

УДК 595.672.12(477.87)

КОНТИНУАЛЬНО-ЦИКЛІЧНА КОНЦЕПЦІЯ ЗООКОМПЛЕКСУ КЛІМАКСОВОЇ (ПРАЛІСОВОЇ) ЕКОСИСТЕМИ

Різун В.Б., Чумак В.О.

Континуально-циклічна концепція зоокомплексу клімаксової (пралісової) екосистеми. - В.Б. Різун¹, В.О. Чумак². - На підставі багаторічних досліджень угруповань жуків-турунів і безхребетних букових пралісів Українських Карпат запропоновано континуально-циклічну концепцію зоокомплексу (карабідокомплексу) клімаксової (пралісової) екосистеми, як відкритої динамічної системи, що складається з ряду сукцесійних угруповань.

Ключові слова: Carabidae, угруповання, клімакс, праліс, концепція, зоокомплекс.

Адреса: 1 - Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008, Україна, e-mail: rizun@museum.lviv.net; 2 - Ужгородський національний університет, вул. Волошина, 32, Ужгород, 88000, Україна, e-mail: chumak.vasyk@yahoo.com.

Continuum-cycle concept of zoo-assemblage of climax (virgin forest) ecosystem. - V.B. Rizun¹, V.O. Chumak². - According to the results of the long-term investigations of ground beetle communities in beech virgin forests of the Ukrainian Carpathians, the continuum-cycle concept of zoo-assemblage (ground beetle assemblage) of climax (virgin forest) ecosystem has been proposed as open dynamic system which consists of several succesional communities.

Key words: Carabidae, community, climax, virgin forest, concept, zooassemblage.

Address: 1 - State Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Teatralna Str. 18, Lviv, 79008, Ukraine, e-mail: rizun@museum.lviv.net; 2 - Uzhgorod National University, Voloshyna Str. 32, Uzhgorod, 88000, Ukraine, e-mail: chumak.vasyk@yahoo.com.

Вступ

Розгляд особливостей фауни та угруповань жуків-турунів букових пралісів неможливий без розуміння історії формування висотного рослинного поясу букових лісів в Українських Карпатах, який викладений у багатьох палеоботанічних роботах і узагальнений у праці В.Б. Різун (2003). Розвиток поясу букових лісів з *Fagus orientalis* і *Fagus cf. sylvatica*. припадає на кінець раннього сармату. На цей час ми відносимо початок становлення карабідокомплексу букових лісів. Значна кількість біологів вважають, що у плейстоцені на території Українських Карпат існували один або два рефугіуми теплолюбної ентомофауни і диплоподофауни (Пономарчук, 1964; Головач, 1984; Різун, 2003). На наш погляд теплолюбна флора і фауна знаходила захист у сприятливих місцях вздовж усього південно-західного макросхилу Українських Карпат, а основним її осередком були південні схили хребта Красна (у наш час - основний масив букових пралісів у регіоні) звідки описані реліктові троглобіонтний *Duvalius transcarpathicus* Shil. et

Riz., підстилковий гірофіл *Trechus pseudomontanellus* Riz., а також відомі місцезнаходження рослин – третинних реліктів і навіть знайдено декілька видів лишайників – реліктів третинної і палтавської флор (Стойко, 1960, 1966; Безусько, Тасенкевич, 1978; Навроцька, 1979; Тасенкевич, 1982).

Сучасна границя суцільного розповсюдження бука (*Fagus sylvatica*) в Україні співпадає з границею Передкарпатських передгір'їв (~250 м н.р.м.), далі на схід трапляються лише острівні місцезростання. На території острівного розповсюдження бук приурочений до найбільш підвищених місць Подільського плато (250-400 м н.р.м.) з максимальною для цієї території річною сумою опадів (600 мм). Порівняно недавно бук був розповсюджений далше на схід від сучасної границі острівних місцезнаходжень і до скорочення його ареалу призвела господарська діяльність людини.

В Українських Карпатах зберігся найбільший в Європі осередок букових пралісів, де бук зростає на висотах від 250 до 1340 м н.р.м. і утворює переважно чисті або майже чисті

клімаксові угруповання. У менш сприятливих умовах на межі з поясами дубових і смерекових лісів, а також в екстремальних едафічних умовах він формує мішані деревостани.

