Науковий вісник Ужгородського університету
Серія Біологія, Випуск 31, 2011: 16–28
© Різун В.Б., Чумак М.В., Lachat T., Чумак В.О., Різун Е.М.,
Середюк Г.В., 2011

УДК 595.672.12(477.87)

СТРУКТУРНІ ОСОБЛИВОСТІ ТА ЙМОВІРНІ ШЛЯХИ ФІЛОЦЕНОГЕНЕЗУ УГРУПОВАННЯ ЖУКІВ -ТУРУНІВ (COLEOPTERA, CARABIDAE) БУКОВОГО ПРАЛІСУ (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)

Різун В.Б., Чумак М.В., Lachat T., Чумак В.О., Різун Е.М., Середюк Г.В.

Структурні особливості та ймовірні шляхи філоценогенезу угруповання жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) букового пралісу (Українські Карпати). – В.Б. Різун[1], М.В. Чумак[2], T. Lachat[3], В.О. Чумак[4], Е.М. Різун[5], Г.В. Середюк[4]*. – Таксономічний склад і структурні особливості угруповання жуків-турунів екосистеми букового пралісу були досліджені в Угольському відділенні Карпатського біосферного заповідника (Українські Карпати). В угрупованні екосистеми букового виділено: 1) членів угруповання (види резиденти і регулярні мігранти) та 2) не членів угруповання (нерегулярні мігранти і спорадичні види). В угрупованні клімаксової екосистеми букового пралісу діють наступні елементарні еволюційні біоценотичні механізми: інвазія (вбудовування ніші в ценоз) та субституція (заміщення ніші при конкурентному витісненні), а елізія (випадання ніші з структури ценозу), екогенез (зміни реалізованої ніші ценопопуляції за рахунок перегрупування зв'язків в середині системи) та спеціогенез (зміни реалізованої ніші ценопопуляції за рахунок зміни фундаментальної ніші) не відбуваються.*

Ключові слова*: Carabidae, буковий праліс, угруповання, філоценогенез, Українські Карпати.*

Адреса: *1 - Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008, Україна, e-mail: rizunv@ukr.net; 2- Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна, e-mail: chumak-maxim@rambler.ru; 3 - Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research, Zürcherstrasse 111, Birmensdorf, CH-8903, Switzerland, e-mail: thibault.lachat@wsl.ch; 4 - Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна, e-mail: chumak.vasyl@yahoo.com; 5 - Національний лісотехнічний університет України, вул. Ген. Чупринки, 103, Львів, 79057, Україна, e-mail: rizun_elia@ukr.net.*

Structural peculiarities and hypothetic trends in phylocoenogenesis of carabid (Coleoptera, Carabidae) community of the beech virgin forest (Ukrainian Carpathians). – V.B. Rizun[1], M.V. Chumak[2], T. Lachat[3], V.O. Chumak[4], E.M. Rizun[5], H.V. Seredyuk[4] *– Taxonomic structure and structural peculiarities of carabid beetle community of beech virgin forest ecosystem have been studied in Uholka department of the Carpathian Biosphere Reserve (Ukrainian Carpathians). The member-species (residents and regular migrants) and non-member-species (irregular migrants and sporadic) of the community have been recognized. In the carabid beetle community of the beech virgin forest the invasion (the niche build-up into cenosis) and substitution (the niche replacing during competitive displacement) elementary evolution mechanisms are going. Such elementary evolution mechanisms, as elision (the niche fallout from the cenosis structure), ecogenesis (the changing of realized niche of the cenopopulation due to the rearrangement of ecosystem relationships) and speciogenesis (the changing of realized niche of the cenopopulation due to the fundamental niche change) do not act.*

Key words*: Carabidae, beech virgin forest, community, phylocoenogenesis, Ukrainian Carpathians.*

Address*:1 – State Museum of Natural History NAS of Ukraine, Teatralna Str., 18, Lviv, 79008, Ukraine, e-mail: rizunv@ukr.net; 2- Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska str., Lviv, 79026 Ukraine; e-mail: chumak-maxim@rambler.ru; 3 - Swiss Federal Institute of Forest, Snow and Landscape Research, Zürcherstrasse 111, Birmensdorf, CH-8903, Switzerland, e-mail: thibault.lachat@wsl.ch; 4 – Uzhgorod National University, Voloshyna Str., 32, Uzhgorod, 88000, Ukraine, e-mail: chumak.vasyl@yahoo.com; 5 - National forestry university of Ukraine, Gen. Chuprynky Str., 103, Lviv, 79057, Ukraine, e-mail: rizun_elia@ukr.net.*

Вступ

Планомірне вивчення угруповань окремих таксономічних груп безхребетних букових пралісів Українських Карпат розпочалося лише 10-15 років тому (Rizun, Chumak, 1996; Soukovata, Rizun, 1997; Чумак, 2002; Різун, 2003; Різун, Чумак, 2003, 2008; Різун, Чумак, Щерба, 2010; Різун, Тимочко, Чумак, 2004; Chumak, Duelli, Rizun, Obrist, Wirz, 2005; Прокопенко, 2002; Мателешко, Чумак, 2006; Commarnot et al., 2007; Кос'яненко, Чумак, 2008a, 2008b; Roth, Kozlowsky, Rizun, Bräsicke, 2008) і, зважаючи на значне фауністичне і типологічне різноманіття пралісових ценозів, перебуває на початковій стадії. Через складність збору матеріалу в гірських умовах особливо слабко дослідженою

залишалася просторова структура угруповання, яка багато в чому залежить від зовнішніх чинників – угруповання ніби «вливається» пасивно в задану ззовні форму (Жерихин, 2003) рельєфу.

У 2011 році з початком робіт за українсько-швейцарським проектом «Effect of canopy gaps on species assemblages of saproxylic beetles in the Uholka Forest, Ukraine», який був підтриманий Державним секретаріатом по освіті та дослідженнях Швейцарії, з'явилася можливість заповнити деякі прогалини у наших знаннях складу і організації угруповання жуків-турунів екосистеми букового пралісу. Останню розглядаємо як цілісність у межах Угольсько-Широколужанського відділення Карпатського біосферного заповідника від висоти, приблизно, 500 м н.р.м. і до верхньої межі букового лісу, яка проходить тут, приблизно, на висоті 1200-1300 м н.р.м. (масив гори Менчул і основний хребет полонини Красна). Необхідно зазначити, що верхня межа букового лісу у даному випадку – антропогенного походження (вторинно знижена).

Характеристика пробних площ

Матеріал було зібрано в Угольському відділенні (UHO) Карпатського біосферного заповідника (КБЗ) (Україна, Закарпатська обл., Тячівський р-н, ок. с. Мала Уголька, південний макросхил хребта Красна) на 20 пробних площах (ПП), якими були природні «вікна» в наметі букового пралісу, що утворилися внаслідок вивалу (падіння) старих дерев бука і розташовувалися на висотах від від 511 до 825 м н.р.м. Десять пробних площ (ПП-1-10) були розміщені на правому березі ріки Малої Угольки (східна орієнтація макросхилів відрогів хребта Красної), а решта (ПП-11-20) на лівому березі ріки Малої Угольки (західна орієнтація макросхилів відрогів хребта Красної).

Характристики букового пралісу: 10Бк+Яв, тип лісу свіжа чиста бучина, D_2-Бк, сер. висота 37 м, сер. діаметр 60 см, вік 200 років, повнота 0,8. Загальна експозиція південна. Ґрунт: бурозем кислий прохолодний середньопотужний глеюватий середньосуглинистий на карбонатних породах. Рослинна асоціація: *Fagetum dentariosum (glandulosae)* в комплексі з *Fagetum lusulosum (luzuloiditis)*. Ярус чагарників не розвинутий, трав'яний покрив розріджений і нерівномірний.

Матеріал і методика

Вивчення угруповання жуків-турунів проводилось за допомогою лійкоподібних ґрунтових пасток діаметром 160 мм. Пастки у межах пробних площ встановлювали по 3 шт.: одну в центрі «вікна», одну на межі «вікна» і стіни пралісу («екотон») і одну в пралісі під наметом («контроль») на відстані біля 10-ти метрів одна від одної. У 2011 р. збір матеріалу проводили з 1 травня до 15 жовтня, матеріал із пасток вибирали тричі на місяць. Фіксатором слугував 4%-ий розчин формаліну.

