



<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.36930/412604>
Article received 2025.10.06
Article revised 2026.02.27
Article accepted 2026.03.19
Article published 2026.05.22

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

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

В.Ю. Дебринюк¹, М.М. Нечай², І.І. Коляджин³, В.В. Лавний⁴, Ю.М. Дебринюк⁵

Досліджені ялинові лісостани характеризуються природним походженням, різновіковістю, наявністю дерев на межі фізіологічного розвитку, наявністю самосіву і підросту, лежачої мертвої деревини усіх стадій розкладання, відсутністю антропогенного впливу, тобто мають усі ознаки приналежності до пралісових угруповань. Запас деревини ростучих дерев на ділянці, що представляє ранню фазу старіння, становить 588, пізню фазу старіння – 596, початкову фазу розпаду – 545 м³·га⁻¹. Запас сухостою становить, відповідно, 24, 70 та 121 м³·га⁻¹. Досліджені деревостани триярусні.

Кількість підросту змінюється у значних межах і залежить загалом від фази розвитку деревостану: 5,1 (рання фаза старіння), 13,9 (пізня фаза старіння), 15,1 (початкова фаза розпаду) тис. шт./га. Окрім фази розвитку деревостану, причиною значної варіабельності кількості підросту на ділянках є різна інтенсивність розвитку трав'яного вкриття, яка залежить від ступеня зімкнутості намету та інтенсивності освітлення лісової ділянки.

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: <http://orcid.org/0009-0005-3522-2652>. Науковий керівник – доктор сільськогосподарських наук, професор Лавний Василь Володимирович

² 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>

³ Коляджин Іван Ігорович – фахівець з цивільного захисту, інженер з метрології Комунального некомерційного підприємства «Верховинська багатопрофільна 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>

⁴ 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: lavnyu@gmail.com ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2069-9026> Керівник наукового проекту з дослідження пралісів.

⁵ Дебринюк Юрій Михайлович – академік Лісівничої академії наук України, академік-секретар ЛАН України, доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри лісових культур і лісової селекції. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. E-mail: debrynuk_ju@ukr.net ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0994-349X>

Зі зміною фази розвитку деревостану прослідковується певна тенденція у висотній структурі підросту. Так, у напрямі зміни фази розвитку деревостану – рання фаза старіння → пізня фаза старіння → початкова фаза розпаду частка дрібного підросту (10-39 см) збільшується (38,5; 76,4; 87,6%), тоді як частка середнього (40-129 см) та великого (130 см і більше) підросту зменшується (відповідно, 34,3; 14,1; 11,2% та 27,2; 9,5; 1,2%).

Порівняння кількості підросту за висотними групами засвідчує певні фазові відмінності у розвитку пралісів. Так, деревостан, що перебуває у ранній фазі старіння, характеризується відносно однаковим розподілом підросту за висотними групами (38,5; 34,3 та 27,2%). У деревостанах, що перебувають у пізній фазі старіння та початковій фазі розпаду, спостережено значну перевагу дрібного підросту (76,4 та 87,6%). Забезпеченість підростом ділянки деревостану з ранньою фазою старіння є незадовільною, тоді як деревостани у пізній фазі старіння та початковій фазі розпаду характеризуються добрим станом природного поновлення (I клас якості). Стан ялинового підросту добрий. Частка рослин з механічними пошкодженнями (0,5-4,3%) та пошкоджених дикими тваринами (1,1-5,5%) незначна.

Ключові слова: деревостан; фази розвитку; підріст; облікові площадки; кругові проби; висотні групи; трав'яне вкриття.

Вступ (Introduction).

У нинішніх кліматичних умовах ліс – це єдина макроструктурна формація рослинності, здатна до саморегуляції і самовідновлення. Модельним об'єктом лісової рослинності виступає праліс. Він не лише зберігає структуру та склад деревних рослин, але й тривалий час підтримує високу біотичну стійкість і лісівничо-таксаційні ознаки деревостану. Завдяки здатності гнучко адаптуватися до зовнішніх порушень, пралісові екосистеми забезпечують своє безперервне існування у первісному стані (Korpel, 1995).

Стойко (2002) розглядав праліси як екосистеми, що виникли внаслідок спонтанного філоценогенезу, де взаємодія між автотрофами, гетеротрофами і ґрунтовим середовищем не порушена. Структурна організація таких екосистем охоплює повний спектр вікових генерацій дерев – від самосіву до перестійних екземплярів, що дає змогу відстежувати неспотворені природні цикли лісової динаміки. У цьому контексті праліс постає як гомеостатична система, здатна до самовідтворення завдяки досконалим внутрішнім чинникам біотичної стійкості.

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 важливими для забезпечення сталого лісового господарства.

Еколого-лісівничі дослідження підтверджують значний негативний вплив кліматичних змін на природні біогеоценози, зокрема на смерекові пралісові угруповання. Аналіз динаміки флористичного покриву підтвердив низьку швидкість адаптації лісових екосистем до зміни

клімату. Основними чинниками, які посилюють екологічний стрес, є збільшення середньорічної температури повітря та зменшення кількості атмосферних опадів, що становить потенційну небезпеку для виживання деревних видів з вузькою екологічною амплітудою, зокрема *Picea abies* (L.) Karst. Ці процеси визначають зміну меж ареалів основних лісотвірних деревних видів, що, своєю чергою, впливає на структурну характеристику лісових екосистем та їхню біологічну продуктивність (Cannone et al., 2007; Jump et al., 2006; Shukla et al., 2019; Дебринюк, 2011; Дідух та ін., 2016; Шпарик та ін., 2020).

Окрім глобальних кліматичних трансформацій, які змінюють лісорослинні умови та потенційно спричиняють зміну породного складу лісостанів, на пралісові екосистеми негативний вплив також виявляють стихійні природні явища (вітровали, буреломи, сніголами), що здатні зруйнувати ярусну структуру пралісових угруповань (насамперед – смерекових) на значних територіях (Janda et al., 2014; Калущкий, Олійник, 2007; Ю. Шпарик, Вітер, В. Шпарик, 2020).

Основою відновлення лісових угруповань, зокрема і пралісових, є інтенсивність проходження процесу природного поновлення в них. Цей процес залежить від багатьох чинників і є ключовим механізмом підтримання структурної та функціональної цілісності пралісів, забезпечуючи безперервність поколінь і стабільність лісового фітоценозу. Завдяки природному поновленню, відбувається збереження локальних генетичних ресурсів того чи іншого деревного виду, що сприяє адаптивному потенціалу популяцій і довготривалій еволюційній стабільності пралісових угруповань (Korpel, 1995; Leibundgut,

1993; Štefan, 1995; Гамор та ін., 2008; Стойко, 2002; Чорній, Шпарик, 2025).

Саме у пралісових угрупованнях, сформованих ялиною (смерекою) європейською, здійснено дослідження інтенсивності проходження процесів природного поновлення з урахуванням різних фаз розвитку пралісу. Детальну лісівничо-таксаційну характеристику досліджуваних смерекових пралісів подано у нашій попередній роботі (Дебринюк та ін., 2025).

Мета роботи полягала в обліку підросту за висотними групами у смерекових пралісах для встановлення інтенсивності проходження процесу природного поновлення залежно від фази розвитку пралісового угруповання.

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) – Прикордонного і Чивчинського. Лісостани цих ПНДВ є одними із найвіддаленіших в Українських Карпатах, займаючи складні за рельєфом території на межі з державним кордоном України та Румунії.

Методика проведення лісівничо-таксаційних досліджень є загальноприйнятою для лісівництва та лісової таксації (Миклуш та ін., 2022; Площі пробні..., 2006). Для вивчення процесу природного поновлення на території згаданих вище ПНДВ було відібрано три смерекові лісостани, які повною мірою відповідають всім ознакам пралісових угруповань. Під наметом кожного із трьох смерекових лісостанів відібрано ділянку, яка якнайповніше відображає певну фазу розвитку пралісу. Для встановлення фази розвитку пралісового угруповання використовували методичні підходи Leibundgut (1993). Під час закладання пробних площ (ПП) з метою дослідження процесів природного поновлення використано методичні напрацювання Швейцарського федерального інституту досліджень лісу, снігу і ландшафтів, згідно з якими їхній розмір становить $71,2 \times 71,2$ м. (Stillhard et al., 2023). 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 (рис. 1). Кути квадратів позначено дерев'яними кілками.

