37,17	<u>1,87±1,01</u> 8,03	1:0,68:0,15
<i>Poetum versicoloris subass. Elyerigietosum intermesiae</i>	<u>11,50±2,97</u> 57,40	<u>6,86±1,91</u> 34,25	<u>1,67±1,16</u> 8,35	1:0,6:0,15



<i>Poetum versicoloris</i>	$\frac{6,92 \pm 2,11}{44,62}$	$\frac{7,42 \pm 1,61}{47,85}$	$\frac{1,17 \pm 0,83}{7,53}$	1:1,07:0,17
<i>Schivereckio podolicae-Seselietum libanotidis</i>	$\frac{7,78 \pm 2,42}{49,58}$	$\frac{6,38 \pm 1,88}{40,66}$	$\frac{1,53 \pm 0,95}{9,77}$	1:0,82:0,2
<i>Melico transsilvanicae-Lembotropetum nigricantis</i>	$\frac{10,33 \pm 2,13}{54,71}$	$\frac{7,78 \pm 2,20}{41,18}$	$\frac{0,78 \pm 0,50}{4,12}$	1:0,75:0,08
<i>Seslerietum heufferianae</i>	$\frac{14,31 \pm 4,01}{61,06}$	$\frac{8,26 \pm 1,94}{35,23}$	$\frac{0,87 \pm 0,65}{3,71}$	1:0,58:0,06
<i>Inuletum ensifoliae</i>	$\frac{18,45 \pm 3,79}{66,13}$	$\frac{7,95 \pm 3,63}{28,49}$	$\frac{1,50 \pm 0,83}{5,38}$	1:0,43:0,08
<i>Carici humilis-Festucetum valesiacaе</i>	$\frac{12,44 \pm 4,57}{63,90}$	$\frac{6,51 \pm 1,92}{33,47}$	$\frac{0,51 \pm 0,36}{2,64}$	1:0,52:0,04
<i>Asteri-Linetum flavae</i>	$\frac{10,34 \pm 3,61}{51,98}$	$\frac{8,11 \pm 2,10}{40,74}$	$\frac{1,45 \pm 1,03}{7,28}$	1:0,78:0,14
<i>Origano-Brachypodietum pinnati</i>	$\frac{14,09 \pm 6,01}{62,21}$	$\frac{6,72 \pm 2,28}{29,65}$	$\frac{1,84 \pm 0,84}{8,14}$	1:0,48:0,13
<i>Koelerio macranthae-Stipetum joannis</i>	$\frac{14,47 \pm 1,75}{68,92}$	$\frac{5,81 \pm 0,93}{27,65}$	$\frac{0,72 \pm 0,68}{3,44}$	1:0,4:0,04
<i>Potentillo-Stipetum capillatae</i>	$\frac{10,19 \pm 4,35}{60,1}$	$\frac{5,46 \pm 2,94}{32,24}$	$\frac{1,30 \pm 1,18}{7,65}$	1:0,53:0,12
<i>Stipetum pulcherrimae</i>	$\frac{14,31 \pm 5,59}{65,43}$	$\frac{6,81 \pm 2,19}{31,14}$	$\frac{0,75 \pm 0,67}{3,43}$	1:0,48:0,05
<i>Festuco valesiacaе-Poetum angustifoliae</i>	$\frac{16,81 \pm 1,74}{67,93}$	$\frac{3,38 \pm 1,35}{13,64}$	$\frac{4,56 \pm 1,38}{18,43}$	1:0,20:0,27
<i>Trifolio-Geranietea</i>	$\frac{6,17 \pm 3,73}{67,19}$	$\frac{2,10 \pm 1,27}{22,83}$	$\frac{0,92 \pm 0,83}{9,99}$	1:0,33:1,14
<i>Rumici crispі-Agrostietum stoloniferae</i>	$\frac{5,83 \pm 2,44}{37,04}$	$\frac{3,33 \pm 0,71}{21,16}$	$\frac{6,58 \pm 2,18}{41,80}$	1:0,57:1,13
<i>Aurinio saxatilis-Allietum podolici</i>	$\frac{9,46 \pm 3,93}{48,30}$	$\frac{7,32 \pm 2,33}{37,37}$	$\frac{2,81 \pm 2,61}{14,33}$	1:0,77:0,3
<i>Alyssso alyssoidis-Sedetum</i>	$\frac{6,23 \pm 3,98}{45,07}$	$\frac{6,00 \pm 2,38}{43,42}$	$\frac{1,59 \pm 1,39}{11,51}$	1:0,96:0,26
<i>Bryo argentei-Ajugetum chiaе</i>	$\frac{6,02 \pm 2,27}{37,99}$	$\frac{6,02 \pm 1,58}{37,99}$	$\frac{3,81 \pm 1,87}{24,02}$	1:1:0,63
<i>Asplenietum trichomano-rutae-murariae</i>	$\frac{4,55 \pm 2,51}{40,27}$	$\frac{5,60 \pm 3,00}{49,56}$	$\frac{1,15 \pm 0,56}{10,18}$	1:1,23:0,25
<i>Eleocharitetum palustris</i>	$\frac{5,02 \pm 1,84}{41,46}$	$\frac{3,67 \pm 1,52}{30,30}$	$\frac{3,42 \pm 2,31}{28,24}$	1:0,73:0,68
<i>Typhetum angustifoliae</i>	$\frac{2,75 \pm 2,06}{64,71}$	$\frac{1,38 \pm 1,49}{32,35}$	$\frac{0,13 \pm 0,25}{2,94}$	1:0,50:0,05
<i>Bolboschoenetum maritimi</i>	$\frac{6,72 \pm 1,51}{53,07}$	$\frac{3,56 \pm 0,75}{30,95}$	$\frac{2,39 \pm 0,92}{16,67}$	1:0,53:0,36
<i>Cyperetum micheliani</i>	$\frac{4,42 \pm 1,18}{35,05}$	$\frac{4,17 \pm 1,56}{33,07}$	$\frac{4,02 \pm 0,82}{31,88}$	1:0,94:0,91
<i>Polygonetum hydropiperis</i>	$\frac{6,23 \pm 3,89}{45,17}$	$\frac{2,73 \pm 1,04}{19,81}$	$\frac{4,83 \pm 2,44}{35,02}$	1:0,44:0,78
<i>Bidentetum tripartitae</i>	$\frac{2,75 \pm 0,58}{35,11}$	$\frac{1,92 \pm 0,69}{24,47}$	$\frac{3,17 \pm 0,75}{40,43}$	1:0,70:1,15

