

4. Демків О. Т., Кардаш А. Р., Хоркавчук Я. Д. Полярність растительних клеток, її становлення і переорієнтація // Рост і устойчивість растеній. — Новосибирск: Наука, 1988. — С. 29—45.
5. Демків О. Т., Рибецький Р. Т., Федик Я. Д. Люмінісценція мікроскопія РНК в клетках протонеми *Funaria hygrometrica* Hedw. // Цитологія і генетика. — 1971. — № 5. — С. 255—260.
6. Генія инженерия растений / Под ред. Дж. Дрейпера и др. — М.: Мир, 1991. — 408 с.
7. Катинин Ф. Л., Кушнір П. П., Сарнацька В. В. Біотехнологія мікроклонального размноження растеній. — К.: Наук. думка, 1992. — 227 с.
8. Растительные лекарственные средства / Под ред. Максютиной Н.П. — К.: Здоровье, 1985. — 280 с.
9. Morris P., Скрагг А. Х., Смарт Н. Дж., Страффорд А. Образование продуктов вторичного метаболизма в суспензіонній культуре клеток // Біотехнологія растеній: культура клеток. — М.: ВО Агропромиздат, 1989. — С. 154—204.
10. Плохінський Н. А. Біометрія. — М.: Ізд-во Моск. ун-та, 1961. — 367 с.
11. Тіссер Б. Эмбріогенез, органогенез і регенерація растеній // Біотехнологія растеній: культура клеток. — М.: ВО Агропромиздат, 1989. — С. 97—126.
12. Трофимова М. С., Молотковский Ю. Г. pH цитозоля ізолированих протопластов и его искусственное изменение // Физiol. раст. — 1988. — 35. — N.4. — С. 629—640.
13. Шимоліна Л. Л., Миніна С. А., Дербіна Т. А. Полученіе и вирощуваніє високопродуктивних клеточних ліній раувольфії змеїної (*Rauvolfia serpentina*) // Физiol. раст. — 1994. — 41. — №3. — С. 354—358.
14. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plantarum — 1962. — 15. — S. 470—473.

SUMMARY

Natalya YAVORSKA, Tetyana ALEMBETS, Ladomyra DEMKIV,
Oleksandra KHORKAVTSIV

MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS OF CELL DIFFERENTIATION CALLUS CULTURES IN *GENTIANA CRUCIATA* L.

The method of the microclonal propagation of *Gentiana cruciata* L. (*Gentiane*) on the modified cultural medium of Murashige and Skoog both with and without phytohormones, were described. The main attention was paid to the possibility of study growth and metabolism of cell cultures grown in controlled conditions. The cell differentiation and organogenesis were induced by changing the control of exogenous phytogormones and their correlation in cultural media. The survival of cells was assessed using the fluorescein diacetate and the proliferational and functional activity by checking the intensity of fluorescence of acridine orange. The membrane-bindind Ca^{2+} , its content and distribution, were assessed using chlorotetracycline. The latters were found to correlate linearly with the formation of growth centers and cell differentiation.

The possibility of using modified Murashige and Skoog cultural media for microclonal propagation and organogenesis of *Gentiana cruciata* L. and fluorescent probe for analysis of functional state of callus cells is discussed.

Екологія і географія рослин

УДК 581.524.444

Костянтин МАЛИНОВСЬКИЙ

ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗПОДІЛУ ВИСОКОГІРНОЇ РОСЛИННОСТІ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Виділені Чорногорський, Свидовецький, Горганський та Бескидський варіанти поясності, які відрізняються між собою набором рослинних поясів. Чорногорському варіанту властивий повний набір поясів — смерекових лісів, криволісів гірської сосни, зеленої вільхи і ялівцю сибірського, субальпійських та альпійських лук; Свидовецькому — відсутність поясу смерекових лісів на південних схилах, відсутність криволісів та наявність лише фрагментів альпійської рослинності; Горганському — є наявність суцільного поясу комплексів криволісів із кам'яними розсипищами і відсутність альпійської рослинності; Бескидському — наявність лише поясу субальпійських лук. Порушення загальної картини розподілу високогірної рослинності пов'язані з особливостями рельєфу, оротектонічними і літогеоморфологічними особливостями місцевості та антропогенною діяльністю, зокрема експозицією і крутизною схилів, льодовиковими, ерозійними та біогенними формами рельєфу.

Приуроченість рослинних угруповань до відповідних рослинно-кліматичних поясів у Карпатах відзначав ще Б.Гаке [14]. У його праці заходимо опис фізіономічних картин східнокарпатських лісів, субальпійських чагарників, альпійських лук та спробу пов'язати закономірності розміщення рослинності з кліматом. Пізніше детальну картину висотної поясності Чорногори дав Г. Запалович [20]. Цей дослідник виділив шість висотних поясів рослинності:

- 1) рівнина і горби до 350 м над рівнем моря (н.р.м.);
- 2) передгірський або нижній гірський пояс від 350 до 650 м;
- 3) верхній гірський пояс від 650 до 950 м;
- 4) субальпійський нижній пояс від 950 до 1250 м;
- 5) субальпійський верхній пояс від 1250 до 1600 м;
- 6) альпійський нижній пояс від 1600 до 1850 м;
- 7) альпійський верхній пояс від 1850 до 2058 м.

Схема Г. Запаловича пізніше зазнала змін, і в різній інтерпретації для Карпат її подавало багато дослідників [4, 5, 6, 11, 15—17]. Ошика схем

поясності подана у працях М. Голубця [2]. У них на основі зіставлення геоботанічних та гіпсометричних карт показані амплітуди висот, у яких проходять межі поясів. Наприклад, нижня межа субальпійського поясу в середньому проходить на висоті 1470 ± 30 м (амплітуда коливань від 1300 до 1670 м), а нижня межа альпійського поясу — на висоті 1620 ± 20 м (амплітуда коливань від 1800 до 1850 м).