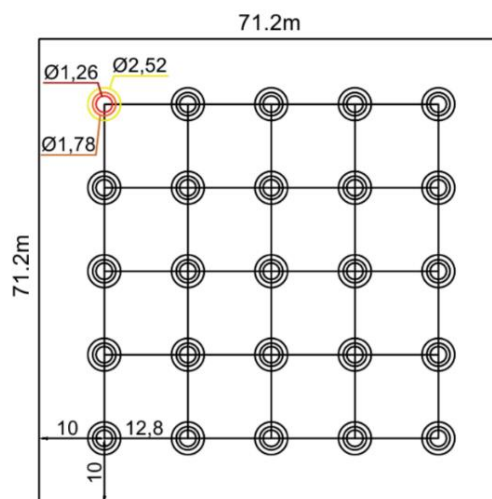


Рис. 1. Схема закладання облікових площадок і кругових проб на пробній площі

Fig. 1. The layout of the tally areas and circular sample plots in the experimental plot

На кожній обліковій площадці закладали по три кругових проби (всього 75 шт. на пробній площі), серед яких 25 кругових проб мали площу по 5 м^2 , 25 кругових проб – по 10 м^2 і ще 25 кругових проб – по 20 м^2 . Радіус кругових проб майже в усіх випадках уточнювали за спеціальною шкалою, 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 $12,8 \times 12,8$ м, кути яких слугували центром кругових проб. Діаметр 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) 4,9 см; 6) 5-5,9 см. За ступенем пошкодження підріст поділяли на три групи: 1) без пошкоджень; 2) з пошкодженнями; 3) пошкоджені дичиною. Дані вносили в облікову відомість. Місце для закладання ПП у лісостані підбирали таким чином, щоб ділянка якнайповніше відображала певну фазу розвитку пралісу.

Досліджені смерекові пралісові угруповання характеризуються чистим складом та утворені аборигенним видом – *Picea abies*, що є характерною особливістю вологих високогірних сусмеречин (C₃-См).

Досліджені смерекові лісостани відзначаються триярусною будовою, значною різновіковістю, що ускладнює встановлення їхнього віку. Тому вік деревостанів приймали за даними лісовпорядкування станом на 2019 рік, хоча він визначений доволі наближено.

Під час закладання пробних площ визначали їхні координати за чотирма точками (по кутах квадрату) та висоту над рівнем моря (н.р.м.) по кожній точці. Характеристику досліджених ділянок смерекових лісостанів наведено в табл. 1.

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

	№ пробної площі		
	12	13	14
Місцезнаходження та координати	Чивчинське ПНДВ, ур. Балясинів, кв. 20, вид. 26; Пд-3х схил 20°; (т. №1: N 47°50.518' E 024°50.396'; т. №2: N 47°50.544' E 024°50.370'; т. №3: N 47°50.535' E 024°50.446'; т. №4: N 47°50.562' E 024°50.409')	Прикордонне ПНДВ, ур. Лійка, кв. 19, вид. 43; Пн-Сх схил 12°; (т. №1: N 47°49.546' E 024°50.150'; т. №2: N 47°49.579' E 024°50.182'; т. №3: N 47°49.566' E 024°50.233'; т. №4: N 47°49.526' E 024°50.212')	Чивчинське ПНДВ, ур. Балясинів, кв. 23, вид. 7; Пн-Сх схил 35°, на окремих ділянках – до 50°; т. №1: N 47°50.295' E 024°50.997'; т. №2: N 47°50.332' E 024°50.981'; т. №3: N 47°50.339' E 024°51.027'; т. №4: N 47°50.301' E 024°51.054'
Площа лісостану і форма ділянки	19,8 га; форма ділянки наближена до прямокутної.	13,6 га; лісостан є частиною ялинового пралісу, до складу якого входять також вид. 16 пл. 4,8 га, а також низка виділів кв. 17 загальною площею більше 20 га. Форма ділянки – неправильний витягнутий прямокутник.	10,5 га; лісостан є частиною ялинового пралісу разом з вид. 6 площею 9,5 га із загальною площею 20,0 га. Форма ділянки близька до прямокутної.
Висота н.р.м., м	т. №1: 1463 т. №2: 1425 т. №3: 1430 т. №4: 1455	т. №1: 1484 т. №2: 1483 т. №3: 1466 т. №4: 1468	т. №1: 1420 т. №2: 1423 т. №3: 1400 т. №4: 1393
Антропогенний вплив	Сліди рубок, випасання худоби, заготівлі недеревної продукції лісу, сліди іншої господарської діяльності, сліди від багать, влаштування наметів повністю відсутні. Також відсутня задокументована інформація щодо наявності колишньої лісоексплуатаційної інфраструктури та ведення господарської діяльності в минулому. Лісостани функціонували і продовжують функціонувати за відсутності впливу людської діяльності.		
	Вище по схилу (~ 200 м) розташована полонина Балясинів, яка припинила функціонувати на початку 2000-их років. Між полониною і ділянкою пралісу росте молодий ялиник. Будь-які сліди минулої присутності на ділянці свійських тварин відсутні.	Ділянка характеризується дуже складною транспортною доступністю, внаслідок чого ялиновий праліс зберігся в первозданному стані. Будь-які сліди антропогенної дії відсутні.	По краю площі пралісу проходить туристична стежка. Верхня частина виділу межує з альпійськими луками. Проте сліди будь-якої господарської діяльності відсутні, насамперед, внаслідок дуже високої стрімкості ділянки (35-50° і навіть більше).

Для оцінювання успішності природного поновлення у смерекових пралісах використано діючі «Нормативи інвентаризації та атестації лісових культур і 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 було закладено три пробні площі по 5069 м² кожна. В їхніх межах було закладено 75 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 225 кругових проб (по три в межах кожної облікової площадки).

Результати (Results).

У досліджених смерекових пралісах деревостани характеризуються наявністю дерев різних вікових груп, значною їхньою мінливістю за діаметром і висотою, наявністю лежачої деревини усіх стадій розкладання, насамперед, III і IV стадій, присутністю дерев на межі фізіологічного розвитку та сухостійних дерев різної висоти і діаметра (Дебринюк та ін., 2025). Досліджені лісостани віднесено до формації

ялини європейської (*Piceetae abietae*) субформації чистих ялинових лісів (*Piceeta*) (Голубець, 1978). Лісівничо-таксаційна характеристика досліджених смерекових пралісових лісостанів представлена в табл. 2.

Видовий склад трав'яного вкриття доволі різноманітний. Для всіх трьох ділянок пралісових угруповань характерними є безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth), чорниця звичайна (*Vaccinium myrtillus* L.), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella* L.) та ожика лісова (*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin).

Ділянка деревостану, у межах якої закладено **пробну площі №12**, знаходиться у *фазі старіння*. Лісостан 170-річного віку характеризується наявністю значної кількості старих великих дерев у першому ярусі. У деревостані спостережено початок процесу випадання окремих дерев через вікове ослаблення, появи прогалин. Фазу розвитку, в якій знаходиться лісостан, можна ідентифікувати як *ранню фазу старіння*, яку у свій час було виділено Leibundgut (1993). У цій фазі деревостан нагромаджує максимальний запас деревини. Тип лісу на ділянці можна охарактеризувати як сируватий підтип вологої високогірної суслеречини внаслідок виходу на поверхню численних підземних джерел. Проте через значну стрімкість схилу перезволоження площі відсутнє.