\*тут і на рис. 1, 2: С – конкуренти; S – стрес-толеранти; R – рудерали

\*\*в чисельнику подано середнє значення числа видів відповідно до стратегій та їхнє квадратичне відхилення; у знаменнику – відсоткова частка розподілу видів у синтаксонах за екологічними стратегіями

\*here and Figs. 1, 2: C – competitors; S – stress-tolerants; R – ruderals.

\*\* numerator shows the average value of the species number according to strategies and their quadratic deviation; denominator shows percentage of species distribution in syntaxa by ecological strategies

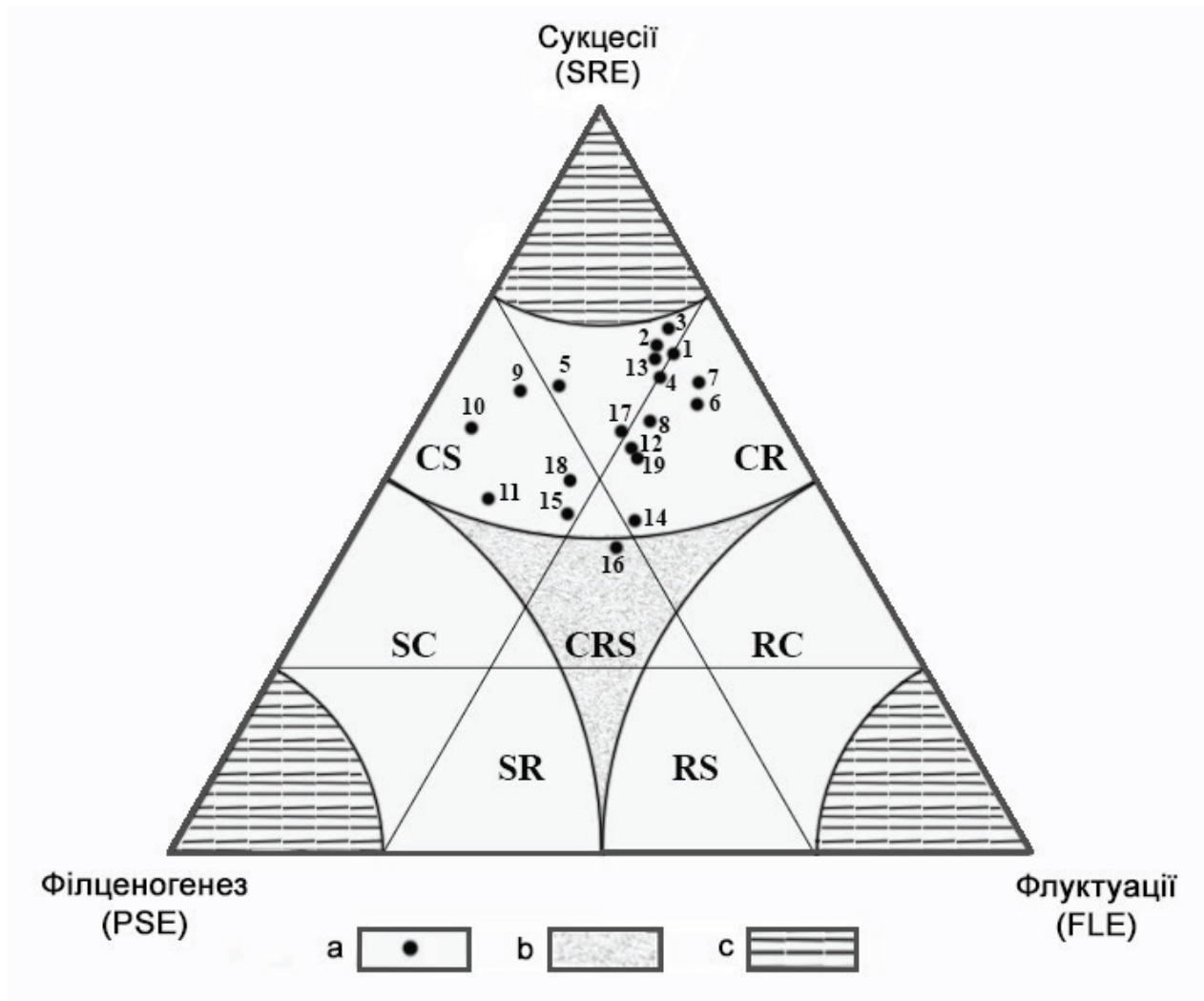


Рис. 1. Розподіл синтаксонів лісової та чагарникової рослинності Дністровського каньйону за екологічними стратегіями Тут і на рис. 2: а – "центри мас"; b – поля відповідного поєднання стратегій; c – "мертві" поля, в які теоретично синтаксони потрапляти не можуть; SRE – сукцесії; FLE – флуктуації; PSE – філценогенез

Синтаксони (Syntaxa): 1 – *Stellario holosteaе-Fagetum*; 2 – *Isopyro thalictroidis-Carpinetum*; 3 – *Waldsteinio-Carpinetum*; 4 – *Mercuriali perennis-Fraxinetum excelsioris*; 5 – *Tilio cordataе-Carpinetum*; 6 – *Aceri platanoidis-Fraxinetum excelsioris*; 7 – *Melico (nutantis)-Tilion platyphyllis*; 8 – *Corno-Quercetum*; 9 – *Betonico officinalis-Quercion roboris*; 10 – *Genisto pilosae-Quercetum petraeae*; 11 – *Seslerio heufferanae-Quercetum petraeae*; 12 – *Ficario-Ulmetum minoris*; 13 – *Carici remotae-Fraxinetum excelsioris*; 14 – *Salicetum albae*; 15 – *Salicetum triandrae*; 16 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*; 17 – *Chelidonio-Pinetum sylvestris*; 18 – *Berberidion vulgaris*; 19 – *Prunion spinosae*

Fig. 1. Distribution of forest and shrub syntaxa vegetation of the Dniester canyon according to Grime's ecological strategies Here and in Fig. 2: a – "center of mass"; b – zones of combination of strategies; c – "dead" zones; SRE – successions; FLE – fluctuations; PSE – phylcoenogenesis

