



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.06.064>

RESEARCH ARTICLE

Методичні аспекти синфітоіндикаційного аналізу топологічної диференціації біотопів

Яків П. ДІДУХ¹ , Юлія А. ВАШЕНЯК¹ , Анна А. КУЗЕМКО¹ , Юлія В. РОЗЕНБЛІТ^{1*} , Ольга О. ЧУСОВА¹ 

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

*Автор для листування: yuliya.rozenblit@gmail.com

Реферат. Проаналізовано деякі найпоширеніші методи кількісного аналізу, що були використані при обробці даних синфітоіндикації – переваги одних і недоліки інших. Використання цих методів дало можливість відобразити важливі екологічні характеристики рослинних угруповань, оцінити характер їхньої топологічної та регіональної диференціації, що характеризують α -, β -, γ -ценорізноманіття. Розглянуто сьогоденні дискусійні питання щодо використання шкал екологічних показників та способів їхнього коректного порівняння на основі приведення до єдиного "знаменника". Розглянуто візуальні аспекти градієнтного аналізу, який використовується при оцінці топологічної диференціації біотопів на основі закладки різних типів (векторні, комбінативні та збірні) еколого-ценотичних профілів. Акцентовано увагу на застосуванні оптимальних моделей ординаційних методів (аналіз відповідностей, метод головних компонент – DCA, неметричного багатовимірного шкалювання – NMDS). Проведено оцінку використання кластерного аналізу, що знаходить відображення у різних способах побудови дендрограм. Аналіз наведених методів дозволяє оцінити ефективність їхнього використання в різних аспектах методики синфітоіндикації, а відтак використати такі дані для прогнозування, моделювання зміни та розвитку біоценозів, оцінці та класифікації біотопів, ландшафтної структури (екомер), районування (екохор), розвитку, стійкості до впливу зовнішніх чинників, прогнозування та моделювання змін рослинного покриву. Можна очікувати, що у перспективі в геоботаніці знайдуть ширше використання методи та підходи математико-кібернетичних дисциплін, оскільки багато нагальних екологічних питань, пов'язаних із нелінійним розвитком, емерджентною зміною властивостей екосистем, пошуком критичних порогів не вдається розв'язати традиційними способами.

Ключові слова: біотопи, дендрограми, екологічні фактори, екологічні шкали, кластерний аналіз, ординаційні методи, рослинність, синфітоіндикація, топологічна диференціація

Вступ

Біотопи, як і будь-які екосистеми, характеризуються складною організацією, відкритістю, стійкістю по відношенню до зовнішнього впливу, тому їхня взаємодія із зовнішніми факторами та відповідь на такий вплив є неоднозначною, а результат

реакції спрогнозувати важко. Такі прогнози ускладнюються ще й тим, що критичні межі певного стану екосистеми можуть визначатися якимось одним чи кількома чинниками, коли незначний вплив визначає той поріг, за яким відбуваються стрибкоподібні зміни. Таке явище знайшло відображення у понятті емерджентності, що описується

Article history: Submitted 28 September 2022. Revised 18 December 2022. Published 12 April 2023

Citation: 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 [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj80.01.064>

This is an open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

в теоріях нелінійного розвитку, катастроф, фрактальності тощо. Біологи ще дуже далекі від розуміння суті законів цих теоретичних напрацювань, але першим позитивним кроком є те, що вже починають оперувати цими поняттями та шукати підходи до їхньої оцінки. В цьому аспекті ключове місце належить розробці й удосконаленню відповідних методів з метою глибшого аналізу структури та зміни рослинного покриву.

Сучасний етап розвитку науки про рослинність характеризується широким впровадженням статистичних даних в екологію та географію на основі сучасних інформаційних технологій. Це дає можливість вийти на розробку певних прогнозів, сценаріїв, моделювання змін та розвитку рослинного покриву. Надійність і достовірність екологічних прогнозів з різних причин у цілому вважаються низькими, проте слід не відмовлятися від цього, а шукати шляхи підвищення надійності результатів, щоб забезпечити релевантність предикату (Elith, Leathwick, 2009) і в окремих випадках цього цілком можна досягти. Є різні способи вдосконалення результатів і досягнення надійності, зокрема лінеаризація – переведення складних нелінійних відношень до лінійних форм певного типу (Kröner, 1973; Brockett, 1978; Mordesai, 2003), що набуває широкого застосування в різних сферах (Isidori, 1989; Nijmeijer van der Schaft, 1990; Westphal, 2001; Cheng et al., 2010), а також використання різних методів для перехресної перевірки даних.

Ці проблеми виявилися для нас актуальними у зв'язку з використанням методики синфітоіндикації. В останні десятиліття вона набуває широкого впровадження у різних аспектах геоботанічних досліджень, що дозволило застосовувати цілий арсенал математичних методів обробки даних, таких як кореляційний, кластерний, дисперсійний аналізи, будувати прогнозні моделі тощо. Водночас, застосування математичних методів, як і будь-яких інших, вимагає певної корекції отриманих результатів, критичного

аналізу, знання суті об'єкта досліджень, оскільки сліпа віра у цифри може призвести до помилкових висновків. Використовуючи розроблені нами методи, ми, ґрунтуючись як на власному досвіді, так і на аналізі публікацій, бачимо певні недоліки чи помилки і шукаємо шляхи їхнього подолання. У даній роботі ми проаналізували та акцентували увагу на деяких аспектах синфітоіндикаційного аналізу, які стосуються використання різних методів при порівняльному аналізі, що найкраще проявляється при оцінці топологічної структури біотопів.

Проблема використання шкал. Сучасні досягнення у фітоценології ґрунтуються на широкому використанні порівняльного аналізу даних, що вимагає розробки відповідних методів та перевірки даних з метою оцінки достовірності результатів. Відомо, що порівняння вимагає дотримання умов щодо рівновеликості об'єктів. Але така рівновеликість стосується не лише власне самих об'єктів, тобто систем аналізу, а й властивостей, які відображаються у відповідних оцінках їхнього виміру. У синфітоіндикації використовують бальні шкали чи коефіцієнти різної розмірності, що зручно, оскільки за кожним показником, балом стоять певні якісні ознаки. Тому намагання відразу замінити бальні показники екологічних факторів процентними відношеннями (Honcharenko, 2017) вже на початковому етапі не має сенсу, оскільки ми не зможемо знайти ні різниці між процентними показниками (наприклад, 32 і 37%, чи 71 і 74%), ні виявити межу фіксації змін (10, 20, 30% чи 14, 24, 34% і т. д.). Тобто, порівняння за зміною значень певного фактора забезпечується на основі шкал певної розмірності, що розглядаються як інтервальні, над якими вже можна проводити певні математичні операції. Зокрема, Я.П. Дідухом розроблено та використовуються шкали за 12 екофакторами: Hd – вологість, Fh – змінність зволоження, Rc – кислотність, Sl – сольовий режим, Ca – вміст карбонатів, Nt – вміст нітрит- і нітрат-йонів, Ae – аерація ґрунту, Tm – терморезим,

Om – омброрежим, Cr – кріорежим, Kp – континентальність клімату, Lc – освітлення у ценозі (Didukh, 2011). При цьому необхідно відмітити, що в одному випадку такий поділ є рівновеликим і такі шкали вдається ідентифікувати за відношенням до абсолютних показників (наприклад, шкалам Tm надати значення фотосинтетично активної радіації (ФАР), середньорічних температур, періоду вегетації, Cr – середньосічневих температур, Kp – індексів Горчинського, Іванова, Хромова, Om – індексів Де-Мартонні, ГТК Селянінова, SPI і т. д.). В інших випадках це можна зробити стосовно частини шкали, де спостерігається лінійна залежність між бальними показниками і показниками певного фактора (наприклад, Hd, Ae – (Didukh et al., 1993). При показниках Hd вище 14 балів, чи Ae вище 8,5 балів ця лінійна закономірність втрачається, але вона описується квадратичними рівняннями. У випадку зі шкалами Nt, Ca, Rc таких кількісних значень ми не маємо, однак у природі на основі індикаторних видів чи розподілу рослинних угруповань це добре фіксується. У Західній Європі Г. Елленберг (Ellenberg et al., 1992; Ellenberg, Leuschner, 2010) при розробці шкал дотримувався даних експериментальних вимірів, однак у більшості випадків сьогодні результати аналізуються на рівні бальних показників. Є намагання взяти за основу 9–12-бальні шкали Елленберга та удосконалити їх за рахунок доповнення іншими європейськими фітоіндикаційними шкалами (Tichý, 2002; Dengler et al., 2016), що підтримується нами. При цьому від деяких шкал інших факторів можна відмовитися через те, що їхні показники корелюють із основними факторами (наприклад, шкала аерації, тісно корелює зі шкалою вологості ґрунту). Але разом із тим, на нашу думку, існує гостра необхідність удосконалення і доповнення деяких, зокрема кліматичних шкал, що пов'язано з потребою оцінки змін клімату.

Подальше оперування певними характеристиками, зокрема при порівнянні

даних, вимагає приведення їх до одного "знаменника" і таким у математиці є відсоткове відношення (Honcharenko, 2017). Як свідчать результати, навіть проста методика побудови циклограм на основі бальних показників і відсоткових відношень дає різні форми зображень. Подальший аналіз таких зображень викликає труднощі і може призвести до невірних висновків значимості того чи іншого фактора. Оскільки шкали факторів мають різну розмірність, то для їхнього співставлення необхідно використовувати спільний знаменник шляхом переведення бальних показників у відсотки, що було зроблено нами (Didukh et al., 2016; Didukh, Budzhak, 2020) при побудові циклограм (рис. 1).

Такий візуальний спосіб відображення дозволяє типізувати біотопи, що є завданням подальших досліджень.

Еколого-ценотичне профілювання та градієнтний аналіз. Цей аналіз, що відображає характер і ступінь змін певних показників, є високоефективним методом у геоботаніці (Handbook of vegetation..., 1973). Із цим методом тісно пов'язаний графічний спосіб зображення зміни показників екофакторів (функцій) у просторі, що ґрунтується на польових дослідженнях еколого-ценотичного профілювання та є основою оцінки топологічної диференціації біотопів. Залежно від кінцевої мети, використовують три типи профілювання: векторні, комбінативні та збірні (Didukh, 2020). Векторні профілі закладають на добре збережених територіях, визначають точки прив'язки та азимут, який у певних точках може змінюватися, і на ньому відмічається розмірність виділу.