Результати

Протягом 2011 р. в Угольському масиві КБЗ зібрано 38 видів жуків-турунів, що належать до 5 підродин, 12 триб та 20 родів (табл. 1, 2). Разом з даними попередніх років досліджень у букових пралісах масиву ґрунтовими пастками зареєстровано 45 видів турунів, а разом із даними з Широколужанського відділення КБЗ загальна кількість видів жуків-турунів, виявлених у пралісовій екосистемі, становить 48 видів (додається 3 види: *Trechus pulpani* Reš., *Pterostichus pilosus* (Host), *P. unctulatus* (Duft.). Слід зауважити, що види-гігрофіли, які проживають вздовж берегів лісових потоків залишаються недооблікованими методом збору ґрунтовими пастками.

Найбільшою кількістю видів у 2011 р. були представлені підродини *Harpalinae* (18 видів) та *Carabinae* (12), триби *Carabini* та *Pterostichini* (по 11), а роди – *Carabus* (11), *Pterostichus* та *Abax* (по 4). За кількістю зібраних особин переважала підродина *Carabinae* (91,0%) та *Harpalinae* (8,2%), триби *Carabini* (77,5%), *Cychrini* (13,5%), *Pterostichini* (5,3%) та *Licinini* (2,1%) та роди *Carabus* (77,5%), *Cychrus* (13,5%), *Abax* (3,5%), *Licinus* (2,1%) та *Molops* (1,3%) (табл. 2).

Просторовий розподіл зібраних жуків-турунів нерівномірний, найбільша кількість видів зібрана у центрі «вікон», а найменша - у пралісі («контроль»); за кількістю зібраних особин переважав «екотон», а у пралісі уловистість була найменшою (табл. 3). Тільки у пралісі виявлені *Carabus convexus* F., *Trechus pseudomontanellus* Riz., *Poecilus cupreus* (L.), *Pterostichus cordatus* Letzn., *Abax carinatus* (Duft.). Оригінальна частка фауни екотону представлена видами *Nebria fuscipes* Fuss, *Stomis pumicatus* (Panz.), *Pterostichus anthracinus* (Ill.). Лише у вікнах виявлені *Leistus rufomarginatus* (Duft.), *Nebria brevicollis* (F.), *Bembidion stephensii* Crotch, *Deltomerus carpathicus* (Mill.), *Synuchus vivalis* (Ill.), *Harpalus laevipes* Zett., *Trichotichnus laevicollis* (Duft.). Спільними лише для пралісу та екоту видами виявилися *Carabus auronitens escheri* Pall., *C. irregularis* F., *Laemostenus terricola* (Herbst), *Cymindis cingulata* Dej; для вікон і екотону - *Leistus piceus* Fröl., *Dyschiriodes roubali* (Mař.).

.

Таблиця 1. Видовий склад і структура домінування угруповань жуків-турунів букових пралісів Угольсько-Широколужанського масиву КБЗ

№ п.п.	Види	**UHO** 1989-2004		**UHO 2011**		**LUH** 1999	
		екз.	%	екз.	%	екз.	%
1	Leistus piceus Frölich, 1799	-	-	8	0,25	-	-
2	Leistus rufomarginatus (Duftschmid, 1812)	-	-	1	0,03	-	-
3	Nebria brevicollis (Fabricius, 1792)	-	-	2	0,06	-	-
4	Nebria fuscipes Fuss, 1850	-	-	2	0,06	-	-
5	Notiophilus biguttatus (Fabricius, 1779)	4	0,28	-	-	-	-
6	Carabus auronitens escheri Palliardi, 1825	93	6,62	5	0,16	68	10,01
7	Carabus cancellatus Illiger, 1798	7	0,50	99	3,15	-	-
8	Carabus convexus Fabricius, 1775	-	-	1	0,03	-	-
9	Carabus coriaceus Linnaeus, 1758	239	17,01	1011	32,18	1	0,15
10	Carabus intricatus Linnaeus, 1761	27	1,92	29	0,92	-	-
11	Carabus irregularis Fabricius, 1792	-	-	2	0,06	-	-
12	Carabus linnei Panzer, 1812	19	1,35	46	1,46	4	0,59
13	Carabus obsoletus Sturm, 1815	36	2,56	141	4,49	5	0,74
14	Carabus variolosus Fabricius, 1787	13	0,92	2	0,06	5	0,74
15	Carabus violaceus Linnaeus, 1758	202	14,38	1089	34,66	100	14,73
16	Carabus zawadzkii Kraatz, 1854	17	2,21	10	0,32	134	19,73
17	Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758)	464	33,02	425	13,53	29	4,27
18	Dyschiriodes roubali (Mařan, 1938)	41	2,92	9	0,29	17	2,50
19	Trechus pseudomontanellus Rizun, 1994	1	0,07	1	0,03	1	0,15
20	Trechus pulpani Reška, 1965	-	-	-	-	1	0,15
21	Trechus quadristriatus (Schrank, 1781)	1	0,07	-	-	-	-
22	Bembidion lampros (Herbst, 1784)	4	0,28	-	-	-	-
23	Bembidion stephensii Crotch, 1866	-	-	1	0,03	-	-
24	Deltomerus carpathicus (Miller, 1868)	3	0,21	1	0,03	-	-
25	Stomis pumicatus (Panzer, 1796)	1	0,07	1	0,03	-	-
26	Poecilus cupreus (Linnaeus, 1758)	-	-	1	0,03	-	-
27	Pterostichus anthracinus (Illiger, 1798)	-	-	1	0,03	-	-
28	Pterostichus cordatus Letzner, 1842	-	-	1	0,03	1	0,15
29	Pterostichus foveolatus (Duftschmid, 1812)	-	-	6	0,19	46	6,77
30	Pterostichus melanarius Illiger, 1798	1	0,07	-	-	-	-
31	Pterostichus niger (Schaller, 1783)	6	0,43	5	0,16	2	0,29
32	Pterostichus pilosus (Host, 1789)	-	-	-	-	92	13,55
33	Pterostichus unctulatus (Duftschmid, 1812)	-	-	-	-	24	3,53
34	Abax carinatus (Duftschmid, 1812)	7	0,50	1	0,03	-	-
35	Abax parallelopipedus (Piller & Mitterpacher, 1783)	5	0,35	11	0,35	124	18,26
36	Abax parallelus (Duftschmid, 1812)	4	0,28	42	1,34	-	-
37	Abax schueppeli rendschmidtii (Germar, 1839)	5	0,35	57	1,81	1	0,15
38	Molops piceus (Panzer, 1793)	56	3,98	41	1,30	14	2,06
39	Laemostenus terricola (Herbst, 1784)	6	0,43	3	0,09	-	-
40	Synuchus vivalis (Illiger, 1798)	32	2,28	1	0,03	-	-
41	Platyderus rufus (Duftschmid, 1812)	44	3,13	7	0,22	-	-
42	Trichotichnus laevicollis (Duftschmid, 1812)	1	0,07	7	0,22	1	0,15
43	Harpalus laevipes Zetterstedt, 1828 (= quadripunctatus Dejean, 1829)	-	-	1	0,03	-	-
44	Harpalus rufipes (De Geer, 1774)	4	0,28	-	-	-	-
45	Harpalus serripes (Quensel, 1806)	1	0,07	-	-	-	-
46	Licinus hoffmannseggii (Panzer, 1803)	59	4,20	67	2,13	9	1,32
47	Cymindis cingulata Dejean, 1825	-	-	4	0,13	-	-
48	Brachinus crepitans (Linnaeus, 1758)	2	0,14	-	-	-	-
Всього		1405	99,95	3142	99,95	679	99,99

Примітки: UHO – Угольське відділення КБЗ, LUH – Широколужанське відділення КБЗ.

Найвища видова різноманітність і уловистість зареєстровані у «вікнах» і «екотонах» свідчить про те, що відсутність «вікон» у лісовому наметі в господарських одновікових лісах може мати негативні наслідки для підтримання біотичного різноманіття, оскільки, як показали Д. Гайдон, Е. Піанка (Haydon, Pianka, 1999), два регіони, що мають подібні оселища, але характеризуються різним ступенем зернистості (фрагментованості) ландшафту, можуть суттєво відрізнятися у їхній ємності репрезентування різних видів. Для безхребетних це може стосуватися розповсюдження їхніх кормових рослин, мертвої деревини, фрагментів старовікових лісів чи тих же вікон у межах екосистеми.