Формація букових лісів в Українських Карпатах представлена декількома субформаціями, серед яких переважають чисті бучини (Стойко, Одинак, 1988). Субформація чисті букові ліси (*Fageta sylvaticae*). Монодомінантні бучини характеризуються простою ценотичною структурою. Найчастіше вони одно-двоярусні; підлісок у них відсутній, його ценотичну функцію в розріджених деревостанах виконує підріст бука. Характерною рисою є накопичення товстого шару (4-5 см і більше) підстилки, яка повільно розкладається. Флористичний склад трав'яного вкриття чистих бучин небагатий – 20-30 видів. Найбільшу площу займають вологі евтрофні бучини, рідше трапляються мезотрофні бучини. Субформація грабово-букових лісів (*Carpineto-Fageta*) має обмежене поширення і приурочена до смуги більш сухого і теплого клімату передгір'їв. Субформації скельнодубово-букових (*Querceto petraeae-Fageta*) та яворово-букових лісів (*Acereto pseudoplatanae-Fageta*) мають обмежене поширення. Субформація ялицево-букових лісів (*Abieto-Fageta*) у Карпатах утворює мішані ценотично стабільні деревостани і займає значні площі. Субформація ялицево-смереково-букових лісів (*Abieto-Piceeto-Fageta*) трапляється на контакті висотних поясів бучин і смеречників у межах висот 800-1100 м н.р.м.

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; Різун, Тимочко, Чумак, 2004; Chumak, Duelli, Rizun, Obrist, Wirz, 2005; Прокопенко, 2002; Мателешко, Чумак, 2006; Commarnot et al., 2007; Кос'яненко, Чумак, 2008a, 2008b) і, зважаючи на значне фауністичне і типологічне різноманіття пралісових ценозів, перебуває на початковій стадії.

Характеристика пробних площ

Матеріал було зібрано в Угольсько-Широколужанському відділенні Карпатського біосферного заповідника (КБЗ) (Україна, Закарпатська обл., Тячівський р-н, ок. сіл Мала Уголька і Широкий Луг, південний макросхил хребта Красна) на двох пробних ділянках.

Uho_virgin – КБЗ, Угольське відділення, квартал 5, виділ 20. Буковий праліс, 10Бк+Яв, тип лісу свіжа чиста бучина, D₂-Бк, сер. висота 37 м, сер. діаметр 60 см, вік 200 років, повнота 0,8. Підріст: 10Бк, вік 10 років, висота 3 м, 15 тис.шт./га. Експозиція південна, крутизна схилу

20°, висота 620 м н.р.м. Грунт: бурозем кислий прохолодний середньопотужний глеуватий 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 (Шеляг-Сосонко, Попович, 1997). Опрацьовано збори ґрунтовими пастками за 1989-1990, 1992, 1994-1996, 1998-2002, 2004 рр.

Uho_young – КБЗ, Угольське відділення, квартал 26, виділ 8 (36 га). 50-80-річний буковий ліс, 6Бк3Бк1Ос+Бп+Яв+Дс+Бк. Висота – 570 м н.р.м. Експозиція південна, крутизна схилу 25°. Рубки догляду проводились: у 1999 р.- на площі 14 га вилучено 125 м³ деревини, у 2000 – 30 га – 296 м³; 2003 – 7,8 га – 522 м³, 2007 – 18 га – 1018 м³. Опрацьовано збори лійкоподібними пастками за 2004 р.

Uho_exploited – КБЗ, Угольське відділення, квартал 28, виділ 22 (13 га). Тип лісу – волога грабова бучина, D₃-г-Бк. Близький до природного ліс, деревостан триярусний, різновіковий. Склад насаджень: 5Бк4Бк1Гр. У першому ярусі бук 150 років (висота 32 м, діаметр 50 см), у другому - бук 100 років (висота 30 м, діаметр 24 см), у третьому - граб 60 років (висота 22 м, діаметр 22 см). Бонітет I, повнота 0,8. Деревостан розріджений, експозиція південна 30°, висота 550 м н.р.м. Рубка – 2000 р., вибіркова санітарна (очистка лісу від вітровалів), із 17 га (декілька виділів) вилучено 399 м³ деревини. Опрацьовано збори лійкоподібними пастками за 2004 р.

