

О.Г. СІРЕНКО

Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

ОНТОГЕНЕЗ ТА ВІКОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ СОСНИ КЕДРОВОЇ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ (PINUS СЕМВРА L.) В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Описано 11 етапів онтогенезу сосни кедрової європейської та проаналізовано вікову структуру популяцій виду на 22 пробних площах.

Праліси з участю сосни кедрової європейської, де вік окремих особин сягає 600 років, збереглися недоторканими і є унікальними угрупованнями, що потребують всебічного вивчення закономірностей формування вікової, просторової та ценотичної структури для розробки наукових основ охорони виду.

Вікову структуру деревостанів з участю сосни кедрової європейської за абсолютним віком вивчали Mayer [15], Oarcea [16], Stănescu [17], які зазначали, що для західноєвропейських та румунських лісів з участю сосни кедрової європейської характерна значна різновіковість. На різновіковість деревостанів вказав і К.К. Смаглюк при дослідженні розподілу чисельності особин ялини та сосни кедрової європейської за об'ємом та діаметром [9]. Розподіл особин у деревостані з участю сосни кедрової європейської за діаметром стовбурів на пробних площах модриново-кедрового резервату "Кедрин" та урочища "Яйко" досліджував С.М. Стойко [10, 11].

Досі не вивчені етапи онтогенезу сосни кедрової європейської та вікова структура популяцій (за спектрами онтогенетичних станів). Тому метою нашої роботи стало дослідження морфологічних характеристик різних етапів онтогенезу, їхньої тривалості в особин низької та високої життєвості та вікової структури в різних ценотичних умовах та деревостанах різного абсолютного віку.

При вивченні етапів онтогенезу використовували періодизацію Т.О. Работнова [6], доповнену О.О. Урановим [13], О.О. Урановим, О.В. Смірною [12] та низку праць, у яких наводилися описи онтогенезу хвойних: *Picea abies* [7], *Abies sibirica* [5], *Pinus sylvestris* [2]. Об'єктами досліджень початкових етапів онтогенезу (до іматурної другої стадії) були особини, вирощені з насіння в закритому ґрунті та розсаднику і п'ятирічні саджанці, привезені з природних місцевостей. Наступні етапи онтогенезу вивчали в природі протягом 2000—2006 рр. Абсолютний вік сосни кедрової європейської за діаметром та висотою визначали за графіком ходу росту модельних дерев, складеним К.К. Смаглюком [8].

Вікову структуру ценопопуляцій вивчали методом закладки пробних площ розміром 25 × 25 м. Місце закладання пробної площі визначали за принципом однорідності ценотичних та екологічних умов. На пробній площі картували всі особини, що входили до складу деревостану, в тому числі звалені. Для особин сосни кедрової європейської визначали онтогенетичні стани. Проводили опис ценотичного складу трав'янисто-чагарникового та мохового ярусів. Класифікацію вікових спектрів ценопопуляцій проводили за методикою Работнова—Уранова—Смірної [12].

Початкові етапи онтогенезу *Pinus sibirica* (до іматурної стадії), описані С.А. Ніколаєвою [4] та М.Н. Ширською [14], згідно з

