



Наукові праці Лісівничої академії наук України
Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine

<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.36930/412521>
Article received 2025.05.02
Article revised 2025.11.13
Article accepted 2025.11.20
Article published 2026.03.12

ISSN 1991-606X print
ISSN 2616-5015 online
@ ✉ Correspondence author
Vasyl Debryniuk
v.debryniuk@nltu.edu.ua
103 General Chuprynka st.,
Lviv, 79057, Ukraine

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 (CC BY 4.0) license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)



УДК 630*228.81 : 630*231

Оцінка природного поновлення у пралісових угрупованнях *Picea abies* (L.) Karst. НПП «Верховинський»

В.Ю. Дебринюк¹, Л.Ф. Мацап'як², М.М. Нечай³, І.І. Коляджин⁴, В.В. Лавний⁵

Встановлено, що незважаючи на негативний вплив низки абіотичних чинників, зокрема зміни клімату, під наметом пралісових смерекових лісостанів НПП «Верховинський» в умовах відсутності безпосереднього антропогенного впливу відбувається інтенсивний процес природного поновлення *Picea abies* (L.) Karst., що свідчить про саморегульованість пралісових екосистем як еталонних природних об'єктів.

Тенденція щодо кількості підросту зі зміною фази розвитку деревостану прослідковується слабо: 2,74-11,62; 8,28; 3,70-11,22 тис. шт./га. Основна причина значної варіабельності кількості

¹ Дебринюк Василь Юрійович – аспірант кафедри лісівництва. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. E-mail: v.debryniuk@nltu.edu.ua ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-3522-2652>. Науковий керівник – доктор сільськогосподарських наук, професор Лавний Василь Володимирович

² Мацап'як Людмила Федорівна – начальник науково-дослідного відділу НПП «Верховинський», с. Верхній Ясенів Верховинського району Івано-Франківської області, 78712, Україна. E-mail: nppverhovuna@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0004-8624-3325>

³ Нечай Михайло Михайлович – директор Національного природного парку «Верховинський», с. Верхній Ясенів Верховинського району Івано-Франківської області, 78712, Україна. E-mail: nppverhovuna@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-4479-2307>

⁴ Коляджин Іван Ігорович – фахівець з цивільного захисту, інженер з метрології Комунального некомерційного підприємства «Верховинська багатoproфільна лікарня» Верховинської селищної ради, с. Верховина Івано-Франківської області, 78701, Україна. E-mail: ivan_ko@i.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6790-7051>

⁵ Лавний Василь Володимирович – академік Лісівничої академії наук України, доктор сільськогосподарських наук, професор, проректор з наукової роботи. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. E-mail: lavnyy@gmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2069-9026>. Керівник наукового проекту з дослідження пралісів.

підросту на ділянках полягає у різній інтенсивності розвитку трав'яного вкриття. Як і самосів, підріст в основному зосереджений на лежачих стовбурах IV стадії розкладання і від обсягу останніх значною мірою залежить успішність проходження процесу природного поновлення.

Відносна частка зміни висотних груп підросту зі зміною фаз розвитку лісостанів прослідковується доволі чітко. Для деревостанів, що перебувають в оптимальній фазі розвитку, частка дрібного підросту становить 82-96%; для деревостану у фазі старіння вона децю менша (78%); для деревостанів у фазі розпаду ця частка найменша (50-60%). Зворотна тенденція притаманна зміні частки середнього підросту – від 3 до 32% та великого – від 1 до 20%.

Зіставлення структури підросту за висотними групами чітко засвідчує, що деревостани у фазі пристигання характеризуються домінуванням дрібного підросту, тоді як у фазі розпаду спостерігається доволі збалансований розподіл усіх висотних груп за суттєвого збільшення частки середнього та великого підросту.

Поряд з підростом *Picea abies*, під наметом смерекових пралісів трапляється підріст *Sorbus aucuparia* L., кількість якого відзначається значною варіабельністю – від 0,5 до 4,3 тис. шт./га. Причини такої варіабельності можуть полягати у специфіці екологічної ролі деревного виду, у стратегії його поширення, в особливостях мікрорельєфу пробних площ тощо.

Стан підросту доволі добрий, частка пошкоджень незначна: механічні – для підросту ялини і горобини становлять, відповідно, 2,1-9,6 та 1,9-10,9%, пошкодження дичиною – 0,5-6,6% та близько 3%.

Ключові слова: *деревостан; фази розвитку; мертва лежача деревина; самосів; підріст; висотні групи; трав'яне вкриття.*

Вступ (Introduction).

У теперішній час практично не існує лісових територій, які б повністю уникли опосередкованого впливу людської діяльності, зокрема через надходження забруднювальних речовин з атмосфери. Попри це, в гірських районах Східної та Південно-Східної Європи все ще трапляються окремі ділянки, де лісові екосистеми не зазнали інтенсивного господарського втручання, насамперед шляхом застосування різних способів рубок (Манько, Войтків, Наконечний, 2019). У таких первісних лісах, що сформувалися в умовах складної орографії та різних кліматичних режимів, безперервно відбуваються філоценогенетичні процеси, які забезпечують високий еволюційний потенціал лісових біогеоценозів. З огляду на це, старовікові ліси та праліси, залишки яких ще збереглися в Європі, розглядають як модельні природні системи, важливі для підтримання біологічного, фітоценологічного та ландшафтного різноманіття (Сухарюк, 2006). У зв'язку з ризиком їхнього зникнення, питання охорони таких лісів набуває ваги екологічного виклику загальноєвропейського рівня (Стойко, 2013).

Праліси представляють собою екосистеми, що виникли у результаті спонтанного філоценогенезу, де взаємодія між автотрофним і гетеротрофним компонентами та ґрунтовим середовищем не порушена (Стойко, 2002). Такі первісні ліси характеризуються повнотою вікової структури – від молодих до найстаріших поколінь – і демонструють природні етапи

розвитку. У цьому контексті праліс є стабільною, самовідновною екосистемою з відпрацьованими механізмами біотичної стійкості.

Станом на 2020 р. в Україні ідентифіковано близько 97 тис. га пралісів, квазіпралісів та інших природних лісів, з яких майже 50 тис. га становлять власне праліси. Найбільші їхні масиви розташовані у Закарпатській (63 тис. га) та Івано-Франківській (21 тис. га) областях (Шпарик, Лосюк, Плига, 2021). Праліси відіграють ключову роль у збереженні біорізноманіття, забезпеченні екологічної рівноваги в біосфері та підтриманні еволюційних процесів (Стойко, 2013). Вони також мають виняткове значення як природні моделі для відновлення трансформованих лісових угруповань і є концептуально важливими для формування сталого лісового господарства. Для підвищення стійкості екосистем та збалансованого використання лісових ресурсів необхідно орієнтуватися на принципи наближеного до природи лісівництва (Стойко, 2002).

Найкраще вивченими у Карпатському регіоні є букові праліси, що займають порівняно великі площі в Українських Карпатах та включені до переліку об'єктів світової природної спадщини ЮНЕСКО (Чернявський, 1999; Парпан, Стойко, 1999; Commarmot, Namor, 2005; Гамор та ін., 2008; Стойко, 2013 та ін.).

Для збереження пралісових екосистем в Україні необхідне запровадження низки заходів як на регіональному, так і на державному і міжнарод-

ному рівнях. Це, насамперед, розроблення національної програми з охорони біорізноманіття; регулярний моніторинг динаміки пралісових угруповань і впливу на їхній стан кліматичних змін; активізація наукових досліджень у пралісах; налагодження тісної співпраці між природоохоронними й науковими установами в Україні та за кордоном (Лавний, 2008). Реалізація цих заходів може суттєво зменшити ризики деградації пралісів під впливом природних та антропогенних чинників.

Основою відновлення та безперервного функціонування пралісових угруповань є інтенсивність проходження процесу природного поновлення в них. Саме природне поновлення забезпечує формування нових поколінь деревних порід і є фундаментальною передумовою довготривалого існування пралісів як складних природних екосистем. Цей процес залежить від багатьох чинників, серед яких важливу роль відіграють насінна продуктивність деревостанів, умови освітлення під наметом лісу, мікрокліматичні особливості середовища, властивості ґрунту, рівень зволоження, а також конкуренція між рослинами різних ярусів. Не менш важливими є й біотичні взаємодії, зокрема вплив трав'яного покриву, підліску, ґрунтових мікроорганізмів та фауни, які можуть як сприяти, так і обмежувати процеси появи та росту самосіву і підросту деревних видів.

Завдяки природному поновленню відбувається збереження генетичних ресурсів того чи іншого деревного виду, що сприяє підтриманню високого рівня генетичного різноманіття популяцій. Це, своєю чергою, підвищує їхній адаптивний потенціал до змін умов навколишнього середовища, включаючи кліматичні зміни, вплив шкідників і хвороб, а також інші екологічні фактори. Збереження природної генетичної структури популяцій має важливе значення для довготривалої еволюційної стабільності пралісових угруповань та їхньої здатності підтримувати природні процеси самовідновлення без втручання людини.

У зв'язку із зазначеним вище, *актуальність питання* є доволі високою з погляду вивчення інтенсивності проходження процесів природного поновлення у пралісових угрупованнях, які перебувають у різних фазах розвитку. Дослідження цих процесів дає змогу глибше зрозуміти закономірності формування і динаміки природних лісових екосистем, а також оцінити їхній потенціал до природного відновлення. Отримані результати можуть бути важливими не лише для теоретичних лісівничих досліджень, але й для практики наближеного до природи лісівництва, розроблення підходів до збереження пралісів та раціонального використання їхнього природного потенціалу.

Саме у пралісових угрупованнях, сформованих ялиною європейською (смерекою) (*Picea*

abies (L.) Karst.), здійснено дослідження інтенсивності проходження процесів природного поновлення з урахуванням різних фаз розвитку пралісу та впливу на пралісові угруповання умов навколишнього природного середовища. Детальну лісівничо-таксаційну характеристику досліджуваних смерекових пралісів подано у нашій попередній роботі (Дебрінюк та ін., 2025).

Мета роботи полягала в обліку підросту за деревними видами та висотними групами у смерекових пралісах для встановлення інтенсивності проходження процесу природного поновлення під наметом пралісових смерекових лісостанів, які перебувають у різних фазах розвитку і формувались під дією природних чинників за відсутності антропогенного впливу.

Об'єкти і методика дослідження (Objects and methods).

Об'єкт дослідження – процеси природного поновлення у смерекових пралісах, які перебувають у різних фазах розвитку. *Предмет дослідження* – кількість, видовий склад і стан підросту під наметом смерекових пралісів.

Об'єкти досліджень знаходяться на території лісового фонду Національного природного парку «Верховинський», а саме, на території двох природоохоронних науково-дослідних відділень (ПНДВ) – Буркутського і Чивчинського. Лісовий фонд цих відділень є одним із найвіддаленіших в Українських Карпатах, займаючи важкопрохідні і транспортно-недоступні ділянки.

Методика проведення лісівничо-таксаційних досліджень загальноприйнята для лісівництва та лісової таксації (Миклуш та ін., 2022; Площі пробні..., 2006).

Для вивчення процесу природного поновлення під наметом смерекового лісостану вибирали ділянку, яка якнайповніше відображала певну фазу розвитку пралісу. Для встановлення фази розвитку пралісового угруповання використовували методичні підходи Г. Ляйбундгута (Leibudgut, 1993), який наголошував на мозаїчності структури пралісу, що складається одночасно з низки структурних частин, які перебувають у різних фазах циклічного розвитку.