Таблиця 2. Таксономічна структура угруповання жуків-турунів букового пралісу Угольського відділення КБЗ (збори 2011 р.)

Підродина	Триба	Рід	Видів	Екз.	%	Видів	Екз.	%	Видів	Екз.	%
Carabinae	Carabini	Carabus	11	2435	**77,5**	12	2860	**91,0**	12	2860	**91,0**
	Cychrini	Cychrus	1	425	**13,5**						
Nebriinae	Nebriini	Leistus	2	9	0,3	4	13	0,4	4	13	0,4
		Nebria	2	4	0,1						
Scaritinae	Dyschiriini	Dyschiriodes	1	9	0,3	1	9	0,3	1	9	0,3
Trechinae	Trechini	Trechus	1	1	0,03	3	3	0,1	3	3	0,1
	Bembidiini	Bembidion	1	1	0,03						
	Patrobini	Deltomerus	1	1	0,03						
Harpalinae	Pterostichini	Stomis	1	1	0,03	11	167	**5,3**	18	257	**8,2**
		Poecilus	1	1	0,03						
		Pterostichus	4	13	0,4						
		Abax	4	111	**3,5**						
		Molops	1	41	**1,3**						
	Sphodrini	Laemostenus	1	3	0,1	3	11	0,3			
		Synuchus	1	1	0,03						
		Platyderus	1	7	0,2						
	Harpalini	Trichotichnus	1	7	0,2	2	8	0,2			
		Harpalus	1	1	0,03						
	Licinini	Licinus	1	67	**2,1**	1	67	**2,1**			
	Lebiini	Cymindis	1	4	0,1	1	4	0,1			
Всього			38	3142	99,8	38	3142	99,8	38	3142	100

Уловистість видів у різних типах досліджених оселищ відрізнялася. Особливо виразно тяжіють до вікон у наметі лісу *Carabus cancellatus* Ill., *C. coriaceus* L., *C. violaceus* L. Отримані результати збору у «вікнах» загалом узгоджуються з матеріалом, зібраним у «вікні» букового пралісу на південному макросхилі хребта Боржава, на висоті 950 м н.р.м., де вищою, у порівнянні з іншими дослідженими пробними площами, була уловистість *Carabus coriaceus* L., *C. glabratus* Payk., *C. violaceus* L., *Pterostichus niger* (Schall.), *Trichotichnus laevicollis* (Duft.) (Різун, Чумак, Щерба, 2010).

Підвищена уловистість під наметом лісу спостерігалася у *Carabus auronitens escheri* Pall., *C. linnaei* Panz., *Cychrus caraboides* (L.), *Abax parallelus* (Duft.), *Abax schueppeli rendschmidtii* (Germ.), *Molops piceus* (Panz.).

Структура домінування угруповань між контролем і екотоном відрізнялися незначно: «контроль» (праліс) – *Carabus violaceus* L. (33,12%), *C. coriaceus* L. (27,93%), *Cychrus caraboides* (L.) (16,82%), *Carabus obsoletus* Sturm (5,81%) і 6 видів-субдомінантів; «екотон» – *Carabus violaceus* L. (36,21%), *C. coriaceus* L. (28,29%), *Cychrus caraboides* (L.) (14,06%), *Carabus obsoletus* Sturm (5,25%) і 6 видів-субдомінантів (табл. 3, рис. 1). У центрі «вікон» відбуваються незначні зміни у структурі домінування карабідоугруповання: на провідну позицію виходить *Carabus coriaceus* L. (40,23%), *C. violaceus* L. (34,44%), частка *Cychrus caraboides* (L.) зменшується (9,96%), а серед видів-субдомінантів, згаданих вище, частина, переважно стенотопних лісових видів (*Carabus obsoletus* Sturm, *C. intricatus* L., *C. linnaei* Panz., *Abax parallelus* (Duft.), *Molops piceus* (Panz.), знижують свою частку, реагуючи, таким чином, на зміни умов середовища (табл. 3, рис. 1).

Наявність деяких видів лише у «вікнах» та вища чи менша уловистість у них інших, узгоджується із принципом альтернативного різноманіття І.Г. Ємельянова (Емельянов, 1999), згідно якого – зменшення або збільшення різноманітності абіотичних компонентів повинно супроводжуватися відповідними альтернативними змінами в різноманітності підсистем біотичного блоку.

Оскільки пробні площі в басейні ріки були розміщені по 10 шт. на східному та 10 шт. на західному макросхилах, які прилягають до ріки Малої Угольки, була можливість порівняти уловистість окремих видів жуків-турунів на макросхилах різної експозиції. Загалом на східному макросхилі виявлено більше видів (32) і зібрано більше особин (1804) жуків-турунів, ніж на західному (27 і 1338 відповідно) (табл. 5).

На східному макросхилі переважали *Carabus auronitens escheri* Pall., *C. cancellatus* Ill., *C. coriaceus* L., *C. intricatus* L., *C. linnaei* Panz., *C. obsoletus* Sturm, *C. violaceus* L., *Cychrus caraboides* (L.), *Pterostichus niger* (Schall.), *Abax parallelus* (Duft.), *A. schueppeli rendschmidtii* (Germ.), *Licinus hoffmanseggii* (Panz.), *Cymindis cingulata* Dej.

Таблиця 3. Структура домінування угруповання жуків-турунів (види субдомінанти-еудомінанти)

Види	Контроль (праліс)	Екотон	Центр вікна
	%	%	%
Carabus violaceus Linnaeus, 1758	33,12	36,21	34,44
Carabus coriaceus Linnaeus, 1758	27,93	28,29	40,23
Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758)	16,82	14,06	9,96
Carabus obsoletus Sturm, 1815	5,81	5,25	2,47
Carabus cancellatus Illiger, 1798	1,87	3,65	3,79
Carabus intricatus Linnaeus, 1761	0,93	1,15	0,66
Carabus linnaei Panzer, 1812	3,32	0,80	0,47
Abax parallelus (Duftschmid, 1812)	2,28	1,24	0,57
Abax schueppeli rendschmidtii (Germar, 1839)	2,49	1,87	1,14
Molops piceus (Panzer, 1793)	1,45	1,96	0,47
Licinus hoffmanseggii (Panzer, 1803)	1,76	2,49	2,09

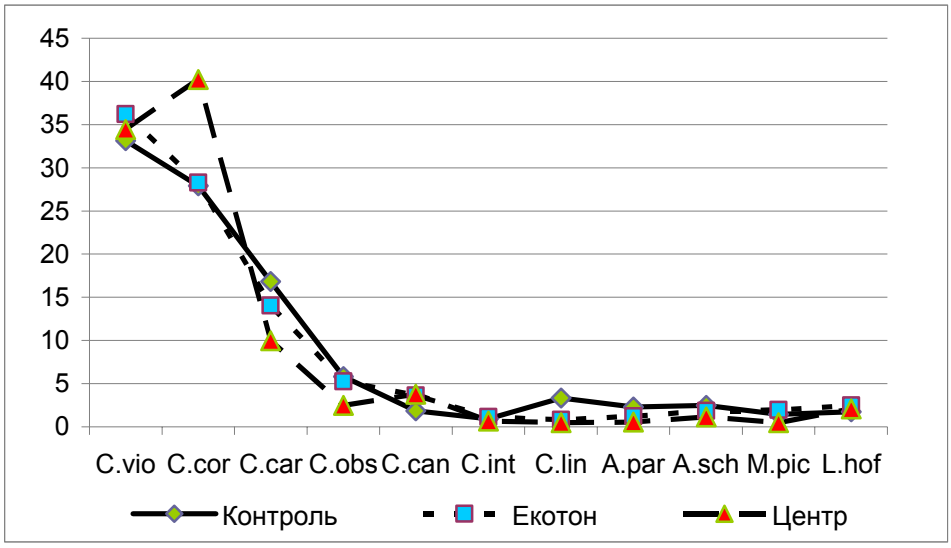

Рис. 1. Структура домінування угруповання жуків-турунів (лише види субдомінанти-еудомінанти)

Таблиця 4. Просторовий розподіл видів жуків-турунів в межах пробних площ букового пралісу Угольського відділення КБЗ