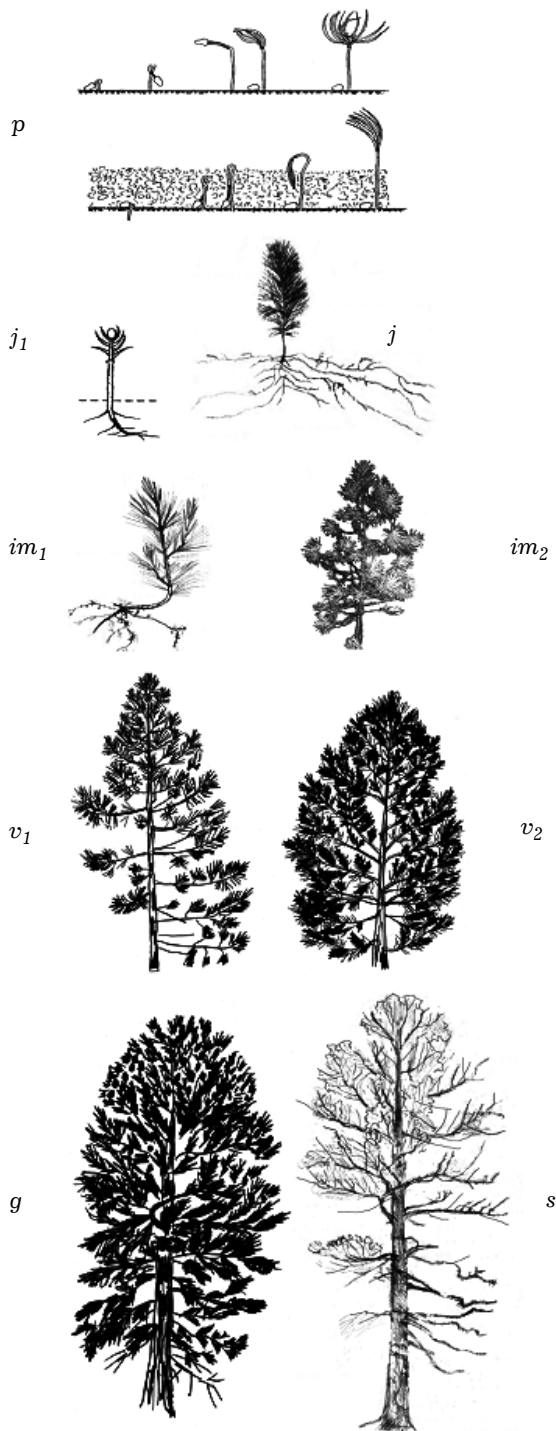


Рис. 1. Онтогенетичні стани: *p* — проростки; *j₁* — ювенільні першого року життя; *j* — ювенільні; *im₁* — іматурні перші; *im₂* — іматурні другі; *v₁* — віргінільні перші; *v₂* — віргінільні другі; *g* — генеративні; *s* — сеньільні

нашими спостереженнями подібні до початкових етапів онтогенезу сосни кедрової європейської.

Проростки (*p*).

Фаза проростка (рис. 1) починається з розриву насінневої оболонки та появи зародкового корінця. Гіпокотиль з'являється на поверхні ґрунту у вигляді петельки. Під час росту гіпокотилу він перегинається, зігнуті частини гіпокотіля притискаються одна до одної для подолання опору підстилки. Подальший ріст здійснюється за двома типами: з виносом горішка на поверхню та без виносу (горішок залишається в ґрунті). Сім'ядолі разом з горішком виносяться на поверхню (де звільняються від нього) чи виносяться на поверхню вже без насінневої оболонки. Тривалість стадії — від 3 до 4 тижнів [4, 14].

Ювенільний період (*j*).

Основною ознакою цього періоду є одноосність особин. Він починається з росту верхівкової бруньки, формування вторинного стебла та первинної ювенільної хвої, появи бічних коренів першого порядку, формування мікоризи і закінчується галуженням головної осі. Протягом цього періоду сповільнюється ріст головного кореня і інтенсивно ростуть корені другого та третього порядків, на гіпокотилі біля шийки кореня формуються додаткові корені.

У перший рік розвитку особини досягають 5—15 см заввишки, мають добре розвинутий гіпокотиль, сім'ядолі (від 8 до 13), стебло з ювенільною хвоєю, бруньку та кореневу систему, що складається з головного та бічних коренів (довжина головного кореня перевищує довжину наземної частини в 2 рази), особини також мають додаткові корені на гіпокотилі над шийкою кореня.

У подальшому вісь наростає моноподіально. В перший рік з бруньки розвивається пагін вже з хвоєю дорослого типу, сильний розвиток бічних коренів та додаткових коренів у нижній частині гіпокотіля зумовлений необхідністю закріплення рос-

лини на нестійких кам'янистих розсипах зі значною крутизною схилу [4, 14].

Тривалість ювенільного періоду в особин, що зростають в оптимальних умовах за гарного освітлення становить до 3 років, у особин, що зростають у песимальних умовах — до 10 років. Приріст у цей період дорівнює 0,5—3,0 см на рік. Особини наприкінці ювенільної стадії мають висоту від 10 до 40 см.

Іматурна стадія (im).

Іматурна перша стадія (im_1). Перехід в іматурну першу стадію характеризується появою другого та третього порядку галузження, при цьому спостерігається нерегулярне утворення бічних пагонів. Перші бічні пагони з'являються в особин високої життєвості у віці 3 роки, низької — до 10 років. Крона в цей період має широкопірамідальну форму. Тривалість стадії: в особин з високою життєвістю — 3—10 років, з низькою — 10—25 років. Висота особин: з високою життєвістю (10 років) — 1,0—1,5 м, з низькою (25 років) — 1 м.

Іматурна друга стадія (im_2). характеризується регулярною появою бічних пагонів, головний корінь атрофується і розвиваються тільки бічні корені — це дає змогу рослині добре вкорінитися на глибистих ґрунтах, корені мають ексцентричну будову, що зумовлено необхідністю підпорки для стовбура, форма крони залишається широкопірамідальною. В цей час збільшується річний приріст, що зумовлює підвищену вимогливість до освітлення, саме на цьому етапі спостерігається найбільший відсоток відпаду.

Тривалість стадії: в особин з високою життєвістю — 10—15 років (висота у віці 15 років — 2 м), з низькою — 25—35 років (висота у віці 35 років — 2 м).

Віргінільна стадія (v).

Віргінільна перша стадія (v_1). характеризується появою четвертого порядку галузження, швидким наростанням верхівкового приросту, зміною форми крони до пірамідально-яйцеподібної, зупинкою росту го-

ловного кореня і формуванням якірних коренів. У особин з низькою життєвістю відмирають нижні гілки і збільшується висота прикріплення крони, протяжність крони може становити лише кілька метрів.