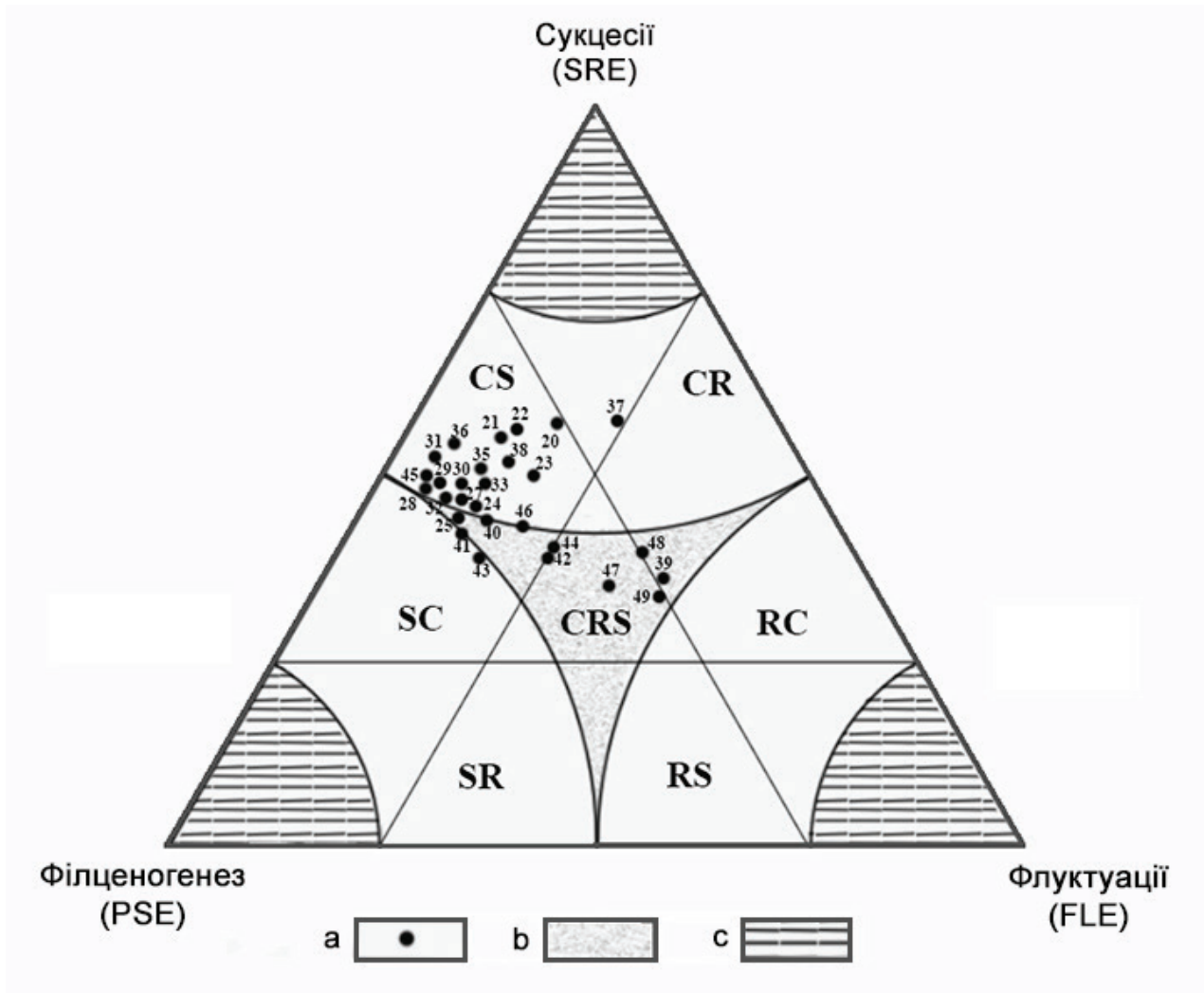


Рис. 2. Розподіл синтаксонів трав'яної рослинності Дністровського каньйону за екологічними стратегіями Раменського-Грайма (Пояснення див. на рис. 1)