Прикладом першого типу є закладений профіль на Карабі-яйлі (Didukh, Sokolenko, 2014), де зроблено описи кожного типу фітоценозу, який прив'язується до умов рельєфу (рис. 2). У випадку незначної протяжності тут використовуються дані конкретних описів, а при повторенні типів ценозів ці дані, як виняток, екстраполюються. На графіках видно реальний

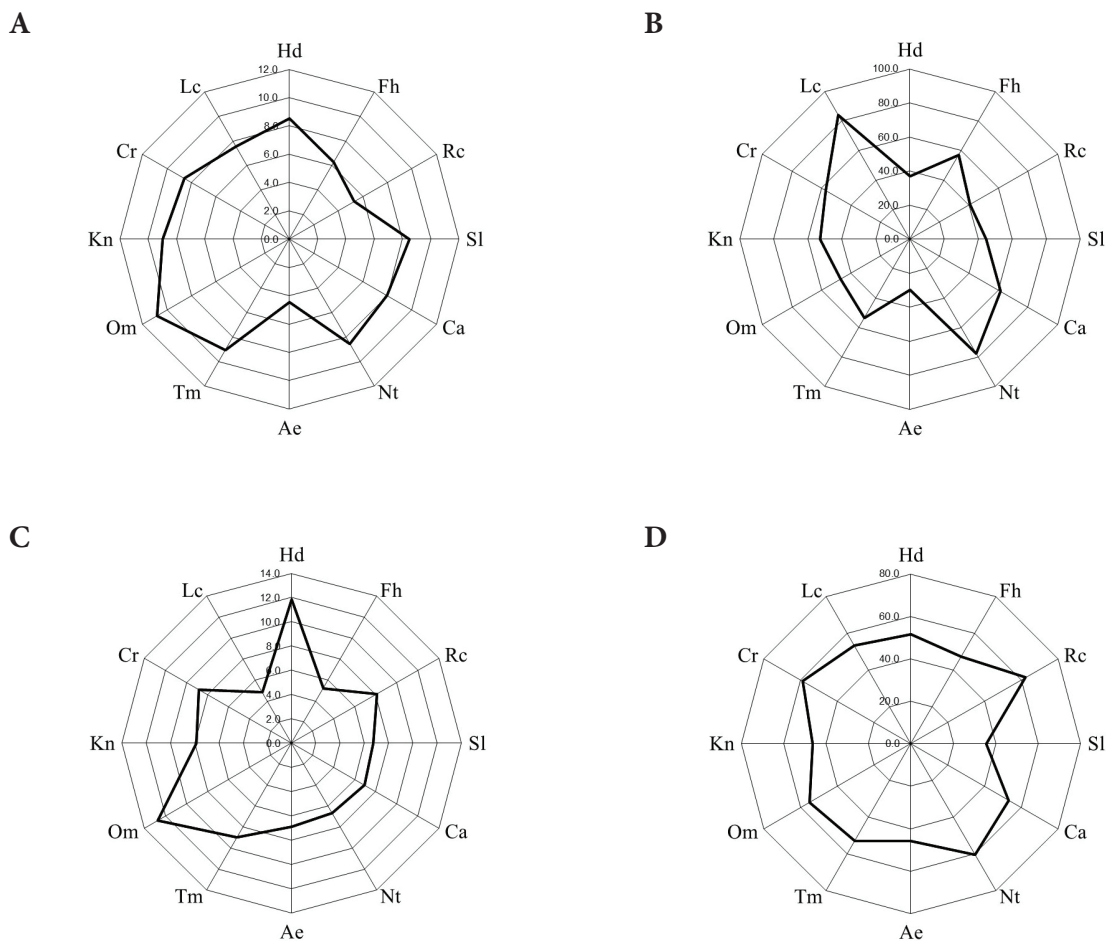


Рис. 1. Циклограми угруповань *Botriochloetum ischaemi* (A, B) та *Isopyro-Carpinetum* (C, D), побудовані на основі значень бальних показників (A, C) та відсоткових відношень (B, D).

Тут і на рис. 2–8 позначено екологічні фактори: Hd – вологість; Fh – змінність зволоження; Ae – аерація ґрунту; Nt – вміст нітрит- і нітрат-йонів; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим; Ca – вміст карбонатів; Tm – терморежим; Om – омброрежим; Kn – континентальність; Cr – криоклімат; Lc – світловий режим

Fig. 1. Cyclograms of the *Botriochloetum ischaemi* (A, B) and *Isopyro-Carpinetum* (C, D) communities based of the indices (A, C) and percentages (B, D).

Here and in Figs. 2–8, the environmental factors are designated: Hd – soil humidity; Fh – damping variability; Ae – soil aeration; Nt – nitrate- and nitrite-ion content; Rc – soil acidity; Sl – salt regime; Ca – carbonate content in soil; Tm – thermal climate; Om – climate humidity (ombroregime); Kn – climate continentality; Cr – cryoclimate; Lc – light

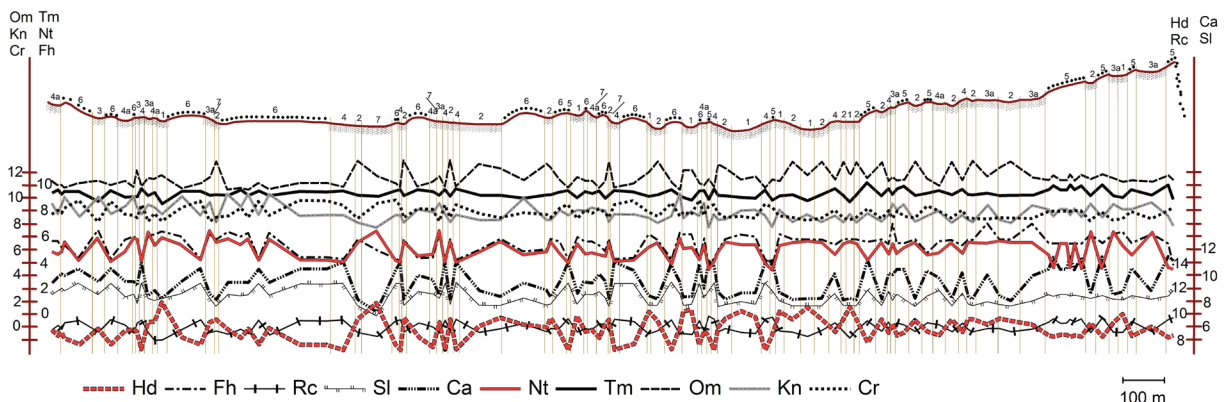


Рис. 2. Закономірності диференціації рослинних угруповань та показників екофакторів на екологічному профілі векторного типу Карабі-яйли. У дужках наведено мнемокоди біотопів (Didukh et al., 2016)

Fig. 2. Patterns of plant communities differentiation and ecological indicator values on the vector ecological profile of Karabi-Yaila (Qarabiy-Yayla in the Crimean Tatar / Qırımtatar language). The habitats mnemocodes are provided in brackets (Didukh et al., 2016)

1 – *Trifolium pratensis*-*Brizion elatioris* (E:1.251); 2 – *Helictotrichon compressi*-*Bistortion officinalis* (E:1.252); 3 – Лучні гірські степи (Meadow mountain steppe) (*Stipa tirsia*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Alopecurus vaginatus*) (E:2.1422); 3a – *Stipa tirsia* не домінує (*Stipa tirsia* is not dominant); 4 – Типчакрово-ковилові степи (Fescue-feathergrass steppes) (*Stipa tirsia*, *Festuca rupicola*, *Koeleria cristata*, *Bromopsis taurica*) (E:2.1421); 4a – петрофітний варіант (petrophytic type) (*Helianthemum stevenii*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Teucrium chamaedrys*); 5 – *Androsaco tauricae*-*Caricion humilis*: *Carex humilis*, *Androsace taurica* (E:2.1511); 6 – *Carici humilis*-*Androsacion villosae*: *Teucrium polium*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Koeleria lobata* (E:2.1514); 7 – *Lasero trilobi*-*Carpinetum betuli*: *Carpinus betulus*, *Mercurialis perennis*, *Laser trilobum*, *Galium odoratum* (G:1.2253)

розподіл, специфіку мозаїки рослинності яйли, ступінь варіювання показників різних факторів, а також характер кореляції між ними. При цьому, аби відобразити основний орографічний фактор, що визначає топологічну диференціацію – крутизну схилів, використано різні масштаби довжини та висоти. Оскільки шкали багатьох факторів перекриваються, то вони певним чином зміщуються, що не впливає на отриманий результат. Такі профілі важливі для моніторингу, але вони не відображають всього ценотичного чи біотопічного різноманіття даного ландшафту чи регіону.

Другий тип – профілі комбінативного характеру, тут головне завдання полягає у відображенні закономірності поєднання ланок відносно зміни градієнта головного екологічного чинника чи їхньої сукупності, що визначають топологічну диференціацію. Вони

зкладаються таким чином, щоб відобразити максимальний ступінь диференціації рослинних угруповань за даних умов: на схилах різної експозиції та крутизни, у заплавах на ділянках різного підтоплення, на плакорах на ділянках розподілу різних типів угруповань залежно від умов середовища. Така закономірність встановлюється на основі аналізу місця кожного типу біотопу за відношенням до інших у межах даного ландшафту. Такий тип профілювання використовують за умови, якщо рослинний покрив регіону фрагментований і закладення конкретних профілів об'єктивно неможливе або воно недостатньо відображає репрезентативність. Прикладом такого типу профілів може бути розподіл зміни показників екофакторів рослинних угруповань на макросхилах гірських систем (рис. 3), що відображає їхню

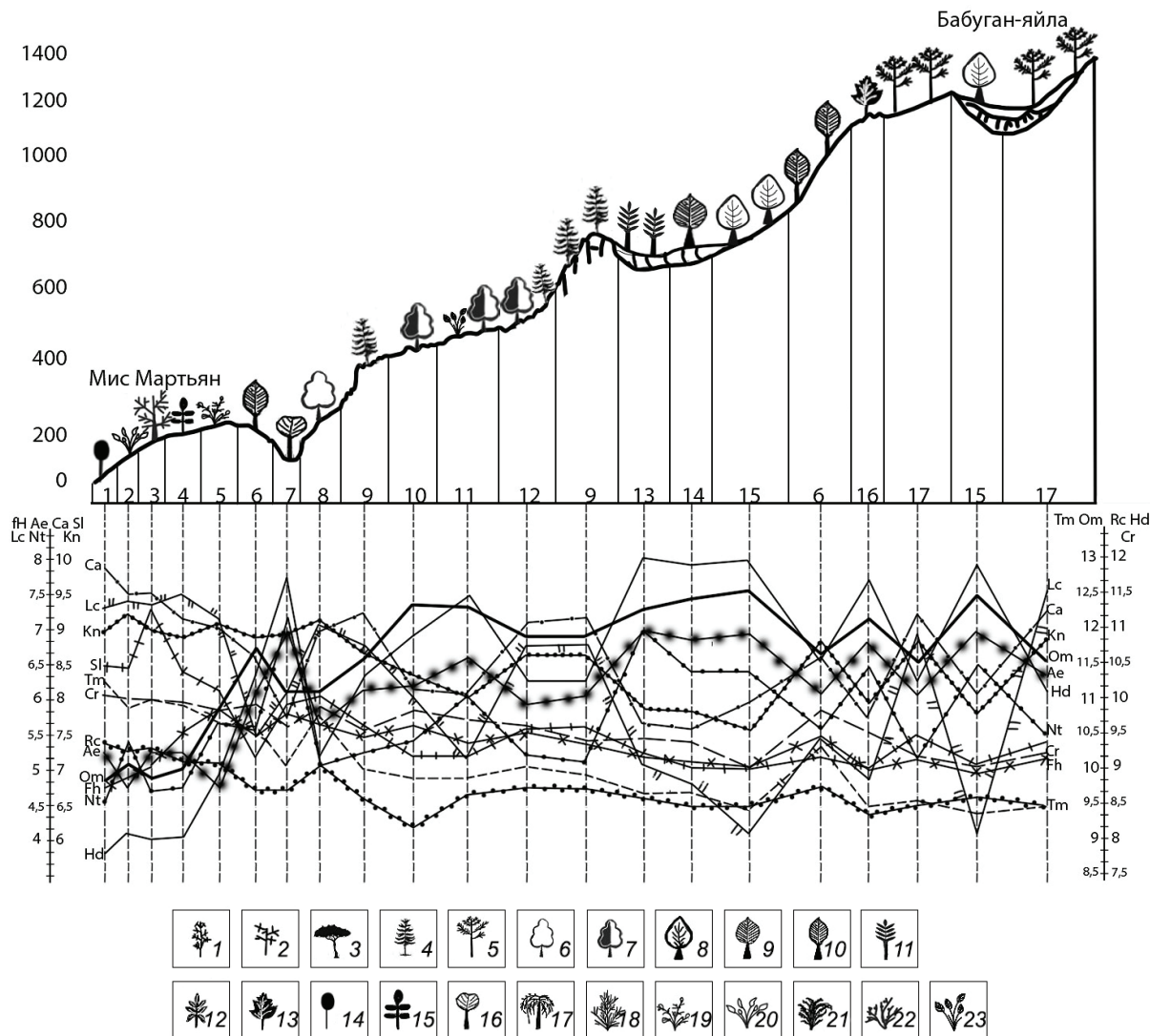


Рис. 3. Топологічна диференціація рослинних угруповань на комбінативному профілі макросхилу Гірського Криму (Didukh, Rosenblit, 2022)