№ п.п.	Види	Контроль (праліс)	Екотон	Центр вікна
		екз.	екз.	екз.
1	Leistus piceus Frölich, 1799	–	4	4
2	Leistus rufomarginatus (Duftschmid, 1812)	–	–	1
3	Nebria brevicollis (Fabricius, 1792)	–	–	2
4	Nebria fuscipes Fuss, 1850	–	2	–
5	Carabus auronitens escheri Palliardi, 1825	3	2	–
6	Carabus cancellatus Illiger, 1798	18	41	40
7	Carabus convexus Fabricius, 1775	1	–	–
8	Carabus coriaceus Linnaeus, 1758	269	318	424
9	Carabus intricatus Linnaeus, 1761	9	13	7
10	Carabus irregularis Fabricius, 1792	1	1	–
11	Carabus linnaei Panzer, 1812	32	9	5
12	Carabus obsoletus Sturm, 1815	56	59	26
13	Carabus variolosus Fabricius, 1787	1	–	1
14	Carabus violaceus Linnaeus, 1758	319	407	363
15	Carabus zawadzkii Kraatz, 1854	1	4	5
16	Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758)	162	158	105
17	Dyschiriodes roubali (Maran, 1938)	–	2	7
18	Bembidion stephensii Crotch, 1866	–	–	1

19	Trechus pseudomontanellus Rizun, 1994	1	–	–
20	Deltomerus carpathicus (Miller, 1868)	–	–	1
21	Stomis pumicatus (Panzer, 1796)	–	1	–
22	Poecilus cupreus (Linnaeus, 1758)	1	–	–
23	Pterostichus anthracinus (Illiger, 1798)	–	1	–
24	Pterostichus cordatus Letzner, 1842	1	–	–
25	Pterostichus foveolatus (Duftschmid, 1812)	2	1	3
26	Pterostichus niger (Schaller, 1783)	1	3	1
27	Abax carinatus (Duftschmid, 1812)	1	–	–
28	Abax parallelepipedus (Piller & Mitterpacher, 1783)	4	4	3
29	Abax parallelus (Duftschmid, 1812)	22	14	6
30	Abax schueppeli rendschmidtii (Germar, 1839)	24	21	12
31	Molops piceus (Panzer, 1793)	14	22	5
32	Synuchus vivalis (Illiger, 1798)	–	–	1
33	Platyderus rufus (Duftschmid, 1812)	1	5	1
34	Laemostenus terricola (Herbst, 1784)	1	2	–
35	Harpalus laevipes Zetterstedt, 1828 (= quadripunctatus Dejean, 1829)	–	–	1
36	Trichotichnus laevicollis (Duftschmid, 1812)	–	–	7
37	Licinus hoffmanseggii (Panzer, 1803)	17	28	22
38	Cymindis cingulata Dejean, 1825	2	2	–
Всього екз.: видів:		**963** **24**	**1124** **25**	**1054** **26**

Таблиця 5. Розподіл жуків – турунів букових пралісів Угольського масиву КБЗ за макросхилами різної експозиції

№	Види	Східний макросхил ПП – **1-10** 511-821 м н.р.м.	Західний макросхил ПП – **11-20** 650-805 м н.р.м.
1	Leistus piceus Frölich, 1799	4	4
2	Leistus rufomarginatus (Duftschmid, 1812)	1	–
3	Nebria brevicollis (Fabricius, 1792)	1	1
4	Nebria fuscipes Fuss, 1850	1	1
5	Carabus auronitens escheri Palliardi, 1825	4	1
6	Carabus cancellatus Illiger, 1798	95	4
7	Carabus convexus Fabricius, 1775	1	–
8	Carabus coriaceus Linnaeus, 1758	547	464
9	Carabus intricatus Linnaeus, 1761	22	7
10	Carabus irregularis Fabricius, 1792	–	2
11	Carabus linnaei Panzer, 1812	36	10
12	Carabus obsoletus Sturm, 1815	94	47
13	Carabus variolosus Fabricius, 1787	2	–
14	Carabus violaceus Linnaeus, 1758	615	474
15	Carabus zawadzkii Kraatz, 1854	1	9
16	Cychrus caraboides (Linnaeus, 1758)	230	195
17	Dyschiriodes roubali (Maran, 1938)	2	7
18	Bembidion stephensii Crotch, 1866	1	–
19	Trechus pseudomontanellus Rizun, 1994	–	1
20	Deltomerus carpathicus (L. Miller, 1868)	–	1
21	Stomis pumicatus (Panzer, 1796)	–	1
22	Poecilus cupreus (Linnaeus, 1758)	1	–
23	Pterostichus anthracinus (Illiger, 1798)	1	–
24	Pterostichus cordatus Letzner, 1842	–	1
25	Pterostichus foveolatus (Duftschmid, 1812)	2	4
26	Pterostichus niger (Schaller, 1783)	5	–
27	Abax carinatus (Duftschmid, 1812)	1	–
28	Abax parallelepipedus (Piller & Mitterpacher, 1783)	4	7
29	Abax parallelus (Duftschmid, 1812)	25	17
30	Abax schueppeli rendschmidtii (Germar, 1839)	34	23
31	Molops piceus (Panzer, 1793)	21	20
32	Synuchus vivalis (Illiger, 1798)	1	–
33	Laemostenus terricola (Herbst, 1784)	3	–
34	Platyderus rufus (Duftschmid, 1812)	4	3
35	Trichotichnus laevicollis (Duftschmid, 1812)	3	4

36	Harpalus laevipes Zetterstedt, 1828 (= quadripunctatus Dejean, 1829)	–	1
37	Licinus hoffmanseggii (Panzer, 1803)	38	29
38	Cymindis cingulata Dejean, 1825	4	–
Всього екз.:		1804	1338
Всього видів:		32	27

На західному макросхилі переважали *Carabus irregularis* F., *C. zawadzkii* Kraatz, *Dyschiriodes roubali* (Mař.), *Pterostichus foveolatus* (Duft.), *Abax parallelepipedus* (Pill. & Mitt.).

Ще тонші особливості розподілу видів за пробними площами можемо побачити, згрупувавши їх у 4 групи по 5: нижня група пасток східного макросхилу (ПП-1-5), верхня – східного макросхилу (ПП-6-10), нижня – західного макросхилу (ПП-11-15) та верхня – західного макросхилу (ПП-16-20). Розподіл найбільш показових видів представлений на рисунках 2-9.

Зауважимо, що у дослідженнях попередніх років (Різун, Чумак, 2008) *Carabus cancellatus* Ill. мав вищу уловистість у молодому буковому лісі, як і *Dyschiriodes roubali* (Mař.), а *Trichotichnus laevicollis* (Duft.) в Угольському масиві було зловлено всього 2 екз. (збори у вікнах тоді не проводилися).

Схилам східної експозиції і висотам до 700 м н.р.м. віддавав перевагу *Carabus cancellatus* Ill. (рис. 2) (у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. вид не був зареєстрований (табл. 1)). *Carabus zawadzkii* Kraatz (у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. – належав до видів еудомінантів (табл. 1) і *Carabus irregularis* F. тяжіють до висот понад 700 м н.р.м. і схилів західної орієнтації (рис. 3, 4). *Carabus obsoletus* Sturm був численнішим на пробних площах східної орієнтації і нижчих гіпсометричних рівнів (рис. 5) (у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. – належав до видів рецедентів (табл. 1). Одиничні особини виду *Pterostichus foveolatus* (Duft.) з'являються у зборах, починаючи з висоти 695 м н.р.м. (рис. 6) (у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. – належав до видів домінантів (табл. 1). *Pterostichus niger* (Schall.) виявлений в угрупованні букового пралісу на висотах 511-567 м н.р.м. зі сторони їх контакту з порушеними лісовими масивами, які були в експлуатації (рис. 7), хоч поодинокі особини цього виду зареєстровані і у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. (табл. 1). *Abax parallelepipedus* (Pill. & Mitt.) траплявся починаючи з висоти 708 м н.р.м. і тяжів до схилів західної експозиції (рис. 8) (у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. – належав до видів еудомінантів (табл. 1). *Abax schueppeli rendschmidtii* (Germ.) переважав на нижчих висотах (до 700 м н.р.м.) і схилах східної експозиції (рис. 9) (у дослідженому Широколужанському буковому пралісі на висоті 825 м н.р.м. протягом сезону зібрана 1 особина виду (табл. 1).