Синтаксони (Syntаха): 20 – *Thalictro-Salvietum pratensis*; 21 – *Salvio pratensis-Poetum angustifoliae*; 22 – *Thymo marschalliani-Caricetum praecocis*; 23 – *Botriochloetum ischaemi*; 24 – *Thymo moldavici-Seselietum hippomaranthrae*; 25 – *Poetum versicoloris*; 27 – *Schivereckio podolicae-Seselietum libanotidis*; 28 – *Melico transsilvanicae-Lembotropetum nigricantis*; 29 – *Seslerietum heuflerianae*; 30 – *Inuletum ensifoliae*; 31 – *Carici humilis-Festucetum valesiacaе*; 32 – *Asteri-Linetum flavae*; 33 – *Origano-Brachypodietum pinnati*; 34 – *Koelerio macranthae-Stipetum joannis*; 35 – *Potentillo-Stipetum capillatae*; 36 – *Stipetum pulcherrimae*; 37 – *Festuco valesiacaе-Poetum angustifoliae*; 38 – *Trifolio-Geranietea*; 39 – *Rumici crispi-Agrostietum stoloniferae*; 40 – *Aurinio saxatilis-Allietum podolici*; 41 – *Alysso alyssoidis-Sedetum*; 42 – *Bryo argentei-Ajugetum chiaе*; 43 – *Asplenietum trichomano-rutae-murariae*; 44 – *Eleocharitetum palustris*; 45 – *Typhetum angustifoliae*; 46 – *Bolboschoenetum maritimi*; 47 – *Cyperetum micheliani*; 48 – *Polygonetum hydropiperis*; 49 – *Bidentetum tripartitae*

Fig. 2. Distribution of grassland syntaxa of the Dniester canyon according to Grime's ecological strategies (see legend in Fig. 1)

*Melico (nutantis)-Tilion platyphyllis, Corno-Quercetum, Ficario-Ulmetum minoris, Carici remotae-Fraxinetum excelsioris, Salicetum albae*) лежать у зоні CR, а освітлених ксерофітних (*Betonico officinalis-Quercion roboris, Genisto pilosae-Quercetum petraeae, Seslerio heuffleranae-Quercetum petraeae*) та перезволожений (*Salicetum triandrae*) у зоні CS.

Лісові та чагарникові угруповання гідрогенного характеру у заплавах характеризуються більшою участю стрес-толерантів (0,22–0,53) та рудералів (0,28–0,57). Це свідчить про їхню порушеність чи проміжне положення за відношенням до стійкого стану та обмеженість розвитку через вплив певного лімітуючого фактору (надмірне зволоження). У трав'яних степових та петрофітних угрупованнях показники рудерального компонента коливаються від 0,05 до 0,3, що свідчить про незначні зміни флуктуаційного характеру. При цьому узлісні та степові угруповання характеризуються показниками стрес-толерантів 0,2–0,6, що вказує на переважання їхнього розвитку внаслідок сукцесійних змін. Чим мезофітніші угруповання (*Thalictro-Salvietum pratensis, Salvia pratensis-Poetum angustifoliae, Thymo marschalliani-Caricetum praecocis*), тим положення "центру мас" розташовано ближче до вершини С. Для петрофітних угруповань характерно збільшення ролі стрес-толерантів (0,6–1,1), де можливість сукцесійних змін, судячи за положенням центру мас у зоні С, хоча і проявляється, але вони обмежені характером субстрату, а подальший розвиток зумовлений адаптаційними змінами видів, які визначаються зміною зовнішніх ознак чи фізіологічних процесів, тобто філценогенезом. Ці процеси є значно тривалішими, ніж сукцесійні зміни. Трав'яні (повітряно-водні та рудеральні) угруповання заплав характеризуються ширшим діапазоном наявності стрес-толерантів (0,4–0,9) та рудералів (від 0,05 (*Typhetum angustifoliae*) до 1,15 (*Bidentetum tripartitae*)), що свідчить про різнобічний характер їхнього розвитку залежно від впливу зовнішніх факторів (надмірного обводнення) чи варіабельності їхніх змін упродовж сезону, що зумовлює великі флуктуаційні процеси.

Однак слід зауважити, що кількісний аналіз екологічних стратегій Раменського-Грайма відображає лише адаптивні можливості, тобто внутрішній потенціал відповідного синтаксону, реалізація якого залежить від впливу зовнішніх факторів, які виступають бар'єром або регулюючим чинником можливого розвитку. Оцінка взаємодії

внутрішнього потенціалу, адаптивних можливостей та зовнішнього впливу визначає можливі зміни відповідних рослинних угруповань.