Таблиця 2. Лісівничо-таксаційна характеристика пралісових смерекових лісостанів у лісовому фонді Чивчинського та Прикордонного ПНДВ

Table 2. Forest-Mensuration Indicators of Primary Spruce Stands in the Forest Fund of the Chyvchynske and Prykordonne Nature Conservation Research Departments

N, шт./га		H, м		D, см		G, м ² ·га ⁻¹		M, м ³ ·га ⁻¹	
живі	сухі	живі	сухі	живі	сухі	живі	сухі	живі	сухі
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
ПП №12; Чивчинське ПНДВ; кв. 20, вид. 26; 170 р.; 10См; С ⁴ ₃ -См; 1425-1463 м н.р.м.									
І ярус									
211	10	32,4	31,2	49,6	43,4	42,21	1,48	538	19
ІІ ярус									
33	8	23,6	22	27,2	24,3	2,01	0,39	21	4
ІІІ ярус									
93	10	8,1	8,6	11,7	12,4	1,15	0,22	5	1
ПП №13; Прикордонне ПНДВ; кв. 19, вид. 43; 180 р.; 10См; С ₃ -См; 1466-1484 м н.р.м.									
І ярус									
153	41	29,9	29,8	50,9	50,9	33,45	8,57	391	105
ІІ ярус									
61	32	18,9	17,3	26,7	23	3,46	1,74	30	13
ІІІ ярус									
49	38	9,6	10,9	11,2	12,6	0,58	0,51	3	3
ПП №14; Чивчинське ПНДВ; кв. 23, вид. 7; 170 р.; 10См; С ^d ₃ -См; 1393-1420 м н.р.м.									
І ярус									
166	20	34,3	34,6	52,8	54,6	37,50	4,83	513	64
ІІ ярус									
18	10	22,2	19,5	26,8	22,8	1,02	0,46	10	4
ІІІ ярус									
55	18	9,3	11,5	10,8	13,1	0,60	0,33	3	2

Деревостан відзначається добрим санітарним станом. Вірогідно, доволі висока біотична стійкість деревостану пояснюється саме достатньою кількістю вологи. На ділянці наявні як старі дерева діаметром понад 70 см у першому ярусі, так і молоде покоління лісу, яке утворює третій ярус. У межах цілого виділу сухостійних дерев поки-що небагато, вони трапляються поодинокі або невеличкими групами. Деревостан характеризується середньою зімкнутістю, наявні вікна і прогалини повністю зайняті підростом.

За результатами досліджень, розмах таксаційних показників дерев дуже високий – як за діаметром (від 8 до 74 см), так і за висотою (від 8,1 до 32,4 м). Перший ярус деревостану характеризується доволі високим запасом живих дерев – $538 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, тоді як запас сухостійних екземплярів становить лише 3,5% від деревного запасу першого ярусу (див. табл. 2). На пробній площі обліковано лише п'ять сухих дерев діаметром від 36 до 54 см.

Кількість дерев другого ярусу більш ніж у шість разів менша порівняно з першим, а запас живих дерев менший у 25 разів. Якщо загальний запас деревостану першого ярусу становить $557 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, то запас другого – лише $25 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. При цьому середня висота другого ярусу на 27% менша, ніж першого, а середній діаметр живих дерев майже в два рази менший. Найбільша кількість живих дерев другого ярусу за товщиною зосереджено в діапазоні 29-31 см.

Третій ярус представлений молодим поколінням з середньою висотою 8,1 м. Кількість ростучих дерев доволі висока (93 шт./га), тоді як сухостійних обліковано лише 10 шт./га. Діаметр живих дерев змінюється в межах 8-18 см, сухостійних – 8-15 см. Хоча запас деревини третього ярусу невеликий ($6 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$), але значна кількість ростучих дерев третього ярусу формує дуже важливу частину пралісового угруповання.

Загальний запас стовбурової деревини на ПП №12 становить $588 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, з якої лише 4% або $24 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ посідає сухостійна деревина. Тобто, знаходячись у фазі раннього старіння, ялиновий праліс нагромаджує максимальні запаси ростучої деревини за наявності незначних обсягів сухої. Початок відмирання дерев зумовлює покращення світлового режиму, що, своєю чергою, активізує процес природного поновлення у вікнах, які утворюються в осередках всохлих дерев.

У зв'язку з сируватим підтипом лісорослинних умов, на ділянці присутня гігрофітна рослинність. Найінтенсивніший розвиток трав'яного вкриття виявлено на прогалинах. Окрім трав'яних видів, характерних

для всіх ділянок, на ПП-12 спостережено аконіт молдавський (*Aconitum moldavicum* Насц.), гадючник в'язолистий (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), жовтозілля гайове (*Senecio nemorensis* L.), молочай мигдалеподібний (*Euphorbia amygdaloides* L.), нечуй-вітер муровий (*Hieracium murorum* L.), осот оманolistий (*Cirsium helenioides* (L.) Hill), підбілик альпійський (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), сугайник австрійський (*Doronicum austriacum* Jacq.), тирлич ваточниковий (*Gentiana asclepiadea* L.), ціцербіта альпійська (*Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kern.), щитник австрійський (*Dryopteris dilatata* subsp. *dilatata* (Hoffm.) A.Gray), щитник шартрський, (*Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs). Частка проективного вкриття становить 50-60%.

Ділянка пралісового лісостану, у межах якої закладено **пробну площу №13**, перебуває у фазі прогресуючого всихання, де майже третина деревостану представлена сухостійними екземплярами. Спостережено масове відмирання дерев найбільшого віку, внаслідок чого сформувалися значні за площею прогалини зі щільним трав'яним покривом. В основному прогалини утворені внаслідок випадання дерев, які досягли межі фізіологічного розвитку, що підтверджується наявністю у деревостані сухої діаметром 65-74 см. Відмирання дерев зумовлює покращення світлового режиму, що активізує процес природного поновлення, внаслідок чого складаються сприятливі умови для відновлення пралісового угруповання. У деревостані існує поєднання молодого покоління лісу із залишками старих живих дерев. На площі виділу також спостережено значну кількість мертвих лежачих дерев різного ступеня розкладання.

Фаза розвитку деревостану в межах пробної площі, яка нами визначена як *фаза розпаду*, підтверджена наявністю доволі високої частки дерев на межі фізіологічного розвитку. Тип лісу ялинового пралісу можна ідентифікувати як вологу високогірну сушмеречину.

Деревостан характеризується триярусною будовою. У першому ярусі нагромаджено запас стовбурової деревини в обсязі $496 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, частка сухої в якому становить дещо більше 21%. Найбільша кількість живих дерев у першому ярусі за товщиною зосереджена у діапазоні 40-56 см. Серед 194 облікованих дерев на 1 га 41 з них представлені сухостійними екземплярами. При цьому сухостійні дерева трапляються рівномірно по всьому діапазоні товщини стовбура – від 32 до 74 см, що є прямим підтвердженням знаходження лісостану у фазі розпаду.

У другому ярусі обліковано 93 дерева, з яких живі екземпляри становлять 61 шт./га. Деревний запас другого ярусу невисокий ($43 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$) і складає лише 1/10 від запасу першого ярусу, але за висотою цей ярус доволі чітко вирізняється. Висота другого ярусу на 37% менша порівняно з першим.

Діаметр дерев другого ярусу змінюється в межах з 19 до 31 см. Найбільша кількість живих дерев зосереджена в діапазоні товщини стовбура 27-30 см, тоді як сухостійні екземпляри рівномірно розташовані у всьому діапазоні товщин.

Третій ярус представлений молодим поколінням дерев, запас якого становить лише $6 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ при тому, що частка відмерлих дерев складає $3 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. Висота третього ярусу приблизно в два рази менша, ніж другого, і становить в середньому 10-11 м (див. табл. 2).

Із загальної кількості дерев третього ярусу (87 шт./га), 38 екземплярів або 44% є сухостійними. Високий відпад пояснюється як внутрішньовидовою конкуренцією дерев за екологічні фактори, так і негативним впливом з боку трав'яного вкриття і корневих систем дерев другого і першого ярусів. Основна частка як живих, так і сухостійних дерев третього ярусу зосереджена в діапазоні товщини стовбура від 8 до 12 см.

На значних за площею прогалинах щільність трав'яного вкриття дуже висока. Домінуючим видом є ожика лісова (*Luzula sylvatica*). Окремими осередками трапляється безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina*), вайї якого досягають довжини 1 м і навіть більше. Із інших видів спостережено безщитник розставлено-листяний (*Athyrium distentifolium* Tausch ex Opiz), блехнум колосистий (*Blechnum spicant* (L.) Sm.), щитник чоловічий (*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott). Частка проективного вкриття становить 80-90%.