Fig. 3. Topological differentiation of plant communities on the combinative profile of the macroslope of the Mountain Crimea (Didukh, Rosenblit, 2022)

Біотопи (habitats): 1 – G:4.111; 2 – F:4.111; 3 – G:2.3111; 4 – G:1.3211; 5 – F:3.511; 6 – G:1.3311; 7 – G:1.2263; 8 – G:1.3131; 9 – G:2.2212; 10 – G:1.2382; 11 – G:1.2381; 12 – G:3.332; 13 – G:1.2213; 14 – G:1.2253; 15 – G:1.214; 16 – G:1.2243; 17 – G:2.2211

Домінанти та характерні види деревного ярусу (Dominants and characteristic forest species): 1 – *Juniperus excelsa*; 2 – *Juniperus foetidissima*; 3 – *Pinus brutia* (= *P. pityusa*); 4 – *P. nigra* subsp. *pallasiana*; 5 – *Pinus kochiana*; 6 – *Quercus pubescens*; 7 – *Quercus petraea*; 8 – *Fagus sylvatica* subsp. *moesiaca*; 9 – *Carpinus betulus*; 10 – *C. orientalis*; 11 – *Fraxinus excelsior*; 12 – *Fraxinus angustifolia*; 13 – *Acer stevenii*; 14 – *Arbutus andrachne*; 15 – *Pistacia mutica*; 16 – *Alnus glutinosa*; 17 – *Salix alba*; 18 – *Juniperus sabina*, *J. hemisphaerica*; 19 – *Paliurus spina-christi*; 20 – *Cistus tauricus*; 21 – *Tamarix hohenackeri*; 22 – *Crataegus* sp.; 23 – *Cornus mas*

β -ценорізноманітність. У такому випадку обираються ключові (типові, характерні) синтаксони, для яких розраховуються середні показники екофакторів, отриманих із описів даного регіону. Найвні геоботанічні описи з різних частин ландшафту або навіть регіону (але в межах одного геоботанічного району чи округу) закономірно розташовують один за відношенням до іншого у певну цілісну систему і таким чином "монтується" профіль. Графічні зображення показників екофакторів відображають характер кореляції між ними, а також градієнт змін висотного розподілу. Подальший аналіз топологічної диференціації полягає у класифікації біотопів, виділенні ланок, мікро-, мезо-, макрокомбінацій, рядів тощо, що знайшло відображення у понятті про екомери (Didukh, 1995; Didukh et al., 2016; Didukh, Rosenblit, 2022).

Третій тип – профілі збірного характеру, коли геоботанічні описи чи їхню сукупність вибудовують у певну систему залежно від поставленої мети. Прикладом такого аналізу є оцінка закономірностей розподілу угруповань, що характеризують ландшафтні особливості природних зон з метою співставлення екологічних показників певних регіонів від північного заходу України (Шацький НПП), гірських масивів Карпат до субсередземноморських регіонів Гірського Криму. Для аналізу брали середні показники всіх біотопів, що формуються на автогенних та літогенних ґрунтах (за виключенням гідрогенних, оскільки вони фактично однакові для всіх регіонів і суттєво зміщують едафічні та кліматичні показники від зонального типу, тобто, створюють певний "шум"). Розраховані показники можна трактувати як фонові, або релевантні для даного регіону і робити відповідний порівняльний аналіз. Таке їхнє порівняння можна розглядати як оцінку Y -різноманіття біотопів чи їхніх властивостей. Як видно з рис. 4, всі показники вкладаються у діапазон 30–70% значень їхніх шкал, а найвищі значення мають R_c та C_a , що характеризуються при цьому і найвищим градієнтом

змін. Кліматичні фактори мають нижчу варіабельність і знаходяться біля оптимальних значень шкали 40–65%, що свідчить про оптимальні умови розташування України.

На представлених графіках чітко видно закономірності зонально-географічної зміни показників фонових факторів. Так із північного заходу і високогір'я Карпат до субсередземномор'я Гірського Криму спостерігається підвищення показників термо-, криоклімату, рН ґрунту, вмісту карбонатів у ґрунті, натомість зниження омброклімату, вологості та аерації ґрунту. Такі фактори, як континентальність клімату та сольовий режим, мають найвищі показники в степовій зоні (р. Красна), а в Гірському Криму вони знижуються. Хоча така ж тенденція характерна і для вмісту мінеральних форм азоту в ґрунтах, але їхній максимум припадає на південь лісостепової зони (типові чорноземи) Кодринського геоботанічного округу. У всіх трьох випадках мова йде про оцінку градієнту змін екофакторів чи рослинних угруповань, проте цими прикладами не вичерпується арсенал градієнтного аналізу, який є досить різноплановим.

Ординаційні методи в геоботаніці мають широке застосування і є дуже різноманітними (Mirkin, Rozenberg, 1978). В останні десятиліття розроблено чимало нових методів і удосконалюються підходи щодо їхнього використання. Одним з таких є маніпуляція із середніми показниками. Виходячи з того, що у природі немає чітких меж, а розподіл рослинних угруповань має континуальний характер, то отримані на основі фітоіндикації екологічні показники можуть мати розмиті значення, що позначається і на зниженні ступеня кореляції між факторами. Думка про те, що чим більше даних, тим надійніші результати, не завжди вірна. Коли для аналізу береться велика вибірка гетерогенного характеру з метою досягнення вищої репрезентативності, в яку включають суміжні, проміжні та випадкові описи, за рахунок високого "шуму" ми можемо отримати навіть нульовий ефект (Mayr, 1974; Liubishchev, 1923). Однак існують

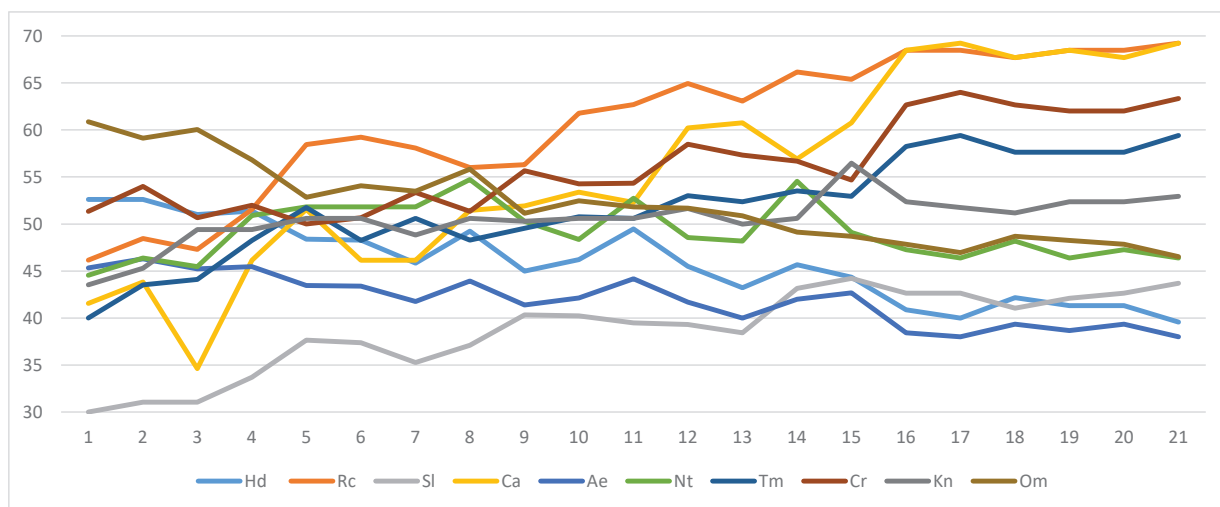


Рис. 4. Зональна зміна фонових показників екофакторів (у %) кліматичних та едафічних факторів на профілі збірного типу геоботанічних округів України: 1 – Карпати (високогір'я); 2 – Карпати-макросхил; 3 – Шацький національний природний парк; 4 – Овруцько-Словечанський кряж; 5 – Київське лесове плато; 6 – Сумський геоботанічний округ; 7 – Черкасько-Чигиринський геоботанічний округ; 8 – Центральноподільський геоботанічний округ; 9 – Дністровський каньйон; 10 – Кодринський геоботанічний район; 11 – басейн р. Красна; 12 – Гірський Крим; 13 – Севастопольський геоботанічний район; 14 – Бахчисарайсько-Ялтинський геоботанічний район; 15 – Сімферопольсько-Алуштинський геоботанічний район; 16 – Білогірсько-Привітнівський геоботанічний район; 17 – Судаксько-Феодосійський геоботанічний район

Fig. 4. Zonal change of background climatic and edaphic ecological indicator values (in %) on the complex profiles of geobotanical districts of Ukraine: 1 – Carpathians (high mountains); 2 – Carpathians (macroslope); 3 – Shatsky National Nature Park; 4 – Slovechne-Ovruch Ridge; 5 – Kyiv Loess Plateau; 6 – Sumy Geobotanical District; 7 – Cherkasy-Chyhyryn Geobotanical District; 8 – Central Podillya Geobotanical District; 9 – Dniester Canyon; 10 – Kodryna Geobotanical District; 11 – Krasna River basin; 12 – Mountain Crimea; 13 – Sevastopol Geobotanical District; 14 – Bakhchisarai-Yalta Geobotanical District; 15 – Simferopol-Alushta Geobotanical District; 16 – Bilohirsk-Pryvitne Geobotanical District; 17 – Sudak-Feodosia Geobotanical District

способи, що дозволяють підсилити кореляційні зв'язки. Одним зі способів уникнення цього є класичне відкидання запорогових значень, що відбувається на основі показників допустимих відхилень (сигми). Однак суттєве покращення результатів отримується тоді, коли ми поетапно використовуємо середні значення (асоціацій, союзів, класів або біотопів, їхніх мезо-, макрокомбінацій, ландшафтного та зонального розподілу). Наведемо приклад такого розрахунку для відповідних синтаксонів (союзів) (рис. 5). При цьому, як видно з порівняльних розрахунків (рис. 5А, С, Е та рис. 5В, D, F), величина достовірності апроксимації не лише підвищилася від 0,4–0,6 до 0,9–0,95, а й наближається до максимально

можливого значення. Отже, ефективність такого підходу не викликає сумніву.