## Висновки

Як свідчать результати наших досліджень, ценотичне різноманіття Дністровського каньйону є досить високим і загалом відповідає зональним особливостям регіону. Найбільшу кількість ценозів (19 асоціацій) встановлено для степової рослинності класу *Festuca-Brometea*, угруповання яких сформовані в різних умовах ландшафтних структур каньйону. Натомість невисоке ценотичне різноманіття властиве для заплавної лісів (4 асоціації) та угруповань вздовж потоків і струмків класу *Montio-Cardaminetea* (2 асоціації). Синтаксономічний склад прибережно-водної рослинності (11 асоціацій) досить високий, як для регіону, де заплава значною мірою трансформована. Проведений кількісний розподіл усього ценорізноманіття за екологічними стратегіями показав, що розвиток лісових екосистем зумовлений опосередкованою дією кліматичних процесів, заплавної лісових і чагарникових – фактором надмірного зволоження, а петрофітних – едафічних умов. Реалізація цих процесів залежить від впливу зовнішніх факторів, які виступають бар'єром або регулюючим чинником розвитку синтаксонів. Отримані дані важливі для прогнозування можливих змін розвитку фітоценозів у залежності від зміни навколишнього середовища, зокрема клімату, оцінки ступеня їхньої стійкості та екосистемних послуг, а також розробки менеджмент-планів щодо збереження природного біорізноманіття.

## Список посилань

- Abduloieva O.S. 2002. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(18): 124–143. [Абдулоєва О.С. 2002. До синтаксономії ксерофітної трав'янистої рослинності Західного Лісостепу. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 1(18): 124–143].
- Abduloieva O.S., Didukh Ya.P. 1999. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 3(14): 10–36. [Абдулоєва О.С. Дідух Я.П. 1999. Лучно-степова рослинність еродованих схилів Придністров'я (Національний природний парк "Подільські Товтри")



- в аспекті її охорони. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 3(14): 10–36].
- Aleksandrova V.D. 1969. *Klassifikatsiya rastitelnosti. Obzor printsipov klassifikatsii i klassifikatsionnykh sistem v raznykh geobotanicheskikh shkolkakh*. Leningrad: Nauka, 275 pp. [Александрова В.Д. 1969. *Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах*. Ленинград: Наука, 275 с.].
- Braun-Blanquet J. 1928 (1964). *Grundzüge der Vegetationskunde*. In: *Pflanzensoziologie*. Ed. J. Braun-Blanquet. Berlin: Verlag von Julius Springer, 865 S.
- Budzhak V.V., Chorney I.I., Tokariuk A.I., Kuzemko A.A. 2016. Numeric syntaxonomical analysis of the communities with participation of species from *Molinia caerulea* complex in the southwest of Ukraine. *Nascquetia*, 15(2): 63–77.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit*. 2009. (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom). Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.].
- Didukh Ya.P., Chorney I.I., Budzhak V.V., Vashenyak Yu.A., Korzhuk V.P., Rozenblit Yu.V., Tokaryuk A.I., Mykhaylyuk T.I. 2018a. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(2): 149–159. [Дідух Я.П., Чорней І.І., Буджак В.В., Вашеняк Ю.А., Коржук В.П., Розенбліт Ю.В., Токарюк А.І., Михайлюк Т.І. 2018а. *Український ботанічний журнал*, 75(2): 149–159]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.149>