Тривалість стадії: в особин з високою життєвістю — 15—25 років (висота у віці 25 років — 4 м, діаметр — 5 см), з низькою — 35—45 років (висота у віці 45 років — 4 м, діаметр — 6 см).

Віргінільна друга стадія (v_2). характеризується розвитком крони, подібної до такої у генеративних особин, та максимальним приростом, який становить 20—26 см на рік [9]. Розвиток крони має важливе значення під час переходу до генеративної стадії, оскільки жіночі стробіли утворюються на крупних бічних гілках, що відходять від стовбура [1]. Крона остаточно набуває пірамідально-яйцеподібної форми. В особин з низькою життєвістю посилюється відмирання нижніх гілок. До 40 років коренева система набуває рис, характерних для даного виду.

Тривалість стадії: в особин з високою життєвістю — 25—40 років (висота у віці 40 років — 8 м, діаметр — 10 см), з низькою — 45—80 років (висота у віці 80 років — 7 м, діаметр — 24 см).

Генеративна стадія (g).

Генеративна перша стадія (g_1). характеризується появою п'ятого порядку галузження та жіночих шишок у верхній частині крони.

Як і в ялиці, сосни звичайної, сосни кедрової сибірської (Некрасова, Сакович, 1958, Некрасова, 1960, 1961), у сосни кедрової європейської ми спостерігали поділ крони на три генеративні яруси. Верхній ярус жіночої сексуалізації, в ньому спостерігаються ростові і жіночі пагони, середній — змішаний, містить жіночі шишки та пилякові колоски і нижній — чоловічої сексуалізації, що містить лише пилякові колоски.

Тривалість стадії: в особин з високою життєвістю — 40—45 років (висота у віці 45 років — 9 м, діаметр — 12 см), з низькою —

80—110 років (висота у віці 110 років — 12 м, діаметр — 32 см).

Генеративна друга стадія (g_2) характеризується появою шостого порядку галузження, найбільшою здатністю до продукції насіння. На початку цієї стадії з'являються пилякові колоски.

Тривалість стадії: в особин з високою життєвістю — 45—500 років (висота у віці 500 років — 32 м, діаметр — 100 см), з низькою — 110—250 років (висота у віці 250 років — 17 м, діаметр — 52 см).

З 40—60 до 80—100 років ріст особин у висоту поступово зменшується до 10—5 см на рік і на рівні 5—3 см зберігається до 300—320 років. Максимальний приріст у діаметрі спостерігається в 50—100 років і становить 0,5 см на рік, у наступні роки встановлюється стійкий річний приріст 0,20—0,25 см на рік, що зберігається до 300-річного віку, лише в особин з низькою життєвістю після 120 років знижується річний приріст у діаметрі до 0,1 см і менше. Максимальний приріст у висоту в особин з низькою життєвістю спостерігається у віці 50—70 років і становить 10—15 см на рік [9].

Генеративна третя стадія (g_3). Пов'язна з чоловічою сексуалізацією і характеризується невеликою кількістю шишок у верхньому ярусі крони.

Тривалість стадій: в особин з високою життєвістю — 500—600 років (висота у віці 600 років — 35 м, діаметр — 120 см), з низькою — 250—300 років (висота у віці 300 років — 18 м, діаметр — 64 см).

Сенільна стадія (s) характеризується відсутністю генеративних органів, відмиранням нижніх гілок та всиханням гілок по всій кроні, пошкодженням стовбура. Особи в цій стадії є нестійкими до вітровалу.

Квазісенільну стадію (ks) ми виділяли для особин в прегенеративному та молодому генеративному віці з ознаками всихання до 80% хвої та гілок.

Нами було досліджено популяції 10 локалітетів, в яких було закладено 22 пробні площі.

Локалітет 1. Івано-Франківська область, Державний оздоровчий комплекс, г. Ігровище, Сивульське лісництво, квартал 20, виділ 10, 16 — закладено 4 пробні площі.

Пробна площа 1/1. Квартал 20, виділ 10, південний схил, 35°, висота н.р.м. 1300 м. Склад деревостану — 8Яле2Кдр+Бб*. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 180 років (80—600 років), повнота 0,5, особини сенільної стадії пошкоджені ентомошкідниками, на деяких особинах генеративної стадії спостерігається пошкодження стовбура та гілок, що нагадує поперечний рак. 2-й деревний ярус — 5Кдр3Яле1Бб1Грз, підріст — 10Яле+Кдр. Асоціація Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum.

Популяція на пробній площі 1/1 (таблиця) є повночленною псевдомолодою нормальною. У 6% деревостану відмічено початок розпаду. Спостерігається досить велика кількість особин молодого, зрілого генеративного віку та віргінільних. Серед квазісенільних особин не виявлено особин прегенеративної стадії, всі квазісенільні особини молодого генеративної стадії пошкоджені шкідниками.