На наступному етапі ми користувалися даними середніх значень союзів для оцінки корелятивних залежностей у межах мезокомбінацій (висотних поясів) і макрокомбінацій (макросхилів), а на останньому – порівняння за показниками середніх значень регіонів, отриманих на основі обробки не менше 30 геоботанічних описів відповідного типу угруповань.

Серед ординаційних методів у науці про рослинність найпопулярнішим є DCA (Detrended correspondence analysis – аналіз відповідностей з видаленим трендом). Цей метод – одна з модифікацій аналізу

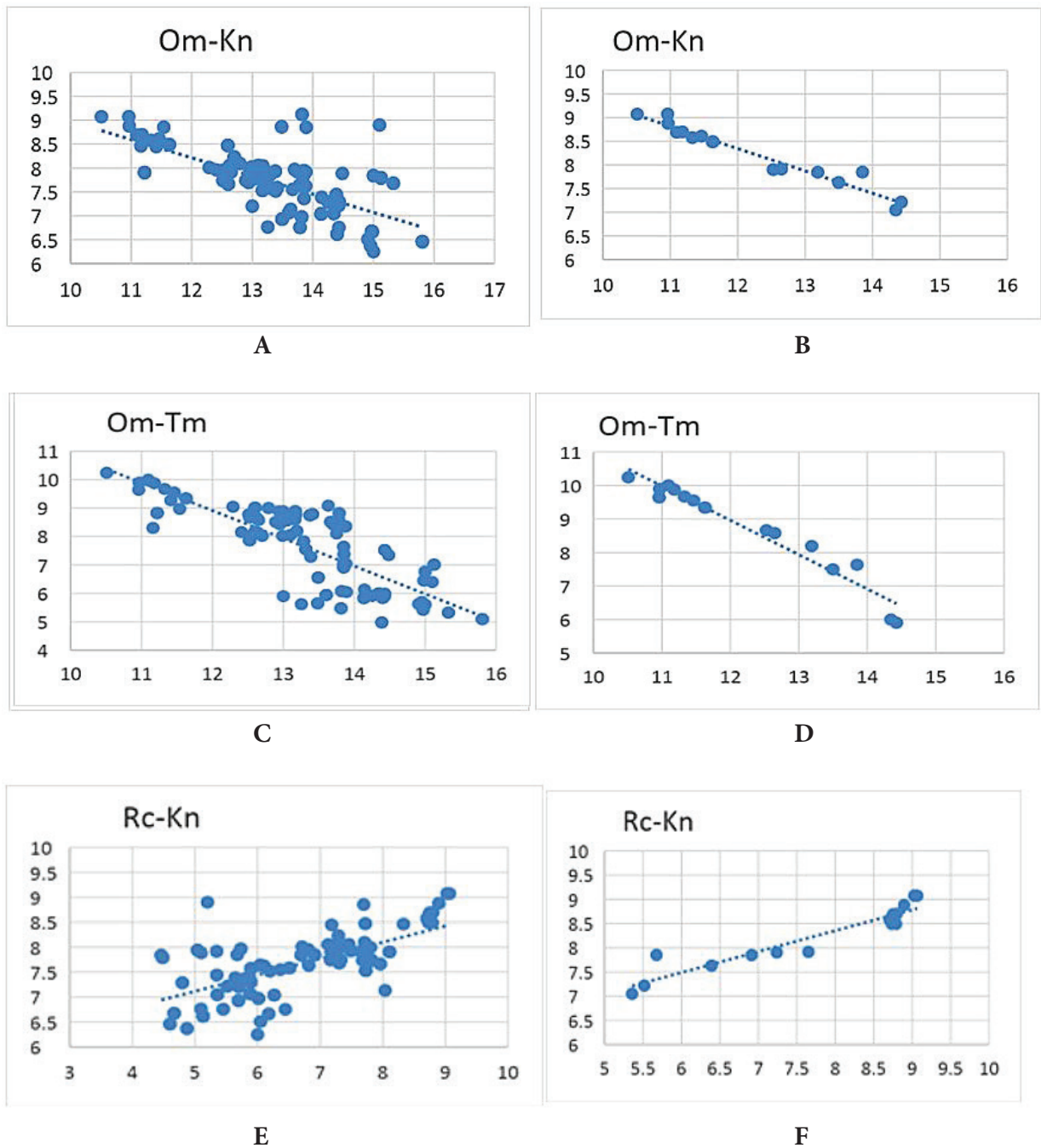


Рис. 5. Кореляційні зв'язки між екологічними показниками, розрахованими для повної вибірки союзів (А, С, Е) та їхніх середніх значень (В, D, F)

Fig. 5. Correlations between ecological indicator values calculated for full sampling of alliances (A, C, E) and their average values (B, D, F)

відповідностей (СА), який у свою чергу представляє узагальнення методу зваженого середнього, що використовується в прямому градієнтному аналізі Уїтекера (Whittaker, 1967). Р.Х. Уїтекером та Л.Г. Раменським (Ramenskiy, 1938) було виявлено, що криві залежності рясності видів від значень фактору середовища мають зазвичай дзвоноподібну форму. Розрахунок середніх значень даного фактору дозволяє визначити оптимум виду. Це значення в аналізі відповідностей має назву "зарубка виду". Мірою того, наскільки сильно певний фактор впливає на розподіл видів, є розсіювання "зарубок" видів. Якщо розсіювання значне, обраний фактор впливає суттєво, якщо ні – впливає меншою мірою. Теоретична змінна, побудована засобами аналізу відповідностей, називається віссю ординації, яких може бути кілька. Метод DCA-ординації був запропонований М. Хілом і Х. Гаучем (Hill, Gauch, 1980) з метою скорегування двох основних недоліків СА: (1) те, що кінці осі часто стиснуті відносно її середини; (2) те, що друга вісь часто виявляє систематичний (квадратичний) зв'язок з першою віссю. При використанні методу DCA-ординації перший недолік усувається вирівнюванням ширини кривих шляхом нелінійної трансформації осі, а другий недолік – за допомогою процедури видалення тренду, яка полягає в тому, що для простору навколо будь-якої точки на першій осі середня величина зарубок місцезнаходжень зводиться до нуля. Для цього перша вісь ділиться на сегменти, всередині кожного з яких "зарубки" місцезростань на другій осі нормуються шляхом віднімання їхнього середнього (Jongman et al., 1995). DCA відображає силу впливу екофакторів, кореляцію між їхніми показниками та положення (місце) синтаксонів у багатомірному екопросторі, тобто їхню екологічну нішу у двовірній (2D) чи тримірній (3D) проекції. Вибір проекції відображення результатів залежить від візуального сприйняття аналізованих груп, які можуть перекриватись, і в такому випадку доцільніше використовувати двовірну

проекцію (рис. 6С). Чим ближче вектор фактора до відповідної осі (DCA-1, чи DCA-2) і чим довший його розмір, тим сильніший його вплив (рис. 6).

Порівняння наведених рисунків DCA-аналізу свідчить, що між деякими показниками існує стійка залежність (Hd–Ae–Nt), слабкіша (Om, Tm–Cr, Sl–Rc), положення осей інших факторів (Fh, Ca, Kn, Lc) змінюється і залежить від набору порівнюваних синтаксонів. При цьому важливим є місце та характер розташування відповідного синтаксону у багатовимірному екопросторі: гідрофітні типи синтаксонів (*Phragmito-Magnocaricetea*, *Alnion glutinosae*, *Alnion incanae*, *Salicion albae*, *Salicion cinereae*) наближені, тобто визначаються умовами зволоження та аерації, а ксерофітні (*Asplenietea trichomanis*, *Helianthemo-Thymetea*, *Festucion valesiacaе*, *Stipion lessingianaе*) – хімічними умовами ґрунту.

Іншим популярним методом є неметричне багатовимірне шкалювання (NMDS, nonmetric multidimensional scaling) (Shepard, 1962, 1966; Kruskal, 1964a, b). Це метод непрямого градієнтного аналізу, який відображає ординацію на основі матриці відстані або несхожості. На відміну від методів, які намагаються максимізувати дисперсію або відповідність між об'єктами в ординації, NMDS намагається представити, наскільки це можливо, попарну відмінність між об'єктами. До переваг NMDS відносять те, що цей метод дозволяє: толерувати відсутні попарні відстані, застосовуватися до матриці (не) схожості, побудованої за будь-якою мірою (не) подібності, а також використовувати кількісні, напівкількісні, якісні або змішані змінні.

Для ілюстрації відмінностей двох охарактеризованих методів ординації ми наводимо дві двовірні ординаційні діаграми, побудовані для класів рослинності подів степової зони, з використанням даних, опублікованих у статті, присвяченій синтаксономії подової рослинності степової зони України (Shapoval, Kuzemko, 2021).