Під час закладання пробних площ використано експериментальні напрацювання Інституту лісу, снігу і ландшафтів (Бірменсдорф, Швейцарія), згідно з якими їхній розмір становить $71,2 \times 71,2$ м (5069 м²). Пробні площі такого розміру рекомендовано використовувати, насамперед, для дослідження процесу природного поновлення у пралісових угрупованнях. Межі пробної площі по периметру позначено білою фарбою, а саму пробну площу поділено на квадрати розміром $12,8 \times 12,8$ м (всього 16 шт.), кути яких стали центром облікових площадок. Від краю проби здійснено відступ в 10 м (рис. 1).

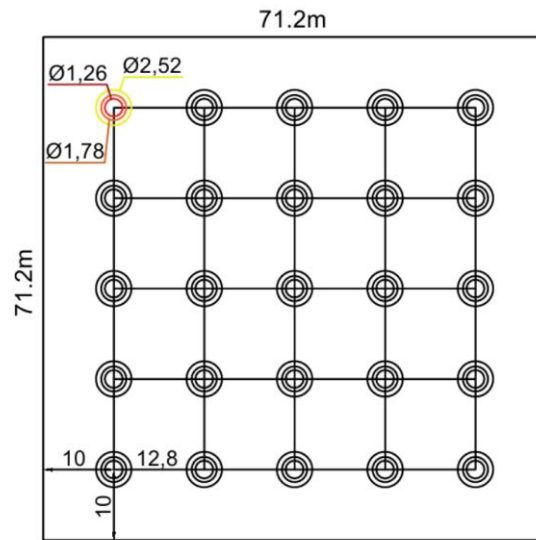


Рис. 1. Схема закладання облікових площадок і кругових проб на пробній площі
Fig. 1. The layout of the tally areas and circular plots in the sampling area

На кожній обліковій площадці закладали по три кругових проби (всього 75 шт. на пробній площі), серед яких 25 кругових проб мали площу по 5 м², 25 кругових проб – по 10 м² і ще 25 кругових проб – по 20 м². Радіус кругових проб майже в усіх випадках уточнювали, оскільки вони знаходились переважно на схилах, які характеризувались різною стрімкістю.

Під час закладання облікових площадок від кожної сторони пробної площі відступали по 10 м. З цього місця починали закладання площадок 12,8 × 12,8 м, кути яких слугували центром кругових проб. Радіус першої кругової проби становив 1,26 м (без поправки на схил), другої – 1,78 м, третьої – 2,52 м. На першій круговій пробі обліковували весь підріст заввишки 10-39 см, на другій – заввишки 40-129 см, на третій – 130 см і більше. На третій круговій пробі підріст обліковували за діаметром на висоті 1,3 м з внесенням його до однієї із шести груп: 1) до 0,9 см; 2) 1-1,9 см; 3) 2-2,9 см; 4) 3-3,9 см; 5) 4-4,9 см; 6) 5-5,9 см. За ступенем пошкодження підріст поділяли на три групи: 1) без пошкоджень; 2) з механічними пошкодженнями; 3) пошкоджені дичиною. Дані вносили в облікову відомість.

Усі досліджені смерекові природні лісостани чисті за складом та утворені аборигенним видом – *Picea abies*, що є характерною особливістю вологих високогірних чистих сусмєречин (С₃-См). Досліджені смерекові праліси відзначаються значною різновіковістю, що ускладнює встановлення їхнього віку. Тому вік деревостанів приймали за даними лісовпорядкування станом на 2019 рік, хоча він встановлений доволі наближено.

Під час закладання пробних площ визначали їхні координати за чотирма точками (по кутах квадрату). Характеристику досліджених ділянок смерекових пралісів наведено в табл. 1.

Для оцінювання успішності природного поновлення у смерекових пралісах використано діючі «Нормативи інвентаризації та атестації лісових культур та природного поновлення» (Інструкція..., 2010). При цьому, якщо кількість підросту *Picea abies* на 1 га становила 12,1 тис. шт.·га⁻¹ і більше, стан природного поновлення оцінювали як добрий (1 клас якості); 8,1-12,0 тис. шт.·га⁻¹ – добрий (2 клас якості); 6,1-8,0 тис. шт.·га⁻¹ – задовільний (3 клас якості); 6,0 тис. шт.·га⁻¹ і менше – незадовільний стан.

Всього у смерекових пралісах НПП «Верховинський» було закладено шість пробних площ по 5069 м² кожна. В їхніх межах було закладено 150 облікових площадок (по 25 на кожній пробній площі) для обліку підросту під наметом смерекових пралісів. Окрім цього, для безпосереднього обліку підросту за висотними групами було закладено 450 кругових проб (по три в межах кожної облікової площадки).

Результати (Results).

У всіх шести досліджених смерекових пралісах деревостани характеризуються наявністю дерев різних вікових груп, значною їхньою мінілівністю за діаметром, наявністю лежачої деревини усіх стадій розкладання, присутністю дерев на межі фізіологічного розвитку та сухостійних дерев різної висоти і діаметра. Досліджені лісостани віднесені до формації ялини європейської (*Piceetae abietea*) субформації чистих ялинових лісів (*Piceeta*) (Голубець, 1978). Лісівничо-таксаційна характеристика досліджуваних смерекових пралісів представлена в табл. 2.

Отже, досліджені старовікові лісостани розташовані в діапазоні висот 1404-1502 м н.р.м., ростуть переважно в умовах вологої високогірної сусмєречини і мають в основному двоярусну будову. Запас стовбурової деревини доволі високий – від 403 до

695 м³·га⁻¹, в т.ч. сухостою – від 32 до 117 м³·га⁻¹. Частка сухостою у досліджених деревостанах змінюється в значних межах – від 5,2 до 24,3%. При цьому, як загальний запас деревостану, так і частка сухос-

тою в ньому залежать від фази розвитку смерекового пралісу. Найменші запаси ростучої частини деревостану і найбільші – сухостою притаманні лісостанам, які знаходяться у фазі розпаду.

Таблиця 1. Характеристика досліджених ділянок смерекових пралісів
Table 1. Characteristics of the study areas of primeval spruce forests

Характерис- тики	№ пробної площі						
	6	9	11	8	7	10	
Природні смерекові лісостани характеризуються присутністю дерев різних вікових груп, значною мінливістю дерев за діаметром, наявністю дерев на межі фізіологічного розвитку, лежачої деревини усіх стадій розкладання, насамперед III і IV стадій.							
Загальна характерис- тика, місцезнахо- дження та координати	Буркутське ПНДВ, ур. Лостун, кв. 23, вид. 22; Пд-3х схил 22°; (т. №1: N 47°50.649' E 024°46.417'; т. №2: N 47°50.635' E 024°46.367'; т. №3: N 47°50.671' E 024°46.346'; т. №4: N 47°50.684' E 024°46.391')	Буркутське ПНДВ, ур. По- пада, кв. 20, вид. 9; Пн-3х схил 20°; (т. №1: N 47°51.413' E 024°44.767'; т. №2: N 47°51.431' E 024°44.723'; т. №3: N 47°51.461' E 024°44.750'; т. №4: N 47°51.445' E 024°44.799')	Буркутське ПНДВ, ур. Попада, кв. 20, вид. 9; Пн-3х схил 24°, на окре- мих ділянках – 30°; т. №1: N 47°51.610' E 024°44.944'; т. №2: N 47°51.631' E 024°44.908'; т. №3: N 47°51.599' E 024°44.869'; т. №4: N 47°51.589' E 024°44.915'	Буркутське ПНДВ, ур. Брюсний, кв. 21, вид. 10; Пн-3х схил 20°; (т. №1: N 47°50.836' E 024°45.099'; т. №2: N 47°50.827' E 024°45.056'; т. №3: N 47°50.860' E 024°45.0278'; т. №4: N 47°50.877' E 024°45.083')	Чивчинське ПНДВ, ур. Лостун, кв. 11, вид. 3; Пд-Сх схил 16°; (т. №1: N 47°51.030' E 024°47.674'; т. №2: N 47°51.058' E 024°47.717'; т. №3: N 47°51.015' E 024°47.748'; т. №4: N 47°50.995' E 024°47.700')	Буркутське ПНДВ, ур. Попада, кв. 20, вид. 9; Пн- 3х схил 22°; (т. №1: N 47°51.487' E 024°44.821'; т. №2: N 47°51.492' E 024°44.763'; т. №3: N 47°51.528' E 024°44.768'; т. №4: N 47°51.527' E 024°44.817')	
	Площа лісостану, форма і розташування						
	20,0 га; форма ділянки неправильна, наближена до прямокутної.	14,5 га; лісостан є частиною ялинового пралісу, до складу якого входять також вид. 23 пл. 3,4 га (кв. 20) та вид. 18 пл. 2,9 га (кв. 15). Форма ділянки – витягнутий прямокутник.	14,5 га; лісостан є частиною ялинового пралісу, який складається з вид. 23 пл. 3,4 га (кв. 20) та вид. 18 пл. 2,9 га (кв. 15) загальною площею 20,8 га. Форма ділянки – витягнутий прямокутник	5,1 га; лісостан є частиною ялинового пралісу, який складається з трьох виділів – 9, 10 і 14 загальною площею 19,5 га. Форма ділянки – витягнутий прямокутник.	20,0 га; форма ділянки наближена до трикутної.	14,5 га; лісостан є частиною ялинового пралісу, який складається з вид. 23 пл. 3,4 га (кв. 20) та вид. 18 пл. 2,9 га (кв. 15) загальною площею 20,8 га. Форма ділянки – витягнутий прямокутник.	
	Висота н.р.м., м	1496	1402	1411	1462	1502	1404
	Антропогенний вплив	Сліди господарської діяльності, сліди рубок, випасання худоби, заготівлі недеревної продукції лісу, наявність туристичних стежок, сліди від багать, влаштування наметів, проїзду транспортних засобів тощо повністю відсутні. Також відсутня задокументована інформація щодо наявності колишньої лісоексплуатаційної інфраструктури та ведення господарської діяльності в минулому.					

Таблиця 2. Лісівничо-таксаційна характеристика деревостанів *Picea abies* у пралісових угрупованнях НПП «Верховинський»Table 2. Forest-mensuration characteristics of *Picea abies* (L.) Karst. stands in primeval forest communities of the Verkhovyna National Nature Park

N, шт./га		H, м		D, см		G, м ² ·га ⁻¹		M, м ³ ·га ⁻¹	
ростучі	сухі	ростучі	сухі	ростучі	сухі	ростучі	сухі	ростучі	сухі
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ПП №6; Буркутське ПНДВ; кв. 23, вид. 22; 170 р.; 10См; С ₃ -См; 1496 м н.р.м.									
І ярус									
298	10	25,8	25,9	42,4	40,8	42,08	1,31	456	17
ІІ ярус									
132	95	19,3	16,3	24,1	18,9	6,02	2,67	58	23
ПП №9; Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 10См; С ₃ -См; 1402 м н.р.м.									
І ярус									
302	26	29,8	28,4	42,6	35,5	43,04	2,57	539	31
ІІ ярус									
63	45	19,8	18,0	22,1	19,5	2,42	1,35	27	14
ПП №11; Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 10См; С ₄ -См; 1411 м н.р.м.									
І ярус									
253	8	32,1	33,1	45,8	50,7	41,67	1,62	564	22
ІІ ярус									
51	24	22,2	22,1	22,1	20,5	1,96	0,79	25	10
ПП №8; Буркутське ПНДВ; кв. 21, вид. 10; 150 р.; 10См; С ₃ -См; 1462 м н.р.м.									
І ярус									
215	13	29,9	27,7	45,1	38,0	34,36	1,47	428	19
ІІ ярус									
39	71	22,4	18,1	24,0	17,8	1,76	1,77	21	20
ПП №7; Чивчинське ПНДВ; кв. 11, вид. 3; 180 р.; 10См; С ₃ -См; 1502 м н.р.м.									
І ярус									
146	45	27,4	26,5	45,5	42,9	23,74	6,50	273	74
ІІ ярус									
87	83	19,4	18,1	20,0	17,9	2,73	2,09	32	24
ПП №10; Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 10См; С ₃ -См; 1404 м н.р.м.									
І ярус									
254	51	32,2	31,3	46,0	44,0	42,21	7,76	570	108
ІІ ярус									
4	18	26,2	22,9	26,5	22,4	0,22	0,71	3	8
ІІІ ярус									
89	4	12,8	17,3	9,6	16,0	0,64	0,08	5	1

Різні фази розвитку пралісових лісостанів відображаються, насамперед, на зімкнутості намету деревостанів, що своєю чергою зумовлює різну інтенсивність освітлення поверхні лісових ділянок. Останнє виявляє значний вплив на інтенсивність проходження процесу природного поновлення.