Пробна площа 1/2. Квартал 20, виділ 16, південний схил, 26°, висота н.р.м. 1300 м. Склад деревостану — 5Яле3Бб2Кдр. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 200 років (60—600 років), повнота 0,5, в особин сенільної та генеративної стадії спостерігається пошкодження стовбура та гілок, що нагадує поперечний рак. 2-й деревний ярус — 5Кдр3Яле2Бб, підріст — 6Яле4Кдр. Асоціація Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-hylocosmosum.

Популяція на площі 1/2 (див. таблицю) є повночленною псевдомолодою нормальною. Вона відрізняється від такої на площі 1/1 неоднорідністю едафічних умов. Верхня частина популяції розташована на кам'я-

* Кдр — Pinus cembra, Яле — Picea abies, Бб — Betula pendula, Грз — Sorbus aucuparia, Сз — Pinus sylvestris, Яцб — Abies alba.

Вікова структура популяції сосни кедрової європейської

Номер пробної площі	Кількість особин вікових станів, %								
	j	im ₁	im ₂	v ₁	v ₂	g ₁	g ₂	s	ks
1/1	12	23	9	12	17	3	12	6	6
1/2	26	4	32	7	4	15	4	4	4
1/3	—	8	8	15	38	—	31	—	—
1/4	16	6	6	43	6	—	11	6	6
2/1	12	15	12	—	—	—	45	4	12
2/2	13	11	5	24	31	9	—	—	7
2/3	4	4	24	13	17	20	11	—	7
2/4	—	—	7	10	13	10	50	—	10
2/5	21	3	21	28	21	—	—	—	6
3/1	—	—	—	11	22	—	22	6	39
4/1	—	37	42	16	—	—	—	—	5
5/2	—	8	—	17	17	—	42	8	8
6/1	14	29	7	14	15	—	14	—	7
7/1	21	17	13	28	—	—	13	—	8
7/2	25	—	—	25	8	—	42	—	—
7/3	4	—	12	8	28	—	36	4	8
7/4	—	33	—	—	67	—	—	—	—
8/1	11	19	14	—	8	3	45	—	—
9/1	6	13	—	25	—	—	56	—	—
10/1	—	4	20	8	4	—	60	4	—
10/2	—	22	32	20	13	3	10	—	—

нистих розсипах, тут зростають всі імаатурні особини в умовах майже повної відсутності конкуренції з іншими видами (на цій ділянці зростають особини лише сосни кедрової європейської), у нижній частині пробної площі, що вкрита шаром торф'янистого ґрунту, зростають сенільні особини та зрілі генеративні особини.

Пробна площа 1/3. Квартал 20, виділ 10, південний схил, 35°, висота н.р.м. 1300 м. Склад деревостану — 7Яле2Кдр1Бб. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 160 років (80—350 років), повнота 0,5. 2-й деревний ярус — 7Кдр3Яле, підріст — 10Яле+Кдр+Бб. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 1/3 (див. таблицю) є неповночленною молодою нормальною.

Пробна площа 1/4. Квартал 20, виділ 10, південний схил, 35°, висота н.р.м. 1400 м. Склад деревостану — 9Яле1Кдр+Бб. Се-

редній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 380 років (350—600 років), повнота 0,5. 2-й деревний ярус — 7Яле-3Кдр, підріст — 6Кдр4Яле. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 1/4 (див. таблицю) є повночленною псевдомолодою нормальною. Вона подібна до такої на площі 1/2 за едафічними умовами. Верхня частина пробної площі — це майже монодомінантний ялинник з вкрапленням сенільних та квазісенільних особин (імаатурної другої стадії) та особин зрілого генеративного віку низької життєвості (ґрунт — розсипи, вкриті шаром торф'янистого ґрунту), нижня частина — кам'янисті розсипи, на яких зростають особини прегенеративного віку.

Локалітет 2. Івано-Франківська обл., Осмолодський ДЛГ, г. Яйко, Мшанське лісництво, квартал 35, виділ 13, 25, 31 — 5 пробних площ.

Пробна площа 2/1. Квартал 35, виділ 13, північно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 1400 м. Склад деревостану — 6Яле4Кдр. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 200 років (80—450 років). На ділянці багато вітровальних та загиблих особин, пошкоджених хворобою чи шкідником (на стовбурі та гілках пошкодження схожі на поперечний рак). Повнота 0,6. 2-й деревний ярус — 6Яле4Грз, підріст — 10Яле+Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 2/1 (див. таблицю) є неповночленною псевдозрілою нормальною. Значна кількість вітровальних особин, в тому числі і сосни кедрової європейської, та повна відсутність віргінільних на тлі значної кількості квазісенільних (генеративних у віці 80—150 років з ознаками пошкодження) свідчить про можливе недавнє проходження популяцією регресивної чи старіючої нормальної стадії (з великою кількістю генеративних та сенільних особин і відсутністю підросту).