Розглядаючи структуру угруповання жуків-турунів екосистеми букового пралісу в цілому можемо констатувати, що воно складається з двох типів угруповань (субугруповань): нижньої частини поясу букових лісів і верхньої частини поясу букових лісів, умовна межа між якими проходить, приблизно, на висоті 800 м н.р.м. Для першого характерна присутність або домінування *Dyschiriodes roubali* (Mař.), *Trechus pulpani* Reš., *Laemostenus terricola* (Herbst), *Abax schueppeli rendschmidtii* (Germ.), *Carabus intricatus* L., *Carabus coriaceus* L., а для другого – *Pterostichus foveolatus* (Duft.), *P. pilosus* (Host), *P. unctulatus* (Duft.) (Різун, Чумак, 2003). Основною відмінністю субугруповання турунів нижньої смуги поясу букових лісів є переважання рівнинних термо-ксерорезистентних видів, на відміну від субугруповання верхньої смуги букових лісів де переважають монтанні гігрофільні види карабід (Різун, Чумак, 2008). Ці два субугруповання, в свою чергу, складені з підстилкової, літоральної та екотонної гільдій.

Гільдію розглядаємо як групу видів, які використовують один і той же клас ресурсів оточуючого середовища подібним чином, незалежно від таксономічної належності, причому вимоги щодо ніш у них значно перекриваються (Рут, 1967, цит. за Митчел, 2001). Стосовно жуків-турунів це справедливо, оскільки більшість з них - неспеціалізовані (за деякими виключеннями) хижаки, які добувають корм в однотипному середовищі. На основі різноманіття представлених в екосистемі букового пралісу гільдій, які доповнюють одна одну, створюються нові емерджентні властивості цілого угруповання.

У зібраному матеріалі до видів літоральної гільдії букового пралісу відносимо *Carabus variolosus* F., *Nebria fuscipes* Fuss, *Trechus pseudomontanellus* Riz., *Deltomerus carpathicus* (Mill.), *Pterostichus anthracinus* (Ill.). Види *Leistus rufomarginatus* (Duft.), *Nebria brevicollis* (F.), *Bembidion stephensii* Crotch, *Poecilus cupreus* (L.) відносимо до спорадичних візитерів з відкритих низинних біотопів.

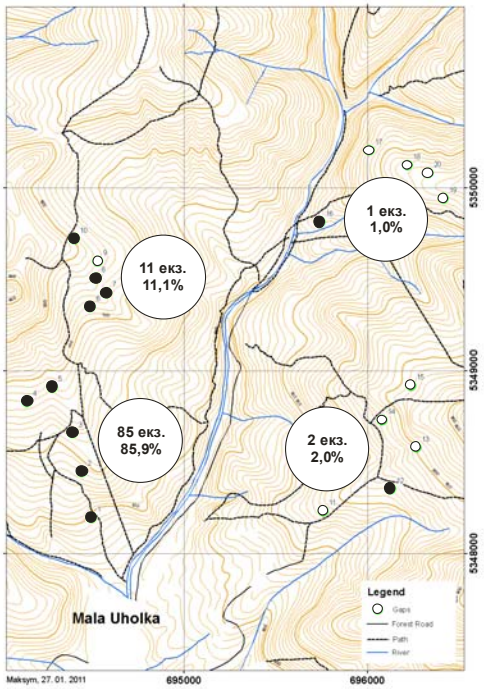

Рис. 2. Розподіл *Carabus cancellatus* Ill. на пробних площах (тут і далі: чорні точки – вид зареєстрований на пробній площі, світла точка – вид не виявлений)

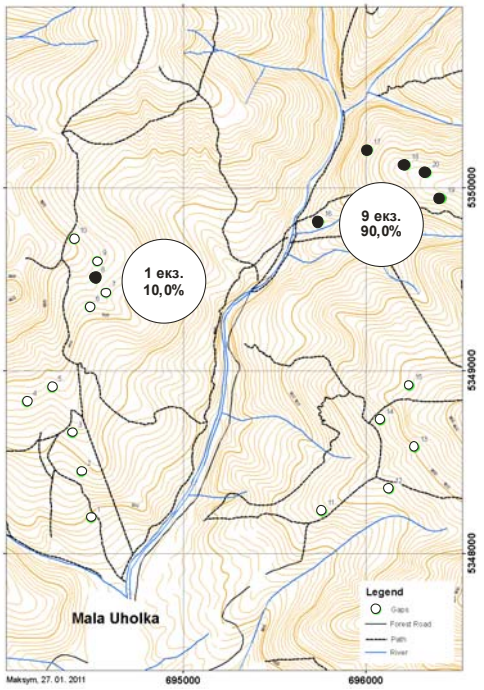

Рис. 3. Розподіл *Carabus zawadzkii* Kraatz на пробних площах

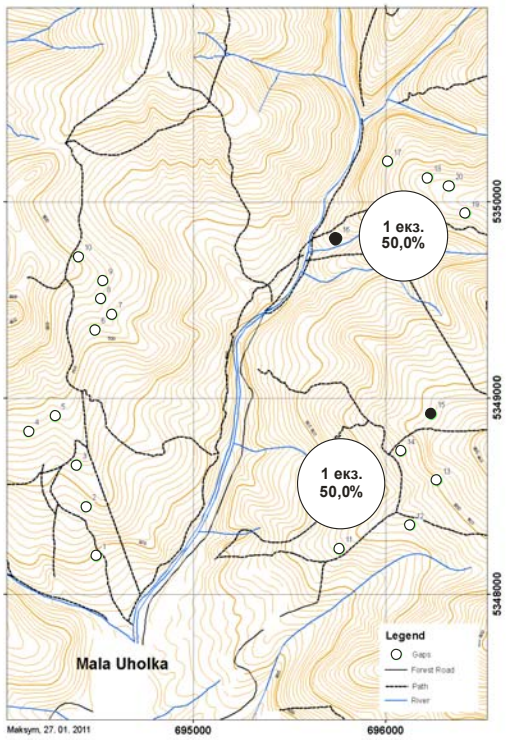

Рис. 4. Розподіл *Carabus irregularis* F. на пробних площах.

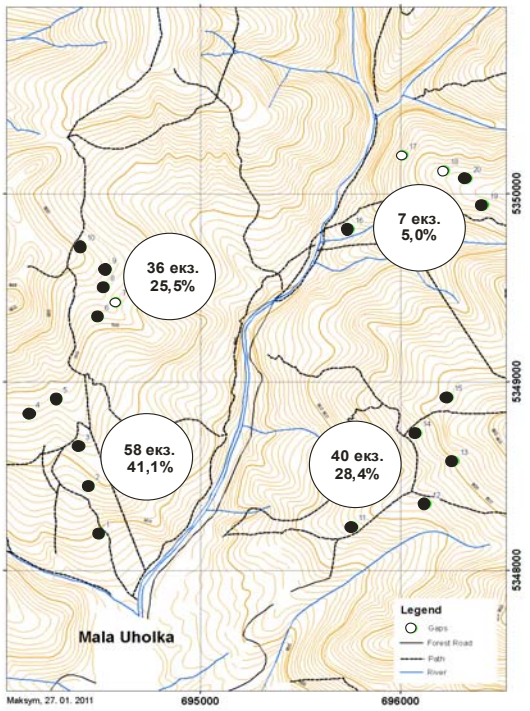

Рис. 5. Розподіл *Carabus obsoletus* Sturm на пробних площах.