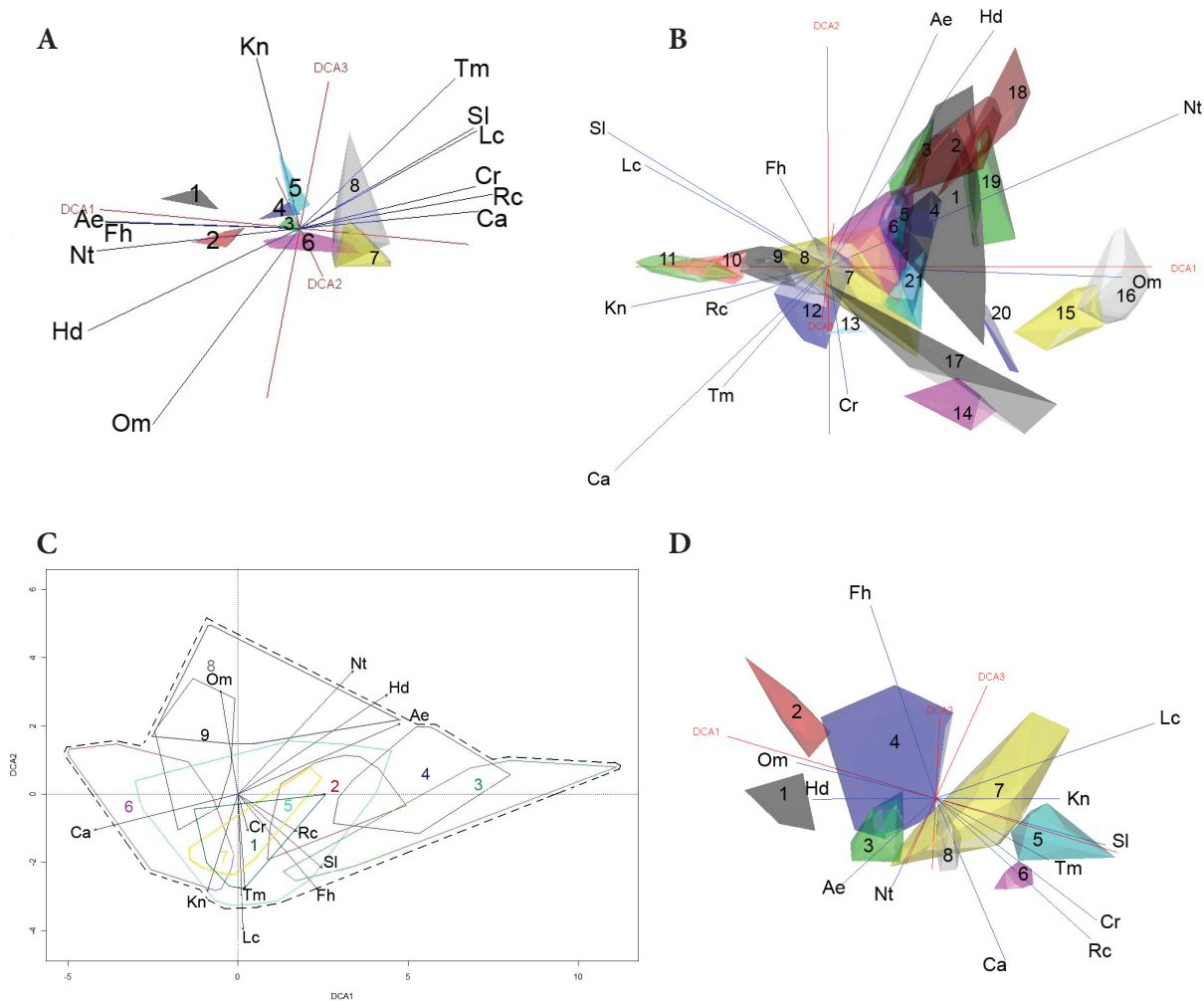


Рис. 6. Приклади DCA-ординації (2D та 3D-проекції) рослинних угруповань за екологічними факторами

Fig. 6. Examples of DCA-ordination (2D and 3D-projection) of plant communities according to ecological indicator values

A: Карабі-яйла (Karabi-Yaila / Qarabiy-Yayla). Позначення див. на рис. 2 (see legend in Fig. 2).

B: долина р. Красна (Krasna River valley). 1 – *Phragmitetion communis*; 2 – *Magnocaricion elatae*; 3 – *Magnocaricion gracilis*; 4 – *Deschampsion cespitosae* (*Deschampsietum cespitosae*); 5 – *Deschampsion cespitosae* (*Alopecuretum pratensis*); 6 – *Festucion pratensis*; 7 – *Trifolion medii*; 8 – *Festucion valesiaca*; 9 – *Stipion lessingiana*; 10 – *Centaureo carbonati-Koelerion talievii*; 11 – *Artemisio hololeucae-Hyssopion cretacei*, *Euphorbio cretophilae-Thymion cretacei*; 12 – *Festucion beckeri*; 13 – *Festuco-Pinio*; 14 – *Aceri tatarici-Quercion: Convallario-Pinetum*; 15 – *Aceri tatarici-Quercion: Melico picti-Aceretum tatarici*; 16 – *Scillo sibericae-Quercion roboris*; 17 – *Prunion fruticosae*; 18 – *Salicion cinerea*; 19 – *Alnion glutinosae*; 20 – *Alnion incanae*; 21 – *Salicion albae*.

C: Українські Карпати (Ukrainian Carpathians). 1 – *Asplenietea trichomanis*; 2 – *Elyno-Seslerietea*; 3 – *Juncetea trifidi*; 4 – *Calluno-Ulicetea*; 5 – *Nardo-Callunetea*; 6 – *Vaccinio-Piceetea*; 7 – *Roso pendulinae-Pinetea mugo*; 8 – *Quercio-Fagetea*.

D: петрофітні степи на кальцієвмісних субстратах (petrophytic steppes on calcium-containing substrates). 1 – *Bromo pannonici-Festucion csikhegyensis*; 2 – *Diantho lumnitzeri-Seslerion albicantis*; 3 – *Genisto tetragonae-Seslerion peucedanifoliae*; 4 – *Galio campanulati-Poion versicoloris*; 5 – *Bromopsido tauricae-Asphodelinion tauricae*; 6 – *Androsaco tauricae-Caricion humilis*; 7 – *Potentillo arenariae-Linion czernjaevii*; 8 – *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii*

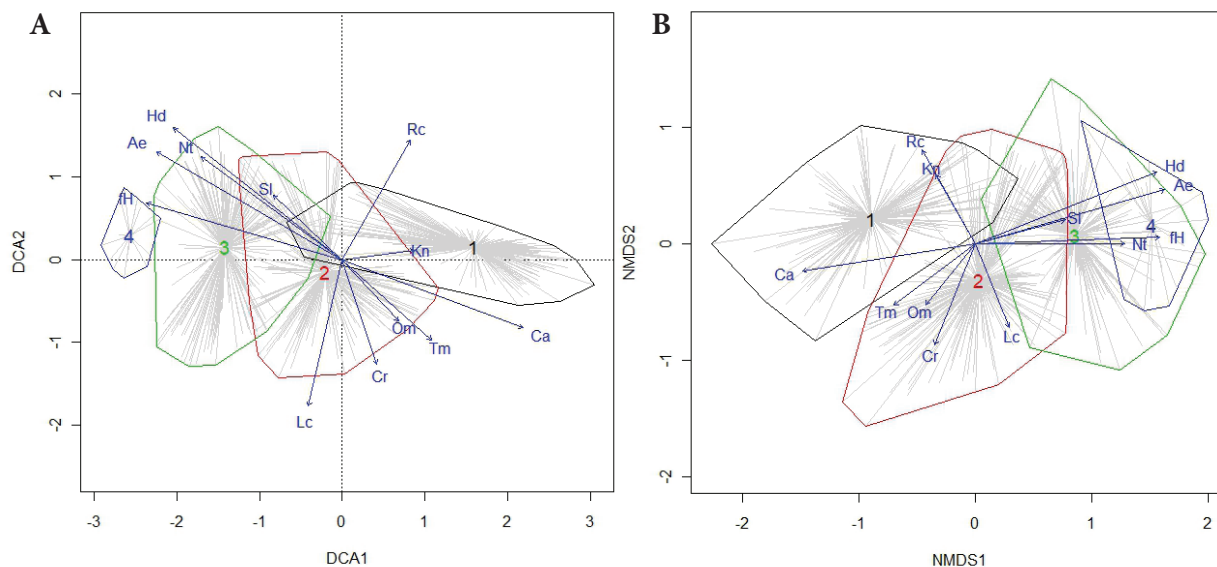


Рис. 7. Результати DCA (A) і NMDS (B) ординації для класів рослинності подів степової зони. Умовні позначення екологічних векторів відповідають позначенням екологічних шкал Я.П. Дідуха (Didukh, 2011)

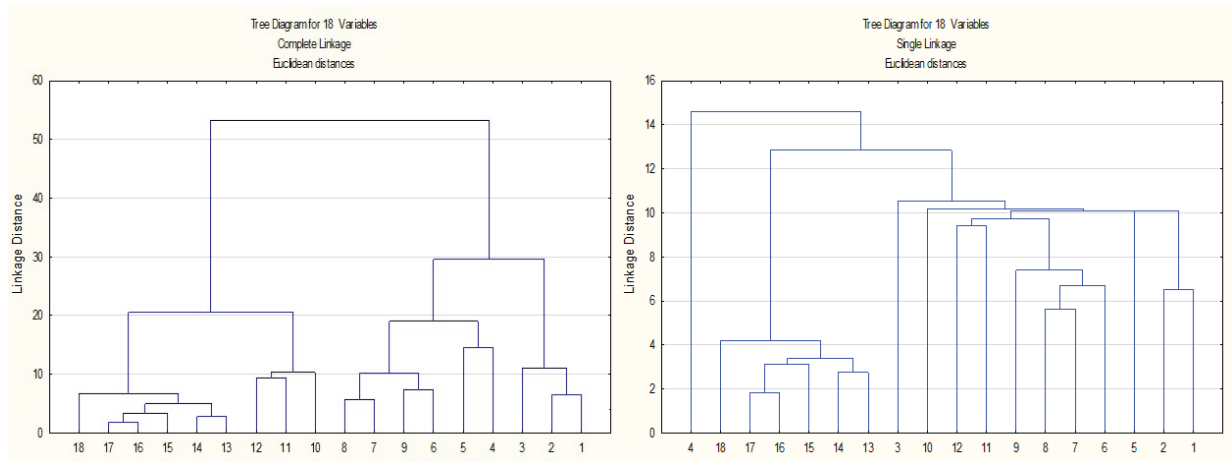
Fig. 7. Results of DCA (A) and NMDS (B) ordination for classes of Steppe Zone vegetation. Legend for ecological indicator values corresponds to the designations of ecological scales by Ya.P. Didukh (2011)

1 – *Festuco-Brometea*; 2 – *Molinio-Arrhenatheretea*; 3 – *Isoëto-Nanojuncetea*; 4 – *Festuco-Puccinellietea*

Як видно з наведених ординаційних діаграм, результати обох аналізів є досить подібними і всі союзи розташовуються вздовж першої ординаційної осі, до якої в обох випадках близькими є протилежно спрямовані вектори змінності зволоження і вмісту карбонатів у ґрунті. Також в обох випадках до другої ординаційної осі наближаються різноспрямовані вектори кислотності ґрунту та освітлення. Конфігурація ж інших векторів, а також екологічних амплітуд синтаксонів певною мірою відрізняється в цих двох аналізах.

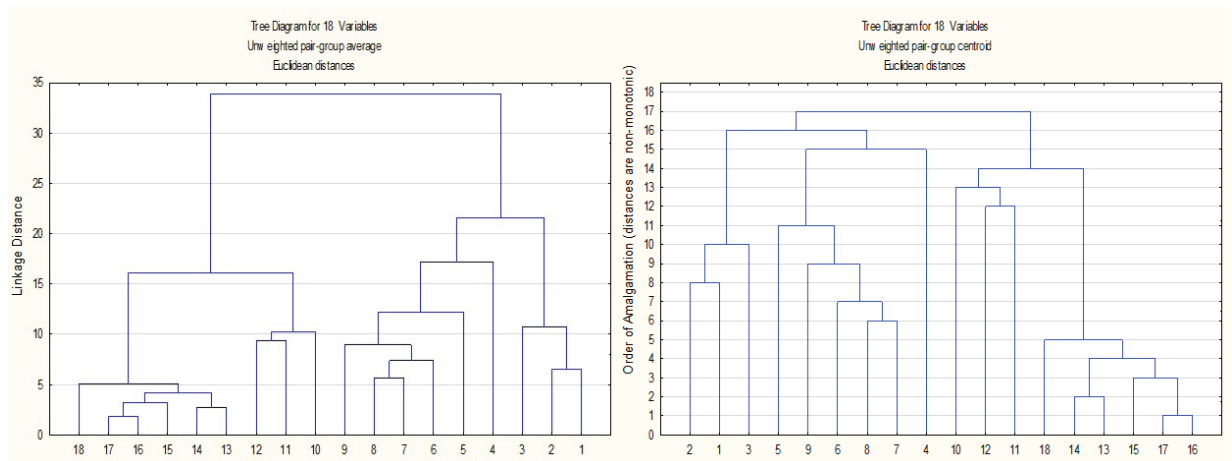
Кластерний аналіз. Одним із найрозповсюдженіших методів кількісного аналізу є кластерний аналіз, який дозволяє відображати ступінь відмінності-подібності між об'єктами (системами) та їхнього поділу на різних ієрархічних рівнях, що використовувалися зі 1970-х років у порівняльній флористиці та систематиці. Це набуло широкого вжитку у геоботаніці і тепер така операція виконується за