Пробна площа 2/2. Квартал 35, виділ 25, північно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 1400 м. Склад деревостану — 7Яле2Кдр1Бб. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 60 років (45—70 років), повнота 0,6. 2-й деревний ярус — 4Кдр3Грз3Яле, підріст — 7Яле3Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 2/2 (див. таблицю) є повночленною молодою нормальною. Відсутність на поверхні ґрунту розкладених та звалених дерев свідчить про первинність деревостану на цій ділянці. Досить висока повнота, нехарактерна для первинної інвазії на кам'янистих розсипах, можливо, зумовлена стихійними явищами (наприклад, сніговою лавиною) і знищенням деревної рослинності на цій ділянці, а згодом повторним її залісненням.

Пробна площа 2/3. Квартал 35, виділ 31, північно-західний схил, 30°, висота н.р.м.

1500 м. Склад деревостану — 6Яле3Кдр1Грз. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 55 років (40—80 років), повнота 0,7. 2-й деревний ярус — 9Яле1Кдр, підріст — 7Яле3Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 2/3 (див. таблицю) є повночленною псевдомолодою нормальною. На ділянці є відмерлі звалені дерева, серед квазісенільних лише особини іматурної другої стадії.

Пробна площа 2/4. Квартал 35, виділ 31, північно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 1400 м. Склад деревостану — 4Яле3Кдр3Грз. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 75 років (55—100 років), повнота 0,8, у сосни кедрової європейської крона піднята на висоту до 8 м (низький віталітет), 2-й деревний ярус — 10Яле+Кдр, підріст — 10Яле+Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 2/4 (див. таблицю) є повночленною псевдозрілою нормальною, на ділянці багато відмерлих звалених особин. Квазісенільні особини представлені іматурною другою стадією.

Пробна площа 2/5. Квартал 35, виділ 31, північно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 1300 м. Склад деревостану — 4Яле3Кдр3Бб. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 30 років (25—45 років), повнота 0,6. 2-й деревний ярус — 10Яле, підріст — 10Яле+Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinioso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 2/5 (див. таблицю) є неповночленною інвазійною. Популяція утворилась на місці вирубки, про що свідчить наявність пнів на ділянці. Серед квазісенільних є лише особини іматурної другої стадії.

Локалітет 3. Івано-Франківська обл., Карпатський національний природний парк, Хребет Гребінь, Татарівське лісництво, квартал 10, виділ 11 — 1 пробна площа.

Пробна площа 3/1. Північно-східний схил, 35°, висота н.р.м. 900 м. Склад деревостану — 3Кдр2Сз2Яле2Бб1Яцб. Середній вік сосни кедрової європейської 60 років (45—70 років), повнота 0,6. В особин сосни кедрової європейської крона піднята на висоту 8 м (низький віталітет), підріст — 10Яле+Сз+Яцб+Кдр. Асоціація *Piceeto (abietis)-Pineto (sylvestris)-Pinetum (cembrae) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum*.

Популяція на площі 3/1 (див. таблицю) є неповночленною регресивною. Через відсутність поблизу деревостанів з участю сосни кедрової європейської, можна припустити, що насіння було занесено кедрівкою з локалітету на г. Лисина Космацька чи г. Кобила, низький віталітет та високий відсоток особин у квазісенільній стадії (ювенільної — віргінільної другої стадії) дають підстави для висновку, що ця популяція є нежиттєздатною.

Локалітет 4. Івано-Франківська обл., Надвірнянський ДЛГ, урочище Бредулець, Зеленське лісництво, квартал 5, виділ 9 — 1 пробна площа.

Пробна площа 4/1. Південно-західний схил, 22°, висота н.р.м. 750 м. Склад деревостану — 4Сз1Яле1Бб3Яле1Сз. Середній вік першого ярусу 140 років, повнота 0,6. 2-й ярус — 6Яле2Сз2Бб, підріст — 7Сз2Кдр1Яле. Асоціація *Betuleto (pendulae)-Piceeto (abietis)-Pinetum (sylvestris) vaccinoso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 4/1 (див. таблицю) є неповночленною псевдоінвазійною.

Локалітет 5. Івано-Франківська обл., Надвірнянський ДЛГ, г. Кози Гора, Зеленське лісництво, квартал 19, виділ 22 — 2 пробні площі.

Пробна площа 5/1. Квартал 19, виділ 22, північний схил, 30°, висота н.р.м. 1175 м. Склад деревостану — 10Сг+Яле+Кдр+Грз. Середній вік сосни кедрової європейської 400 років, повнота 0,7. Асоціація *Pineto (cembrae)-Pineto (mugi) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum*. Усі особини сосни кедрової європейської — це особини генеративної другої стадії.

Популяція на площі 5/1 є неповночленною регресивною.