Так, ділянки деревостанів, у межах яких закладено **пробні площі №6, №9 та №11**, характеризуються *оптимальною фазою розвитку пралісового угруповання (фаза зрілості)*, за якої лісостан досягає свого оптимального віку і максимальної продуктивності (554-621 м³·га⁻¹). За Leibudgut (1993), досліджувані ділянки представлені *пізньою оптимальною фазою розвитку*, яка характеризується найвищою зімкнутістю намету деревостану, що зумовлює недостатнє проникнення

світла до поверхні ґрунту і гальмування лісовідновних процесів. Для деревостанів характерна невелика частка сухостою (32-45 м³·га⁻¹ або 5,2-7,4%), який представлений переважно дрібними деревами другого ярусу. Сухостійних дерев великої товщини небагато. Відмирання дерев зумовлює покращення світлового режиму, що активізує процес природного поновлення у вікнах і прогалинах, які формуються в осередках всохлих дерев. У досліджених деревостанах, з одного боку, дерева досягають найбільших висоти і діаметра, нагромаджують максимальний запас деревини, а з іншого – починається процес формування мертвої деревини у вигляді сухостою.

Самосів на досліджуваних ділянках зосереджений переважно на повалених стовбурах IV ступеня розкладання. Безпосередньо на поверхні

грунту самосіву порівняно мало, насамперед через розвиток трав'яного вкриття. Методикою не передбачено обліку самосіву у зв'язку з невисокою часткою його виживання.

Під наметом деревостанів виявлено лише самосів ялини, який розташований дуже нерівномірно. Стан його задовільний, пошкодження дикими тваринами не виявлено. Самосів розташований окремими локалітетами – як у добре освітлених, так і в затінених місцях по не задернілих прогалинах (рис. 2). Найбільшу його кількість спостережено на повалених стовбурах IV стадії розкладання. За візуальною оцінкою, кількість його змінюється від 1,0 (ПП №6) до 6-8 (ПП № 11) тис. шт. на 1 га.



Рис. 2. Самосів *Picea abies* на прогалині під наметом смерекового пралісу в оптимальній фазі розвитку на ПП №6 (Буркутське ПНДВ; кв. 23, вид. 22; 554 м³·га⁻¹)

Fig. 2. *Picea abies* self-seeding in a clearing under the canopy gap of a primeval spruce forest in the optimum developmental phase at Sample Plot No. 6 (the Burkut Nature Research Department; compartment 23, subcompartment 22; 554 m³·ha⁻¹)

На ділянці переважає підріст заввишки 10-39 см (2640 шт./га), що становить 96,4% від його загальної кількості. Підріст заввишки 130 см і більше практично відсутній (табл. 4).

Розташування підросту дуже нерівномірне. Встановлені нами пікети (25 шт.) для обліку підросту на пробній площі за круговими пробами у переважній більшості випадків потрапляли за межі осередків природного поновлення. Основна причина незадовільного стану природного поновлення – недостатня освітленість внаслідок високої зімкнутості ялинових крон. Підріст (переважно дрібний) представлений ялиною європейською за повної відсутності підросту або навіть самосіву горобини звичайної.

На двох інших ділянках кількість підросту більша. Так, на ПП №9 підросту ялини обліковано

Кількість підросту під наметом досліджених деревостанів відзначається значною варіабельністю, хоча ділянки представлені подібними фазами розвитку лісостану. Підріст під наметом деревостанів розташований локально і зосереджений в основному на мертвій лежачій деревині IV ступеня розкладання. Найменше його на ПП №6 внаслідок високої горизонтальної та вертикальної зімкнутості намету, наявності невеликої кількості вікон і прогалин. В окремих локалітетах зосереджена значна кількість підросту, але на більшій частині площі він відсутній. Загальна кількість підросту за обліковими площадками становить лише 2740 шт. на 1 га (табл. 3).

в кількості 11620, горобини – 3060 шт./га, що є доволі високим показником (І клас якості) з урахуванням фази розвитку старовікового лісостану. Кількість підросту ялини за висотними групами становить: 10-39 см – 10000, 40-129 см – 1080, більше 130 см – 480 шт. на 1 га. Частка підросту за цими групами складає, відповідно, 86,1; 9,3 та 4,6%. Більша частка ялинового підросту відноситься до дрібного.

Дещо інший розподіл за висотними групами спостережено для підросту горобини: 10-39 см – 1520, 40-129 см – 920, більше 130 см – 620 шт. на 1 га. Частка підросту при цьому становить, відповідно, 49,7; 30,1 та 20,2%. Отже, на відміну від ялинового, підріст горобини розподілений за висотними групами доволі рівномірно. Склад підросту – 8Яле2Гор.

Таблиця 3. Кількість підросту на облікових площадках кругових проб (№1 і №2) за висотними групами у смерекових пралісах НПП «Верховинський» (шт. на ПП / на 1 га)

Table 3. The density of advance regeneration by height classes in circular sample plots (No. 1 and No. 2) in the primeval spruce forests of the Verkhovyna National Nature Park (pcs. per sample plot / per 1 ha)

Деревна порода	Кругові проби (№1) з висотою підросту 10-39 см			Кругові проби (№2) з висотою підросту 40-129 см			Густота підросту ялини / горобини (шт./га) та успішність природного поновлення за трьома круговими пробами
	без пошкодження	з пошкодженням	пошкодження дичиною	без пошкодження	з пошкодженням	пошкодження дичиною	
Пробна площа №6, Буркутське ПНДВ; кв. 23, вид. 22; 170 р.; 1496 м н.р.м.							
Ялина	31 / 2480	2 / 160	– / –	1 / 40	1 / 40	– / –	2740 / – *; незадовільний стан**
Горобина	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	
Разом	31 / 2480	2 / 160	– / –	1 / 40	1 / 40	– / –	
Пробна площа №9, Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 1402 м н.р.м.							
Ялина	111 / 8880	14 / 1120	– / –	24 / 960	1 / 40	2 / 80	11620 / 3060***; добрий стан, II клас якості
Горобина	18 / 1440	1 / 80	– / –	17 / 680	2 / 80	4 / 160	
Разом	129 / 10320	15 / 1200	– / –	41 / 1640	3 / 120	6 / 240	
Пробна площа №11, Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 1411 м н.р.м.							
Ялина	46 / 3680	6 / 480	– / –	11 / 440	3 / 120	– / –	5100 / 4260; незадовільний стан
Горобина	33 / 2640	1 / 80	1 / 80	11 / 440	3 / 120	5 / 200	
Разом	79 / 6320	7 / 560	1 / 80	22 / 880	6 / 240	5 / 200	
Пробна площа №8, Буркутське ПНДВ; кв. 21, вид. 10; 150 р.; 1462 м н.р.м.							
Ялина	78 / 6240	3 / 240	– / –	12 / 480	5 / 200	1 / 40	8280 / 520; добрий стан, II клас якості
Горобина	– / –	– / –	– / –	5 / 200	1 / 40	2 / 80	
Разом	78 / 6240	3 / 240	– / –	17 / 680	6 / 240	2 / 80	
Пробна площа №7, Чивчинське ПНДВ; кв. 11, вид. 3; 180 р.; 1502 м н.р.м.							
Ялина	20 / 1600	– / –	3 / 240	23 / 920	5 / 200	2 / 80	3700 / 720; незадовільний стан
Горобина	2 / 160	– / –	– / –	4 / 320	– / –	– / –	
Разом	22 / 1760	– / –	3 / 240	27 / 1240	5 / 200	2 / 80	
Пробна площа №10, Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 1404 м н.р.м.							
Ялина	81 / 6480	3 / 240	– / –	49 / 1960	6 / 240	1 / 40	11220 / 2940; добрий стан, II клас якості
Горобина	5 / 400	4 / 320	– / –	12 / 480	7 / 280	3 / 120	
Разом	86 / 6880	7 / 560	– / –	61 / 2440	13 / 520	4 / 160	

Примітки. *ялина / горобина; **успішність природного поновлення, тис. шт. на 1 га: < 6,0 – незадовільний стан; 6,1-8,0 – задовільний стан (III клас якості); 8,1-12,0 – добрий стан (II клас якості); 12,1 і більше – добрий стан (I клас якості); ***успішність природного поновлення визначали за кількістю підросту лише Яле

Значно більшу кількість підросту, порівняно з ПП №6, можна пояснити суттєво слабшим розвитком другого ярусу та наявністю у деревостані окремих, значних за площею, прогалін. Поряд зі знаходженням на розкладеній лежачій деревині, деяка частина підросту зосереджена безпосередньо на площі виділу – поза межами розкладеної деревини.

У межах ділянки, де закладена ПП №11, порівняно з попередньою пробною площею, підросту ялини майже у два рази менше – 5100 тис. шт./га і його стан за кількістю оцінюється як незадовільний. Пояснення полягає у наявності на площі численних підземних джерел, у межах впливу яких підріст ялини відсутній. Поряд з цим, спостережено добрий розвиток підросту горобини – 4260 тис. шт./га (див. табл. 3). За гігروتотом тип лісорослинних умов на досліджуваній ділянці визначено як сирий.

Кількість підросту ялини за висотними групами становить: 10-39 см – 4160, 40-129 см – 560, більше 130 см – 380 шт. на 1 га з часткою, відповідно, 81,6; 11,0 та 7,4%. Отже, значна перевага, як і на ПП №9, належить дрібному підросту ялини. При цьому розподіл частки підросту за висотними групами на обох пробних площах дуже подібний.

Розподіл підросту горобини за висотними групами відрізняється від такого в ялини: 10-39 см – 2800, 40-129 см – 760, більше 130 см – 700 шт. на 1 га. Частка підросту за висотними групами становить, відповідно, 65,7; 17,8 та 16,4%.

Великомірний підріст зосереджений безпосередньо на площі ділянки – поза межами розкладеної деревини. Склад підросту – 6Ялє4Гор.

Стан підросту доволі добрий. Механічні пошкодження абіотичними чинниками спостережено у підросту як ялини, так і горобини, тоді як пошкодження дичиною більшою мірою характерні для горобинового підросту (скушування верхівки пагона). Проте частка цих пошкоджень незначна: механічні – для підросту ялини і горобини становлять, відповідно, 5,9-9,6 та 1,9-2,8%, пошкодження дичиною – до 1% та близько 3%.