- Didukh Ya., Chorney I., Budzhak V., Vasheniak Yu., Rosenblit Yu., Tokariuk A. & Mikhailiuk T. 2018b. *Habitats 7220 – Petrifying springs with tufa formations (Cratoneurion) in the basin of Dniester River (Ukraine)*. In: *Vegetation survey 90 years after the publication of Braun-Blanquet's textbook – new challenges and concepts Book of Abstracts (27<sup>th</sup> Congress of the European Vegetation Survey. 23–26 May. 2018 Wroclaw, Poland)*. Wroclaw, 106 pp.
- Didukh Ya.P. Vasheniak Yu.A. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(4): 491–506. [Дідух Я.П., Вашеняк Ю.А. 2011. Синфітоіндикаційна оцінка рослинних угруповань Центральноподільського геоботанічного округу. *Український ботанічний журнал*, 68(4): 491–506].
- Didukh Ya.P. Vasheniak Yu.A. 2012. *Ukrainian Botanical Journal*, 69(6): 789–818. [Дідух Я.П., Вашеняк Ю.А. 2012. Степова рослинність Центрального Поділля. *Український ботанічний журнал*, 69(6): 789–818].
- Didukh Ya.P., Vasheniak Yu. A. 2018. Vegetation of limestone outcrops in Western and Central Podilla (Ukraine). *Tuexenia*, 38: 1–26. <https://doi.org/10.14471/2018.38.023>
- Didukh Ya.P., Shelyah-Sosonko Yu.R. 2003. *Ukrainian Botanical Journal*; 60(1): 6–17. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 2003. Геоботанічне районування України та суміжних територій. *Український ботанічний журнал*, 60(1): 6–17].
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Yemelyanova S.M., Bahrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Hapon S.V., Hapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsaylo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyah-Sosonko Yu.R., Yakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dzyuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Смелянова С.М., Багрікова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецький Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішчук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 782 с.].
- Eliáš P. 2017. *Komentovaný prehľad rastlinných spoločností: mikroregión Tribečsko*. Nitra: Slovenskej poľnohospodárskej univerzity v Nitre, 156 pp.
- Fitsaylo T.V. 2007. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 43: 115–125. [Фіцайло Т.В. 2007. *Lamio purpureae-Acerion tatarici* – новий союз класу *Rhamno-Prunetea* Rivas Goday et Carb. 1961. *Вісник Львівського університету. Серія Біологічна*, 43: 115–125].
- Fitsaylo T.V. 2014. *Naukovi zasady pryrodookhoronnoho menedzhmentu ekosystem Kanyonovoho Prydnistrov'ya: materialy pershoi mizhnarodnoi naukovo-praktychnoi konferentsii, prysvyachenoj storichchyu botanichnykh doslidzhen u rehioni*. Lviv: Liha-Press, pp. 204–209. [Фіцайло Т.В. 2014. Екологічна диференціація чагарникової рослинності Подільсько-Бессарабського Придністров'я. В зб: *Наукові засади природоохоронного менеджменту екосистем Каньйонного Придністров'я: матеріали першої міжнародної науково-практичної конференції, присвяченої сторіччю ботанічних досліджень у регіоні (Заліщики, 11–12 вересня 2014 р.)*. Львів: Ліга-Прес, с. 204–209].
- Fitsaylo T.V. 2016. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 71: 72–84. [Фіцайло Т.В. 2016. Чагарникова рослинність Подільсько-Бессарабського Придністров'я. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 71: 72–84].
- Goncharenko I., Semenishchenkov Y., Tsakalos J.-L., Mucina L. 2020. Thermophilous oak forests of the steppe and forest-steppe zones of Ukraine and Western Russia. *Springer. Biologia*, 17 pp. <http://dx.doi.org/10.2478/s11756-019-00413-w>
- Grime J.P. 1974. Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982): 1169–1194.

- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: J. Willey Publ., 222 pp.
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. TURBOVEG. A comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hennekens S.M. 2009. *TURBOVEG for Windows. Version 2*. Ed. S.M. Hennekens. Wageningen: Inst. voor Bos en Natuur, 96 pp.
- Hrivnák R., Slezák M., Ujházy K., Máliš F., Blanár D., Ujházyová M., Kliment J. 2019. Phytosociological approach to scree and ravine forest vegetation in Slovakia. *Annals of Forest Research*, 62(2): 183–200. <https://doi.org/10.15287/af.2019.1355>
- Korotchenko I.A. 2004. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological Systems)*, 223: 197–221. [Коротченко І.А. 2004. Степова рослинність південної частини національного природного парку "Подільські Товтри". *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*, 223: 197–221].
- Korotchenko I.A., Didukh Ya.P. 1997. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A. Phytosociology*, 1: 20–40. [Коротченко І.А. Дідух Я.П. 1997. Степова рослинність південної частини Лівобережного Лісостепу України. II. Клас *Festuco-Brometea*. *Український фітоценологічний збірник. Серія А. Фітосоціологія*, 1: 20–40].
- Kozak M.I. 2012. *Vyšcha vodna flora ta roslynnist Zakhidnoho Podillya: syntaksonomiya, antropohenna dynamika, okhorona*. Ed. M.I. Kozak. Kam'yanets-Podilskyi: Medobory–2006, 268 pp. [Козак М.І. 2012. *Вища водна флора та рослинність Західного Поділля: синтаксономія, антропогенна динаміка, охорона*. Від. ред. М.І. Козак. Кам'янець-Подільський: Медобори–2006, 268 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kyiv, 345 pp.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniěls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19 (Suppl. 1): 3–264.
- Onyshchenko V.A. 2009. *Forests of order Fagetalia sylvaticae in Ukraine*. Ed. S.L. Mosyakin. Kyiv: Alterpress, 212 pp.
- Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. 2009. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 20: 596–602.
- Solodkova T.I., Bayrova R.S., Zayets T.S., Movchan Ya.I., Sendzyk N.O., Solomakha V.A., Shelyah-Sosonko Yu.R. 1986. *Ukrainian Botanical Journal*, 43(1): 28–34. [Солодкова Т.І., Байрова Р.С., Засць Т.С., Мовчан Я.І., Сендзик Н.О., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 1986. Флористична класифікація степової рослинності Буковинського Придністров'я. *Український ботанічний журнал*, 43(1): 28–34].
- Tichý L. 2002. JUICE. Software for vegetataion classification. *Journal of Vegetation Science*. 13(3): 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- Yunatov A.A. 1964. *Туры у soderzhaneye heobotanycheskykh yssledovanyi. Vybor probnykh ploshchadey y zalozeneye ekolohycheskykh profyley*. In: *Polevaya heobotanyka*, vol. 3. Moscow; Leningrad: Nauka, pp. 9–36. [Юнатов А.А. 1964. *Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей*. В кн.: *Полевая геоботаника*, т. 3. Москва; Ленинград: Наука, с. 9–36].
- Van der Maarel E. 2004. Vegetation ecology – an overview. In: *Vegetation Ecology*. Oxford: Blackwell Publishers, pp. 1–51.
- Vasheniak Yu.A. 2013. *Biolohichni systemy*, 5(2): 210–219. [Вашеняк Ю.А. 2013. Узлісні угруповання класу *Trifolio-Geranietea sanguinei* Th.Miller 1961 на Центральному Поділлі. *Біологічні системи*, 5(2): 210–219].
- Vasheniak Yu.A. 2016. *Biolohichni systemy*, 8(1): 108–117. [Вашеняк Ю.А. 2016. Біотопічне різноманіття трав'яних угруповань Центрального Поділля та їх соціологічна оцінка. *Біологічні системи*, 8(1): 108–117].
- Vasheniak Yu., Didukh Ya., Rozenblit Yu. 2021. Dry grasslands on sedimentary outcrops of the Dniester canyon (Ukraine). *Biologia*, 76: 1109–1126. <http://doi.org/10.1007/s11756-021-00709-w>