Пробна площа 5/2. Квартал 19, виділ 22, північний схил, 30°, висота н.р.м. 1175 м. Склад деревостану — 10Сг+Яле+Кдр+Грз. Середній вік сосни кедрової європейської 230 років (180—350 років), повнота 0,7. 2-й деревний ярус — 6Яле4Кдр, підріст — 5Яле5Грз+Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Pineto (mugi) lycopodioso (clavati)-sphagnosum*.

Популяція на площі 5/2 (див. таблицю) є неповночленною зрілою нормальною.

Локалітет 6. Івано-Франківська обл., Надвірнянський ДЛГ, г. Кізя, Зеленське лісництво, квартал 34, виділ 15 — 1 пробна площа.

Пробна площа 6/1. Південний схил, 35°, висота н.р.м. 1420 м. Склад деревостану — 6Яле3Кдр1Грз. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 170 років (80—300 років), повнота 0,5. 2-й деревний ярус — 10Яле, підріст — 9Яле1Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum*.

Популяція на площі 6/1 (див. таблицю) є повночленною молодією нормальною. Квазісенільні особини представлені генеративними молодими.

Локалітет 7. Івано-Франківська обл., Природний заповідник "Горгани", урочище "Нивка", Черниківське лісництво, квартал 20, виділ 5, квартал 22, виділ 8, квартал 21, виділ 14, квартал 22, виділ 13 — 4 пробні площі.

Пробна площа 7/1. Квартал 20, виділ 5, південно-східний схил, 30°, висота н.р.м. 1150 м. Склад деревостану — 7Яле2Кдр1Бб, середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 200 років (80—250 років), повнота 0,5. 2-й деревний ярус — 8Яле2Кдр, підріст — 8Яле2Кдр. Асоціація *Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-hylocomiosum*.

Популяція на площі 7/1 (див. таблицю) є повночленною псевдомолодою нормальною. На пробній площі значна кількість звалених

дерев, що свідчить про проходження деревостаном стадії розпаду.

Пробна площа 7/2. Квартал 22, виділ 8, південно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 990 м. Склад деревостану — 6Яле3Кдр1Бб. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 250 років (150—350 років), повнота 0,5. 2-й деревний ярус — 7Яле3Кдр, підріст — 9Яле1Кдр. Асоціація Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) rhodococcoso (vitis-idaeae)-sphagnosum.

Популяція на площі 7/2 (див. таблицю) є неповночленною молодою нормальною.

Пробна площа 7/3. Квартал 21, виділ 14, північно-східний схил, 30°, висота н.р.м. 1100 м. Склад деревостану — 4Кдр3Яцб1Яле1Бб. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 290 років (120—450 років), повнота 0,3. 2-й деревний ярус — 7Кдр3Яле, підріст — 8Яле2Кдр. Асоціація Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Pinetum (cembrae) hylocomiosum.

Популяція на площі 7/3 (див. таблицю) є повночленною псевдомолодою нормальною. На ділянці звалені особини виду.

Пробна площа 7/4. Квартал 22, виділ 13, північно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 1100 м. Склад деревостану — 5Яле4Бб1Кдр. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 60 років, повнота 0,8. 2-й деревний ярус — 10 Яле, підріст — 10Яле+Кдр. Асоціація Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum.

Популяція на площі 7/4 (див. таблицю) є неповночленною інвазійною. Дана популяція зростає після рубок головного користування або на місці бурелому чи сходження снігової лавини, у подальшому на ділянці була проведена санітарна рубка (на ділянці 50 пнів на 1 га).

Локалітет 8. Івано-Франківська обл., Природний заповідник "Горгани", г. Бабин Погар, Черниківське лісництво, квартал 27, виділ 11 — 1 пробна площа.

Пробна площа 8/1. Північно-західний схил, 25°, висота н.р.м. 1125 м. Склад деревостану — 7Кдр3Яле. Середній вік першого

ярусу сосни кедрової європейської 180 років (75—250 років), повнота 0,7. 2-й деревний ярус — 10Яле+Кдр, підріст — 9Яле1Кдр. Асоціація Piceeto (abietis)-Pinetum (cembrae) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum.

Популяція на площі 8/1 (див. таблицю) є повночленною молодою нормальною.

Локалітет 9. Івано-Франківська обл., Природний заповідник "Горгани", г. Довбушанка, Черниківське лісництво, квартал 37, виділ 12 — 1 пробна площа.

Пробна площа 9/1. Північно-західний схил, 30°, висота н.р.м. 1090 м. Склад деревостану — 6Кдр3Яле1Сз. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 170 років (100—220 років), повнота 0,3. 2-й деревний ярус — 5Грз5Бб, підріст — 8Яле2Кдр + Сз. Асоціація Pineto (sylvestris)-Piceeto (abietis)-Pinetum (cembrae) vaccinoso (myrtilli) — lichenosum.

Популяція на площі 9/1 (див. таблицю) є повночленною зрілою нормальною.