Схема поясів рослинності складається на основі узагальнення їх розміщення у конкретних масивах і має абстрактний характер. У конкретних районах спостерігаються значні відхилення від узагальнених схем, що пояснюється цілім комплексом біогеографічних факторів: континентальністю клімату, експозицією відносно джерел інсоліації і головних повітряних течій, масивністю гір, їх висотою і рельєфом, геологоморфологічною будовою, історією формування рослинності та антропогенними чинниками. Згадані фактори вносять зміни в поширення і розміщення поясів (табл. 1), що дає змогу виділити в Карпатах кілька їх варіантів (рис. 1).

Чорногірський-Мармароський варіанти відрізняються суцільним поясом альпійської рослинності на головному хребті від 1800—1850 м до вершин гір, де панують асоціації ситника трироздільного, осок вічнозеленої та зігнутої, лохини, первоцвіту малого, кунічників — волохатого і тростинового, костриці мальованої, верби трав'яної, рододендрона, рунянки норвезької та скельних ценозів. У Мармароських горах відсутні лише асоціації наскельниці лежачої, водянки гермафрідитної, дріади та осоки зігнутої. Межа альпійського поясу з субальпійським невиразна. Альпійські угруповання контактиують із субальпійськими через екотонні ценози та смугу рододендронників, які глибоко вклинюються у субальпійський пояс, а по захищених ділянках рельєфу проникають до вершин гір.

Таблиця 1.

Висота верхньої межі лісу та субальпійського поясу в різних частинах Українських Карпат

Висотна межа	Назва високогірних районів						
	Чивчин-ський	Мармароський	Чорногірський	Свидовецький	Горганський	Боржавський	Бескидський
Лісового поясу	1531	1500	1540	1300	1450	1200	1200
Субальпійського	1750	1800	1850	1750	1750	-	-
Висота масиву	1771	1940	2061	1883	1836	1678	1406

Найхарактернішими для субальпійського поясу цього варіанту поясності є угруповання сосни мugo, вільхи зеленої та високотрав'я. Угруповання сосни і вільхи займають широку висотну смугу від межі лісу до нижньої межі альпійського поясу, причому ця смуга на північних схилах ширша, ніж на південних. Круті скелясті схили в Чорногорі вкриті угрупованнями вільхи, рододендрона та високотрав'я. Характерною для цього варіанту поясності є межа лісу з домінуванням смереки і лише на південно-західному крилі Чорногори вона замінена буковими лісами. Властивий Чорногірському і Мармароському варіантам повний набір висотних поясів характерний також для Чивчинського масиву, хоча в ньому немає суцільного альпійського поясу а також відсутні смуги рододендронників. Фрагменти альпійської рослинності займають лише вершини гір.

ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗПОДІЛУ ВИСОКОГІРНОЇ РОСЛИННОСТІ

65

Свидовецький варіант поясності відрізняється відсутністю смерекових лісів на південних схилах, зниженням смерекового пояса на північних, відсутністю пояса сосни мugo та наявністю лише фрагментів альпійської рослинності на вершинах східної частини масиву.

Властива первинним ландшафтам поясність тут змінена господарською діяльністю. Смерекові ліси на південних схилах повністю знищенні, межа букових лісів фіксується на висотах 1200—1300 м, а в західній частині розірвана і знижена до 900—1000 м. Пояс гірськососнового криволісся також знищений.

Про наявність гірськососнового криволісся у минулому свідчать лише рештки сосняків на полонинах, що прилягають до Горган, Франтуса, Малої і Великої Близниць, Герашаски і Тодяски. Субальпійська рослинність представлена угрупованнями вільхи зеленої, ялівцю сибірського та високотрав'ям на недоступних для випасу схилах, збереглися угруповання рододендрона.