Видовий склад трав'яного вкриття подібний на всіх трьох ділянках з перевагою ожики лісової (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin), квасениці звичайної (*Oxalis acetosella* L.), жовтозілля гайового (*Senecio nemorensis* L.) і папоротей – щитників шартрського (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs) та австрійського (*Dryopteris dilatata* subsp. *dilatata* (Hoffm.) A.Gray), безщитників жіночого (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth) та розставленолистого (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz).

Таблиця 4. Кількість підросту на облікових площадках кругових проб (№3) за висотними групами в смерекових пралісах НПП «Верховинський» (шт. на ПП / на 1 га)

Table 4. The density of advance regeneration by height classes in circular sample plots (No. 3) in the primeval spruce forests of Verkhovyna National Nature Park (pcs. per plot / per 1 ha)

Деревна порода	Кругові проби (№3) з висотою підросту 130 см і більше											
	до 0,9 см D _{1,3}		1-1,9 см D _{1,3}		2-2,9 см D _{1,3}		3-3,9 см D _{1,3}		4-4,9 см D _{1,3}		5-5,9 см D _{1,3}	
	без пош-кодж.	з пош-кодж.	без пош-кодж.	з пош-кодж.	без пош-кодж.	з пош-кодж.	без пош-кодж.	з пош-кодж.	без пош-кодж.	з пош-кодж.	без пош-кодж.	з пош-кодж.
Пробна площа №6, Буркутське ПНДВ; кв. 23, вид. 22; 170 р.; 1496 м н.р.м.												
Ялина	1/20	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Горобина	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Разом	1 / 20	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Пробна площа №9, Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 1402 м н.р.м.												
Ялина	10/200	2/40	3/60	1/20	3/60	2/40	3/60	-/-	-/-	-/-	3/60	-/-
Горобина	25/500	6/120	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Разом	35/700	8/160	3/60	1/20	3/60	2/40	3/60	-/-	-/-	-/-	3/60	-/-
Пробна площа №11, Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 1411 м н.р.м.												
Ялина	1/20	1/20	4/80	2/40	3/60	1/20	4/80	1/20	-/-	-/-	2/40	-/-
Горобина	17/340	14/280	2/40	2/40	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Разом	18/360	15/300	6/120	4/80	3/60	1/20	4/80	1/20	-/-	-/-	2/40	-/-
Пробна площа №8, Буркутське ПНДВ; кв. 21, вид. 10; 150 р.; 1462 м н.р.м.												
Ялина	7/140	8/160	9/180	4/80	6/120	5/100	2/40	1/20	3/60	1/20	7/140	1/20
Горобина	5/100	5/100	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Разом	12/240	13/260	9/180	4/80	6/120	5/100	2/40	1/20	3/60	1/20	7/140	1/20

Продовження таблиці 4

Дерева порода	Кругові проби (№3) з висотою підросту 130 см і більше											
	до 0,9 см D _{1,3}		1-1,9 см D _{1,3}		2-2,9 см D _{1,3}		3-3,9 см D _{1,3}		4-4,9 см D _{1,3}		5-5,9 см D _{1,3}	
	без пош- кодж.	з пош- кодж.	без пош- кодж.	з пош- кодж.	без пош- кодж.	з пош- кодж.	без пош- кодж.	з пош- кодж.	без пош- кодж.	з пош- кодж.	без пош- кодж.	з пош- кодж.
Пробна площа №7, Чивчинське ПНДВ; кв. 11, вид. 3; 180 р.; 1502 м н.р.м.												
Ялина	3/60	4/80	9/180	3/60	6/120	– / –	4/80	1/20	2/40	1/20	– / –	– / –
Горо- бина	9/180	3/60	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –
Разом	12/240	7/140	9/180	3/60	6/120	– / –	4/80	1/20	2/40	1/20	– / –	– / –
Пробна площа №10, Буркунське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 120 р.; 1404 м н.р.м.												
Ялина	22/440	6/120	16/320	2/40	21/420	– / –	19/380	1/20	19/380	– / –	7/140	– / –
Горо- бина	42/840	18/360	1/20	6/120	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –	– / –
Разом	64/1280	24/480	17/340	8/160	21/420	– / –	19/380	1/20	19/380	– / –	7/140	– / –

Оригінальним складом рослин вирізняється ПП №11, де видова насиченість є доволі високою за рахунок появи гігрофільних видів у місцях виходу на поверхню численних джерел. Тут відмічені калюжниця болотна (*Caltha palustris* L.), гадючник в'язолистий (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), кропива жабрієлиста (*Urtica galeopsifolia* J.Jacq. ex Blume), осот оманolistий (*Cirsium helenioides* (L.) Hill).

Для всіх ділянок характерною ознакою є добре сформоване мохове вкриття, у якому домінує рунянка гарна (*Polytrichum formosum* Hedw.). Велику частку складають також дікран мітлоподібний (*Dicranum scoparium* Hedw.), ортодікран гірський (*Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske), косостеблик хвилястий (*Plagiomnium undulatum* (Hedw.) T.J. Кор.).

Ділянка смерекового пралісу, де закладена **пробна площа №8**, знаходиться у *фазі старіння*. Відбувається відмирання старих дерев, тому у деревостані є значна кількість великих сухостійних екземплярів – як поодиноких, так і розташованих окремими невеликими групами. Деревя часто з дуплами, повністю або частково без кори, заселені комахами. Поряд з цим, спостережено і свіжі сухостійні екземпляри, процес руйнування яких лише розпочинається. Деревостан характеризується значними за розміром прогалинами, наявна значна кількість лежачих дерев різного ступеня розкладання. За візуальною оцінкою, лежачих дерев помітно більше, ніж стоячого сухостою. На відкритих незадернілих ділянках, особливо на стовбурах дерев IV стадії розкладання, проходить інтенсивний процес природного поновлення. Найбільша кількість ялинового самосіву та підросту зосереджена саме на повалених сильно розкладених деревах.

У межах фази старіння Leibudgut (1993) виділяв ранню фазу, яка відзначається максимальними запасами деревини та пізню – лише близько половини від них. У пізній фазі старіння дерева верхнього ярусу досягають граничного фізіологічного віку, їхній приріст різко знижується, спостерігається часткове відмирання крони. З'являються перші ознаки пошкодження дерев фітопатогенами, деревостан стає уразливим до біотичних та абіотичних чинників, і виявляє загалом тенденцію до розпаду. Однак намет деревостану у фазі старіння ще залишається в основному цілісним. Деревостан на ПП №8 доцільніше віднести до *ранньої фази старіння*, оскільки запаси деревини хоча помітно нижчі, ніж у фазі зрілості, але все ж ще доволі високі. Окрім того, у деревостані поки що відсутні чіткі ознаки його розпаду. За загального запаса деревини в 488 м³·га⁻¹ сухостій складає лише 39 м³·га⁻¹ або 8,7%.

Самосів зосереджений в основному на повалених стовбурах ялини IV стадії розкладання, хоча й трапляється на прогалинах. На окремих гнилих стовбурах кількість його дуже висока. За візуальною оцінкою, густина самосіву сягає 8-10 тис. штук на 1 га. Розташування самосіву на ділянці нерівномірне. Частина самосіву зосереджена на залишках гнилих пеньків. Пошкодження самосіву дикими тваринами відсутнє.

Підросту доволі багато, різної висоти. Як і самосів, він зосереджений в основному на мертвій деревині IV ступеня розкладання (рис. 3). Поряд з цим, значна частина підросту зосереджена безпосередньо на площі виділу – поза межами лежачої розкладеної деревини. Наявність прогалин у лісостані активізує процес природного поновлення у випадку, якщо не відбувається інтенсивного розвитку трав'яного вкриття.



Рис. 3. Підріст *Picea abies* під наметом смерекового пралісу у фазі старіння на ПП №8 (Буркутське ПНДВ; кв. 21, вид. 10; 488 м³·га⁻¹)

Fig. 3. *Picea abies* advance re generation under the canopy of primeval spruce stand in the aging phase in Sample Plot No. 8 (the Burkut Nature Research Department; compartment 21, subcompartment 10; 488 м³·ha⁻¹)

Загальна кількість підросту ялини за обліковими круговими площадками становить 8280 шт. на 1 га, зокрема заввишки 10-39 см – 6480, 40-129 см – 720, більше 130 см – 1080 шт. на 1 га. Частка його за цими висотними групами становить, відповідно, 78,3; 8,7 та 13,0% (див. табл. 3, 4). Тобто, значну перевагу за кількісним показником має дрібний підріст ялини. Частка його дещо менша, ніж у деревостанах оптимальної фази розвитку (78% проти 82-86%), проте все ж залишається досить високою.

Підросту горобини доволі мало (5,9% від його загальної кількості) і він зосереджений у висотних групах 40-129 см (320 шт./га) та 130 см і більше (200 шт./га). Склад підросту – 10Яле + Гор.

Пошкодження підросту перших двох висотних груп незначне. Найбільшу кількість пошкоджених екземплярів спостережено у третій висотній групі (див. табл. 4). При цьому пошкодження виявлено майже у половини облікованих екземплярів. Пошкодження зумовлені в основному падаючими гілками зі старих дерев або падінням самих дерев. Притиснутий до землі падаючими фрагментами з дерев, підріст часто формує викривлені стовбурці з однобічною кроною. Окремі екземпляри, в основному – горобини, пошкоджені дикими тваринами.

Загалом кількісний стан природного поновлення під наметом смерекового пралісу можна оцінити як добрий (II клас якості).

У трав'яному вкритті переважають ожика лісова (*Luzula sylvatica*), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*), щитник шартрський (*Dryopteris carthusiana*), щитник австрійський (*Dryopteris dilatata*), безщитник жіночий

(*Athyrium filix-femina*), безщитник розставленолистий (*Athyrium distentifolium*), підбілик альпійський (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), нечуй-вітер муровий (*Hieracium murorum* L.). Розташування трав'яного вкриття на ділянці рівномірне. Проективне вкриття трав становить 80%.

Пробні площі №7 та №10 закладено на ділянках старовікових деревостанів, які можна охарактеризувати як такі, що знаходяться на межі фаз розпаду і відновлення. У більшості випадків процеси розпаду та поновлення просторово й часово перекриваються або навіть збігаються (Корпел, 1995). Фаза відновлення часто поєднується з фазою розпаду і доволі складно знайти ділянку лісостану, який би відображав характерні риси саме фази відновлення чи фази розпаду у «чистому вигляді».

Для досліджуваних ділянок лісостанів характерне масове відмирання дерев – цілими групами внаслідок старіння та негативної дії абіотичних і біотичних чинників (вітер, сніг, шкідники), що стало причиною утворення вітровальних, сніговальних і буреломних вікон та прогалів. Поява останніх зумовила поліпшення світлового режиму, а, отже, й інтенсифікацію лісовідновного процесу.

Самосів ($h \leq 9$ см) зосереджений в основному на повалених стовбурах, які досягли найвищого ступеня розкладання. Розташування самосіву нерівномірне. На окремих гнилих стовбурах кількість самосіву дуже висока. Загальна кількість самосіву ялини на ПП №7 оцінюється близько 10, на ПП №10 – 10-15 тис. шт. на 1 га (рис. 4).