Локалітет 10. Івано-Франківська обл., Осмолодський ДЛГ, г. Грофа, Осмолодське лісництво, квартал 36, виділ 13, 27 — 2 пробні площі.

Пробна площа 10/1. Квартал 36, виділ 13, східний схил, 25°, висота н.р.м. 1300 м. Склад деревостану — 6Кдр4Яле. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 160 років (90—300 років), повнота 0,4. 2-й деревний ярус — 7Яле2Кдр1Грз, підріст — 10Яле+Кдр. Асоціація Piceeto (abietis)-Pinetum (cembrae) hylocomiosum.

Популяція на площі 10/1 (див. таблицю) є неповночленною зрілою нормальною.

Пробна площа 10/2. Полонина Плісце, квартал 36, виділ 27, південний схил, 15°, висота н.р.м. 1450 м. Склад деревостану — 6Яле4Кдр. Середній вік першого ярусу сосни кедрової європейської 65 років (60—80 років), повнота 0,4. 2-й деревний ярус — 10Кдр, підріст — 6Яле4Кдр. Асоціація Pineto (cembrae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-hylocomiosum.

Популяція на площі 10/2 (див. таблицю) є неповночленною молодою нормальною.

Отже, досліджені популяції 2/5, 7/4 є інвазійними; 4/1 — псевдоінвазійною, 1/1, 1/2, 1/4, 2/3, 7/1, 7/3 — псевдомолодими нормальними, 1/3, 2/2, 6/1, 7/2, 8/1, 10/2 — молодими нормальними, 2/1, 2/4 — псевдозрілими нормальними, 5/2, 9/1, 10/1 — зрілими нормальними, 3/1, 5/1 — регресивними.

Серед інвазійних популяцій 7/4 та 2/5 ми віднесли до інвазійних, а не до псевдоінвазійних через неможливість встановлення наявності сосни кедрової європейської на цій території до стихійного явища чи вирубки. Популяція 4/1 є псевдоінвазійною, що проходить період глибокого омолодження, що дуже рідко трапляється у популяції даного виду. Можливо, ценотичні умови (переважання в складі деревостану сосни звичайної) спричинили це явище. На прикладі інвазійних популяцій можна спостерігати здатність виду захоплювати нові території, як на лісових землях, що піддавались вирубці чи зазнали стихійних явищ, так і на попередньо незаліснених територіях (кам'янистих розсипах), що відповідає патієнтно-експлерентній стратегії виду.

У молодих нормальних популяціях відсоток особин, що перебувають у прегенеративній стадії, коливається в межах 52—87%, у генеративній стадії — 9—48%, у квазісенільній — 0—7%.

У псевдомолодих нормальних популяціях відсоток особин, що перебувають у прегенеративній стадії, — 52—79%, у генеративній — 11—36%, у квазісенільній та сенільній — 7—12%. Критерієм при віднесенні до категорії псевдомолодих слугувала наявність на пробній площі особин у сенільній стадії чи відмерлих звалених особин, що свідчить про проходження деревостаном стадії розпаду. В популяціях з відносно великою повнотою спостерігається значний відсоток відпаду особин в іматурній другій стадії. Загалом цю стадію можна назвати критичним періодом у розвитку особин в різних за складом, повнотою, віком, екологічними умовами деревостанів.

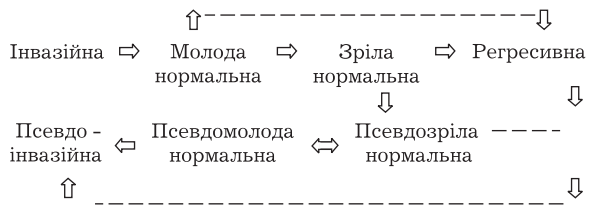


Рис. 2. Схема розвитку популяцій сосни кедрової європейської

У зрілих нормальних популяціях відсоток особин, що перебувають у прегенеративній стадії, становить 36—44%, у генеративній — 42—60%, у сенільній та квазісенільній — 4—16%.

У псевдозрілих нормальних популяціях відсоток особин, що перебувають у прегенеративній стадії, становить 30—39%, у генеративній — 45—60%, у сенільній та квазісенільній — 10—16%. Ми віднесли ці популяції до псевдозрілих, оскільки на ділянках є значна кількість відмерлих особин, що свідчить про недавнє проходження деревостаном стадії розпаду.

Для зрілих нормальних популяцій (у 2 з 3 пробних площ) характерним є збільшення частки сосни кедрової європейської у деревостані до 60%. Для псевдозрілих нормальних характерне домінування *Pinus abies* в першому ярусі, відсоток участі сосни кедрової європейської становить 30—40%. Для псевдомолодих популяцій відсоток участі виду — 10—30%, і лише в одній популяції з шести домінує *Pinus cembra* (40%). Для молодих нормальних популяцій характерний відсоток участі виду 20—40%, лише в одній популяції з шести домінує сосна кедрова європейська (70%).