допомогою відповідних програм. Існує кілька десятків (лише в DJUCE понад 50!) способів порівняння показників: евклідової, квадратної евклідової, Манхеттенської відстані, відстані Чебишева, коефіцієнта коереляції Пірсона тощо) з використанням методу найближчого сусіда, методу віддалених сусідів, методу незваженого попарного середнього, методу зваженого попарного середнього, незваженого центроїдний методу, зваженого центроїдного методу, методу Варда, що зображуються у вигляді дендрограм. Ці аналізи використовуються не тільки в синтаксономії для класифікації рослинності, а й для порівняння даних синфітоіндикації. На основі їхньої апробації ми дійшли висновку, що найоптимальнішим варіантом є метод Варда за оцінки евклідової дистанції, адже в даному випадку для оцінки відстаней між кластерами використовуються результати дисперсійного аналізу, який відображає позиції близько розташованих кластерів, що



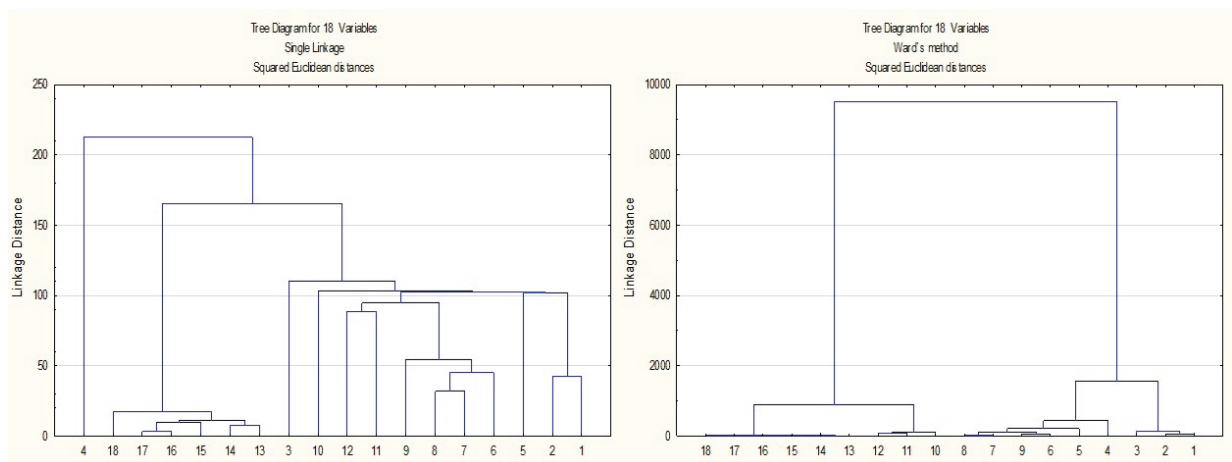
A

B



C

D



E

F

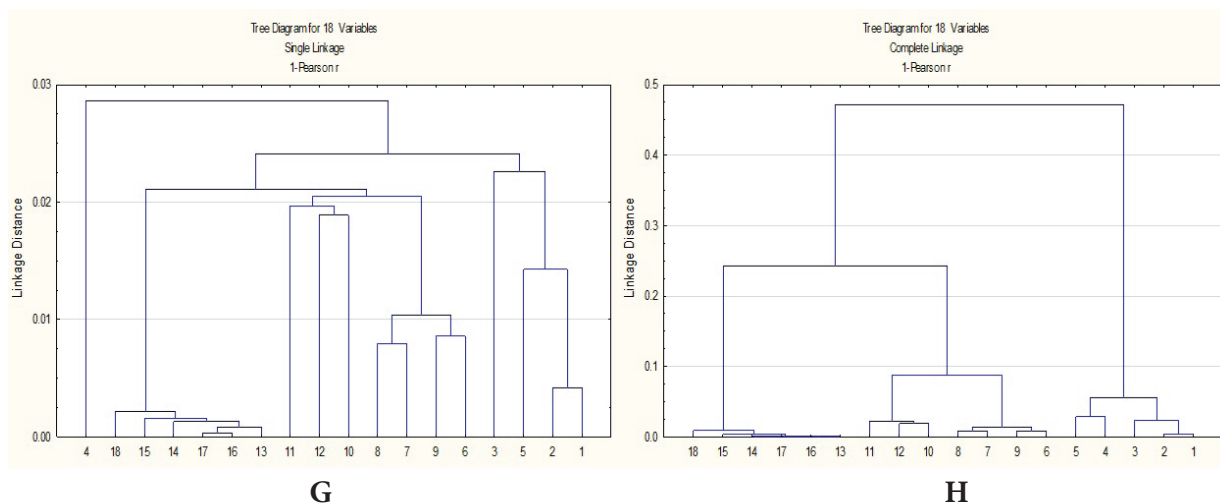


Рис. 8. Приклади зображення дендрограм екологічних показників різних регіональних одиниць, побудованих на основі використання різних методів (А–Н): 1 – Карпати (високогір'я); 2 – Карпати (макросхил); 3 – Шацький національний природний парк; 4 – національний природний парк Верхньодністровські Beskydy; 5 – Овруцько-Словечанський кряж; 6 – Київське плато; 7 – Сумський геоботанічний округ; 8 – Черкасько-Чигиринський геоботанічний район; 9 – Центральноподільський геоботанічний округ; 10 – Дністровський каньйон; 11 – Кодринський геоботанічний округ; 12 – басейн р. Красна; 13 – Гірськокарпатський геоботанічний округ; 14 – Севастопольський геоботанічний район; 15 – Бахчисарайсько-Ялтинський геоботанічний район; 16 – Сімферопольсько-Алуштинський геоботанічний район; 17 – Білогірсько-Привітнівський геоботанічний район; 18 – Судаксько-Феодосійський геоботанічний район

Fig. 8. Examples of dendrograms for ecological indicator values of regions, based on various methods (A–H): 1 – Carpathians (high mountains); 2 – Carpathians (macroslope); 3 – Shatsky National Nature Park; 4 – Upper Dniester Beskydy National Nature Park; 5 – Slovechne-Ovruch Ridge; 6 – Kyiv Loess Plateau; 7 – Sumy Geobotanical District; 8 – Cherkasy-Chyhyryn Geobotanical District; 9 – Central Podillya Geobotanical District; 10 – Dniester Canyon; 11 – Kodryna Geobotanical District; 12 – Krasna River basin; 13 – Mountain Crimea; 14 – Sevastopol Geobotanical District; 15 – Bakhchisarai-Yalta Geobotanical District; 16 – Simferopol-Alushta Geobotanical District; 17 – Bilohirsk-Pryvitne Geobotanical District; 18 – Sudak-Feodosia Geobotanical District

дуже зручно для розуміння ієрархії рослинних угруповань. Евклідова відстань дає змогу оцінити віддаленість між кластерами, що добре видно на дендрограмах, тоді як квадрат евклідової відстані не зовсім "працює", оскільки результати побудови дендрограми губляться та зливаються в одну суцільну лінію та не дають можливості оцінити відстані між кластерами, які репрезентують рослинні угруповання (рис. 8E, F). Метод найближчого сусіда (рис. 8B) дає уявлення про зчепленість лише за окремими найбільш подібними елементами, які виявились ближче один до одного. Заслуговує уваги також метод повного зв'язку (рис. 8A) (Didukh, Vashenyak, 2013), який ілюструє віддаленість

та несхожість, відмінність між об'єктами. Використання коефіцієнту кореляції Пірсона є виправданим лише за умови, що зв'язок між ознаками, які аналізуються, є лінійним, що не характерно для оцінки умов існування рослинних угруповань (рис. 8G, H). Метод незваженого попарного середнього (рис. 8C) відображає середню відстань між усіма парами об'єктів у кластерах і його результати, хоча дещо збігаються із дендрограмою за методом Варда, проте не відображають подібності між кластерами. Дендрограма з використанням незваженого центроїдного методу (рис. 8D), де за відстань між кластерами береться центр їхньої ваги, не працює у випадку з рослинними

угрупованнями, що характеризуються континуальним розподілом. Отже, нами, як і в Західній Європі (Ward, 1963; Kaufman, Rousseeuw, 2005), найбільш широко вживаним є метод Варда.

Принагідно зауважимо, що форма отриманих кластерів на рис. 8 є досить правильною, тобто зберігаються пропорційні відношення. У багатьох випадках коефіцієнти по осі Y відображають класичну пропорцію 1 : 2 : 4 : 16. Зокрема, у наведених прикладах показники мають значення, близькі до 1, 5, 10, 40, 80 або (рис. 9А) 1, 2, 6, 16, або 0,05, 0,1, 0,4 (рис. 9В), що характеризує правило "каскаду подвоєнь" (кожен наступний розподіл відбувається на рівні вдвічі вище, ніж попередній) і заслуговує окремого аналізу з позицій фрактальної геометрії.

Важливим аспектом аналізу дендрограм є оцінка розподілу об'єктів по осі X. Хоча дендрограма будується на основі аналізу системи (сукупності) факторів, але такий розподіл відображає значимість провідного фактора, який визначає диференціацію відповідної вибірки синтаксонів (біотопів) (рис. 9А). У першому випадку в широкій вибірці від Польських Татр, Українських Карпат і Гірського Криму зліва направо розподіл відображає зміну від сухих, термофільних, відкритих угруповань Гірського Криму (Kr18 – *Drypsidetea*, *Ptilostemonion echinocephali*; Kr17 – *Festuco-Brometea*, *Bromopso tauricae*, *Asphodelinetum tauricae*; Kr16 – *Alysso-Sedetetea*, *Drabo cuspidatae-Campanulion tauricae*; Kr12 – *Festuco-Brometea*, *Androsaco-Caricion humilis*; Kr15 – *Chenopodietea*, *Sisymbrietalia officinale*, *Bromo-Hordeion murine*; Kr14 – *Festuco-Brometea*, *Veronici multifidae-Stipion ponticae*) до високогірних угруповань альпійського поясу (Ta1 – *Loiseurio-Vaccinietae*, Ka8 – *Loiseleurio-Vaccinietae*, Ta4 – *Juncetea trifidi*, Ka4 – *Juncetea trifidi*). У середній частині спектру розміщені ліси. Тобто провідним для гірських систем є висотна зміна кліматичних характеристик, що визначають специфіку поясності.

Актуальним є питання щодо зміни форми дендрограм залежно від вибору ознак для порівняння та їхньої кількості. Співставлення дендрограм за фоновими показниками різних округів України, побудованих на основі даних 12 провідних екофакторів (рис. 8А–Н) та чотирьох різних факторів (рис. 10А, В), показало такий самий порядок розташування регіонів, однак при заміні кліматичного показника (Tm) на едафічний (Sl) степові регіони стають ближчими до південніших кримських, а при Tm – до північніших лісостепових регіонів, а кримські суттєво відмежовуються.