Хоча обидві пробні площі закладені у частинах деревостанів, яким притаманна подібна фаза розвитку, кількість підросту на ділянках суттєво

різниться. Так, на ПП №7 деревостан розріджений, характеризується значними за площею прогалинами. Висока освітленість ділянки та південно-східна експозиція схилу спровокували сильний розвиток трав'яного вкриття, її задерніння, наслідком чого кількість підросту доволі низька – як ялини, так і горобини (відповідно, 3,7 та 0,72 тис. шт./га). Інтенсивний розвиток трав'яного вкриття, насамперед – ожики лісової (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin), щитників шартрського (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs) та австрійського (*D. dilatata* subsp. *dilatata* (Hoffm.) A.

Gray), безщитників жіночого (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth) та розставленолистого (*A. distentifolium* Tausch ex Opiz) а також кущиків чорниці звичайної (*Vaccinium myrtillus* L.) значною мірою гальмує процес проходження природного поновлення. Окремі ваї безщитників жіночого та розставленолистого сягають довжини більше метра. У зв'язку із задернінням ґрунту дрібний підріст зосереджується в основному на стовбурах повалених сильнорозкладених дерев. В окремих локалітетах кількість підросту на повалених деревах дуже висока (рис. 5).



Рис. 4. Самосів *Picea abies* на сильнорозкладеному ялиновому стовбурі (ПП №7; Чивчинське ПНДВ; кв. 11, вид. 3; 403 м³·га⁻¹)

Fig. 4. *Picea abies* seedlings on a highly decayed spruce log (Sample Plot No. 7; the Chyvchyn Nature Research Department; compartment 11, subcompartment 3; 403 m³·ha⁻¹)

Загальна кількість підросту ялини на ПП №7 за обліковими круговими площадками становить 3700 шт. на 1 га, зокрема, заввишки 10-39 см – 1840, 40-129 см – 1200, більше 130 см – 680 шт. на 1 га. Частка підросту за висотними групами становить, відповідно, 49,5; 32,2 та 18,3%. Хоча найбільша кількість ялинового підросту зосереджена у першій висотній групі, перевага його не така значна, як це було спостережено на ПП № 6, 9, 11 та 8.

Підріст *Sorbus aucuparia* обліковано у всіх трьох висотних групах, де відносна частка її становить 22,2; 44,4 та 33,3%. Отже перевага тут

належить великому підросту, хоча підріст листяного виду у досліджуваному деревостані загалом представлений слабо. Склад підросту – 9Яле1Гор.

Основна і суттєва відмінність смерекового лісостану, де закладено ПП №10, порівняно із ПП №7, полягає у значній кількості великомірного підросту, який формує важкопрохідні зарості. Інтенсивний розвиток підросту зумовлений, насамперед, північним схилом лісової ділянки з доброю забезпеченістю вологою та слабким розвитком трав'яного вкриття. Більшість великомірного підросту (130 см і >) зосереджена безпосередньо на площі виділу – поза межами розкладеної деревини.



Рис. 5. Підріст *Picea abies* під наметом смерекового пралісу у фазі розпаду на ПП №7 (Чивчинське ПНДВ; кв. 11, вид. 3; 403 м³·га⁻¹)

Fig. 5. *Picea abies* advance regeneration under the canopy of primeval spruce stand in the breakdown phase in Sample Plot No. 7 (The Chyvchyn Nature Research Department; compartment 11, subcompartment 3; 403 м³·ha⁻¹)

Загальна кількість ялинового підросту за обліковими круговими площадками становить 11220 шт. на 1 га, в т.ч. заввишки 10-39 см – 6720, 40-129 см – 2240, більше 130 см – 2260 шт. на 1 га (див. табл. 3, 4). Частка підросту ялини за висотними групами становить, відповідно, 59,8; 20,0 та 20,2%. Відносний розподіл підросту подібний до такого на ПП №7, що підтверджує знаходження обох смерекових пралісів у подібній фазі розвитку.

Якщо відносний розподіл ялинового підросту за висотними групами доволі подібний, то кількість підросту на ПП №10 в 3,0 рази більша, ніж на ПП №7 і характеризується добрим станом (II клас якості). Така значна відмінність у кількості підросту між двома смерековими пралісами, які знахо-

дяться у подібній фазі розвитку, може бути зумовлена різним ступенем впливу біотичних та абіотичних чинників серед яких, ймовірно, значну роль відіграла різна експозиція схилів та частка проективного трав'яного вкриття на досліджуваних площах (відповідно, 60 та 90%) (рис. 6).

На ПП №10 обліковано також певну кількість (2940 шт./га) підросту горобини звичайної, зокрема заввишки 10-39 см – 720, 40-129 см – 880, більше 130 см – 1340 шт. на 1 га. Відносна частка підросту становить, відповідно, 24,5; 29,9 та 45,6%. Значна перевага великомірного підросту пояснюється його зосередженням переважно на великих за площею прогалинах, де сформувалися добрі умови освітлення. Склад підросту – 8Ялє2Гор.



Рис. 6. Підріст *Picea abies* під наметом смерекового пралісу у фазі розпаду на ПП №10 (Буркутське ПНДВ; кв. 20, вид. 9; 695 м³·га⁻¹)

Fig. 6. *Picea abies* advance regeneration under the canopy of primeval spruce stand in the decay phase in Sample Plot No. 10 (The Burkut Nature Research Department; compartment 20, subcompartment 9; 695 м³·ha⁻¹)

Стан підросту на пробних площах №7 та №10 загалом добрий. Спостережено незначне пошкодження дрібного і середнього підросту ялини дикими тваринами (6,6 та 2,2%), а також невелику частку механічно пошкодженого середнього (5,4 і 2,1%) та великого (4,9 та 1,6%) підросту.

Механічне пошкодження дрібного (10,9%) і середнього (9,5%) підросту горобини виявлено на ПП №10. Пошкодження підросту дикими тваринами також незначне (4,1%). Пошкодження великомірного підросту горобини найсуттєвіше, і становить, відповідно 8,3 та 16,3%.

Фоновими видами трав'яного вкриття на обох ділянках є ожика лісова (*Luzula sylvatica*), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*), щитники шартрський (*Dryopteris carthusiana*) та австрійський

(*Dryopteris dilatata*), безщитники жіночий (*Athyrium filix-femina*) та розставленолистий (*Athyrium distentifolium*), чорниця звичайна (*Vaccinium myrtillus* L.), підбілик альпійський (*Homogyne alpina*), нечуй-вітер муровий (*Hieracium murorum*). Щитник австрійський локально утворює зарості заввишки більше 1,0 м. Проективне трав'яне вкриття на ПП №7 становить 90, на ПП №10 – близько 60%.

Аналізуючи розподіл підросту ялини за висотними групами під наметом смерекових пралісів, які перебувають на різних фазах розвитку, потрібно відзначити суттєву перевагу дрібного підросту (10-39 см). Проте його частка, ймовірно, певною мірою залежить від фази розвитку пралісового лісостану (рис. 7).

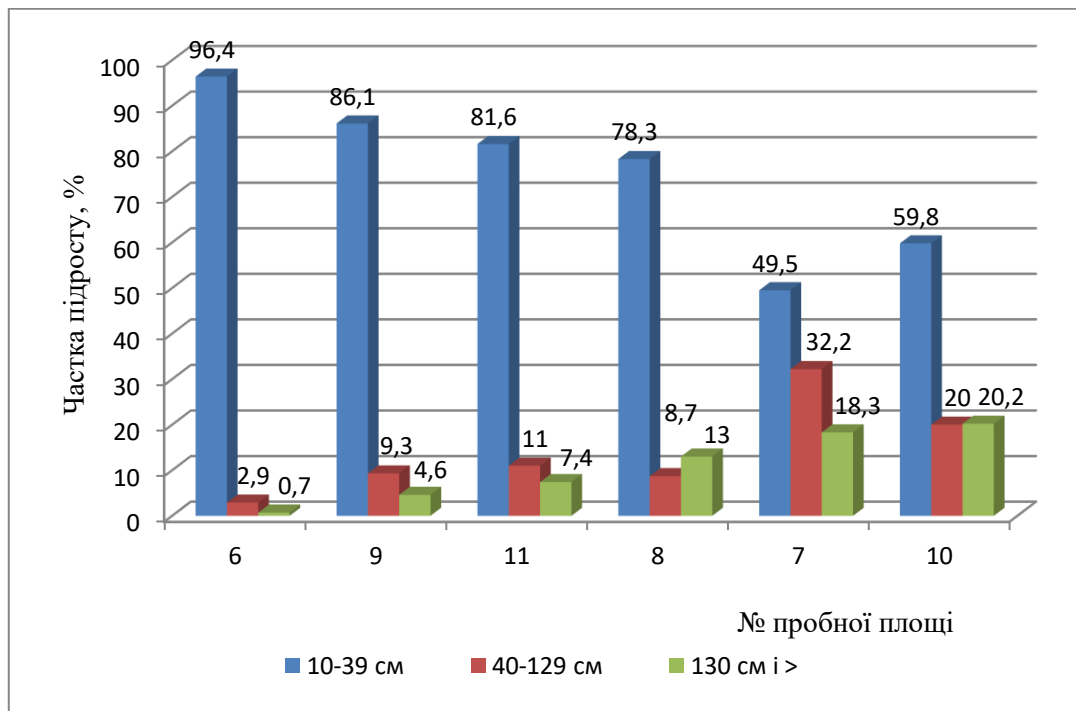


Рис. 7. Розподіл підросту *Picea abies* за висотними групами під наметом смерекових пралісів
Fig. 7. Distribution of *Picea abies* advance regeneration by height classes under the canopy of primeval spruce stands

Так, для лісостанів, що перебувають в оптимальній фазі розвитку, частка дрібного підросту становить 82-96%; для лісостану у фазі старіння вона дещо менша (78%); для лісостанів у фазі розпаду ця частка найменша (50-60%).

Зворотна тенденція притаманна зміні частки середнього підросту (40-129 см) – від 3 до 32% та великого (130 см і >) – від 1 до 20%. Тобто, для смерекових пралісів, що перебувають в оптимальній фазі розвитку, характерна перевага дрібного підросту за мінімальної участі середнього та великого. Для деревостанів у фазі розпаду характерний інший розподіл підросту за висотними групами – частка дрібного підросту становить приблизно половину, а іншу половину формують середній і великий підріст.

Таким чином можна зробити попередній висновок, що зміна співвідношення висотних груп підросту є певним індикатором життєвого циклу смерекового пралісу: переважання дрібного підросту свідчить про оптимальну фазу розвитку, а рівномірне представлення середнього та великого підросту з одночасним зменшенням частки дрібного – про фазу розпаду.

Дискусія (Discussion).

На території НПП «Верховинський» у високогірній зоні Українських Карпат сформувалися клімаксові смерекові угруповання. Ці екосистеми досягли стійкого гомеостазу з екстремальними кліматичними умовами високогір'я. Протягом майже двох століть тут сформувався кінцевий,

стабільний стан рослинності, який перебуває у динамічній рівновазі з довкіллям. Як наслідок, структурний та видовий склад цих угруповань залишається практично інваріантним упродовж значного часового проміжку.

У цьому аспекті розвиток самосіву і підросту під наметом смерекових пралісових угруповань, їхня вікова динаміка, сприяють формуванню різновікової просторової структури старовікових лісостанів, яка підвищує стійкість пралісових екосистем до кліматичних змін, біотичних ушкоджень та стихійних чинників. У смерекових пралісах природне поновлення є основним регулятором їхньої горизонтальної та вертикальної структури, визначаючи формування мозаїчних мікробіотопів і параметрів біорізноманіття.