Отже, виходячи із лісівничо-таксаційних характеристик лісостану, на пробній площі можна підтвердити наявність *початкової фази розпаду деревостану*, оскільки частка запасу сухостійних дерев від загального запасу деревостану становить лише 22,2%, тоді як Leibundgut (1993) відзначав, що у фазі розпаду у стані прогресуючого всихання повинно знаходитись близько половини стовбурового запасу. Якщо всихання не таке сильне, то саме цю фазу Korpel (1995) вважав початковою фазою розпаду пралісового угруповання.

Лісостан на лісовій ділянці, де закладена **пробна площа №14**, за ознаками його стану доцільно віднести до *пізньої фази старіння*. За Leibundgut (1993), ця фаза передбачає

присутність значної кількості старих дерев у першому ярусі, частина з яких перебуває на межі фізіологічного розвитку. Їхній приріст різко знижується, а біотичний стан погіршується. На пробній площі наявні прогалини, які виникли внаслідок випадання як окремих дерев, так і невеликих їхніх груп внаслідок вікового старіння. У прогалинах інтенсивно розвивається як трав'яне вкриття, так і молоде покоління дерев, що також є характерною рисою цієї фази розвитку пралісу.

Ялиновий деревостан вміщає дерева різних вікових груп, як і живих, так і сухостійних. Частина дерев уражена фітопатогенами та ентомошкідниками, однак цілісність намету лісостану зберігається. Деревостан розташований на північно-східному схилі з середньою стрімкістю $30-35^{\circ}$, а в окремих частинах ділянки стрімкість схилу становила 50° . Водночас трапляються невеликі за розмірами плоскі ділянки. На ділянці також присутні і мертві лежачі дерева на всіх стадіях розкладання.

Найбільша частка деревини зосереджена у першому ярусі ($577 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ або 96,8%), а загальний запас деревостану ($596 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$) доволі високий. Загальна частка сухостійних дерев на пробній площі становить 19,8% від фактичної кількості всіх дерев на ділянці, а запас деревини – $70 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ або 11,7% (див. табл. 2). У деревостані наявні дерева з доволі повнодеревними стовбурами, висота яких перевищує 40 м. Деревостан росте за I класом бонітету, а наявність мегатрофної трав'яної рослинності свідчить про високий потенціал типу лісу, який можна визначити як грудуватий підтип вологої високогірної сушмеречини ($\text{C}^{\text{d}}_3\text{-См}$). Лісостан можна вважати зразком пралісу, який перебуває у пізній фазі старіння.

Перший ярус характеризується високим запасом живих дерев – $513 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, і запасом сухою – $64 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ або 11,1%. Середня висота дерев як живих, так і сухостійних становить понад 34 м, середній діаметр – більше 54 см. Загальний розмах дерев за висотою та діаметром стовбура є доволі значним, відповідно, від 28 до 39 м та від 33 до 76 см.

Найбільша кількість живих дерев знаходиться у діапазоні товщини стовбура 41-63, сухою – 48-65 см. Із загальної кількості дерев першого ярусу (186 шт./га), 10,8% представлено сухостійними екземплярами. Це дерева значної висоти і діаметра, середній об'єм стовбура яких становить $3,2 \text{ м}^3$.

Живі дерева також відзначаються значним об'ємом стовбура ($3,1 \text{ м}^3$). Висота окремих дерев перевищує 40 м, а діаметр – 70 см. Незважаючи на пізню фазу старіння, в якій перебуває

досліджуваний деревостан, значна кількість живих великомірних дерев свідчить про доволі високу його біотичну стійкість.

Кількість дерев, які формують другий ярус (28 шт./га), є значно меншою, порівняно з кількістю дерев першого ярусу. Значна частка дерев (35,7%) є сухостійними. Відповідно, запас деревини другого ярусу складає всього $14 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. З них, $10 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ або 71% становлять живі дерева. Середня висота другого ярусу на 35% менша, ніж першого, а середній діаметр становить лише половину цього показника дерев першого ярусу.

Найбільша кількість живих дерев другого ярусу зосереджена у діапазоні товщини стовбура 27-30 см. Найбільшу частку сухою становлять дерева діаметром 20-24 см. На відміну від першого ярусу, загальний розмах дерев за висотою та діаметром стовбура є невеликим – від 17 до 24 м та від 20 до 30 см.

Третій ярус представлений молодим поколінням лісу, середня висота якого становить 9,3 м, а загальний запас деревини – $5 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, з яких $3 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ представлено живими екземплярами. Хоча запас деревини третього ярусу незначний, його густота значно більша, ніж другого ярусу, і становить 73 шт./га, з яких 55 шт./га представлено ростучими екземплярами (див. табл. 2). Найбільша кількість живих дерев характеризуються товщиною 8-11 см з максимальним показником 18 см і висотами від 17,2 до 21,5 м.

Внаслідок багатства типу лісорослинних умов і достатнього зволоження, на прогалинах спостережено інтенсивний розвиток трав'яного вкриття, серед якого домінують *Luzula sylvatica* і кущики *Vaccinium myrtillus*. Байї *Athyrium filix-femina* сягають довжини більше 1 метра. Із інших видів трапляються *Athyrium distentifolium*, *Homogyne alpina*, *Dryopteris dilatata*. На ділянці також виявлено осередки плауна колючого (*Lycopodium annotinum* L.), якого внесено до Червоної книги України (2009). Частка проективного вкриття становить 60-70%.

Таким чином, у досліджуваному деревостані нагромаджено відносно високий обсяг сухостійної деревини – $70 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, на відкритих ділянках спостережено інтенсивний процес природного поновлення, локально відбувається сильний розвиток трав'яного вкриття. На ділянці також присутні повалені дерева різного ступеня розкладання. Сукупність цих ознак та наявність прогалин, зумовлених випаданням найвищих дерев, підтверджують віднесення цієї ділянки пралісу до *пізньої фази старіння* (Leibundgut, 1993).

Окрім лісівничо-таксаційних характеристик пралісових лісостанів, не менш важливим

аспектом є дослідження самовідновних процесів під їхнім наметом. Вивчення природного поновлення є критично важливим, адже саме молодий підріст забезпечує безперервну зміну поколінь, заміщуючи старий деревостан, що поступово відмирає.

Результати дослідження засвідчують, що самосів на досліджуваних ділянках зосереджений переважно на повалених стовбурах IV ступеня розкладання. Безпосередньо на поверхні ґрунту самосіву мало, насамперед через сильний розвиток трав'яного вкриття. Розташування самосіву дуже нерівномірне – окремими локалітетами як у добре освітлених, так і в затінених місцях по не задернілих прогалинах. Методикою не передбачено обліку самосіву у зв'язку з невисокою часткою його виживання.

Кількість підросту під наметом досліджених деревостанів відзначається значною варіабельністю. Підріст в основному розташований локально і зосереджений переважно на мертвій лежачій деревині IV ступеня розкладання. Найменше його на ПП №12 внаслідок доволі високої горизонтальної та вертикальної зімкнутості намету, наявності порівняно 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 5,12 тис. шт. на 1 га. На ділянці переважає підріст заввишки 10-39 см (1,82 тис. шт./га), що становить 35,5% від його загальної кількості (табл. 3).

Розташування підросту на ПП №12 дуже нерівномірне. Встановлені нами пікети (25 шт.) для обліку підросту на пробній площі у переважній більшості випадків потрапляли за межі осередків природного поновлення. Стан природного поновлення на ділянці оцінюється як незадовільний ($< 6,0$ тис. шт./га). Склад підросту – 10Ялс + Гор.

Підросту з механічними пошкодженнями внаслідок негативної дії абіотичних чинників (падіння гілок зі старих дерев, погодні умови) порівняно мало (близько 16%), а пошкодження підросту дикими тваринами не виявлено зовсім.

Хоча стан поновлення на ділянці незадовільний, варто відзначити загалом подібну кількість підросту за висотними групами – 1820, 1760 та 1440 шт./га (35,5; 34,4 і 28,1%). На двох інших ділянках кількість підросту більша, що пов'язано, вірогідно, з іншими фазами розвитку пралісового угруповання і, відповідно, з меншою зімкнутістю намету.