Старіючих нормальних популяцій не виявлено, по-перше, через коротку тривалість генеративної старої стадії, по-друге, через неглибоке омолодження популяцій, про що свідчить незначна частка сенільних особин у зрілих популяціях.

Регресивна популяція 3/1 містить значну кількість квазісенільних та сеніль-

них особин. Особини, що перебувають у віргінільній та генеративній стадії, мають низький віталітет і належать до одного покоління (були занесені приблизно в один період), при цьому умов для розвитку популяції немає. Регресивна популяція 5/1 складається лише з генеративних особин, і є результатом витіснення сосни кедрової європейської з північних схилів *Pinus mugo*.

Щодо ходу розвитку популяцій (рис. 2) ми можемо стверджувати, що молоді нормальні популяції розвинулись з інвазійних, зрілі нормальні — з молодих нормальних, псевдозрілі можна розглядати як стадію зворотного розвитку регресивних популяцій, псевдомолоді нормальні популяції розвинулись з псевдозрілих чи зрілих нормальних, псевдоінвазійні — з псевдомолодих нормальних чи регресивних.

Таким чином, для сосни кедрової європейської нами виділено 11 етапів онтогенезу. З 22 досліджених ценопопуляцій 2 є інвазійними, 1 — псевдоінвазійною, 6 — псевдомолодими нормальними, 6 — молодими нормальними, 2 — псевдозрілими нормальними, 3 — зрілими нормальними, 2 — регресивними, 10 популяцій — повночленими та 12 — неповночленими. Для зрілих нормальних популяцій (у 2 з 3 пробних площ) характерним є збільшення частки сосни кедрової європейської у деревостані до 60%. Для псевдозрілих нормальних, псевдомолодих, молодих нормальних популяцій характерний відсоток участі виду до 40%. Популяції сосни кедрової європейської проходять цикл неглибокого омоложення.

1. Брынцев В.А. Морфогенез сосны кедровой сибирской в условиях интродукции: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. — М., 2002. — 44 с.

2. Кравченко Г.Л. Этапы онтогенеза сосны обыкновенной // Лесоведение. — 1971. — № 6. — С. 44—54.

3. Некрасова Т.П. Биологические основы семеношения кедра сибирского. — Новосибирск: Наука, 1972. — 272 с.

4. Николаева Ю.Д. Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях Средней тайги // Ботан. журн. — 2002. — 87, № 3. — С. 62—71.

5. Нухимовская Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в условиях Подмоскovie // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. — 1971. — 76. — С. 105—111.

6. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН СССР. — 1950. — Вып. 6. — С. 7—204.

7. Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском Полесье // Ботан. журн. — 2001. — 86, № 8. — С. 72—85.

8. Смаглюк К.К. Сосна кедровая европейская (*Pinus cembra* L.) в Украинских Карпатах // Лесоведение. — 1969. — № 1. — С. 3—15.

9. Смаглюк К.К. Особенности роста сосны (*Pinus cembra* L.) в Карпатах // Лесоведение. — 1971. — № 3. — С. 21—27.

10. Стойко С.М. Заповідники та пам'ятки природи Українських Карпат. — Л.: В-во Львів. ун-ту, 1966. — 143 с.

11. Стойко С.М., Надорожняк О.Я., Мазур Б.А., Кулешко М.П. Еколого-фітоценотична характеристика модриново-кедрового резервату "Кедрин" в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн. — 1995. — 52, № 6. — С. 528—535.

12. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. — М.: Из-во МГУ. — 1969. — 74. — С. 119—133.

13. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7—34.

14. Ширская М.Н. Культуры кедра сибирского в горных лесах Сибири. — М.: Лесн. пром-сть, 1964. — 100 с.

15. Mayer H. Zur Behandlung überalter Gebirgswälder // Schweiz. Z. Forstwesen. — 1967. — N 6. — P. 4—32.

16. Oarcea Z. Contribuni la cunoasterea raspindrii si vegetatiei pinului cembra in Retezat // Rev. pădurilor. — 1966. — N 9. — P. 51—68.

17. Stănescu V. Tipuri de pădure de limita altitudinată // Rev. pădurilor. — 1967. — N 9. — P. 118—120.

Рекомендував до друку
П.С. Булах

О.Г. Сиренко

Национальный ботанический сад
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

ОНТОГЕНЕЗ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ КЕДРОВОЙ
ЕВРОПЕЙСКОЙ (PINUS CEMBRA L.)
В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Описаны 11 этапов онтогенеза сосны кедровой европейской, проанализирована возрастная структура популяций вида на 22 пробных площадках.

O.G. Sirenko

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

LIFE CYCLE AND AGE STRUCTURE
OF EUROPEAN CEDAR PINE
(PINUS CEMBRA L.) POPULATIONS
IN UKRAINIAN CARPATHIANS

11 stages of European cedar pine life cycle are given in the paper. Age structure from the 22 sample areas of the populations are analyzed.