Встановлено (Чорній, Шпарик, 2025), що під старовіковими смерековими лісостанами формується достатня кількість підросту для наступного успішного природного поновлення деревостанів. Нами також встановлено доволі значну кількість смерекового підросту на пробних площах, які репрезентують оптимальну фазу (5,1-11,6 тис. шт./га), фазу старіння (8,3 тис. шт./га) та фазу розпаду (11,2 тис. шт./га) старовікових лісостанів. Поряд з цим, на окремих ділянках кількість підросту *Picea abies* є низькою і стан поновлення характеризується як незадовільний. Зокрема на ПП №6 обліковано тільки 2,7 (оптимальна фаза), а на ПП №7 (фаза розпаду) – лише 3,7 тис. шт./га молодих рослин. Основні причини полягають у різних експозиціях схилів, різній зволоженості ґрунту, різній інтенсивності розвитку трав'яного покриття.

Актуальний стан пралісових угруповань детермінується не лише особливостями їхнього внутрішнього розвитку, але й комплексною дією на них біотичних та абіотичних природних чинників, навіть за умови відсутності прямого антропогенного втручання. Визначальний вплив на стійкість смерекових пралісів мають два домінантні чинники: *глобальні кліматичні трансформації*, які змінюють лісорослинні умови та потенційно спричиняють зміну породного складу лісостанів (Jump, Hunt, & Peñuelas, 2006; Дідух, Чорней, Буджак, 2016; Shukla et al., 2019; Шпарик, Криницький, Дебринюк, 2020), а також *стихійні природні явища* (вітровали, буреломи, сніголами), що здатні зруйнувати ярусну структуру пралісових угруповань (насамперед – смерекових) на значних територіях (Калуцький, Олійник, 2007; Janda et al., 2014; Ю. Шпарик, Вітер, В. Шпарик, 2020).

Еколого-лісівничі дослідження констатують значний ризик впливу кліматичних змін на природні біогеоценози, включаючи смерекові пралісові угруповання. Порівняльний аналіз флористичного покриву показує, що лісові екосистеми демонструють найнижчу швидкість адаптації до кліматичних

флуктуацій. Основними чинниками, які посилюють екологічний стрес, є потепління та зменшення кількості атмосферних опадів, що потенційно призведе до скорочення чи повного випадіння з ценозу слабо адаптованих видів з вузькою екологічною амплітудою, таких як *Picea abies*. Ці процеси ініціюють зміну меж ареалів основних лісотвірних деревних видів, що, своєю чергою, потягне за собою модифікацію структурних характеристик лісових екосистем та їхньої біологічної продуктивності (Jump et al., 2006; Cannone, Sgrobat, & Guglielmin, 2007; Дідух та ін., 2016; Shukla et al., 2019).

Процеси старіння і розпаду є характерними для будь-якої живої природної екосистеми, однак їхнім продовженням є настання процесів відновлення. Для пралісових угруповань процеси старіння і розпаду деревостану є своєрідним стимулятором запускання відновних процесів у природній екосистемі. З цього погляду, нагромадження сухостою у смерекових пралісах є результатом поєднання глобальних кліматичних змін та природної динаміки старовікових лісостанів, зокрема тих, що знаходяться у фазах старіння і розпаду. Потрібно констатувати, що процеси глобального потепління в сучасний період є небезпечними для стабільного функціонування біосфери, зокрема і пралісових угруповань, насамперед – смерекових (Дебринюк, 2011; Shukla et al., 2019; Шпарик та ін., 2020).

Впродовж 2010-2019 рр. кліматопо Карпатського регіону стали теплішими і сухішими на один, а часто – і на два класи гігротопу. Зміна суми активних температур теж має чіткий тренд до збільшення за даними всіх метеостанцій – від 16% на рівнині і до 36% – у гірських умовах. Відповідно зростає тривалість вегетаційного періоду, що є вагомою причиною змін у складі рослинних субформацій і формацій. Кліматичні зміни призвели до змін у площі природного поширення головних деревних видів Карпатського регіону, насамперед – *Picea abies*, яка різко зменшила площу свого природного зростання, тоді як інші деревні види (*Fagus sylvatica* L., *Abies alba* Mill.) її розширили (Шпарик та ін., 2020). З продовженням кліматичних змін склад рослинних субформацій буде і надалі змінюватися природним шляхом. І хоча на висотах 1300-1500 м н.р.м. зміни клімату не так яскраво виражені, як у середньо- та нижньогірському поясах Українських Карпат, їхній негативний вплив все ж відчутно позначиться на біотичній стійкості ялини європейської.

Вище зазначено, що процес природного поновлення найкраще вивчено у букових пралісах (Парпан, Стойко, 1999; Commarmot, Brändli, Hamor, Lavnyy, 2013; Манько та ін., 2019 та ін.). На відміну від букових, особливості природного поновлення у карпатських смерекових пралісах вивчено недостатньо. Таку

ситуацію можна пояснити тим, що букові праліси внесено у світову спадщину ЮНЕСКО, і тому існує підвищена цікавість до їх вивчення, тоді як смерекові пралісові угруповання поширені значно рідше і тому є менш відомими.

За результатами досліджень (Устименко та ін., 2012) природне поновлення у пралісах *Fagus sylvatica* цілком задовільне, а у вікнах намету формується дуже рясний його підріст. Задовільним є підріст явора, ялиці та ялини, проте у фазі дорослих дерев трапляються лише поодинокі екземпляри цих деревних порід через фітоценотичні особливості формування таких лісів.

За даними Ю.С. Шпарика та ін. (2021) кількість підросту змінюється у значних межах (від 1 тис. шт.·га⁻¹ в ялиново-буково-ялицевому квазіпралісі до 108 тис. шт.·га⁻¹ – в буковому квазіпралісі), а видовий склад підросту відповідає типам лісу. Більшість об'єктів моніторингу за кількістю підросту знаходяться в діапазоні 5-20 тис. шт.·га⁻¹, що, на думку дослідників, є достатнім для подальшого успішного проходження процесу природного поновлення.

Хоча наведені дані стосуються квазіпралісів, отримані нами дані щодо кількості ялинового підросту у смерекових пралісових угрупованнях помітно менші (3,7-11,6 тис. шт.·га⁻¹). Основні чинники впливу на процес природного поновлення – висота над рівнем моря, фаза розвитку пралісу, ступінь розвитку трав'яного вкриття, ступінь зволоження та експозиція схилу.

За результатами досліджень Ю.С. Шпарика та ін. (2021), кількість підросту за висотними групами на чотирьох об'єктах моніторингу відповідає класичному для пралісів розподілу – переважає дрібний (10-30) і середній (30-130) підріст, а кількість великого (130-300) і дуже великого (вище 300 см) підросту незначна. Незважаючи на відмінності у використанні методики

щодо виділення висотних груп підросту, отримані нами дані засвідчують, що розподіл частки підросту за висотними групами доцільно ув'язувати з фазою розвитку пралісового угруповання: якщо у фазі пристигання частка дрібного підросту становить 82-96%, то у фазі розпаду – лише 60%.

Низький рівень освітленості під наметом букових пралісів і наявність товстого шару підстилки не сприяє розвитку трав'яного вкриття, флористичний склад якого є доволі бідним. Одним із чинників, що зумовлюють пригнічення розвитку трав'яного ярусу, є також конкуренція з боку кореневої системи бука, яка у гірських умовах локалізована в одному ґрунтовому горизонті з підземними вегетативними органами трав'яних рослин (Устименко та ін., 2012).

На відміну від букових, у смерекових пралісах добре розвинуте трав'яне вкриття, чому сприяє нерівномірне змикання крон дерев, особливо у фазах старіння та розпаду. Переважає *Vaccinium myrtillus*, яка займає в середньому 50-60% площі досліджених пралісових угруповань. Окрім чорниці, трапляються ожика лісова (*Luzula sylvatica*), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*), щитник шартрський (*Dryopteris carthusiana*), щитник австрійський (*Dryopteris dilatata*), безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina*), безщитник розставленолистий (*Athyrium distentifolium*), підбілик альпійський (*Homogyne alpina*), нечуйвітер муровий (*Hieracium murorum*) та ін. Особливо рясне трав'яне вкриття формується в межах вікон і прогалів.

Під час досліджень смерекових пралісів у Чивчино-Гринявських горах виявлено цікаве явище – процес експансії *Picea abies* у пракиволісся сосни гірської (*Pinus mugo* Turta), що призводить до порушення стабільності історично сформованої верхньої межі лісу (рис. 8).

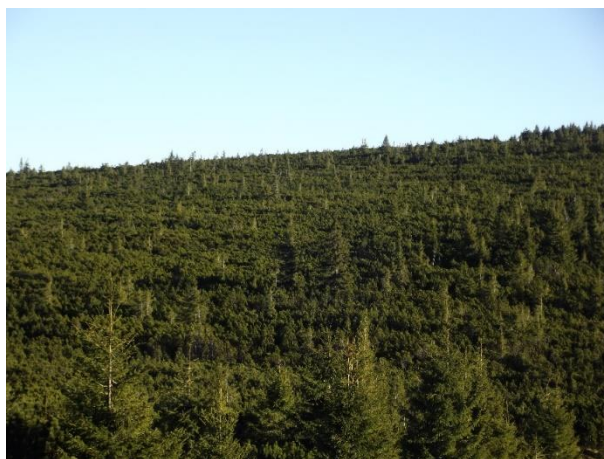


Рис. 8. Ялина європейська серед криволісся сосни гірської (Прикордонне ПНДВ; вигляд на північно-західний схил гори Палениця)

Fig. 8. Norway spruce among mountain pine krummholz (The Prykordonne Nature Research Department; view of the north-western slope of Mount Palenitsia)

Трансформація структури високогірних біогеоценозів відбувається під впливом глобальних кліматичних змін, які зумовлюють зміщення еко-тону «ліс – альпійське криволісся». Завдяки анемохорії та формуванню сприятливого мікроклімату в межах ценозів сосни гірської, сосни ялини успішно адаптуються та вегетують вище традиційної межі лісу. Зазначене явище спричиняє формування унікальної перехідної природної формації – поєднання субальпійського криволісся з елементами рідколісся. Така сукцесійна зміна рослинного покриву свідчить про глибоку перебудову екосистем високогір'я та потребує подальшого детального моніторингу й поглибленого вивчення для прогнозування майбутньої динаміки біорізноманіття в Чивчино-Гринявських горах.

У наукових роботах часто розглядають питання щодо пошуку шляхів ефективного збереження пралісів. Так, на думку В.В. Лавного (2008), у сучасних умовах найдосконалішою формою збереження цінних природних комплексів, насамперед – пралісових угруповань, є їхнє заповідання. Саме природоохоронні території відіграють провідну роль у реалізації ідеї сталого розвитку та збереження біорізноманіття. Тому найнадійнішу охорону пралісових екосистем можна забезпечити саме на території природно-заповідного фонду (Манько та ін., 2019).

Потрібно зазначити, що всі ділянки зі смерековими пралісами в НПП «Верховинський» віднесено до заповідної зони. Однак, на думку С.М. Стойка (2002), для підвищення надійної охорони пралісів в системі природно-заповідного фонду потрібно виділити спеціальну категорію – «пралісовий резерват». Ймовірно, така пропозиція є слушною у випадку, коли до «пралісового резервату» відносити лише ті частини пралісів, які на сьогодні виявляють високу стійкість до негативного впливу різних абіотичних та біотичних чинників, а також до опосередкованих антропогенних впливів.

Висновки (Conclusions).