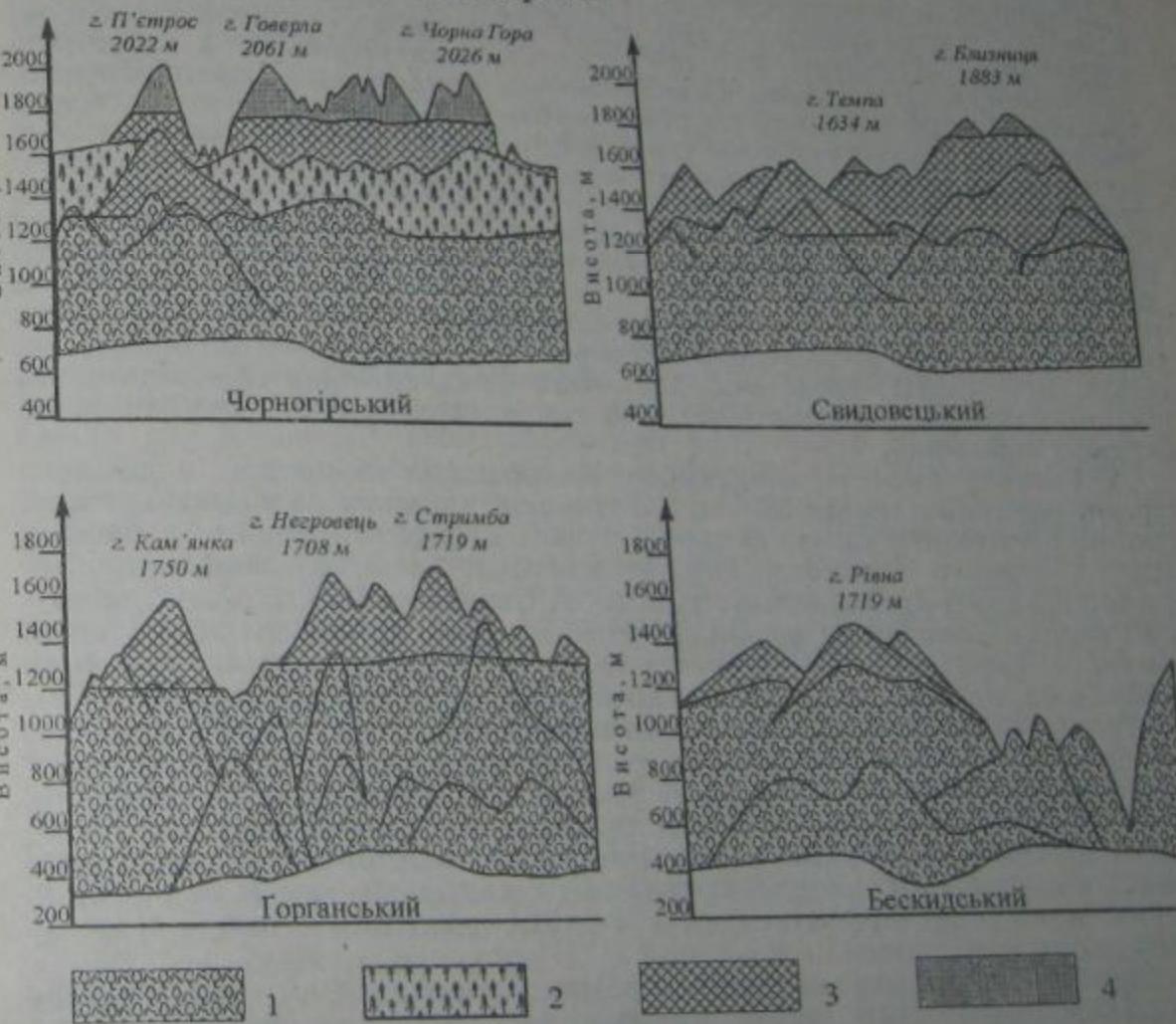


Рис. 1. Варіанти висотної поясності південного макросхилу Карпат:
Умовні позначення поясів: 1 — буковий; 2 — смерековий;
3 — субальпійський; 4 — альпійський.

Характерною рисою Горганського варіанту поясності є доволі висока межа смерекових лісів, що проходить на висотах 1500—1550 м, майже суцільний пояс комплексів сосни з кам'яними розсипищами, яких немає в інших варіантах. Особливістю поясності є наявність фрагментів сосново-кедрових і сосново-смрекових лісів на верхній межі лісу та майже повна відсутність субальпійської трав'яної рослинності (фрагменти альпійської рослинності трапляються у Горганах лише на кількох північних вершинах (Сивуля, Ігровище, Братківська)).

Бескидському варіанту властива повна відсутність альпійського поясу, сланких чагарників. Натомість верхня межа лісу утворена буком, інколи з рододендронників. Вторинніми щільнодернинними смереками та смреками покриті домішкою клена-явора та смреки, а просторі полонини покриті пущищами. Верхня межа букового лісу тут знижена до 1100—1200 м.

Загальна картина поясності порушується особливостями рельєфу, екологічне значення якого полягає у перерозподілі факторів середовища: тепла, світла та вологи, які отримує дана місцевість відповідно до свого географічного положення та висоти над рівнем моря. На тлі загального клімату гірської країни складні орографічні умови створюють численні кліматичні варіанти, які порушують закономірності в розподілі рослинності. Ці порушення підсилюються літотологічними компонентами, ерозійними процесами та господарською діяльністю. Завдяки мінливим умовам середовища рослинні угруповання у сприятливих умовах рельєфу проникають із субальпійського поясу в альпійський за межі свого суцільного ареалу і навпаки. Наприклад, замкнуті западини, в яких нагромаджуються холодні маси повітря, часто займають альпійські ценози. Вплив на розподіл рослинності має конфігурація місцевості: захищені від холодних вітрів схили вкриті більш теплолюбною рослинністю, ніж такі самі схили, не захищені від цих впливів. Залежність рослинності від конфігурації місцевості краще проявляється не на головному хребті, який має два чітко виявлені північно-східний та південно-західний макросхили, а на схилах другорядних хребтів та на окремих вершинах.

У басейні Тиси на південному макросхилі Чорногори є декілька вершин заввишки понад 1500 м, що захищені з півночі головним хребтом і повністю покриті лісом. Водночас такої ж висоти вершини в басейні Пруту і Чорного Черемошу, відкриті для північних вітрів, мають просторі площи, вкриті криволіссям і луками. А. Сьродонь [18] відзначає винятково високе положення верхньої межі лісу на південно-західному схилі Гомула в Чорногорі, яка сягає тут 1610 м, і пояснює це тим, що схили обернені на південь, до головного хребта, і захищені від північних вітрів.

На розподіл рослинності впливають льодовикові форми рельєфу, різного походження западини та улоговини, в яких нагромаджується волога і створюються сприятливі умови для розвитку інтразональних гідрофільних угруповань. Завдяки рельєфу, оротектонічним і літогеоморфологічним особливостям місцевості та антропогеній діяльності загальна картина поясності порушується настільки, що в конкретних умовах вона спостерігається або в дуже зміненому стані, або не прослідковується зовсім.

Спроби встановити залежність розподілу рослинності від рельєфу зробив М. Дейл [13], який виділив декілька комплексів її, що характеризуються мікрокліматом, зумовленим рельєфом на вершинах і хребтах:

- клімаксові угруповання в умовах альпійського клімату на південних та східних схилах вершин і хребтів;
- праклімаксові комплекси з мікрокліматом, теплішим і сухішим від клімаксових завдяки нахилу до сонця; на південних схилах;

- постклімаксові комплекси з мікрокліматом, холоднішим і вологішим від клімаксових завдяки нахилу від сонця;
- довгосніжні улоговини — комплекси в умовах акумуляції снігу і короткого періоду додатніх температур;
- болотні і водні комплекси з підвищеною вологістю.

Заслуговує на увагу географічна класифікація типів місцевостей високогір'я Чорногори, розроблена Г. П. Міллером [8—10].