Рекомендує до друку М.М. Федорончук

Дідух Я.П., Розенблїт Ю.В., Буджак В.В., Чорней І.І., Токарюк А.І. 2021. **Рослинність Дністровського каньйону та оцінка її адаптивного потенціалу.** *Український ботанічний журнал*, 78(4): 282–296. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj78.04.282>

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна: Я.П. Дідух, Ю.В. Розенблїт. Чернівецький національний університет ім. Ю. Федьковича, вул. Коцюбинського 2, Чернівці 58012, Україна: В.В. Буджак, І.І. Чорней, А.І. Токарюк.

**Реферат.** Подано синтаксономію природної рослинності Дністровського каньйону, яка представлена 20 класами, 30 порядками, 44 союзами, 71 асоціацією. Встановлено, що природну рослинність каньйону формують угруповання класів *Carpino-Fagetea sylvaticae*, *Quercetea pubescentis*, *Quercetea robori-petraeae*, *Alno glutinosae-Populetea albae*, *Crataego-Prunetea*, *Festuco-Brometea*, *Trifolio-Geranietea sanguinei*, *Molinio-Arrhenatheretea*, *Sedo-Scleranthetea*, *Phragmito-Magnocaricetea*, *Bolboschoenetea maritimi*, *Isoëto-Nanojuncetea*. Найвищою синтаксономічною різноманітністю характеризується трав'яна рослинність. Проведено кількісний розрахунок синтаксономічного різноманіття у тривимірній системі екологічних стратегій видів Раменського-Грайма (CRS). Оцінено адаптивні можливості, які впливають на потенціал можливого подальшого розвитку лісових, чагарникових та трав'яних екосистем. З'ясовано, що динаміка лісових чагарникових, трав'яних лучних і степових угруповань визначається сукцесійними ендекогенетичними процесами. Для петрофітних угруповань зміни флуктуаційного характеру не проявляються, а сукцесійні зміни певною мірою обмежені. Значні флуктуації властиві заплавному трав'яним угрупованням, які залежать від різкої змінюваності зволоження протягом вегетаційного сезону. Водночас наголошується, що реалізація цих процесів залежить від впливу зовнішніх факторів, які є регулюючим чинником можливого розвитку синтаксонів.

**Ключові слова:** адаптація, Дністровський каньйон, екологічні стратегії, рослинність, синтаксономія, сукцесія