1. Самосів *Picea abies* під наметом досліджених смерекових пралісових угруповань зосереджений в основному на лежачих стовбурах дерев IV стадії розкладання. Його кількість змінюється, залежно від фази розвитку пралісового угруповання та низки абіотичних чинників, наближено у таких межах: 1-8 (оптимальна фаза), 10-12 (фаза старіння), 10-15 (фаза розпаду) тис. шт. на 1 га.

2. Тенденція щодо кількості підросту зі зміною фази розвитку деревостану прослідковується слабо: 2,74-11,62; 8,28; 3,70-11,22 тис. шт./га. Основна причина значної варіабельності кількості підросту на ділянках полягає у різній інтенсивності розвитку трав'яного вкриття, чому

сприяє добра освітленість ділянок внаслідок появи значних за площею прогалів. Як і самосів, підріст в основному зосереджений на лежачих стовбурах IV стадії розкладання і від обсягу останніх значною мірою залежить успішність проходження процесу природного поновлення деревних видів.

3. На відміну від кількісного показника, відносна частка зміни підросту зі зміною фаз розвитку смерекових лісостанів прослідковується доволі чітко. Для деревостанів, що перебувають в оптимальній фазі, частка дрібного підросту становить 82-96%; для деревостану у фазі старіння вона дещо менша (78%); для деревостанів у фазі розпаду ця частка найменша (50-60%). Зворотна тенденція притаманна зміні частки середнього підросту – від 3 до 32% та великого – від 1 до 20%. Тобто, деревостанам оптимальної фази розвитку притаманна перевага дрібного підросту за мінімальної участі середнього та великого. Під наметом деревостанів, що перебувають у фазі розпаду, частка дрібного підросту становить приблизно половину, а іншу половину формують середній і великий підріст.

4. Зіставлення структури підросту за висотними групами чітко засвідчує фазові відмінності: деревостани оптимальної фази розвитку характеризуються домінуванням дрібного підросту, тоді як у фазі розпаду спостережено доволі збалансований розподіл усіх висотних груп за суттєвого збільшення частки середнього та великого підросту.

5. Поряд з підростом *Picea abies*, під наметом смерекових пралісів трапляється підріст *Sorbus aucuparia*, кількість якого відзначається значною варіабельністю. Нами не встановлено певної тенденції щодо зміни кількості підросту горобини у зв'язку зі зміною фази розвитку деревостану: 3,1 і 4,3 тис. шт./га (21 і 45%) – в оптимальній фазі; 0,5 тис. шт./га (6%) – у фазі старіння; 0,7 і 2,9 тис. шт./га (16 і 21%) – у фазі розпаду. Причини такої варіабельності можуть полягати у специфіці екологічної ролі деревного виду, стратегії його поширення, специфіці мікрорельєфу пробних площ.

6. Стан підросту доволі добрий. Механічні пошкодження абіотичними чинниками зафіксовано у підросту як ялини, так і горобини, тоді як пошкодження дикими тваринами більшою мірою характерні для горобинового підросту (скушування верхівки пагона). Проте частка цих пошкоджень незначна: механічні – для підросту ялини і горобини становлять, відповідно, 2,1-9,6 та 1,9-10,9%, пошкодження дикими тваринами – 0,5-6,6% та близько 3%. Виняток становить ПП №10, де зафіксовано найбільше пошкодження великомірному підросту горобини абіотичними чинниками та дичиною, відповідно, 8,3 та 16,3%.

7. Незважаючи на негативний вплив низки абіотичних чинників, зокрема зміни клімату, можна констатувати, що під наметом смерекових пралісів НПП «Верховинський» в умовах відсутності безпосереднього антропогенного впливу відбувається інтенсивний процес природного поновлення *Picea abies*, що свідчить про саморегульованість пралісових екосистем та важливість їхнього збереження як еталонних об'єктів для лісівничої науки.

Подяка (Acknowledgments).

Автори статті вдячні інспекторам з охорони ПЗФ Буркутського ПНДВ Шикману Сергію Івановичу, Курильчуку Івану Юрійовичу, Федорчаку Івану Миколайовичу та інспектору з охорони ПЗФ Чивчинського ПНДВ Пецею Олексію Петровичу за їхню вагомую допомогу у проведенні польових досліджень. Автори статті також висловлюють вдячність доктору біологічних наук, професору НЛТУ України Сороці Мирославі Іванівні за допомогу у визначенні видового складу трав'яного та мохового вкриття.

Конфлікт інтересів (Conflicts of Interest).

Автори заявляють про відсутність у них відомих конкуруючих фінансових інтересів чи особистих зв'язків, які могли б вплинути на результати, представлені у цій статті.

Список літератури (References)

- Cannone, N., Sgrobat, S., & Guglielmin, M. (2007). Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(7), 360–364. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[360:UIOCCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[360:UIOCCO]2.0.CO;2)
- Chernyavskyy, M. V. (1999). Primeval beech forests as standards of the future forests of the Ukrainian Carpathians. *Scientific Bulletin of Ukrainian State Forestry University: Biodiversity Research, Conservation and Enrichment*, 99, 173–179. [Чернявський, М. В. (1999). Букові праліси як еталони лісів майбутнього Українських Карпат. *Науковий вісник УкрДЛТУ: дослідження, охорона та збагачення біорізноманіття*, 99, 173–179.] (in Ukrainian)
- Chornij, M., & Shparyk, Y. (2025). Primeval and quasi-primeval forests of the Carpathian National Nature Park: Diversity, dynamics, management. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 28, 99–111. doi.org/10.15421/412508 [Чорній, М. С., Шпарик, Ю. С. (2025). Праліси і квазіпраліси Карпатського національного природного парку: різноманіття, динаміка, менеджмент. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 28, 99–111.] (in Ukrainian)
- Commarmot, B., Brändli, U.-B., Hamor, F., & Lavnyy, V. (2013). *Inventory of the largest primeval beech forest in Europe*. WSL. https://www.researchgate.net/publication/329019447_Inventory_of_the_largest_primeval_beech_forest_in_Europe_A_Swiss-Ukrainian_scientific_adventure
- Commarmot, B., & Hamor, F. D. (2005). *Natural forests in the temperate zone of Europe: Values and utilisation*. Swiss Federal Research Institute WSL.
- Debryniuk, Iu. M. (2011). Dieback of the spruce forests: Causes and consequences. *Scientific Bulletin of the Ukrainian State Forestry University*, 21(16), 32–38. nltu.edu.ua/nv/Archive/2011/21_16/index21_16.htm [Дебрінюк, Ю. М. (2011). Відмирання ялинових лісів: причини та наслідки. *Науковий вісник Українського державного лісотехнічного університету*, 21(16), 32–38.] (in Ukrainian)
- Debryniuk, V. Y., Matsapiak, L. F., Nechai, M. M., Zelenchuk, Ya. I., Kolyazhin, I. I., Lavnyy, V. V., ... Debryniuk, Iu. M. (2025). Forest-mensurational characteristics of *Picea abies* (L.) Karst. forest stands in the primeval forest groups of the Chyvhyno-Hryniavsky Mountains of the Verkhovynskyi National Nature Park. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 28, 157–188. <https://doi.org/10.15421/412513> [Дебрінюк, В. Ю., Мацап'як, Л. Ф., Нечай, М. М., Зеленчук, Я. І., Коляджин, І. І., Лавний, В. В., Миклуш, С. І., Сорока, М. І., Дебрінюк, Ю. М. (2025). Лісівничо-таксаційна характеристика лісостанів *Picea abies* (L.) Karst. у пралісових угрупованнях Чивчино-Гринявських гір НПП «Верховинський». *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 28, 157–188.] (in Ukrainian)
- Didukh, J. P., Chorney, I. I., & Budzhak, V. V. (2016). *Climatogenic changes in the plant world of the Ukrainian Carpathians*. Druk Art. [Дідух, Я. П., Чорней, І. І., Буджак, В. В. (2016). *Кліматогенні зміни в рослинному світі Українських Карпат*. Чернівці: Друк Арт. 280 с.] (in Ukrainian)
- Forest inventory sample plots. Establishing method. (2006). Corporate standard 02.02-37-476:2006. Ministry of Agrarian Policy of Ukraine. [Площі пробні лісовпорядні. Метод закладання. (2006). СОУ 02.02-37-476:2006. [Чинний від 2007-05-01]. Київ: Мінагрополітики України.] (in Ukrainian)
- Gamor, F. D., Dovganych, Y. O., Pokynchereda, V. F., Sukharyuk, D. D., Bundziak, Y. Y., Berkela, Y. Yu., ... Kabal, M. V. (2008). *The primeval forests of Transcarpathia: Inventory and management*. Carpathian Biosphere Reserve. [Гамор, Ф. Д., Довганич, Я. О., Покин'череда, В. Ф., Сухарюк, Д. Д., Бундзяк, Й. Й., Беркела, Ю. Ю., ... Кабаль, М. В. (2008). *Праліси Закарпаття. Інвентаризація та менеджмент*. Рахів:

- Карпатський біосферний заповідник. 86 с.] (in Ukrainian)
- Golubets, M. A. (1978). *Spruce forests of the Ukrainian Carpathians*. Naukova dumka. [Голубець, М. А. (1978). *Ельники Українських Карпат*. Київ: Наукова думка. 262 с.] (in Russian)
- Instruction on design, technical acceptance, accounting and quality assessment of forestry objects. (2010). State Committee of the State Forest Service of Ukraine. http://online.budstandart.com/ua/catalog/doc-page.html?id_doc=62052 [Інструкція з проектування, технічного приймання, обліку та оцінки якості лісокультурних об'єктів. (2010). Київ: Державний комітет лісового господарства України. 74 с.] (in Ukrainian)
- Janda, P., Svoboda, M., Baše, R., Čada, V., Lynn, J., & Peck, J. E. (2014). Three hundred years of spatio-temporal development in a primary mountain Norway spruce stand in the Bohemian Forest, central Europe. *Forest Ecology and Management*, 330, 304–311. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.041>
- Jump, A. S., Hunt, J. M., & Peñuelas, J. (2006). Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. *Global Change Biology*, 12, 2163–2174. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01250.x>
- Kalutsky, I. F., & Oliynyk, V. S. (2007). *Natural disturbance in the mountain and forest conditions of the Ukrainian Carpathians (windthrow, floods, soil erosion)*. Kamula. [Калуцький, І. Ф., Олійник, В. С. (2007). *Стихійні явища в гірсько-лісових умовах Українських Карпат (вітровали, наводки, ерозія ґрунту)*. Львів: Камула. 240 с.] (in Ukrainian)
- Lavnyy, V. (2008). Strategy of environmental protection management of primeval forest ecosystems in the Ukrainian Carpathians. *Green Carpathians*, 1–2, 33–35. <http://cbr.nature.org.ua/zk/zk2008.pdf> [Лавний, В. (2008). Стратегія природоохоронного менеджменту пралісових екосистем в Українських Карпатах. *Зелені Карпати*, 1–2, 33–35.] (in Ukrainian)
- Leibudgut, H. (1993). *European primeval forests: A guide to near-natural forestry*. Haupt. https://books.google.com.ua/books/about/Europ%C3%A4ische_Urw%C3%A4lder.html?id=tPV7PQAACA&redir_esc=y [Leibudgut, H. (1993). *Europäische Urwälder: Wegweiser zur naturnahen Waldwirtschaft*. Bern; Stuttgart; Wien: Haupt.] (in German)
- Manko, A., Voitkiv, P., & Nakonechnyi, Y. (2019). Virgin forests as an environmental, educational, and scientific object of the Ukrainian Carpathians. *Bulletin of the Lviv University: Series Geography*, 53, 210–219. <http://dx.doi.org/10.30970/vgg.2019.53.10668> [Манько, А., Войтків, П., Наконечний, Ю. (2019). Праліси як еколого-освітній і науково-пізнавальний об'єкт Українських Карпат. *Вісник Львівського університету: Серія географічна*, 53, 210–219.] (in Ukrainian)
- Myklush, S. I., Debrynyuk, Y. M., Zayachuk, V. Ya., Kramarets, V. O., Krynytskyi, H. T., Mazepa, V. G., ... Chaskovskyi, O. G. (2022). *Fundamentals of forestry*. Galician Publishing Union. https://manusbook.com/9097_Basics_Forestry/index.html [Основи лісогосподарювання / С. І. Миклуш, Ю. М. Дебринюк, В. Я. Заячук, В. О. Крамарець, Г. Т. Криницький, В. Г. Мазепа, О. Б. Михайлів, Л. С. Осадчук, М. І. Сорока, О. Г. Часковський; за ред. проф. Ю. М. Дебринюка. Львів: Галицька видавнича спілка, 2022. 824 с.] (in Ukrainian)
- Parpan, V. I., & Stoyko, S. M. (1999). Beech primeval forests of the Ukrainian Carpathians: Protection and cenotic structure. *Scientific Notes of the Institute of Ethnology of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 4, 81–86. [Парпан, В. І., Стойко, С. М. (1999). Букові праліси Українських Карпат: охорона та ценотична структура. *Наукові записки Інституту народознавства НАН України*, 4, 81–86.] (in Ukrainian)
- Shparyk, Y. S., Krynytskyi, H. T., & Debryniuk, Iu. M. (2020). Trends of dynamics in the site conditions types and species composition of the forest stands in the Ukrainian Carpathians caused by climate changes. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 20, 82–92. <https://doi.org/10.15421/412008> [Шпарик, Ю. С., Криницький, Г. Т., Дебринюк, Ю. М. (2020). Тенденції динаміки типів лісорослинних умов і породного складу деревостанів Українських Карпат у зв'язку зі змінами клімату. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 20, 82–92.] (in Ukrainian)
- Shparyk, Y. S., Losyuk, V. P., & Plyha, A. V. (2021). The state and structure of virgin forests in the Ukrainian Carpathians according to the monitoring results. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 22, 77–88. <https://doi.org/10.15421/412106> [Шпарик, Ю. С., Лосюк, В. П., Плига, А. В. (2021). Стан і структура пралісів Українських Карпат за результатами моніторингу. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 22, 77–88.] (in Ukrainian)
- Shparyk, Y., Viter, R., & Shparyk, V. (2020). Structural changes of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) virgin forest in the context of climate-smart forestry. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 11(1), 87–97.