Цей автор виділяє два типи місцевості: полонинський і старольодовиковий, які поділяються на типи урочищ та елементарні ділянки ландшафтів — фаций. Типи місцевостей Г. Мілера і комплекси М. Дейла дуже подібні між собою, що засвідчує правильність підходів авторів до питання розподілу рослинності залежно від середовища. Наприклад, фациї конусопо-лібічних та куполоподібних вершин Г. Мілера відповідають клімаксовим одиницям вершин та хребтів М. Дейла; фациї прихретових хвилястих схилів південних експозицій відповідають праклімаксовим комплексам; такі ж фациї північних схилів — постклімаксовим комплексам; фациї водозбірних лійок — довгосніжним улоговинам і западинам із водою і болотною рослинністю. Старольодовиковий тип місцевости представлений різкоувігнутими і скелястими формами — цирками, карами, амфітеатрами старих фірнових полів. Позитивним є також те, що Г. Міллер зробив спробу прив'язати рослинність до певних елементів рельєфу, але в цій класифікації, як і в класифікації М. Дейла, відсутнє чітке розмежування альпійських і субальпійських урочищ.

Детальну оцінку ролі географічних факторів у розподілі високогірної рослинності знаходимо у праці П. Третяка [12]. На основі ландшафтно-географічного знімання автор виявив залежності розподілу домінантних видів високогір'я залежно від висоти н.р.м., механічного складу ґрунтів, седафотопів, гігротопів та снігового покриву.

Територія високогір'я чітко ділиться на два рослинно-кліматичні пояси: субальпійський (з верхньосубальпійською смugoю) та альпійський. Вони відзначаються відмінним між собою кліматом. У межах цих двох поясів ми виділяємо геоморфологічні одиниці, в яких формуються специфічні місцеві кліматичні варіанти, що визначають характер рослинності, а саме: релікти пенеплену, льодовикові форми, ерозійні, річкові та біогенні форми. Усі вони, свою чергу, діляться за експозицією, крутизною та формою схилів (рис. 2).

Формування полонинського пенеплену розпочалося у середньому та верхньому олігоцені. В кінці олігоцену Полонинський хребет остаточно піднявся над рівнем моря до висоти 1700—2000 м, сформувалася поверхня вирівнювання — плоскогір'я Полонинського хребта [1]. Подальший розвиток рельєфу Полонинського хребта пов'язаний з рухами Російської платформи в міоцені, на межі міоцену і плюоцену та розвитком річкової мережі Карпат, що призвело до перетинання хребта Тисою, Тереблею, Тересвою, Рікою, Латорицею, Ужом і переміщення вододілу на північний схід. Утворилися розмежовані долинами масиви Чивчин, Чорногори, Свидовця, Красної, Боржави і Рівної, що сприяло генетичній ізоляції флори цих масивів і формуванню ендемічних видів рослин. У даний час релікти давнього Полонинського пенеплену представлені вирівняніми або ледь хвилястими формами рельєфу у вигляді хребтів із невисокими стогоподібними вершинами, відокремленими одна від одної неглибокими сідловинами.

Залежно від експозицій, форм та крутизни схилів рослинність пенеплену має відмінні риси. Загальною особливістю цієї місцевості є несприятливі для розвитку рослинності екологічні умови: тут панують постійні і сильні вітри,

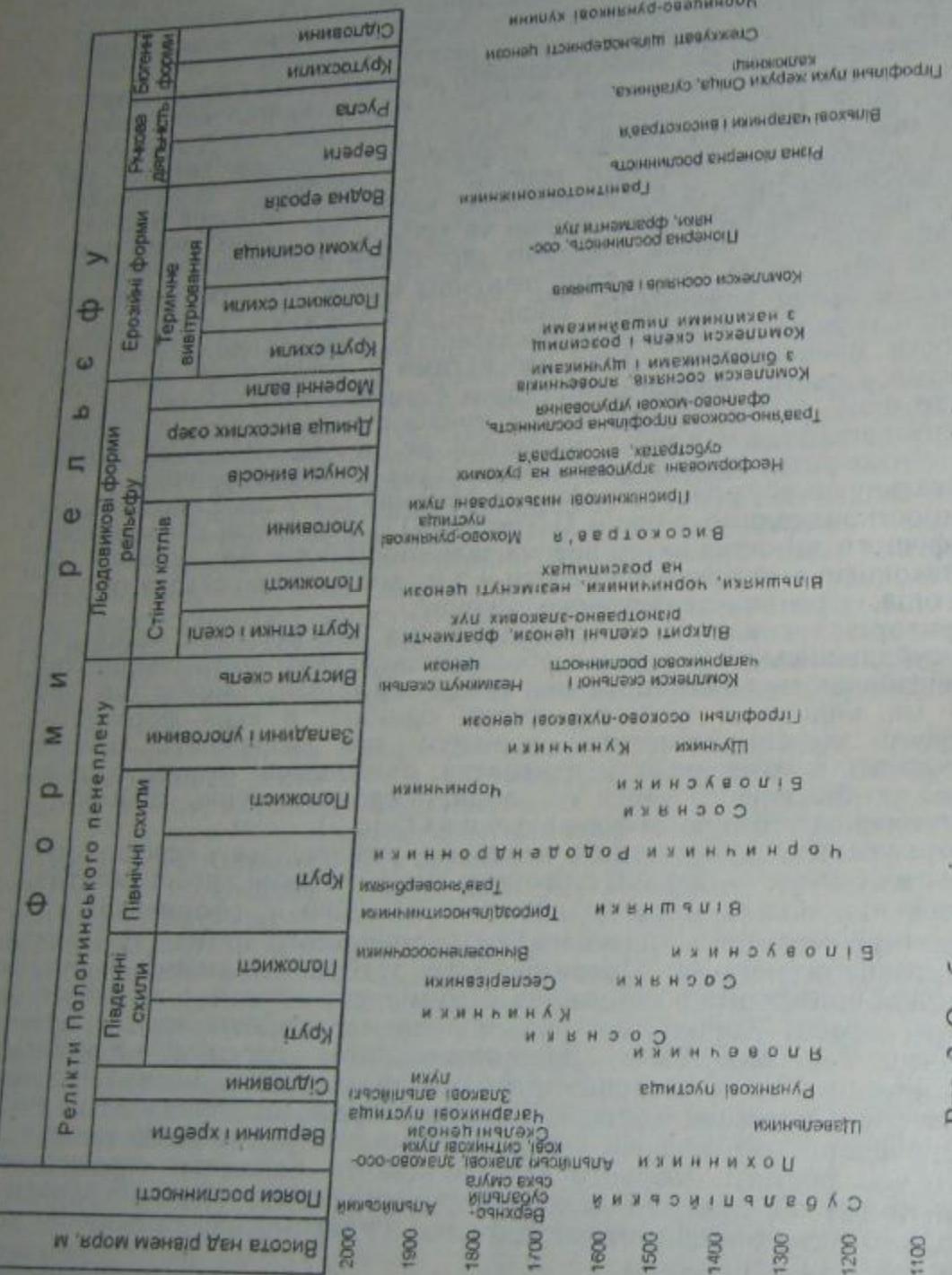


Рис. 2. Особливості поширення рослинності високогір'я Українських Карпат в залежності від геоморфологічних умов ландшафту

ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗПОДІЛУ ВИСОКОГІРНОЇ РОСЛИННОСТІ

69

низькі температури повітря і ґрунту, малопотужні бідні і кислі ґрунти, незначний сніговий покрив взимку. Рослинні угруповання, що формуються на плоских вершинах і хребтах, можна розділити на дві групи: поширені лише на вершинах гір і хребтів та поширені переважно на вершинах гір і хребтів, але які трапляються і в інших формах рельєфу. До першої групи належать асоціації осоки зігнутої, наскельниці лежачої, дріади восьмипелосткової, первоцвіту дрібного, сухоцвіту лежачого, верби Китайбеля, а до другої — найпоширеніші в альпійському поясі угруповання ситника трироздільного, костриці лежачої, осоки вічнозеленої, чорниці та лохини, кунічника за межі альпійського поясу, часто трапляючись у субальпійському поясі на випуклих схилах різноманітних експозицій.

На сідловинах між вершинами створюються специфічні екологічні умови, які відрізняються високою вологістю та відносно багатими ґрунтами, сильними вітрами та низькою температурою повітря. На сідловинах панують угруповання руняників мохів із кострицею лежачою, чорницею, брусницею, а завдяки випасу худоби формуються біогенні (купинясті) форми мікрорельєфу. Інколи на вершинах гір трапляються невеликі скелі або кам'яні поля, вкриті лохинниками, кунічниками, рододендронами, а також рідкісними альпійськими ценозами з домінуванням ломикаменя живучого, родіоли рожевої, костриці аметистової; сеслерії голубуватої з участю рідкісних альпійських видів рослин. Великих скельних масивів в альпійському поясі (крім Мармароського кристалічного масиву) немає. Вони сконцентровані здебільшого в льодовикових формах рельєфу у верхньосубальпійській смузі та альпійському поясі.

Південні схили вершин гір і прихребтових ділянок тепліші від північних, сухіші й мають краще сформований ґрутовий профіль. Вони вкриті угрупованнями сеслерії голубуватої, осоки вічнозеленої, кунічників волохатого і тростиновидного. Північні схили, як звичайно, крутиші, тому відрізняються неглибокими і щебенистими, холодними та вологими ґрунтами, виходами скель, вкриті угрупованнями ситника трироздільного, чорниці, рододендрона, верби трав'яної, щучниками та руняниковими пустыщами, а скелі — водоростями, лишайниками, мохами та чорничиками.

Певну роль у ландшафті альпійського поясу відіграють улоговини та западини, які виникають унаслідок руйнування м'яких гірських порід, включених до пісковикових. На початкових етапах формування такі депресії займають гідрофільні ценози, які з часом заростають водяникою гермафродитною, щучниками, кунічниками, ожikoю темнобурою, вербою філіколистою.

Екологічні умови вершин гір і хребтів субальпійського поясу близькі до умов альпійського поясу. Тут також панують сильні вітри, низькі температури повітря та ґрунту, бідні щебенисті ґрунти. Завдяки подібним екологічним факторам у цих елементах рельєфу панують угруповання, подібні до альпійських: лежачокостричники, трироздільноситничники, чорничини, лохинники, мохові пустыща. На зниженіх вершинах і хребтах уже трапляються стійбища худоби і специфічні антропогенні угруповання тонконогів однорічного та альпійського, щавлю альпійського, яких немає в альпійському поясі.

Чіткіше залежність рослинності від експозиції прослідовується у субальпійському поясі. Різниці в екологічних факторах на протилежних схилах тут значно більші, ніж на прихребтових ділянках та вершинах. У первинних умовах схили південної і північної експозицій вкриті переважно

сланкими чагарниками сосни мugo, вільхи зеленої, рододендрона, чорници та високотрав'я. Спостерігаються такі закономірності:

- положисті схили і днища льодовикових котлів вкриті гірською сосною;
- круті та скелясті схили й улоговини — зеленовільховими чагарниками;
- западини — болотною рослинністю;
- скелі та улоговини — високотрав'ям;
- довгосніжники — рододендронниками та моховими угрупованнями.

Така загальна картина властива Чивчинським, Мармароським горам і Чорногорі.

Первинна рослинність Свидовця, Красної, Боржави і Рівної змінена господарською діяльністю людини. На південних схилах уже панують трав'яні щільності, рідше щучки дернистої, польовиці, костиці червоної. Біловусові угруповання займають тепер понад 50 % площини полонин, тому на особливостях їх поширення варто зупинитися детальніше. Вони займають схили головно південної експозиції. На північних схилах трапляються лише на лагідних схилах, де інтенсивно випасають худобу. Їх висотне поширення залежить лише від висоти гір. У Чорногорі на захищених південних схилах вони просуваються до 1600 — 1750 м, а на відкритих вершинах — не вище 1400 м. У нижній частині субальпійського поясу у складі біловусників багато добрих злакових кормових трав та різnotрав'я, у середній частині переважають чисті біловусники, у верхній — угруповання з участю костиці лежачої, лохини та чорници. Ці угруповання межують з альпійськими. На крутых схилах у складі біловусників беруть участь чорниця, рододендрон, куничник волохатий, на випуклих — лохина, костиця лежача та рунянка альпійська. У западинах рельєфу утворюються угруповання біловуса з щучкою дернистою, сіверсією гірською, осокою сірою, лігустиком та сфагновими мохами.