Luh_virgin – КБЗ, Широколужанське відділення, квартал 25, виділ 11. Буковий праліс, 10Бк, тип лісу волога чиста бучина, D₃-Бк, сер. висота 35 м, сер. діаметр 68 см, вік 280 років, повнота 0,8. Експозиція південна, крутизна схилу 30°, висота 825 м н.р.м. Грунт: бурозем кислий прохолодний середньопотужний середньосуглинистий слабоскелетний на еловій-делювії карпатського флішу з переважанням пісковиків. Рослинна асоціація: *Fagetum nudum* в комплексі з *Fagetum rubosum (hirti) nudum* (Шеляг-Сосонко, Попович, 1997). Ярус підліску не сформований, ярус травостою не утворюється. Опрацьовано збори ґрунтовими пастками за 1999 р.

Матеріал і методика

Вивчення угруповань жуків-турунів проводилось за допомогою ґрунтових пасток різних типів: 1-ий тип пасток - власне пастки Барбера (півлітрові скляні банки з діаметром 72 мм); 2-ий тип - лійкоподібні пастки з діаметром 160 мм; 3-ій тип - хрестоподібні пастки з "функціональним діаметром" 1 м (4 скляні банки з діаметром 72 мм, вкопані у вершинах уявного хреста і одна в центрі, при цьому кожна з

чотирьох банок з'єднана скляною перегородкою з центральною).

Пастки першого типу розміщувалися в лінію з 5 пасток, на відстані 10 м одна від одної і функціонували з квітня до жовтня в період 1999-2004 рр.

Пастки другого типу (лійкоподібні) у межах пробних площ встановлювали на відстані більше 10-ти метрів одна від одної. В Угольському масиві пастки функціонували у 1999-2001 - по одній пробній площі по 5 пасток, у 2004 р. - дві пробні площі по 5 пасток.

Пастки третього типу (хрестоподібні) були встановлені в Угольському масиві у 1989-1990, 1992, 1994-1996, 1998-2002 роках. Кожного року встановлювали по дві хрестоподібні пастки на відстані близько 100 м одна від одної.

В усіх варіантах фіксатором слугував 4%-ий розчин формаліну. Пастки функціонували з початку-середини квітня до кінця вересня (в середньому 20-22 тижні). Відбір матеріалу здійснювався кожен тиждень.

Порівнюючи умови, в яких були розміщені пробні площі (Uho, Luh), слід сказати, що основні відмінності між ними зводяться в основному до різного гісометричного положення (200 м по вертикалі), умов зволоженості едатопу та різному температурному режимі і незначними відмінностями в структурі деревостанів, підліску і трав'яного покриву.

Видовий склад

Видовий склад турунів букових лісів Угольського масиву (Uho).

За час досліджень (1989-2004 рр.) у букових лісах Угольського масиву на висотах 550-650 м н.р.м. виявлено 34 види жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) з 19 родів (табл. 1). Серед них 15 (44%) гірських і передгірних (*C. auronitens*, *C. linnei*, *C. obsoletus*, *C. variolosus*, *C. zawadzki*, *D. roubali*, *T. pseudomontanellus*, *D. carpathicus*, *A. carinatus*, *A. parallelepipedus*, *A. parallelus*, *A. schueppeli rendschmidtii*, *M. piceus*, *T. laevicollis*, *L. hoffmannseggii*) і 19 (56%) рівнинних (*N. biguttatus*, *C. cancellatus*, *C. coriaceus*, *C. glabratus*, *C. intricatus*, *C. violaceus*, *C. caraboides*, *T. quadristriatus*, *B. lampros*, *S. pumicatus*, *P. melanarius*, *P. niger*, *L. terricola*, *S. vivalis*, *P. rufus*, *H. rufipes*, *H. serripes*, *C. cingulata*, *B. crepitans*) видів. Найбільшою кількістю видів представлені роди *Carabus* (10) і *Abax* (4). Двома видами представлені три роди *Trechus*, *Pterostichus* та *Harpalus*, решта родів представлені лише одним видом. Види надтриби *Carabinae* в угрупованнях займають провідні позиції за уловистістю, а представники роду *Abax* в угрупованні даного букового пралісу помітних ролей не відіграють.