На ПП №13, як і на попередній пробі, розташування підросту нерівномірне. Наявність значних за площею прогалин сприяла

бурхливому розвитку трав'яного вкриття, що дуже ускладнило розвиток самосіву і підросту. Основна кількість підросту зосереджена на лежачих деревах IV стадії розкладання, і майже весь підріст відноситься до дрібного. Розподіл підросту за висотними групами наступний: 10-39

см – 13120, 40-129 см – 1680, 130 см і більше – 180 шт. на 1 га. Частка підросту при цьому становить, відповідно, 87,6; 11,2 та 1,2%. Склад підросту – 10Ял + Гор. Його густоту (15,12 тис. шт./га) можна оцінити, як добрий стан I класу якості.

Таблиця 3. Кількість підросту на облікових площадках кругових проб за висотними групами в смерекових пралісах НПП «Верховинський» (шт. на ПП / на 1 га)

Table 3. The number of young growth plants (advance regeneration) in the tally area of circular sample plots by height class in the spruce primeval forests of the Verkhovynskiyi NNP (pcs per sample plot / per ha)

Деревна порода	Кругові проби з висотою підросту 10-39 см			Кругові проби 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	
ПП №12; Чивчинське ПНДВ; кв. 20, вид. 26, пл. 19,8 га; 170 р.; 10См; С ⁴ ₃ -См							
Ялина	19 / 1520	4 / 320	—	29 / 1160	12 / 480	—	4780 / 340; незадовільний стан
Горобина	1 / 80	—	—	3 / 120	—	—	
Разом	20 / 1600	4 / 320	—	32 / 1280	12 / 480	—	
ПП №13; Прикордонне ПНДВ; кв. 19, вид. 43, пл. 13,6 га; 180 р.; 10См; С ₃ -См							
Ялина	163/13040	1 / 80	—	38 / 1520	—	4 / 160	14980 / 140; добрий стан (І клас якості)
Горобина	—	—	—	—	—	—	
Разом	163/13040	1 / 80	—	38 / 1520	—	4 / 160	
ПП №14; Чивчинське ПНДВ; кв. 23, вид. 7, пл. 10,5 га; 170 р.; 10См; С ^d ₃ -См							
Ялина	120 / 9600	4 / 320	6 / 480	34 / 1360	7 / 280	7 / 280	13620 / 260; добрий стан (І клас якості)
Горобина	—	—	—	—	—	—	
Разом	120 / 9600	4 / 320	6 / 480	34 / 1360	7 / 280	7 / 280	

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 > – добрий стан (I клас якості); ***успішність природного поновлення визначали за кількістю підросту лише Яле

Механічно пошкодженого та об'їденого дикими тваринами підросту дуже мало (0,5 та 1,1% відповідно).

Оскільки досліджуваний фрагмент ялинового пралісу знаходиться у початковій фазі розпаду, то, вірогідно, на ділянці повинен переважати великомірний підріст. Однак через сильний розвиток трав'яного вкриття на ділянці повною мірою превалює дрібний підріст, а частка великого підросту незначна.

Розподіл підросту за висотними групами на ПП №14 доволі подібний до такого на пробі №13. Його кількість на обох пробах оцінюється добрим станом I класу якості (12,1 і більше тис. шт./га). Як і раніше,

суттєва перевага належить дрібному підросту, проте великомірного підросту помітно більше. Так, кількісний розподіл підросту за висотними групами становить 10400, 1920 та 1300 шт. на 1 га або 76,4; 14,1 та 9,5%.

Порівняно з ПП №13, дещо збільшилась частка механічно пошкодженого та об'їденого дикими тваринами підросту (4,3 та 5,5%). Більшому пошкодженню підросту дикими тваринами могла сприяти невелика стрімкість ділянки.

Кількість підросту горобини звичайної на досліджених ділянках незначна (140-340 шт./га), а частка підросту деревного виду становить від 0,9 (ПП №13) до 7,1% (ПП №12).

Кількість підросту по облікових площадках за круговими пробами №3 представлена в табл. 4. Згідно з методичними положеннями, великомірний підріст обліковують за діаметром на висоті грудей з розподілом на шість груп. На всіх досліджених пробних площах кількість великомірного підросту, порівняно з висотними групами 10-39 та 40-129 см, найменша.

Найбільшу частку великого підросту виявлено на ПП №12 (1440 шт./га або 28,1%), де загальна кількість підросту найменша, а забезпечення ділянки природним поновленням

незадовільне. Відносний розподіл кількості підросту в межах шести груп в порядку збільшення діаметра доволі нерівномірний і має такий вигляд: 31,9; 22,2; 6,9; 13,9; 8,3 та 16,8%. Отже, помітну перевагу має підріст діаметром до 0,9 см та 1,0-1,9 см. Найбільший підріст, діаметр якого знаходиться в межах 5,0-5,9 см, також посідає доволі значну частку.

На ПП №12 переважає здоровий підріст (69,4%). Пошкодження підросту зумовлене наявністю як абіотичних, так і біотичних чинників.

Таблиця 4. Кількість підросту на облікових площадках кругових проб за висотними групами в смерекових пралісах НПП «Верховинський» (шт. на ПП / на 1 га)

Table 4. The amount of advance regeneration (young growth) in the tally area of circular sample plot by height class in the spruce primeval forests of the Verkhovynskiy NNP (pcs per sample plot / per ha)

Деревна порода	Кругові проби 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.
ПП №12; Чивчинське ПНДВ; кв. 20, вид. 26, пл. 19,8 га; 170 р.; 10См; C ₃ -См												
Ялина	13/260	6/120	9/180	4/80	5/100	–	7/140	3/60	5/100	1/20	9/180	3/60
Горобина	2/40	2/40	–	3/60	–	–	–	–	–	–	–	–
Разом	15/300	8/160	9/180	7/140	5/100	–	7/140	3/60	5/100	1/20	9/180	3/60
ПП №13; Прикордонне ПНДВ; кв. 19, вид. 43, пл. 13,6 га; 180 р.; 10См; C ₃ -См												
Ялина	–	–	1/20	1/20	3/60	–	–	–	3/60	–	1/20	–
Горобина	–	7/140	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Разом	–	7/140	1/20	1/20	3/60	–	–	–	3/60	–	1/20	–
ПП №14; Чивчинське ПНДВ; кв. 23, вид. 7, пл. 10,5 га; 170 р.; 10См; C ₃ -См												
Ялина	10/200	4/80	6/120	6/120	11/220	2/40	10/200	1/20	6/120	2/40	7/140	–
Горобина	2/40	4/80	3/60	3/60	–	1/20	–	–	–	–	–	–
Разом	12/240	8/160	9/180	9/180	11/220	3/60	10/200	1/20	6/120	2/40	7/140	–

На ПП №13 переважає дрібний підріст, тоді як великомірного підросту дуже мало (2,1%). Тут помітну перевагу має підріст діаметром до 0,9 см (43,8%).

На ПП №14 великомірного підросту обліковано значно більше – 1560 шт./га, що становить 11,2% від загальної кількості підросту на ділянці. Спостережено чітку тенденцію до зниження відносної кількості підросту із збільшенням діаметра деревних рослин – 25,6; 23,1; 17,9; 14,1; 10,3 та 9,0%.

Розподіл підросту ялини за висотними групами доволі специфічний (рис. 2). Деревостан, який перебуває у ранній фазі

старіння (ПП №12), характеризується відносно подібним відносним розподілом підросту за трьома висотними групами з рівномірним зменшенням кількості підросту. Однак на двох інших пробних площах, де деревостани перебувають у початковій фазі розпаду (ПП №13) та пізній фазі старіння (ПП №14), однозначно превалює підріст заввишки 10-39 см. Частка підросту заввишки 40-129 см досить подібна, тоді як частка великомірного підросту сильно різниться. Отже, зі зміною фази розвитку деревостану (рання фаза старіння → пізня фаза старіння → початкова фаза розпаду)

можна відзначити певну тенденцію у розподілі підросту за висотними групами: збільшення частки дрібного (38,5; 76,4;

87,6%), зменшення частки середнього (34,3; 14,1; 11,2%) та великомірного (27,2; 9,5; 1,2%) підросту.