- <https://doi.org/10.31548/forest2020.01.087>
[Шпарик, Ю. С., Вітер, Р. І., Шпарик, В. Ю. (2020). Структурні зміни букового (*Fagus sylvatica* L.) пралісу в контексті кліматично орієнтованого лісівництва. *Український журнал лісівництва та деревинознавства*, 11(1), 87–97.] (in Ukrainian)
- Shukla, P. R., Skea, J., Slade, R., van Diemen, R., Haughey, E., Malley, J., Pathak, M., & Portugal Pereira, J. (Eds.). (2019). Technical summary. In *Climate change and land: An IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*.
https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/4/2019/11/03_Technical-Summary-TS.pdf
- Stoyko, S. M. (2013). Beech primeval forests of the Carpathians as an object of the World Heritage List. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 11, 17–24.
<http://fasu.nltu.edu.ua/index.php/nplanu/article/view/320/240>
[Стойко, С. М. (2013). Букові праліси Карпат як об'єкт світової природної спадщини ЮНЕСКО. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 11, 17–24.] (in Ukrainian)
- Stoyko, S. M. (2002). Primeval forest ecosystems of Ukraine, their multifaceted importance and protection. *Forestry Academy of Sciences of Ukraine: Scientific Works*, 1, 27–31.
[Стойко, С. М. (2002). Пралісові екосистеми України, їх багатогранне значення та охорона. *Лісівнича академія наук України: Наукові праці*, 1, 27–31.] (in Ukrainian)
- Sukharyuk, D. D. (2006). Beech primeval forests of the Carpathian Biosphere Reserve: Distribution, cenotic structure, and monitoring. *Scientific Bulletin of Uzhgorod University: Biological Series*, 19, 91–95.
<https://dspace.uzhnu.edu.ua/jspui/bitstream/lib/pdf>
[Сухарюк, Д. Д. (2006). Букові праліси Карпатського біосферного заповідника (поширення, центична структура, та моніторинг). *Науковий вісник Ужгородського університету: Серія біологічна*, 19, 91–95.] (in Ukrainian)
- Štefan, K. (1995). *The primeval forests of the Western Carpathians*. G. Fischer.
[Štefan, K. (1995). *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart; Jena; New York: G. Fischer.] (in German)
- Ustymenko, P. M., Dubyna, D. V., Ziman, S. M., Tjukh, Y. Y., & Derbak, M. Y. (2012). Primeval beech forests in the territory of the Synevyr National Nature Park: State and prospects. *Black Sea Botanical Journal*, 8(4), 354–361.
https://geobot.org.ua/files/publication/466/chbj_2012_8_4_3.pdf
[Устименко, П. М., Дубина, Д. В., Зиман, С. М., Тюх, Ю. Ю., Дербак, М. Ю. (2012). Букові праліси національного природного парку «Синевир»: стан та перспективи. *Чорноморський ботанічний журнал*, 8(4), 354–361.] (in Ukrainian)

Assessment of Natural Regeneration in Primeval Forest Communities of *Picea abies* (L.) Karst. in the Verkhovyna National Nature Park

V. Debryniuk¹, L. Matzapyak², M. Nechai³, I. Koliadzhyn⁴, V. Lavnyy⁵

Despite the negative impact of a range of abiotic factors, in particular climate change, an intensive process of natural regeneration of *Picea abies* (L.) Karst.

is taking place under the canopy of old-growth spruce forest stands of the Verkhovyna National Nature Park in the absence of direct anthropogenic influence. This

¹ Vasyl Debryniuk – post graduate student at the Department of Forestry. Ukrainian National Forestry University, 103 General Chuprinka St., Lviv, 79057, Ukraine. E-mail: v.debryniuk@nltu.edu.ua ORCID: <http://orcid.org/0009-0005-3522-2652>. Research supervisor – Doctor of Agricultural Sciences, Professor Vasyl Lavnyy

² Liudmyla Matzapyak – Head of the Research Department of the National Nature Park “Verkhovynskyi”, the village of Verkhniy Yaseniv, Verkhovyna district, Ivano-Frankivsk region, 78712, Ukraine. E-mail: nppverhovuna@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0003-9862-0151>

³ Mykhailo Nechai – Director of the National Nature Park “Verkhovynskyi”, the village of Verkhniy Yaseniv, Verkhovyna district, Ivano-Frankivsk region, 78712, Ukraine. E-mail: nppverhovuna@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-4479-2307>

⁴ Ivan Koliadzhyn – civil defense specialist, metrology engineer of the Municipal Non-Profit Enterprise “Verkhovyna Multi-Profile Hospital” of the Verkhovyna Village Council, the village of Verkhovyna, Ivano-Frankivsk region, 78701, Ukraine. E-mail: ivan_ko@i.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6790-7051>

⁵ Vasyl Lavnyy – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Vice-rector for scientific work. Ukrainian National Forestry University, 103 General Chuprinka St., Lviv, 79057, Ukraine. E-mail: lavnyy@gmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2069-9026>. Head of the project on the study of primeval forests.

indicates the self-regulating capacity of primeval forest ecosystems as reference natural objects.

Natural regeneration of *Picea abies* under the canopy of the studied old-growth spruce forest stands is mainly concentrated on fallen tree trunks at stage IV of decomposition. Its abundance varies depending on the developmental phase of the primeval forest community and a range of abiotic factors, approximately within the following limits: 1–8 (optimal phase), 10–12 (senescent (aging) phase), and 10–15 (decay phase) thousand individuals per hectare.

The trend in the abundance of advance regeneration with changes in the developmental phase of the stand is weakly expressed: 2.74–11.62, 8.28, and 3.70–11.22 thousand individuals per hectare, respectively. The main cause of the considerable variability in the amount of advance regeneration among plots is the varying intensity of herbaceous cover development. Herbaceous cover development is facilitated by good site illumination resulting from the formation of large canopy gaps. Similar to seedlings, advance regeneration (saplings) is mainly concentrated on fallen tree trunks at stage IV of decomposition. The success of the natural regeneration process largely depends on the volume of such coarse woody debris.

In contrast to the quantitative indicator, the relative proportion of changes in advance regeneration across different phases of forest stand development is traced quite clearly. In stands in the optimal developmental phase, the proportion of small-sized advance regeneration accounts for 82–96%; in stands in the senescent phase it is slightly lower (78%); while in stands in the decay phase this proportion is the lowest (50–60%). A reverse trend is observed for the proportion of medium-sized advance regeneration, which increases from 3 to 32%, and large-sized advance regeneration - from 1 to 20%. Thus, stands in the optimal developmental phase are characterized by the dominance of small-sized advance regeneration with minimal contributions from medium- and large-sized individuals. Under the canopy of stands in the decay phase, small-sized advance regeneration comprises approximately half of the total, while the remaining half is formed by medium- and large-sized advance regeneration.

A comparison of the structure of advance regeneration by height classes clearly demonstrates phase-related differences. Forest stands in the optimal de-

velopmental phase are characterized by the dominance of small-sized advance regeneration, whereas in the decay phase a relatively balanced distribution among all height classes is observed, accompanied by a substantial increase in the proportion of medium- and large-sized advance regeneration.

Alongside the advance regeneration of *Picea abies*, advance regeneration of *Sorbus aucuparia* L. also occurs under the canopy of primeval spruce forest stands, with its abundance exhibiting considerable variability. No clear trend in changes in rowan advance regeneration abundance in relation to stand developmental phases was identified: 3.1 and 4.3 thousand individuals per hectare (21 and 45%) in the optimal phase; 0.5 thousand individuals per hectare (6%) in the senescent phase; and 0.7 and 2.9 thousand individuals per hectare (16 and 21%) in the decay phase. Such variability may be attributed to the specific ecological role of the species, its dispersal strategy, and microrelief heterogeneity of the sample plots.

A fairly good condition of advance regeneration was recorded. Mechanical damage caused by abiotic factors was observed in the advance regeneration of both spruce and rowan, whereas damage caused by wild animals was more characteristic of rowan advance regeneration, primarily in the form of browsing of the terminal shoot. However, the proportion of such damage was low. Mechanical damage to spruce and rowan advance regeneration accounted for 2.1–9.6% and 1.9–10.9%, respectively, while damage caused by wild animals amounted to 0.5–6.6% and approximately 3%, respectively. An exception was sample plot No. 10, where the highest levels of damage to large-sized rowan advance regeneration caused by abiotic factors and wild animals were recorded, amounting to 8.3% and 16.3%, respectively.

Despite the negative impact of a number of abiotic factors, in particular climate change, it can be stated that an intensive process of natural regeneration of *Picea abies* is occurring under the canopy of primeval spruce forest stands in the absence of direct anthropogenic influence. This finding demonstrates the self-regulating capacity of primeval forest ecosystems and highlights the importance of their conservation as reference objects for forestry science.

Key words: forest stand; developmental stages; coarse woody debris; seedling regeneration; sapling layer; height classes; herbaceous cover.