Північні, круті, холодні і вологі схили субальпійського поясу вкриті переважно чагарничковою рослинністю: чорничниками на крутых схилах, рододендронниками на межі з альпійською рослинністю, зеленовільшняками на кручах та сфагновими з водянкою гермафрідитною угрупованнями в захолодах і западинах. Лагідні схили північних експозицій зайняті щучниками, різnotравними угрупованнями, рідше біловусниками.

Угруповання північних схилів часто формуються і на південних, але вже специфічних формах рельєфу. Чорничники, наприклад, займають лише круті схили і кручи, щучники та куничники — улоговини. Випуклі схили й невисокі вершини — лохинники і лежачокостричники. У мінливих умовах рельєфу формуються складні комплекси рослинності, в яких окремі угруповання чергуються між собою на невеликих віддалях.

Загальна картина приуроченості рослинності до елементів рельєфу порушується льодовиковими формами, які глибоко врізаються у північні схили Полонинського хребта, та завдяки ерозійній, річковій і біогенній діяльності. Релікти льодовикового рельєфу в різних частинах Карпат збереглися неоднаковою мірою. Найбільший вплив на розподіл рослинності вони мають у Мармароському кристалічному масиві, Чорногорі та Свидовці. У Чивчинських горах, Горганах, Боржаві та Рівні льодовиковий рельєф згладжений пізнішими ерозійними процесами і помітно не впливає на розподіл угруповань.

Льодовикові форми рельєфу виникли внаслідок часткового зледеніння карпатського високогір'я, яке було в кінці плейстоцену. Релікти льодовикового періоду представлені ввігнутими і скелястими формами: цирками, карами, амфітеатрами, коритоподібними долинами, моренами, озерами та западинами на місці озер. До цих елементів рельєфу приурочені

релікти арктичної і бореальної флори та рослинності, вивчення яких важливе для встановлення історії формування рослинності Карпат.

Г.П. Міллер [8] серед льодовикового рельєфу видіяв такі типи місцевості: стінки льодовикових котлів, улоговини між виходами пластів, осипи та розсипища під стінками котлів, польодовикові озера, днища зарослих озер і моренні вали.

Стінки льодовикових котлів являють собою виходи пластів карпатського філу крейдового, еоценового та олігоценового віку в Чорногорі й на Свидовці, а також пластів давніших тріасових і юрських відкладів мезозойської групи в Чивчинських та Мармароських горах. У складі цих відкладів трапляються вкраплення валнякових порід: червонуватих валняків, мергелистих сланців, брекчій, чим пояснюється видове багатство кальцефільної флори. Залежно від інтенсивності вивітрювання порід стіни льодовикових котлів представлені стрімкими кручами, крутыми й лагідними схилами з особливим складом рослинності. Усім їм властиві фізіологічна сухість субстрату і низькі температури завдяки північній або північно-східній експозиції.

Стрімкі кручі найчастіше позбавлені суцільної рослинності. Окремі види зростають тут у щілинах і на полицях скель на мілкоземі, іноді формують незімкнуті агрегації, у складі яких трапляються численні рідкісні види: білотка, айстра альпійська, кортуза Маттіолі, гвоздика карпатська, ломикамінь карпатський, костиця аметистова, сланкі верби, дріада восьмипелюсткова та ін. На крутых схилах льодовикових котлів, які позбавлені суцільного ґрунтового покриву, також відсутній суцільний рослинний покрив. Фрагменти рослинних угруповань тут трапляються на закріплениму субстраті в западинах і на лагідних схилах, вони складаються з вегетативно рухливих видів рослин, як родіола рожева, щавель щітковий, чорниця, куничник волохатий, дзвоники Кладна, скабіоза, костиця мальована, а також вільха зелена. Лагідні схили мають неглибокі мінеральні ґрунти на уламках порід, на них формується суцільна чагарникова рослинність: зеленовільшняки, сосняки, чорничники та високотравні ценози аденостилеса сіролистого, жовтозілля дібровного, будяка Вальдштейна, куничника волохатого.

Між виходами пластів, які утворюють кручі і круті схили, формуються глибокі улоговини, вкриті кам'яними розсипищами або мілкими щебенистими ґрунтами. Флора улоговин подібна до флори скель і круч, але в них трапляються зімкнені високотравні ценози, якщо дно улоговин положисте й вологе.

Під стінками котлів утворюються широкі рухливі кам'янисті поля, які постійно поповнюються грубими уламками скель унаслідок руйнування порід. Вони відзначаються фізичною сухістю субстрату, каміння покриті накипними лишайниками, криволіссям сосни, а в разі підпліву ґрунтових вод і нагромадження мілкозему осипища заростають високотрав'ям із домінуванням жовтозілля дібровного, аденостилеса, куничника, сугайника австрійського та ін.

Невід'ємною частиною льодовикових форм рельєфу є невеликі озера на днищах котлів, які утворилися унаслідок танення льодовиків і збереглися до сьогоднішнього часу. Найбільші з них — Несамовите, Озірне та Марічейка в Чорногорі й Герашаска, Унгарянка й Тодяска на Свидовці. У даний час озера живляться за рахунок атмосферних та ґрунтових вод, більшість із них уже висохла і фіксується лише положистими днищами та моренними валами, що підпруджували колись воду, а тепер розміті потоками і втратили свої функції. Льодовикові озера відзначаються аркто-альпійською флорою водоростей [19], бореальною та мохово-осоковою прибережною рослинністю. Береги цих озер

вкриті угрупованнями з домінуванням осок зdutoї, пухирчастої і звичайної, пухівок піхвової і широколистої та сфагнових мохів. Рослинність зарослих озер багатша від прибережної. На глибоких та вологих торфяністих ґрунтах формуються різnotравно-осокові гігрофільні ценози, серед яких бувають рідкісні угруповання цибулі сибірської, бобівника трилистого, сверції крапчастої, скерди болотної, а також пухівкові, осокові та сфагнові угруповання з участю росички круглолистої, журавлинни дрібноплодної, верб філіколистої і лапландської та інших рідкісних видів. Під впливом випасання первинна рослинність днищ висохлих озер уже перетворилася у пасторальні ценози з домінуванням біловуса, щучки, щавелю альпійського. Особливо змінилася рослинність моренних валів, які були вкриті чагарниками сосни, Тепер тут панують комплекси сосни, яловцю сибірського, щучки, біловуса та щавелю альпійського.