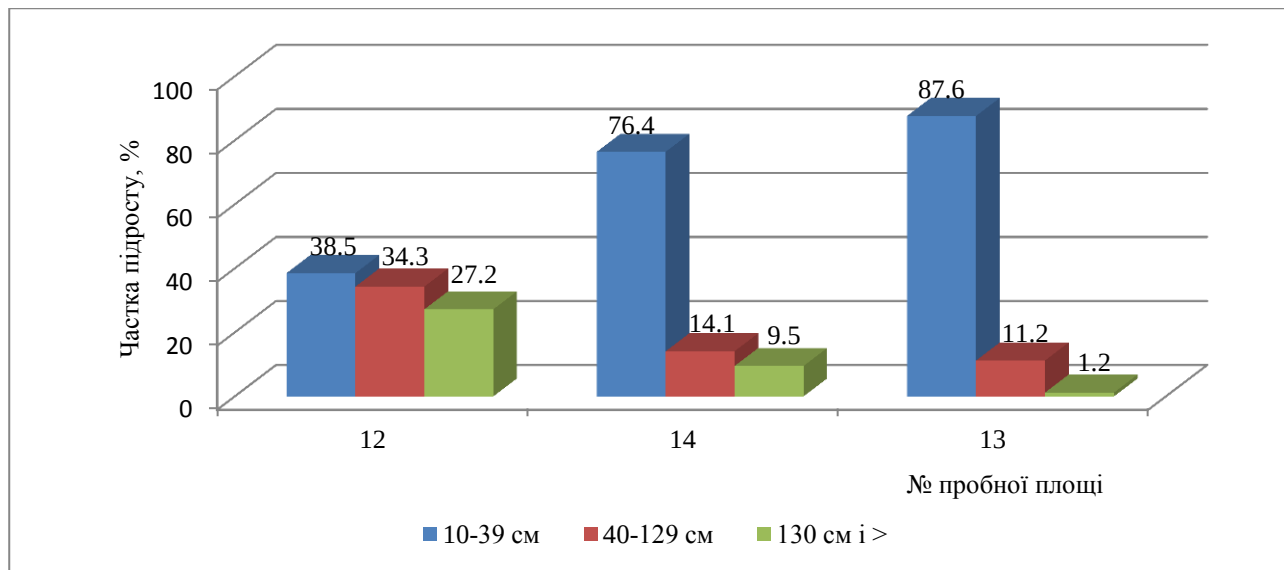


Рис. 2. Розподіл підросту *Picea abies* за висотними групами
Fig. 2. Distribution of *Picea abies* advance regeneration (young growth) by height class

Загалом аналіз розподілу поновлення ялини за висотними групами під наметом смерекових пралісів, які перебувають на різних фазах розвитку, показав перевагу дрібного підросту (10-39 см).

Дискусія (Discussion).

У високогір'ї Українських Карпат на території НПП «Верховинський» сформувалися клімаксові угруповання *Picea abies* (L.) Karst., які адаптувалися до високогірних умов і досягли стану стійкої рівноваги. Упродовж майже двохсот років тут встановився завершений етап розвитку рослинного покриву, який перебуває у постійній, але збалансованій взаємодії з навколишнім середовищем. У результаті структура і видовий склад цих угруповань залишаються майже незмінними протягом тривалого часу.

За даними Шпарика та ін. (2021) старовікові ліси Карпатського НПП представлені переважно корінними триярусними смерековими деревостанами низької повноти і продуктивності. Досліджені нами пралісові лісостани також характеризуються триярусною будовою, а найвищий запас деревини зосереджений у першому ярусі. Запас деревостану ярусів II і III доволі низький, ярус II є слабо вираженим, однак повнота кожного ярусу є не меншою, ніж 0,3. Різниця між середніми висотами ярусів складає помітно більше, ніж 20%, а середня висота нижнього

(третього) ярусу становить більше $\frac{1}{4}$ висоти основного (першого) ярусу.

З іншого боку, продуктивність пралісових ялинових деревостанів є доволі високою, запас стовбурової деревини змінюється в межах 545-596 м³·га⁻¹, серед якої запас рстучої частини деревостану становить 424-564 м³·га⁻¹. Запас деревини залежить, насамперед, від повноти деревостану, яка, своєю чергою, визначається фазою розвитку пралісового угруповання. Так, найнижчий запас рстучих дерев зафіксовано на ПП №13, де деревостан перебуває на початковій фазі розпаду, а найвищий – на ПП №12 (рання фаза старіння деревостану).

Процеси старіння і розпаду є характерними для будь-якої живої природної екосистеми, а їхнім продовженням є настання процесів відновлення (Korpel, 1995). Для пралісових угруповань процеси старіння і розпаду деревостану є своєрідним стимулятором запускання відновних процесів у природній екосистемі. У цьому аспекті розвиток підросту під наметом смерекових пралісових угруповань сприяють формуванню різновікової просторової структури 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 (Shukla et al., 2019; Дебринюк, 2011; Шпарик та ін., 2020).

Процес природного поновлення досить повно вивчено у букових пралісах Українських Карпат (Commarmot, et al., 2013; Манько та ін., 2019; Парпан, Стойко, 1999 та ін.). На відміну від букових, особливості природного поновлення у карпатських смерекових пралісах вивчено недостатньо. Ситуація пояснюється тим, що букові праліси внесено у світову спадщину ЮНЕСКО, і тому існує підвищена цікавість до їх вивчення, тоді як смерекові пралісові угруповання займають меншу територію і тому є менш відомими.

За результатами досліджень природного поновлення (Чорній, Шпарик, 2025; Шпарик та ін., 2021), під старовіковими смерековими лісостанами формується достатня кількість підросту для наступного успішного природного відновлення деревостанів. Поряд з цим варто зауважити, що густина підросту залежить, насамперед, від фази розвитку лісостану (Дебринюк та ін., 2025). Так, під наметом деревостанів, які знаходяться у пізній фазі старіння (ПП №14) та початковій фазі розпаду (ПП №13) природне поновлення характеризується добрим станом (15,0 та 13,6 тис. шт./га відповідно). Під наметом деревостану, який знаходиться у ранній фазі старіння (ПП №12), природне поновлення характеризується як незадовільне (4,8 тис. шт./га). Отже, густина підросту не завжди є достатньою, а залежить від фази розвитку деревостану, яка виявляє вплив на розвиток поновлення через зімкнутість намету, інтенсивність освітленості поверхні ґрунту та розвиток трав'яного вкриття.

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 (Шпарик та ін., 2021). 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 ранній фазі старіння частка дрібного підросту становить 38,5, то у пізній фазі старіння – 76,4, а в початковій фазі розпаду – вже 87,6%.

За результатами наших попередніх досліджень на прикладі шести пробних площ (Дебринюк та ін., 2025) було зроблено припущення, що зміна співвідношення висотних груп підросту є певним індикатором

життєвого циклу смерекового пралісу. Так, переважання дрібного підросту (10-39 см) свідчить про настання оптимальної фази розвитку, а рівномірне представлення середнього (40-129 см) та великого (130 см і більше) підросту з одночасним зменшенням частки дрібного – про настання фази розпаду.

Отримані нами дані з кількості підросту на трьох пробних площах не повною мірою співпадають з попередньо отриманими даними: найбільшу кількість дрібного підросту зафіксовано саме під наметом деревостану, який знаходиться у фазі розпаду, тоді як у попередньому випадку частка дрібного підросту у деревостані, що перебував у стані розпаду, була найменшою. Таке неспівпадіння може бути зумовлене різною інтенсивністю розвитку трав'яного вкриття на ділянках: подібна фаза розвитку деревостану та розподіл підросту за висотними групами, а також і сама кількість підросту не завжди корелюють між собою.

Низький рівень освітленості під наметом букових пралісів і наявність товстого шару підстилки не сприяють розвитку трав'яного вкриття, флористичний склад якого є доволі бідним (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. Спостережено цікаву тенденцію між зміною кількості підросту та часткою трав'яного вкриття на ділянці. Так, на ПП №12 (рання фаза старіння) частка проективного вкриття становить 50-60% за густоти підросту 5,1 тис. шт./га; на ПП №14 (пізня фаза старіння) частка проективного вкриття становить 60-70% за густоти підросту 13,9 тис. шт./га; на ПП №13 (початкова фаза розпаду) частка проективного вкриття становить 80-90% за густоти підросту 15,1 тис. шт./га. Тобто, зі збільшенням віку деревостану і прямуванням його до фази розпаду зімкнутість крон зменшується, зростає проективне вкриття ділянок з одночасним збільшенням кількості підросту. Ситуація пояснюється тим, що більша частка підросту зосереджена на повалених деревах IV стадії розкладання. Під наметом деревостанів, які перебувають у фазі розпаду, повалених дерев із найвищим ступенем розкладання найбільше, і вони є місцем розвитку максимальної кількості підросту.