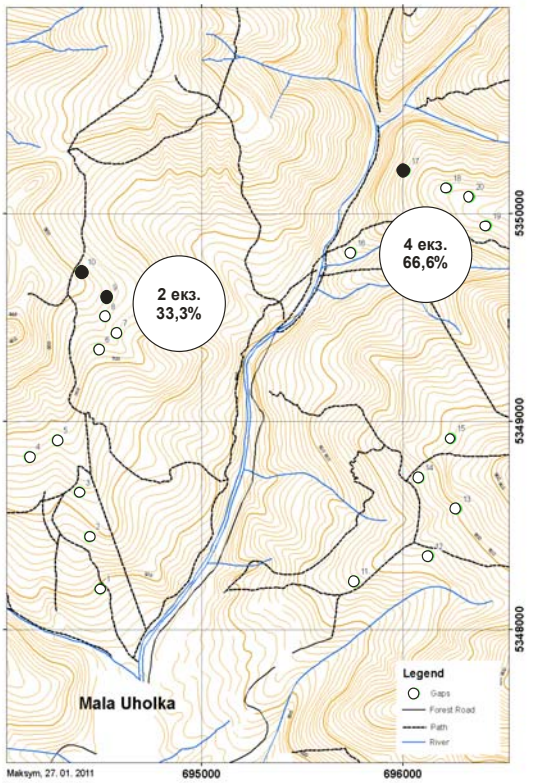

Рис. 6. Розподіл *Pterostichus foveolatus* (Duft.) на пробних площах

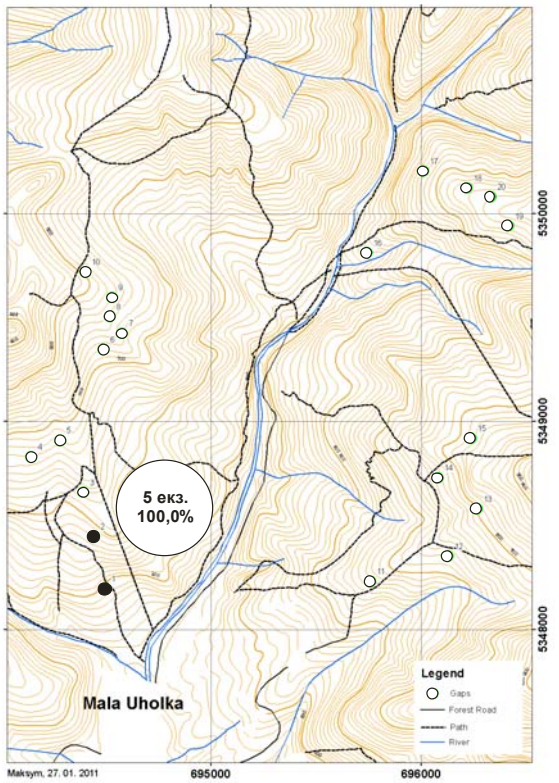

Рис. 7. Розподіл *Pterostichus niger* (Schall.) на пробних площах

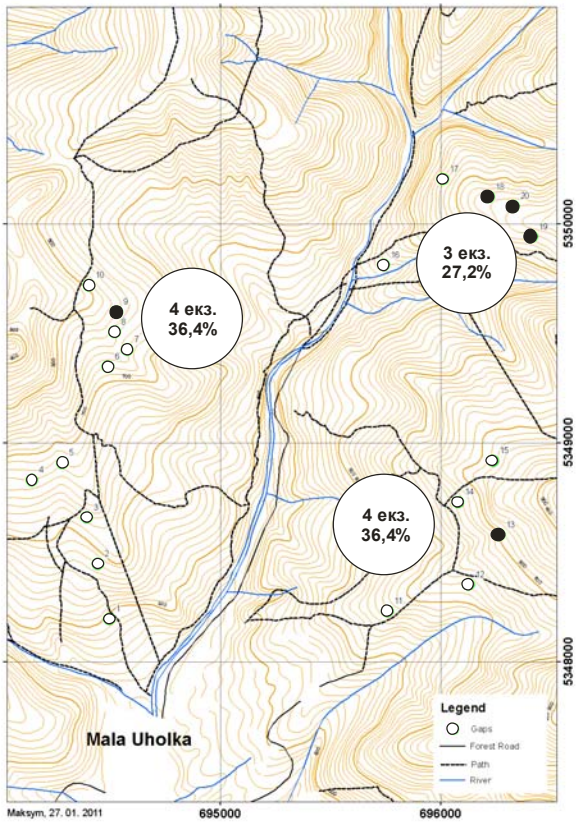

Рис. 8. Розподіл *Abax parallelepipedus* (Pill. & Mitt.) на пробних площах

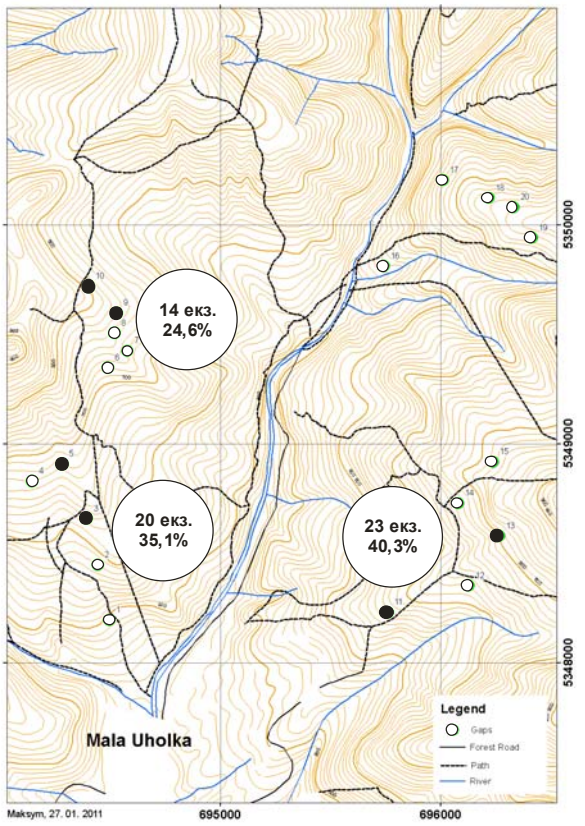

Рис. 9. Розподіл Abax schueppeli rendschmidtii (Germ.) на пробних площах

Обговорення

Багаторічні дослідження угруповань жуків-турунів показують, що види, які їх формують, мають у них різний статус. Як зауважує П. Мітчел (Митчел, 2001) число членів угруповання обмежене - не всі види, що проживають в даному регіоні, входять в одне і те ж угруповання. Чи увійде той чи інший вид до складу угруповання залежить від трьох факторів, які діють в ієрархічному порядку: здатності освоїти дану територію, здатності вижити в певних умовах і здатності співіснувати з іншими видами (Митчел, 2001).

Для розрізнення і виокремлення груп таких видів нами (Rizun, 2003) було запропоновано розрізняти *членів угруповання* (community members) – види, які постійно живуть в певному просторово обмеженому біотопі і *гостей угруповання* (community visitors). Їх виділення пропонувалося проводити за частотою трапляння (константністю) в певному біотопі (понад 60% – члени угруповання і менше 60% – гості угруповання). Також зазначалося, що визначення членів угруповання при багаторічних дослідженнях не є проблематичним, а при визначенні гостей угруповання (особливо у випадку рідкісних видів) виникають певні труднощі.

Пізніше, на підставі досліджень угруповань жуків-турунів у 2006-2007 рр. в ок. оз. Елтон (Волгоградська обл., Росія), до необхідності розрізняти групи видів в угрупованні прийшли О. Маталін, К. Макаров (Matalin, Makarov, 2011). Ними в угрупованнях було запропоновано виділяти три групи видів: *резиденти* (residents), *мігранти* (migrants) і *спорадичні* (sporadic). Визначення цих груп проводилося на підставі аналізу демографічної (вікової) структури популяції. Для резидентів демографічна структура є повночленною і їх оселища визнано резидентними «residential». Для мігрантів і спорадичних видів демографічна структура локальних популяцій була неповною і їхні оселища визнані транзитними «transit».

Резиденти взаємодіють як із їхніми жертвами, так і один з одним в окремому оселищі. Внесок мігрантів у структуру угруповання турунів не є явним і вимагає додаткових досліджень. Мігранти і спорадичні види репрезентують «лабільний» компонент угруповання турунів на противагу «стабільному» компоненту, який представляють резиденти. Різноманітність лабільного компоненту у значній мірі лімітує нашу інтерпретацію видового різноманіття угруповання турунів. Таким чином, критерії для визначення найчисленніших чи домінантних видів неухильно варіюють, оскільки численність мігрантів у деяких випадках може бути на порядок вищою, ніж резидентів. Результати зборів ґрунтовими пастками адекватно відображають стан угруповань турунів тільки зональних оселищ, у той час як азональні і порушені оселища є просто транзитними для багатьох видів жуків-турунів.