Вплив на розподіл рослинних угруповань високогір'я мають також ерозійні форми рельєфу. Особливо це помітно в Горганах. Початок формування рельєфу Горган датується олігоценом — раннім міоценом, коли підняттями були охоплені синклінальні міжгір'я і сформувалися антиклінальні складки, утворивши поверхню вирівнювання Вододільного рівня [1]. Первінний рельєф Горган змінювався загальними підняттями поверхні в міоцені, льодовиковою діяльністю у пліоцені, розвитком річкової мережі і термічною еrozією.

Остання привела розпущені пісковики до стану рухляків (греготів, цекотів), які тепер утворюють просторі кам'яні поля. Останні нагадують „гольци“ Східного Сибіру, що збереглися з часу зледеніння, а термічне вивітрювання, яке продовжується і тепер, підтримує цей ландшафт у малозміненому стані. У Горганах помітно кілька груп оселищ із відмінними екологічними умовами й рослинністю. Вершини гір і хребтів з виходами скель різного ступеня руйнації позбавлені суцільного рослинного покриву. Вони вкриті суцільними полями розсипищ із лишайниковою рослинністю (пануванням видів із родів леканора, різокарпон) та поодинокими квітковими рослинами між камінням та в щілинах скель. Рідко на вершинах та хребтах трапляються угруповання сосни, чорниці, костриці лежачої з участю ожики дібровної, брусиці, нечуйвітра альпійського та кунічника.

Схили північних і південних експозицій вкриті суцільними чагарниками сосни або комплексами сосни і кам'яних розсипищ із фрагментами різnotравних лук на лагідних схилах. Круті схили та улоговини заповнені тут грубими уламками порід, рухомими осипищами та піонерними угрупованнями.

Серед ерозійних форм рельєфу, створених водою діяльністю, виділяються западини інфлюктаційного походження, зсуви, яри та ділянки з інтенсивним поверхневим змивом ґрунту. Перші з них утворюються унаслідок процесів вимивання, часто бувають вкриті гігрофільною рослинністю з домінуванням осок сірої та пухирчастої, пухівки піхвової, калюжниці приємної, верби філіколистої та сфагнових мохів. Такі западини трапляються на вершинах хребтів і схилах різних експозицій, особливо там, де пласти материнських порід мають косе або вертикальне спрямування. Зсуви займають невеликі площини на крутих і випуклих схилах. Залежно від віку на місці зсувів формується піонерна рослинність з участю чебреця альпійського, дзвоників, нечуйвітра альпійського, тонконога Дейла. Рідко в місцях інтенсивного поверхневого стоку утворюються неглибокі яри, які мають гострокутні форми поперечного профілю і цілком позбавлені рослинності. Поверхнева еrozія поширені на величезних площах високогір'я, особливо в місцях із незімкнутим рослинним покривом.

Рослинність таких еродованих ділянок залежить від інтенсивності змиву і положення ділянки. В альпійському поясі еrozійні ділянки вкриті розрідженими угрупованнями наскельниці лежачої, первоцвіту дрібного, сухоцвіту лежачого, тонконога Дейла, а в субальпійському — костриці мальованої, чебрецю, дзвоників Кладна та ін.

Велика роль у розподілі рослинності високогір'я відводиться річкової діяльності. Формування долин гірських струмків і потоків пов'язане з формуванням річкової системи Карпат, яка розпочалася в олігоцені і продовжується дотепер. У високогір'ї є лише верхні частини долин. Вони відзначаються несформованим завдяки постійній еrozії дном, схили підходять до самих русел і одночасно є їхніми берегами. Профілі берегів таких потоків здебільшого є симетричні, але завдяки різниці у крутизні схилів і напряму залягання порід у долинах утворюються глибокі ущелини із швидкою та улоговинноподібні розширення з повільними течіями води, які вкриті різною рослинністю. Круті береги долини мають вологі, але бідні щебенисті ґрунти, що вкриті вільховою зеленою та високотрав'ям, а сухі ділянки — яловечниками. Положисті береги і затоки вкриті асоціаціями жерухи Опіца, осоки звичайної, комиша лісового, калюжниці приємної, верб сілезької та філіколистої, сугайника карпатського. Біля виходу джерел формуються угруповання геліосперми карпатської, зніту альпійського, калюжниці, щучки дернистої та ін.

Біогенні форми представлені переважно купинястим мікрорельєфом на сідловинах і вологих лагідних схилах та стежкуватим мікрорельєфом на крутосхилах. Ці форми рельєфу обумовлені діяльністю тварин та утворюються як наслідок випасу висихаючих осокових боліт, руянякових пустись, щучників, чорничників на вирівняніх ділянках та частого проходження тварин на крутосхилах. Тепер купинястий та стежкуватий мікрорельєф займає великі площини і відіграє значну роль у ландшафтах високогір'я.

ЛІТЕРАТУРА

1. Бондарчук В.Г. Геологія України. — К.: АН УРСР, 1959. — 832 с.
2. Голубець М.А. О висотной зональности растительного покрова Українских Карпат // Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. — Фрунзе: Илим, 1967. — С. 56 — 66.
3. Голубець М. А., Малиновський К. А. Рослинність // Природа Українських Карпат. — Львів: Львів. ун-т., 1968. — С. 125—160.
4. Ільїнський А. П. Растительность Советских Карпат // Бюллетень МОІП, отд. біолог. — N 3—4. — 1945. — С. 85—87.
5. Козій Г.В. Четвертичная история восточно-карпатских лесов: Автореф. дисс. ... д.б.н. — К.: АН УССР, 1950. — 30 с.
6. Котов М.И., Чотик В.И. Основные черты флоры и растительности Українских Карпат // Флора и фауна Карпат. — М.: АН СССР, 1960. — С. 3—33.
7. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1980. — 280 с.
8. Міллер Г.П. Опыт ландшафтного анализа высокогорья хребта Черногора в Українских Карпатах // Географ. сборник (Львов. ун-та). — Львов, 1951. — Вып.6.— С. 53—62.
9. Міллер Г.П. Структура, генезис и вопросы рационального использования ландшафта Черногора в Українских Карпатах: Автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. — Львов, 1963. — 23 с.