Смерекові праліси Українських Карпат становлять неповторний природний комплекс, який на сьогодні залишається недостатньо оціненим і водночас зазнає реальної загрози з

боку антропогенного тиску та кліматичних змін. Попри наявність певних передумов для стриманого оптимізму (прийняття відповідних урядових постанов, розширення природоохоронних територій, громадський контроль, проведення наукових досліджень із залученням міжнародних експертів), брак ефективних практичних механізмів щодо збереження пралісів від різних корпоративних впливів (зокрема енергетики, туризму, будівництва рекреаційної інфраструктури тощо) значною мірою нівелює можливі позитивні результати таких ініціатив і може спричинити незворотню деградацію пралісових екосистем.

Сучасні дослідження лісових екосистем свідчать про важливу роль спільних мікоризних мереж у перенесенні вуглецю та поживних речовин між деревами і підростом (Simard et al., 1997; Simard et al., 2025). Такі взаємозв'язки можуть підтримувати регенерацію та стійкість лісових фітоценозів в умовах кліматичного стресу. Особливу цікавість викликає можливість поширення цього твердження на міжвидові взаємодії у високогірних умовах Чивчино-Гринявських гір (Коляджин та ін., 2017; Коляджин, Осадчук, 2024). Традиційні уявлення про конкуренцію не повною мірою пояснюють високу життєздатність підросту *Picea abies* під щільним наметом криволісся *Pinus mugo* Турга. У суворих екотопах субальпійського поясу ценози *Pinus mugo*, як потужні едифікатори, потенційно можуть функціонувати як донори вуглецю та мінеральних сполук через спільні ектомікоризні мережі, забезпечуючи метаболічну підтримку пригніченого кліматичними стресами підросту ялини. Тому потрібні детальніші дослідження цього припущення для кращого розуміння механізмів стійкості високогірних фітоценозів на верхній межі лісу.

Висновки (Conclusions).

1. Досліджені ялинові лісостани характеризуються природним походженням, різновіковістю, наявністю дерев на межі фізіологічного розвитку, наявністю самосіву і підросту, лежачої мертвої деревини усіх стадій розкладання, відсутністю антропогенного впливу, тобто мають всі ознаки приналежності до пралісових угруповань.

2. Запас стовбурової деревини ростучих дерев на ділянці, що представляє ранню фазу старіння, становить 588, пізню фазу старіння – 596, початкову фазу розпаду – 545 м³·га⁻¹. Запас сухостою становить, відповідно, 24, 70 та 121 м³·га⁻¹. Досліджені деревостани є тріярусними.

3. Кількість підросту змінюється у значних межах і залежить загалом від фази розвитку деревостану: 5,1 (рання фаза старіння), 13,9

(пізня фаза старіння), 15,1 (початкова фаза розпаду) тис. шт./га. Окрім фази розвитку деревостану, причиною значної варіабельності кількості підросту на ділянках є різна інтенсивність розвитку трав'яного вкриття, яка залежить від ступеня зімкнутості намету та інтенсивності освітлення лісової ділянки. Підріст і самосів зосереджені в основному на лежачих стовбурах IV стадії розкладання, тому від обсягу останніх значною мірою залежить успішність проходження процесу природного поновлення.

4. У зміні підросту зі зміною фази розвитку деревостану прослідковується певна тенденція. Так, у напрямі зміни фази розвитку деревостану *рання фаза старіння* → *пізня фаза старіння* → *початкова фаза розпаду* частка дрібного підросту (10-39 см) збільшується (38,5; 76,4; 87,6%), тоді як частка середнього (40-129 см) та великого (130 см і більше) підросту зменшується (відповідно, 34,3; 14,1; 11,2% та 27,2; 9,5; 1,2%).

5. Порівняння кількості підросту за висотними групами засвідчує певні фазові відмінності у розвитку пралісів. Так, деревостан, що перебуває у ранній фазі старіння, характеризується відносно подібним розподілом підросту за висотними групами (38,5; 34,3 та 27,2%). У деревостанах, що перебувають у пізній фазі старіння та початковій фазі розпаду, спостережено значну перевагу дрібного підросту (76,4 та 87,6%). Забезпеченість підростом ділянки деревостану з ранньою фазою старіння є незадовільною, тоді як деревостани у пізній фазі старіння та початковій фазі розпаду характеризуються добрим станом природного поновлення (I клас якості).

6. Поряд з підростом *Picea abies*, під наметом смерекових пралісів трапляється підріст *Sorbus aucuparia*, кількість якого незначна (140-340 шт./га) і визначається особливістю поширення деревного виду, специфікою мікрорельєфу пробної площі, розвитком трав'яного вкриття.

7. Стан ялинового підросту добрий. Частка рослин з механічними пошкодженнями (0,5-4,3%) та пошкоджених дикими тваринами (1,1-5,5%) незначна.

8. 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 і практики.

Подяка (Acknowledgments).

Автори статті вдячні майстру з охорони природи Прикордонного ПНДВ Шарабуряку Івану Дмитровичу, інспекторам з охорони природо-заповідного фонду Прикордонного ПНДВ Шарабуряку Івану Юрійовичу і Дроняку Василю Васильовичу за їхню вагому 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\[360:UOCCO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[360:UOCCO]2.0.CO;2)
- Chomij, 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. <https://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, Birmensdorf, 69. https://www.researchgate.net/publication/329019447_Inventory_of_the_largest_primeval_beech_forest_in_Europe_A_Swiss-Ukrainian_scientific_adventure
- Debryniuk, Iu. M. (2011). Dieback of the spruce forests: causes and onsequences. *Scientifi Bulletin of the Ukrainian State Forestry University*, 21(16), 32–38. http://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., Nechai, M., Koliadzhyn, I., Lavnyy, V., Soroka, M., & Debryniuk, Iu. (2026). Structural and mensurational characteristics of spruce stands in primeval forest communities of the Verkhovynskyi National Nature Park. *Forestry and Forest Melioration*, 148, 14–27. <https://doi.org/10.33220/1026-3365.148.2026.14> [Дебрінюк, В. Ю., Нечай М. М., Коляджин, І. І., Лавний, В. В., Сорока, М. І., Дебрінюк, Ю. М. (2026). Структурно-таксаційна характеристика ялинових лісостанів у пралісових угрупованнях НПП «Верховинський». *Лісівництво і агролісомеліорація*, 148, 14–27.]
- Didukh, J. P., Chomey, I. I., & Budzhak, V. V. (2016). *Climatogenic changes in the plant world of the Ukrainian Carpathians*. Chernivtsi: 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]. Valid from May 1, 2007. Kyiv: Ministry of Agrarian Policy of Ukraine [Люці 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*. Rakhiv: Carpathian Biosphere Reserve. [Гамор, Ф. Д., Довганич, Я. О., Покинчереда, 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*. Kyiv: Scientific thought [Голубец, 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). Kyiv: 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., Bače, R., Čada, V., Lynn, J., & Peck, 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(15), 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., & Olijnyk, V. S. (2007). *Natural disturbance in the mountain and forest conditions of the Ukrainian Carpathians (windthrow, floods, soil erosion)*. Lviv: Kamula [Калущкий, І. Ф., Олійник, В. С. (2007). *Стійкі явища в гірсько-лісових умовах Українських Карпат (вітровали, наводки, ерозія ґрунту)*. Львів: Камула. 240 с.] (in Ukrainian)