Крім наведених прикладів в геоботаніці при дослідженні топологічної диференціації використовують інші підходи та великий арсенал методів, на яких ми не зупинялися. Кожний метод має свої можливості, обмеження, не є універсальним і надійним. Вибір методів залежить від поставленої мети, а надійність результатів вимагає перевірки отриманих даних різними способами та їхнє порівняння.

Висновки

На основі всебічного та широкого аналізу підходів і кількісних методів обробки даних фітоіндикації наведено приклади, що ілюструють як ефективність використання одних методик, так і недоцільність використання інших. У результаті вибору та використання відповідних методів вдається відобразити важливі екологічні характеристики рослинних угруповань, оцінити характер їхньої топологічної диференціації, що відображають β-ценорізноманіття, а відтак використати такі дані з метою прогнозування, моделювання зміни та розвитку біоценозів. Серед широкого та різноманітного спектру сучасних методів слід орієнтуватись на ті, які дають відповідь на кінцевий результат, мету, яку повинен ставити фахівець. Разом з тим, використання різних методів, способів розрахунку дає можливість перевіряти достовірність результатів, виявляти помилки або причини їхніх відхилень. Для оцінки топологічної диференціації біотопів

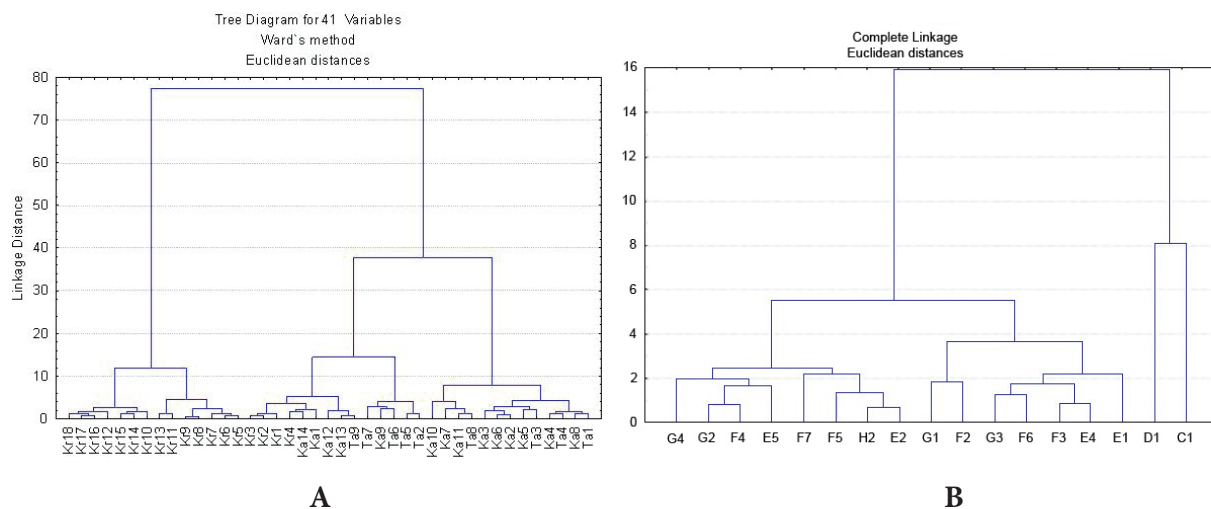


Рис. 9. Дендрограми, що відображають розподіл синтаксонів за характером змін екологічних показників для Польських Татр (Та), Українських Карпат (Ка) і Гірського Криму (Kr) (А) та біотопів Гірського Криму (В), побудовані на основі розрахунку евклідової дистанції за методом Варда

Fig. 9. Dendrograms reflecting the distribution of syntaxa according to the nature of changes in ecological indicators for the Polish Tatras, the Ukrainian Carpathians, and the Mountain Crimea (A) and biotopes of the Mountain Crimea (B), constructed based on calculation of the Euclidean distance using the Ward method

A: Ta1 – *Loiseurio-Vaccinietea*; Ta2 – *Tlaspietea rotundifolii*; Ta3 – *Salicetea herbacea*, Ta4 – *Juncetea trifidi*, Ta5 – *Elyno-Seslerietea*; Ta6 – *Asplenieta trichomanis*; Ta7 – *Mulgedio-Aconitetea*; Ta8 – *Vaccinio-Piceetea*; Ta9 – *Quercio-Fagetea*; Ka1 – *Asplenieta trichomanis*; Ka2 – *Tlaspietea rotundifolii*; Ka3 – *Salicetea herbacea*; Ka4 – *Juncetea trifidi*; Ka5 – *Carici rupestris-Kobresietea bellardii*; Ka6 – *Elyno-Seslerietea*; Ka7 – *Mulgedio-Aconitetea*; Ka8 – *Loiseleurio-Vaccinietea*; Ka9 – *Molinio-Arrhenatheretea*; Ka10 – *Calluno-Ulicetea*; Ka11 – *Vaccinio-Piceetea*; Ka12 – *Quercetea robori-petraeae*; Ka13 – *Quercio-Fagetea*; Ka14 – *Quercetea pubescenti-petraeae*; Kr1 – *Quercio-Fagetea, Dentario quinquefoliae-Fagion sylvaticae (Lathyro aurei-Fagetum)*; Kr2 – *Quercio-Fagetea, Dentario-Fagion (Ranunculo-Fraxinetum excelse)*; Kr3 – *Quercio-Fagetea, Dentario-Fagion (Lasero trilobi-Carpinetum betuli)*, Kr4 – *Quercio-Fagetea, Paeonio dauricae-Quercion petraeae*; Kr5 – *Quercetea pubescenti-petraeae, Carpino orientalis-Quercion pubescentis (Carici michelii-Quercetum pubescentis)*; Kr6 – *Quercetea pubescenti-petraeae, Elytrigio nodosae-Quercion pubescentis*; Kr7 – *Quercetea pubescenti-petraeae, Carpino orientalis-Quercion pubescentis (Physospermo-Carpinetum orientalis)*; Kr8 – *Erico-Pinetea, Carici humilis-Pinion kochiana*; Kr9 – *Erico-Pinetea, Brachypodio rupestris-Pinion pallasiana*; Kr10 – *Quercetea pubescenti-petraeae, Jasmino-Juniperion excelsae*; Kr11 – *Molinio-Arrhenatheretea, Arrhenatheretalia, Trifolio-Brizion elatioris, Helictotricho-Bistortion officinalis*; Kr12 – *Festuco-Brometea, Androsaco-Caricion humilis*; Kr13 – *Festuco-Brometea, Adonidi-Stipion tirsae*; Kr14 – *Festuco-Brometea, Veronici multifidae-Stipion ponticae*; Kr15 – *Chenopodietea, Sisymbrietalia officinale, Bromo-Hordeion murine*; Kr16 – *Alyssu-Sedetea, Drabo cuspidatae-Campanulion tauricae*; Kr17 – *Festuco-Brometea, Bromopso tauricae, Asphodelinetum tauricae*; Kr18 – *Drypsidetea, Ptilostemonion echinocephali*.

B: C1 – прісноводні біотопи; D1 – болотна та прибережно-водна рослинність; E1 – луки; E2 – степи; E3 – пустища; E4 – біотопи на відкладах осадових та кристалічних порід; E5 – саваноїди; F3 – листопадні чагарники на автогенних ґрунтах; F4 – нелистопадні чагарники; F5 – біотопи чагарників на алювіальних відкладах; F7 – фриганоїди; G1 – листяні ліси; G2 – хвойні ліси; G3 – мішані листяно-хвойні ліси; G4 – мішані листопадно-вічнозелені ліси; H2 – літотопи осадових карбонатних відкладів / C1 – freshwater habitats; D1 – reedbeds and marsh habitats; E1 – meadows; E2 – steppes; E3 – heath grasslands; E4 – habitats occurring on alkaline substrata; E5 – savannah-like habitats; F3 – deciduous shrubs on autogenous soils; F4 – nondeciduous shrubs; F5 – shrubs occurring on alluvial deposits; F7 – friganoids; G1 – deciduous forests; G2 – coniferous forests; G3 – mixed deciduous-coniferous forests; G4 – mixed deciduous-evergreen forests; H2 – lithohabitats on sedimentary carbonate deposits

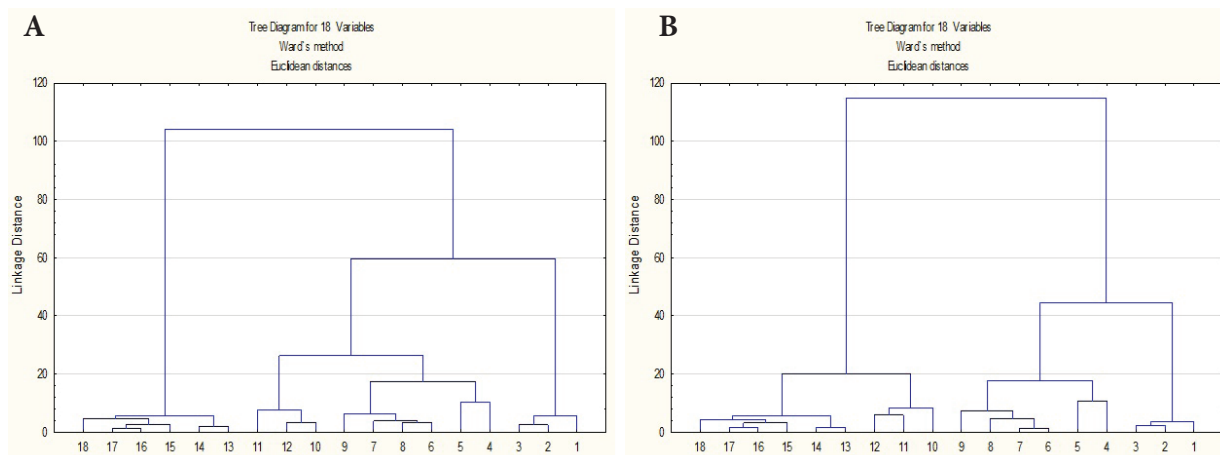


Рис. 10. Зміна структури дендрограм екологічних показників регіонів залежно від кількості екофакторів та їхньої заміни. А: поєднання екологічних факторів Hd, Nt, Rc, Tm; В: поєднання екологічних факторів Hd, Rc, Nt, Sl. Позначення див. на рис. 8

Fig. 10. Changes in the structure of ecological indicator values dendrograms depending on the indicators number and their replacement. A: combination of Hd, Nt, Rc, Tm ecological indicator values; B: combination of Hd, Rc, Nt, Sl ecological indicator values. See legend in Fig. 8

нами апробовано методи графічного та статистичного аналізів (безтрендовий аналіз відповідностей, кластерний аналіз, побудова циклограм, дендрограм, кореляційних взаємозв'язків), які відображають характеристики рослинних угруповань (біотопів), складність і різноманітність зв'язків між ними та зовнішніми чинниками. Разом із тим, представлені методи не вичерпуються наведеним переліком аналізу даних, оцінка яких може охоплювати від центично-видового до екосистемного рівня.