Значний внесок лабільного компоненту в результати зборів у значній мірі викривлює наші знання видової різноманітності (Matalin, Makarov, 2011), а включення їх у розрахунки статистичних показників приуроченості видів і структури угруповань (Наглов, Загороднюк, 2006) може призводити до спотворених висновків.

Порівнюючи виділені нами (Rizun, 2003) в угрупованні дві групи видів з різним статусом: 1) члени угруповання, 2) гості угруповання та виділені О. Маталіним, К. Макаровим (Matalin, Makarov, 2011) три групи: 1) резиденти, 2) мігранти і 3) спорадичні види та беручи до уваги тлумачення (Великий…, 2005) цих термінів (*член* – одна із складових частин якого-небудь цілого; особа, яка входить до складу певної групи людей, до якої-небудь організації, товариства, об'єднання і т. ін., учасник чого-небудь; *гість* – той, що прибуває в інший район і т. ін. з якоюсь метою; *резидент* – той, що постійно проживає у даному місці; *мігрант* – особа або тварина, яка здійснює міграцію з одного місцеперебування в інше; *спорадичний* – який здійснюється, відбувається, виконується час від часу, не постійно, який не має рівномірності; нерегулярний, поодинокий; випадковий), приходимо до висновку, що вони вимагають корекції і уточнення. Не випадково О. Маталін і К. Макаров (Matalin, Makarov, 2011) у статті, крім згаданих груп видів ще використовують поняття *стабільний* (види-резиденти) і *лабільний* (види-мігранти, спорадичні види) компоненти угруповання.

На нашу думку, принциповим у цьому питанні є регулярність присутності виду чи його життєвої стадії у біотопі (багато видів комах на окремих життєвих стадіях живляться, відкладають яйця або зимують у різних оселищах) і те, чи включаються вони у процеси матеріально-енергетичного метаболізму даної екосистеми. У такому випадку інші мешканці ценозу мають змогу «враховувати» ці проникнення і адаптуватися до них. Таким чином включаються елементарні механізми еволюції біоценозу, перебудова існуючих і утворення нових зв'язків між видами і їхніми блоками, йде певна еволюція угруповання. Таким чином, види-мігранти які регулярно (щорічно) проникають в, чи мігрують через угруповання зараховуємо до його членів.

У випадках, коли вид проникає у біотоп нерегулярно (спорадично) – раз у декілька років чи рідше (хоч, іноді і у великій кількості), він хоча і включається в матеріально-енергетичні процеси даної екосистеми (ланцюги живлення, утилізація мертвої органіки у випадку загибелі), проте інші мешканці ценозу не мають змоги (через нерегулярність) «враховувати» ці проникнення і

адаптуватися до них і елементарні механізми еволюції біоценозу не задіюються. Такі види членами угруповання не вважаємо.

Вдосконалена схема присвоєння видам угруповання різного статусу має наступний вигляд:

1. *Члени угруповання* – види, які на усіх стадіях життєвого циклу постійно живуть в біотопі або регулярно (щорічно) проникають в біотоп, або мігрують через нього на певній стадії життєвого циклу (для живлення, розмноження, зимівлі) і, таким чином, включаються у матеріально-енергетичні процеси даної екосистеми і елементарні еволюційні ценотичні акти. Це – а) *види резиденти* і б) *регулярні мігранти*.

2. *Не члени угруповання* – види, які проникають у біотоп або мігрують через нього нерегулярно (спорадично) – раз у декілька років чи рідше, хоча, часом, і у великій кількості. Це – а) *нерегулярні мігранти* і б) *спорадичні візитери*.

Очевидно, що роль видів із різним статусом в угрупованні є різною. Роль членів угруповання є вагомішою, а не членів угруповання можна розглядати, як надмірні системні елементи (Протасов, 2002). Тому, «навіть приблизні знання про основні взаємодії і зв'язки є важливішими, ніж точні знання про численні частковості», хоча, надмірність виражена в «підвищеній» різноманітності за компонентом багатства елементів, є передумовою стійкості системи при зміні умов (Протасов, 2002). З іншого боку, види, які не є членами угруповання, є джерелом поповнення угруповання новими видами-членами і одним із важливих факторів диверсогенезу (Karlson, 1999).

Розглядаючи угруповання жуків-турунів екосистеми букового пралісу і беручи до уваги класифікацію «шляхів філоценогенезу» запропоновану Б. А. Биковим (Быков, 1978) і модифіковану В. В. Жеріхіним (Жерихин, 2003) можемо припустити, що в цій клімаксовій екосистемі на даному етапі її історичного розвитку діють наступні елементарні еволюційні біоценотичні механізми.

Інвазія (вбудовування ніші в ценоз) – спроби відбуваються на межах пралісової екосистеми, вздовж екотонів та у вікнах. Але вбудованим в ценоз (очевидно з часів плейстоценових зледенінь) можна вважати лише *Pterostichus niger* (Schall.) і, можливо, *Carabus cancellatus* Ill. Інші види (*Leistus rufomarginatus* (Duf.), *Nebria brevicollis* (F.), *Trechus quadristriatus* (Schrnk.), *Bembidion lampros* (Herbst), *B. stephensii* Crotch, *Stomis pumicatus* (Panz.), *Poecilus cupreus* (L.), *Pterostichus anthracinus* (Ill.), *P. melanarius* Ill., *Harpalus rufipes* (De Geer), *H. serripes* (Quens.), *Brachinus crepitans* (L.)) в екосистему букового пралісу проникають, але про їх вбудовування в цей ценоз не маємо підстав говорити.

Субституція (заміщення ніші при конкурентному витісненні) – відбувається конкурентне витіснення за висотним профілем екосистеми виходячи з біоекологічних характеристик окремих видів. Цей процес знаходить своє відображення у різній відносній чисельності видів на певних висотних рівнях, існуванні субугруповань та гільдій і забезпечує неоднорідність (різноманітність) структури і внутрішню динаміку угруповання екосистеми.

Такі елементарні еволюційні біоценотичні механізми, як елізія (випадання ніші з структури ценозу) у клімаксовій екосистемі букового пралісу, очевидно, не відбувається. Цей механізм надзвичайно широко розповсюджений і актуальний в господарських, порушених екосистемах, зокрема лісових (елімінація ніш старих порохнявих стоячих і лежачих дерев, зменшення площі або зникнення екотонів (внаслідок формування одновікового лісостану), функцію яких замінюють зруби і т.д. Про екогенез (зміни реалізованої ніші ценопопуляції за рахунок перегрупування зв'язків в середині системи) брак експериментальних даних, але припускаємо, що він не відбувається. Спеціогенез (зміни реалізованої ніші ценопопуляції за рахунок зміни фундаментальної ніші) на даному етапі історичного розвитку екосистеми букового пралісу, очевидно, не відбувається.

Дослідження угруповання клімаксової екосистеми букового пралісу має непересічне як теоретичне – розуміння процесів філоценогенезу, так і практичне значення – врахування закономірностей структурної організації пралісової екосистеми і їх впровадження у практику лісового господарства та при збереженні біорізноманіття.

Висновки

В угрупованні карабід екосистеми букового пралісу Угольсько-Широколужанського відділення Карпатського біосферного заповідника зареєстровано 45 видів жуків-турунів. З них до членів угруповання букового пралісу відносимо 34 види: *Notiophilus biguttatus* (F.), *Carabus auronitens escheri* Pall., *C. cancellatus* Ill., *C. coriaceus* L., *C. intricatus* L., *C. irregularis* F., *C. linnei* Panz., *C. obsoletus* Sturm, *C. variolosus* F., *C. violaceus* L., *C. zawadzkii* Kraatz, *Cychrus caraboides* (L.), *Leistus piceus* Fröl., *Nebria fuscipes* Fuss, *Dyschiriodes roubali* (Mař.), *Trechus pseudomontanellus* Riz., *T. pulpani* Reš., *Deltomerus carpathicus* (Mill.), *Pterostichus cordatus* Letzn., *P. foveolatus* (Duft.), *P. niger* (Schall.), *P. pilosus* (Host), *P. unctulatus* (Duft.), *Abax carinatus* (Duft.), *A. parallelopipedus* (Pill. & Mitt.), *A. parallelus* (Duft.), *A. schueppeli rendschmidtii* (Germ.), *Molops piceus* (Panz.), *Laemostenus terricola* (Herbst), *Synuchus vivalis* (Ill.), *Platyderus rufus* (Duft.), *Trichotichnus*

laevicollis (Duft.), *Licinus hoffmannseggii* (Panz.), *Cymindis cingulata* Dej.