- Koliadzhyn, I. I., & Osadchuk, L. S. (2024). Biotic conditioning of the stability of *Pinus mugo* Turra biogeocenoses in the Chivchyno-Hryniav Mountains of the Ukrainian Carpathians. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 34(3), 21–29. <https://doi.org/10.36930/40340303> [Коляджин, І. І., Осадчук, Л. С. (2024). Біотична зумовленість стійкості біогеоценозів *Pinus mugo* Турра в Чивчино-Гринявських горах Українських Карпат. *Науковий вісник НЛТУ України*, 34(3), 21–29] (in Ukrainian)
- Koliadzhyn, I. I., Zelenchuk, I. M., Zytenyuk, A. M., Zelenchuk, Y. I., & Osadchuk, L. S. (2017). The pine elfinwood is a biologically stable ecosystem of the highlands of the Chivchyno-Hryniav Mountains. *The tenth anniversary of the creation of the UNESCO World Heritage site "Primeval beech forests of the Carpathians and ancient beech forests of Germany": history, state and problems of the implementation of an integrated management system: proceedings of the international scientific and practical conference*, 160–170. Rakhiv, September 26–29. Lviv: Rastr-7 [Коляджин, І. І., Зеленчук, І. М., Зітенюк, А. М., Зеленчук, Я. І., Осадчук, Л. С. (2017). Соснове пракриволісся – біологічно-стійка екосистема високогір'я Чивчино-Гринявських гір. *Десятиріччя створення об'єкта Всесвітньої спадщини ЮНЕСКО «Букові праліси Карпат та давні букові ліси Німеччини»: історія, стан та проблеми впровадження інтегрованої системи менеджменту: матеріали Міжнарод. наук.-практ. конф., м. Рахів, 26–29 вересня 2017 р. Львів: Растр-7, 160–170] (in Ukrainian)*
- Korpel, S. (1995). *The virgin forests of the Western Carpathians*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag [Korpel, S. (1995). *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 310 s.] (in German)
- Leibundgut, H. (1993). *European primeval forests: A guide to near-natural forestry*. Bern; Stuttgart; Vienna: Haupt. https://books.google.com.ua/books/about/Europ%C3%A4ische_Urw%C3%A4lder.html?id=tPV7PQAACAAJ&redir_esc=y [Leibundgut, H. (1993). *Europäische Urwälder: Wegweiser zur naturnahen Waldwirtschaft*. Bern; Stuttgart; Wien: Haupt. ISBN 3-258-04713-8] (in German)
- Manko, A., Voitkiv, P., & Nakonechnyi, Y. (2019). Virgin forests as 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*. Lviv: Galician Publishing Union. ISBN 978-617-8092-42-9. 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. 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
- Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M., & Molina, R. (1997). Net transfer of

- carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388, 579–582. <https://doi.org/10.1038/41557>
- Simard, S. W., Ryan, T. L., & Perry, D. A. (2025). Opinion: Response to questions about common mycorrhizal networks. *Frontiers in Forests and Global Change*, 7, 1512518. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2024.1512518>
- Stillhard, J., Murzynowska, I., Projer, G., Tellenbach, C., Hobi, M., Bugmann, H., & Brang, P. (2023). *Sample Plot Inventory in Swiss Natural Forest Reserves – Manual of the Field Survey*. Version 4.2.0. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf
- Stoyko, S. M. (2013). Beech primeval forests of the Carpathians as the object of 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 багатоганне значення та охорона. *Лісівнича академія наук України: Наукові праці*, 1, 27–31] (in Ukrainian)
- Štefan, K. (1995). *The primeval forests of the Western Carpathians*. Stuttgart; Jena; New York: G. Fischer. ISBN 3-437-30702-9 [Štefan, K. (1995). *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart; Jena; New York: G. Fischer] (in German)
- Ustyomenko, P. M., Dubyna, D. V., Ziman, S. M., Tjukh, Y. Y., & Derbak, M. Y. (2012). Primeval beech forests in the territory of the Synevir 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)

Structure and Features of Natural Regeneration of *Picea abies* (L.) Karst. in the Primeval Forest Communities of the Verkhovynskyi National Nature Park

V. Debryniuk¹, M. Nechai², I. Koliadzhyn³, V. Lavnyy⁴, Iu. Debryniuk⁵

The study sites are located within the forest lands of the Verkhovynskyi National Nature Park, namely, in two nature conservation research departments (NPRDs): Prykordonne and Chyvchynske. These forest stands are among the most remote in the Ukrainian Carpathians, occupying topographically complex terrains along the state border between Ukraine and Romania. The study aimed to assess natural advance regeneration by height class in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) primeval forests in order to determine the

intensity of the natural regeneration process depending on the developmental phases of the primeval forest community.

The investigated spruce primeval forest communities are composed of the native species *Picea abies* (L.) Karst. and are characterized by pure species composition, natural origin, and an uneven-aged stand structure, as well as the presence of trees approaching the limit of their physiological lifespan. These stands also feature abundant advance regeneration (seedlings and

¹ *Vasyl Debryniuk* – PhD 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 *Mykhailo Nechai* – Director of the National Nature Park “Verkhovynskyi”, the village of Verkhniy Yaseniv, Verkhovyna district, Ivano-Frankivsk region, 78712, Ukraine. E-mail: nppverhovyna@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-4479-2307>

³ *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>

⁴ *Vasyl Lavnyy* – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Agricultural Sciences, Professor, Vice-Rector for Research, 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.

⁵ *Iurii Debryniuk* – Full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Academician-Secretary of the FASU, Doctor of Agricultural Sciences, Professor at the Department of Forest Cultures and Forest Tree-breeding, Ukrainian National Forestry University, 103 General Chuprynkа St., Lviv, 79057, Ukraine. E-mail: debrynuk_ju@ukr.net ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-0994-349X>

saplings), downed deadwood (coarse woody debris) at all stages of decomposition, and a complete absence of anthropogenic impact.

The stemwood volume of living trees in the plot representing the early ageing phase is $588 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, while in the late ageing and initial decay phases, it is 596 and $545 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, respectively. The volume of standing deadwood (snags) amounts to 24, 70, and $121 \text{ m}^3 \cdot \text{ha}^{-1}$, respectively. The investigated forest stands exhibit a three-storeyed structure.

The abundance of advance regeneration (young growth) varies significantly and is dependent on the developmental phase of the forest stand: 5.1 (early ageing phase), 13.9 (late ageing phase), and 15.1 (initial decay phase) thousand individuals per hectare. In addition to the developmental phase, the substantial variability in the amount of natural regeneration across the study plots is attributable to differences in the intensity of herbaceous vegetation development, which depends on the degree of canopy closure and the light intensity within the forest site. Self-sown seedlings and saplings are concentrated mainly on downed trunks in stage IV of decomposition.

A distinct trend is observed in the dynamics of advance regeneration (young growth) across the developmental phases of the forest stand. Thus, following the developmental sequence of the forest stand from the early ageing phase to the late ageing phase and then to the initial decay phase, the proportion of small-sized young growth (10-39 cm) increases (38.5%, 76.4%, and 87.6%, respectively), while the proportions of medium-sized (40-129 cm) and large-sized (130 cm and taller) young growth plants decrease (from 34.3% to 14.1% and 11.2%, and from 27.2% to 9.5% and 1.2%, respectively).

A comparison of the number of saplings across height classes reveals distinct phase-related differences in the development of primeval forests.

Thus, the forest stand in the early ageing phase is characterized by a relatively uniform distribution of young growth among height classes (38.5%, 34.3%, and 27.2%). In contrast, stands in the late ageing and initial decay phases show a significant predominance of small-sized young growth plants (76.4% and 87.6%, respectively). The advance regeneration (young growth) density in the early ageing phase plot is considered to be unsatisfactory, whereas the stands in the late ageing and initial decay phases are characterized by a successful state of natural regeneration, corresponding to Quality Class I.

Alongside the *Picea abies* young growth the presence of *Sorbus aucuparia* L. saplings is observed under the canopy of the spruce primeval forests, the amount of which is insignificant ($140\text{--}340 \text{ individuals ha}^{-1}$). This quantity is determined by the specific distribution pattern of the woody species, the microrelief features of the sample plot, and the development of the grass cover.

The condition of the Norway spruce advance regeneration is good. The proportion of plants with mechanical damage (0.5-4.3%) and those damaged by wild animals (1.1-5.5%) is insignificant.

Despite the negative impact of a number of abiotic factors, particularly climate change, it can be concluded that under the canopy of the *Picea abies* primeval forests of the Verkhovynskyi National Nature Park, an intensive process of natural regeneration is occurring in the absence of direct anthropogenic influence. This evidence supports the self-regulating capacity of primeval forest ecosystems and the importance of their preservation as reference sites (benchmarks) for forest science.

Key words: forest stand; developmental phases; young growth (saplings); sample plots; circular plots; height classes; grass cover.