Такий фактичний матеріал еколого-ценотичних досліджень є основою кількісної оцінки типологічної (синтаксономічної), топологічної та регіональної диференціації, тобто оцінки α -, β -, γ -ценорізноманіття. Ці кількісні показники ознак, характеристик рослинних угруповань знаходять використання при класифікації та оцінці біотопів, їхньої ландшафтної структури (екомер), районування (екохор), розвитку, стійкості до впливу зовнішніх чинників, прогнозування та моделювання змін

рослинного покриву. Можна очікувати, що у перспективі геоботаніки будуть розробляти, удосконалювати та ширше використовувати сучасні методика, підходи інших зокрема математико-кібернетичних дисциплін, оскільки багато нагальних екологічних питань, пов'язаних із нелінійним розвитком, емерджентною зміною властивостей екосистем, пошуком критичних порогів, не вдається розв'язати традиційними методами.

Дотримання етичних норм

Автори повідомляють про відсутність будь-якого конфлікту інтересів.

ORCID

Я.П. Дідух: <https://orcid.org/0000-0002-5661-3944>
 Ю.А. Вашеняк: <https://orcid.org/0000-0003-1020-3007>
 А.А. Куземко: <https://orcid.org/0000-0002-9425-2756>
 Ю.В. Розенбліт: <https://orcid.org/0000-0002-8516-3823>
 О.О. Чусова: <https://orcid.org/0000-0002-8081-9918>

Список посилань

- Brockett R.W. 1978. Feedback Invariants for Nonlinear Systems. *IFAC Proceedings Volumes*, 11(1): 1115–1120. [https://doi.org/10.1016/S1474-6670\(17\)66062-2](https://doi.org/10.1016/S1474-6670(17)66062-2)
- Cheng J., Edwards L.J., Maldonado-Molina M.M., Komro K.A., Muller K.E. 2010. Real longitudinal data analysis for real people: Building a good enough mixed model. *Statistics in Medicine*, 29: 504–520. <https://doi.org/10.1002/sim.3775>
- Dengler J., Hüllbusch E., Bitá-Nicolae C., Chytrý M., Didukh Y., Diekmann M., Dierschke H., Englisch T., Ermakov N., Feldhaar H., Fosaa A. M., Frank D., Gillet F., Guarino R., Hennekens S., Hill M., Jelaska S., Jiménez-Alfaro B., Julve P., Kaçki Z., Karrer G., Nobis P., Ozinga W., Pignatti S., Raus T., Řezníčková M., Ruprecht E., Šilc U., Steinbauer M., Theurillat J.-P., Tichý L., Jansen F. 2016. In: *Ecological Indicator Values (EIV) 1.0: a powerful open-access tool for vegetation scientists*: 25th EVS Meeting (Roma 6–9 April 2016) <http://dx.doi.org/10.13140/RG.2.2.36391.34728>
- Didukh Ya.P. 1995. Структура класифікаційних одиниць рослинності у її таксономічеських категоріях. *Екологія і ноосферологія*, 1(1–2): 56–73. [Дідух Я.П. 1995. Структура класифікаційних одиниць рослинності і її таксономічеські категорії. *Екологія і ноосферологія*, 1(1–2): 56–73].
- Didukh Ya.P. 2011. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre, 176 pp.
- Didukh Ya.P. 2020. In: *Klasyfikatsiya roslynnosti ta biotopiv Ukrainy: materialy chetvertoi naukovo-teoretychnoi konferentsii*. Kyiv, pp. 6–13. [Дідух Я.П. Методологічні основи оцінки диференціації біотопів 2020. У зб.: *Класифікація рослинності та біотопів України: матеріали четвертої науково-теоретичної конференції* (Київ, 25–26 березня 2020 р.). Київ, с. 6–13].
- Didukh Ya.P., Budzhak V.V. 2020. *Prohrama dlya avtomatyzatsii protsesu rozrakhunku balnykh pokaznykiv ekolohichnykh faktoriv: metodychni rekomendatsii*. Chernivtsi: Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, 40 pp. [Дідух Я.П., Буджак В.В. 2020. *Програма для автоматизації процесу розрахунку бальних показників екологічних факторів: методичні рекомендації*. Чернівці: Вид-во Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича, 40 с.].
- Didukh Ya.P., Rosenblit Yu.V. 2022. Ecological and topological differentiation of biotopes in the Mountain Crimea. *Ukrainian Botanical Journal*, 79(4): 221–245. [Дідух Я.П., Розенбліт Ю.В. 2022. Еколого-топологічна диференціація біотопів Гірського Криму. *Український ботанічний журнал*, 79(4): 221–245]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj79.04.221>
- Didukh Ya.P., Sokolenko U.M. 2014. Ecological differentiation of the biotopes of Karabi-yaila (Crimean Mountains). *Ukrainian Botanical Journal*, 71(2): 127–139. [Дідух Я.П., Соколенко У.М. 2014. Екологічна диференціація біотопів Карабі-Яйли (Гірський Крим). *Український ботанічний журнал*, 71(2): 127–139]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.02.127>
- Didukh Ya.P., Vasheniak I.A. 2013. Ecological and geobotanical zoning of Central Podillya. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(6): 715–722. [Дідух Я.П., Вашеняк Ю.А. 2013. Еколого-геоботанічне районування Центрального Поділля. *Український ботанічний журнал*, 70(6): 715–722]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj70.06.715>
- Didukh Ya.P., Pliuta P.G., Karkutsiev G.M. 1993. Ekolohichni rezhymy fitotsenoziv na mezhi: Volynske Plato – M. Polissya – Kremenetski hory. *Ukrainian Botanical Journal*, 50(5): 23–34. [Дідух Я.П., Плюта П.Г., Каркуцієв Г.М. 1993. Екологічні режими фітоценозів на межі: Волинське Плато – М. Полісся – Кременецькі гори (Рівненська обл., Україна). *Український ботанічний журнал*, 50(5): 23–34].
- Didukh Ya.P., Mala Y.I., Pashkevich N.A., Fitsailo T.V., Khodosovtsev O.E. 2016. *Biotopes of the Crimean Mountains*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: TOV NVP Interservis, 292 pp. [Дідух Я.П., Мала Ю.І., Пашкевич Н.А., Фіцайло Т.В., Ходосовцев О.Є. 2016. *Біотопи Гірського Криму*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: ТОВ "НВП Інтерсервіс", 292 с.].
- Elith J., Leathwick J.R. 2009. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1): 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ellenberg H., Leuschner C. 2010. Zeigerwerte der Pflanzen Mitteleuropas. In: *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 262 pp.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, 18: 1–258.
- ISSN 2415-8860. *Український ботанічний журнал*. 2023. 80(1)

- Handbook of vegetation science. Pt 5. Ordination and classification of vegetation.* 1973. Ed. R.H. Whittaker. Hague: Dr. W. Junk B.V., 737 pp.
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47–58.
- Honcharenko I.V. 2017. *Phytoindication of anthropogenic factor.* Ed. I.V. Honcharenko. Dnipro: Serednyak, 127 pp. [Гончаренко І.В. 2017. *Фітоіндикація антропогенного навантаження.* Ред. І.В. Гончаренко. Дніпро: Середняк Т.К., 127 с.].
- Isidori A. 1989. Elementary theory of nonlinear feedback for multi-input multi-output systems. In: *Nonlinear Control Systems. Communications and Control Engineering Series.* Berlin, Heidelberg: Springer, pp. 234–228. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02581-9_5
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology.* Cambridge: Cambridge University Press, 212 pp.
- Kaufman L., Rousseeuw P. 2005. *Finding Groups in Data: An Introduction to a Cluster Analysis.* New York. Wiley, 342 pp.
- Kröner E. 1973. Zur klassischen Theorie statistisch aufgebauter Festkörper. *International Journal of Engineering Science*, 11: 1–171.
- Kruskal J.B. 1964a. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29: 1–27.
- Kruskal J.B. 1964b. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29: 115–129.
- Liubishchev O. 1923. О форме естествоноу системы организмов. *Izvestiya biologicheskogo NII pri Permskom universitete*, 2(3): 99–110. [Любищев О. О форме естественной системы организмов. *Известия Биологического НИИ при Пермском университете*, 2(3): 99–110].
- Mayr E. 1974. *Populations, species and evolution.* Cambridge: Harvard University Press, 453 pp.
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S. 1978. *Fitotsenologiya. Printsipy i metody.* Moscow: Nauka, 212 pp. [Миркин Б.М., Розенберг Г.С. 1978. *Фитоценология. Принципы и методы.* Москва: Наука, 212 с.].
- Mordecia A. 2003. *Nonlinear Programming: Analysis and Methods.* Mineola, New York: Dover Publishing, 512 pp.
- Nijmeijer H., van der Schaft A. 1990. Controlled invariance and decoupling for general nonlinear systems. In: *Nonlinear Dynamical Control Systems.* New York, NY: Springer, pp. 365–397. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2101-0_13
- Ramenskiy L.G. 1938. *Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel.* Moscow: Selkhozgiz, 620 pp. [Раменский Л.Г. 1938. *Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель.* Москва: Сельхозгиз, 620 с.].
- Shapoval V., Kuzemko A. 2021. Syntaxonomy of steppe depression vegetation of Ukraine. *Vegetation Classification and Survey*, 2: 87–108. <https://doi.org/10.3897/VCS/2021/62825>
- Shepard R.N. 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function. *Psychometrika*, 27: 125–139.
- Shepard R.N. 1966. Metric structures in ordinal data. *Journal of Mathematical Psychology*, 3: 287–315.
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13(3): 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- Ward J. H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58: 236–244.
- Westphal L.C. 2001. Linearization methods for nonlinear systems. In: *Handbook of Control Systems Engineering.* Book series *The Springer International Series in Engineering and Computer Science.* Vol. 635. Boston, MA: Springer, pp. 745–806. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-1533-3_33
- Whittaker R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, 49: 207–264.

Ya.P. DIDUKH¹, Yu.A. VASHENIAK¹, A.A. KUZEMKO¹, Yu.V. ROSENBLIT¹, O.O. CHUSOVA¹

¹ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine,

² Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Methodological aspects of synphytoindication analysis of topological differentiation of biotopes

Abstract. The advantages and disadvantages of some most common methods of quantitative analysis used in processing of synphytoindication data were analyzed. These methods enabled reflection of important ecological characteristics of plant communities and assessment of the nature of their topological and regional differentiation characterizing α -, β -, γ -diversity. We also examined current debatable issues regarding the use of scales of ecological indicator values and methods of their correct comparison based on bringing to a single "denominator". The visual aspects of the gradient analysis used in assessment of topological differentiation of habitats based on the establishment of various types (vector, combinative and complex) of ecological and coenotic profiles are considered. We focused our attention on the application of optimal models of ordination methods (detrended correspondence analysis – DCA, non-metric multidimensional scaling – NMDS). The use of cluster analysis reflected in various methods of dendrogram constructing was evaluated. The analysis of the above methods allows us to evaluate the efficiency of their use in various aspects of synphytoindication techniques. This allows us to use such data for forecasting and modeling biocoenoses changes and development, for assessment and classification of biotopes, landscape structure (ecomer), zoning (ecochor), as well as for evaluation of the resistance of vegetation to the influence of external factors. The methods and approaches of mathematics and cybernetics are expected to be more widely used in geobotany in the future, since many pressing ecological issues related to non-linear development, emergent changes in the ecosystems properties and search for critical thresholds cannot be solved in a traditional way.

Keywords: cluster analysis, dendrogram, ecological scales, environmental factors, habitat, methods of ordination, synphytoindication, topological differentiation, vegetation