Угруповання турунів екосистеми букового пралісу в Українських Карпатах поділяється на два субугруповання: 1) нижньої смуги поясу букових лісів ~ до 800 м н.р.м. і 2) верхньої смуги поясу букових лісів вище ~ 800 м н.р.м. Основною відмінністю субугруповання турунів нижньої смуги поясу букових лісів є переважання рівнинних термоксерорезистентних видів (*Carabus coriaceus* L., *C. intricatus* L., *Abax carinatus* (Duft.), *A. parallelus* (Duft.), *A. schueppeli rendschmidtii* (Germ.), *Laemostenus terricola* (Herbst), *Platyderus rufus* (Duft.), *Cymindis cingulata* Dej.), на відміну від субугруповання верхньої смуги букових лісів де переважають монтанні гігрофільні види карабід (*Carabus auronitens escheri* Pall., *C. irregularis* F., *C. zawadzkii* Kraatz, *Pterostichus cordatus* Letzn., *P. foveolatus* (Duft.), *P. pilosus* (Host), *P. unctulatus* (Duft.), *Abax parallelopipedus* (Pill. & Mitt.)).

Субугруповання жуків-турунів екосистеми букового пралісу складаються з підстилкової, літоральної та екотонної гільдій. До видів літоральної гільдії відносимо *Carabus variolosus* F., *Nebria fuscipes* Fuss, *Trechus pseudomontanellus* Riz., *Deltomerus carpathicus* (Mill.), *Licinus hoffmannseggii* (Panz.).

В угрупованні екосистеми букового пралісу виділяємо види з різним статусом:

1) Члени угруповання – види, які на усіх стадіях життєвого циклу постійно живуть в біотопі або регулярно (щорічно) проникають в біотоп чи мігрують через нього на певній стадії життєвого циклу і, таким чином, включаються у матеріально-енергетичні процеси даної екосистеми і елементарні еволюційні ценотичні акти; це – а) види резиденти і б) регулярні мігранти.

2) Не члени угруповання – види, які проникають у біотоп або мігрують через нього нерегулярно (спорадично) – раз у декілька років чи рідше; це – а) нерегулярні мігранти і б) спорадичні візитери.

В угрупованні клімаксової екосистеми букового пралісу діють наступні елементарні еволюційні біоценотичні механізми: інвазія (вбудовування ніші в ценоз) та субституція (заміщення ніші при конкурентному витісненні), а елізія (випадання ніші з структури ценозу), екогенез (зміни реалізованої ніші ценопопуляції за рахунок перегрупування зв'язків в середині системи) та спеціогенез (зміни реалізованої ніші ценопопуляції за рахунок зміни фундаментальної ніші) не відбуваються.

Подяки. Автори дякують дирекції та колективу Карпатського біосферного заповідника за всебічну допомогу при проведенні досліджень.

1. Быков Б.А. Геоботаника. - Алма-Ата: Наука, 1978.
2. Великий тлумачний словник сучасної української мови / Уклад. і голов. ред.. В.Т. Бусел. – К.: Ірпінь: ВТФ «Перун», 2005. – 1728 с.
3. Емельянов И.Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
4. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – 542 с.
5. Кос'яненко О.В., Чумак В.О. Двопарноногі багатоніжки (Diplopoda) букових пралісів Карпатського біосферного заповідника // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія. - 2008а. - Вип. 23. - С.182-193.
6. Кос'яненко О.В., Чумак В.О. Губоногі багатоніжки (Chilopoda) букових пралісів Карпатського біосферного заповідника.– Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія, Випуск 22.– 2008b.– С. 179-194.
7. Мателешко О. Ю., Чумак В. О. Твердокрилі (Insecta, Coleoptera) природних лісів Угольсько-Широколужанського заповідного масиву Карпатського біосферного заповідника.– Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія, Випуск 19.– 2006.– С. 243-248.
8. Митчел П. 101 ключевая идея. Экология. – Изд-во ФАИР-ПРЕСС, 2001. – 224 с.
9. Наглов В., Загороднюк И. Статистический анализ приуроченности видов и структуры сообществ // Теріофауна сходу України / Праці Теріологічної школи. – Луганськ, 2006. – Вип. 7. – С. 291-300.
10. Прокопенко Е.В. До вивчення фауни павуків (Aranei) Карпатського біосферного заповідника.- Гори і люди (у контексті сталого розвитку). Матеріали Міжнародної конференції, присвяченої Міжнародному року гір (м. Рахів, 14-18 жовтня 2002 року). - Рахів, 2002. - С. 448-452.
11. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикология. – Киев, 2002. – 105 с.
12. Різун В.Б. Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 210 с.
13. Різун В.Б., Тимочко В.Б., Чумак В.О. Угруповання жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) букових та ялицевих лісів Карпатського національного природного парку // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004. – Випуск 14. – С.34-43.
14. Різун В.Б., Чумак В.О. Угруповання турунів (Coleoptera: Carabidae) букових пралісів Українських Карпат // Вестник зоологии. – 2003. – Отдельный выпуск №16. – С.114-120.
15. Різун В.Б., Чумак В.О. Континуально-циклічна концепція зоокомплексу клімаксової (пралісової) екосистеми // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2008. – Випуск 24. – С.24-34.
16. Різун В.Б., Чумак В.О., Щерба М.С. Угруповання жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) букових лісів південного макросхилу хребта Боржава (Українські Карпати) // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2010. – Випуск 29. – С.93-101.
17. Чумак В.О. Попелиці (Homoptera, Aphidinea) букових пралісів Карпатського біосферного заповідника. Гори і люди (у контексті сталого розвитку). Матеріали Міжнародної конференції, присвяченої Міжнародному року гір (м. Рахів, 14-18 жовтня 2002 року). - Рахів, 2002. - С. 543-547.
18. Chumak V., Duelli P., Rizun V., Obrist M.K., Wirz P. Arthropod biodiversity in virgin and managed forests in Central Europe // Forest Snow and Landscape Research / Natural Forests in the Temperate Zone of Europe: biological, social and economic aspects. – 2005. – Vol. 79, №1/2. – P.101-110.
19. Commarnot B., Chumak V., Duelli P., Kueffer M., Lovas P., Shparyk J. Buchenwaelder als Referenz fuer Naturschutz: Forschungsergebnisse aus den ukrainischen Karpaten.–Natur und Landschaft.–2007.– S.398-401.

20. Haydon D.T., Pianka E.R. Metapopulation theory, landscape models, and species diversity // Ecoscience. – 1999. – Vol. 6. – P.316-328.
21. Karlson R.H. Dynamics of coral communities. – Dordrecht; Boston; London: Kluver Acad. Publ., 1999. – 250 p.
22. Matalin A.V., Makarov K.V. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // ZooKeys. – 2011. – 100. – P.223-254.
23. Rizun V. Some methodological approaches to study of carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) communities // Baltic Journal of Coleopterology. – 2003. – 3, №2. – P.97-100.
24. Rizun V.B., Chumak V.O. The ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as the object of monitoring investigations on the preserved territories of the Ukrainian Carpathians // Methods of monitoring of the nature in the Carpathian National Parks and Protected Areas. – Rakhiv: Carpathian Biosphere Reserve, 1996. – P.91-96.
25. Roth M., Kozlowsky M., Rizun V., Bräsicke N. Species and Functional Diversity of Soil-dwelling Invertebrates in Forest Ecosystems of the Upper Dnister Basin - Evaluation of Anthropogenic Effects // Transformation processes in the Western Ukraine. Concepts for a sustainable land use. - Berlin: Weißensee Verlag, 2008. - P.235-249.
26. Soukovata L., Rizun V. Comparative analysis of Carabidae communities in the Ukrainian Carpathians: beech virgin forests vs natural beech forests vs clear cut area // Waloryzacja ekosystemow lesnych metodami zooindykacyjnymi. – Warszawa, 1997. – S.233-240.

Отримано: 11 жовтня 2011 р.

Прийнято до друку: 12 листопада 2011 р.