10. Міллера Г. П. Льодовикові озера Чорногори // Вісник Львів. ун-ту, сер. географ. — Львів, 1964. — С. 44—52.
11. Попов М. Г. Очерк флоры и растительности Карпат. Материалы к познанию фауны и флоры СССР. — МОИП, сер. нов. — 1949. — 303 с.
12. Третяк П. Р. Ландшафтная экология важнейших доминантных видов растительного покрова высокогорья Украинских Карпат // Ботан. журн. — 1990, — 75. — С. 1109—1119.
13. Deyl M. Plant, soil and climate of Pop Ivan. Synecological Study of flora Carpathian Ukraine. — Opera botanica Cechica. — Praha, 1940. — 2. — 290 p.
14. Hacquet B. Neueste physikalisch-politische Reisen in den Jahren 1783 und 1789; und 1790, 1791, 1792 und 1793, 1794 und 1795 durch die Duoisohen und Sarmatischen oder Nordlichen Karpaten. — Nurnberg. — 1. — 1790. — 206 s; II. — 1794. — 249 s.; III. — 1796. — 247 s.
15. Pawłowski B. Einführung in die Phlanzenwelt der Charnohora in den Ostkarpathen // Publicationes Inst. botan. Univ. Jagellonicae Cracoviensis. — Kraków, 1937. — P. 1—13.
16. Pawłowski B. Szata roslinna gor polskich // Szata roslinna Polski. — Warszawa, 1959. — 2. — S. 189—253.
17. Pawłowski B. Die Eiszeit in der Czarnohora // Jahrbuch geologische Reichsanst. — Vien, 1917. — 68 s.
18. Srodon A. Gorna granica lasu na Czarnohorze i w goraoh Czywczynskich (Karpaty Wschodnie). — Rozprawy wydz. mat.-przyr. Akad. Um., ser. B. — 1947. — 1. — S.
19. Wołoszynska J. Jeziorka czarnohorskie // Rozprawy wydz. mat.-przyr. Akad. Um. — 1920, ser. 3. — 20. — Dział B. — S. 141—154.
20. Zapalowicz H. Roslinna szata gor Pokucko-Marmaroskich. — Spravożd. Kom. Fizyogr. — 1889. — 24. — 389 s.

SUMMARY

Costyantyn MALYNOVSKYI

LAWS OF DISTRIBUTION OF HIGH-MOUNTAINOUS VEGETATION
IN UKRAINIAN CARPATHIAN MOUNTAINS

The regional variants of ash value of mountain landscapes of Ukrainian Carpathians are allocated. They differ by a set of high-altitude belts of vegetation.

УДК 502.7 : 581.5

Платон ТРЕТЬЯК

ВПЛИВ СНІГОВОГО ПОКРИВУ НА ФОРМУВАННЯ
РОСЛИННОСТІ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Потужність снігового покриву в горах суттєво впливає на формування рослинності. Найбільше біорозмаїття масмо в умовах снігового покриву середньої потужності, тобто 1—2 м заввишки. Тут виявлено 495 видів рослин, що належать до 410 родів і 83 родин. В умовах потужного снігового покриву (понад 3 м) біорозмаїття у три рази нижче. У місцях, де протягом зими сніговий покрив відсутній або незначний, виявлено 268 видів рослин, що належать до 231 роду і 65 родин. Чимало рідкісних ценопопуляцій (*Aster alpinus L.*, *Astragalus krajinae Domin*, *Gentiana lacinata Kit. ex Kanitz*, *Pedicularis oederi Vahl*, *Ranunculus tatrae Borb.*) знаходить свій екологічний оптимум переважно в умовах незначного снігового покриву та промерзання ґрунтів. Ці явища треба враховувати при організації моніторингу в заповідниках

Пізнання особливостей формування горизонтальної структури рослинного покриву — одна з найскладніших у фітоценології проблем [5]. Однак залежність рослинності від умов місцевостання є загальновизнаною аксіомою класичної геоботаніки [1]. В горах, вище верхньої межі лісу, очевидні топологічні та експозиційні контрасти рослинності навіть на тлі антропогенно зміненого рослинного покриву. Про тісну причинну зумовленість характеру гірської рослинності кліматичними, едафотопічними та ценотичними факторами зробили висновки А. Колаковський [2] та К. Малиновський [4]. Очевидним є і визначальний вплив на формування рослинності крайніх варіантів снігового покриву в горах [6, 7, 8]. На вітроударних схилах вище верхньої межі лісу снігові маси вітер інтенсивно здуває і переносить на завітряні схили, де нагромаджуються потужні сніжники, які звичайно лежать до половини літа. На безсніжних схилах гір взимку ґрунти глибоко промерзають, а під сніжниками не замерзають практично ніколи. Для визначення впливу таких екологічних контрастів ми провели відповідний факторний аналіз, R-ординaciю [5] матеріалів наших комплексних ландшафтно-геоботанічних досліджень, що їх ми проводили протягом останніх 20 років. Здійснювались вони за схемою загальноприйнятої методики геоботанічних та ландшафтно-географічних досліджень. Ці матеріали нагромаджені в розробленій нами інформаційно-аналітичній комп'ютерній базі даних. Її структура, зміст та функціональні можливості опубліковані [3, 9]. Дані про середню висоту снігового покриву встановлювано на підставі матеріалів натурного його картування [6, 8]. Там, де таке картування не робилося, ми встановлювали її візуально,