Особливістю угруповання цього букового пралісу є значна частка (23%) видів, яких можна кваліфікувати, як термофільні (*C. coriaceus*, *C. intricatus*, *A. carinatus*, *A. schueppeli rendschmidtii*, *L. terricola*, *P. rufus*, *C. cingulata*, *B. crepitans*). В угрупованні відмічено відносно багато (15%) випадкових (транзитних) видів (*T. quadristriatus*, *B. lampros*, *H. rufipes*, *H. serripes*, *B. crepitans*).

У молодих і експлуатованих лісах Угольки виявлено 22 види жуків-турунів (молодих – 19, експлуатованих – 14). Порівняно із пралісами не виявлені 9 видів (*C. variolosus*, *T. quadristriatus*, *B. lampros*, *D. carpathicus*, *P. niger*, *T. laevicollis*, *H. rufipes*, *H. serripes*, *L. hoffmannseggii*, *B. crepitans*). Тільки у експлуатованому лісі виявлений *C. cingulata*.

Видовий склад турунів букового пралісу Широколужанського масиву (Luh).

У буковому пралісі виявлено 21 вид карабід (табл. 1). В угрупованні 17 (81%) гірських і передгірних (*C. auronitens*, *C. linnei*, *C. obsoletus*, *C. variolosus*, *C. zawadzki*, *D. roubali*, *T. pseudomontanellus*, *T. pulpani*, *P. cordatus*, *P. foveolatus*, *P. pilosus*, *P. unctulatus*, *A. parallelepipedus*, *A. schueppeli rendschmidtii*, *M. piceus*, *T. laevicollis*, *L. hoffmannseggii*) і 4 (19%) рівнинних (*C. coriaceus*, *C. violaceus*, *C. caraboides*, *P. niger*) видів. До термофільних можна віднести один вид (*A. schueppeli rendschmidtii*). На відміну від угруповання турунів букового пралісу Угольського масиву КБЗ, у карабідоугрупованні виразно переважають монтанні і субмонтанні види турунів. Характерною є практично повна відсутність випадкових (транзитних) видів в угрупованні.

Загалом за систематичним складом для досліджених букових пралісів характерне переважання представників родів *Carabus*, *Pterostichus* і *Abax*, а також присутність видів з родів *Cychnus*, *Molops*, *Trichotichnus* і *Licinus*. Тобто представників надтриби *Carabinae* (триби *Carabini*, *Cychnini*), триби *Pterostichini* (роди *Pterostichus*, *Abax*, *Molops*), рід *Trichotichnus* з підтриби *Harpalina* і триби *Licinini* (рід *Licinus*). Домінуючі ж позиції в угрупованнях, як показано нижче (табл. 1, рис. 1), займають види з трьох триб *Carabini*, *Cychnini*, *Pterostichini*.

Зоогеографічний аналіз

У буковому пралісі Угольки в угрупованні жуків-турунів як за кількістю видів (72%), так і за часткою в угрупованні (96,52%), переважають види з європейськими (від панєвропейських до східнокарпатських) типами ареалів (табл. 2). У молодих букових лісах на місці пралісів це співвідношення, на загал, зберігається.

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

№	Species	Uho								Luh	
		Праліс				Молодий ліс		Експлуатований ліс		Праліс	
		1989-2004		1999-2004		2002, 2004		2004		1999	
		екз.	%	екз.	%	екз.	%	екз.	%	екз.	%
1	<i>Notiophilus biguttatus</i> (F.)	4	0,28	2	0,23	1	0,48	-	-	-	-
2	<i>Carabus auronitens escheri</i> Pallrd.	93	6,62	46	5,36	24	11,43	-	-	68	10,01
3	<i>Carabus cancellatus</i> Ill.	7	0,50	6	0,70	17	8,09	1	1,56	-	-
4	<i>Carabus coriaceus</i> L.	239	17,01	124	14,45	26	12,38	26	40,62	1	0,15
5	<i>Carabus glabratus</i> Payk.	-	-	-	-	1	0,48	-	-	-	-
6	<i>Carabus intricatus</i> L.	27	1,92	21	2,45	1	0,48	-	-	-	-
7	<i>Carabus linnei</i> Panz.	19	1,35	15	1,75	10	4,76	1	1,56	4	0,59
8	<i>Carabus obsoletus</i> (Sturm)	36	2,56	31	3,61	4	1,90	2	3,12	5	0,74
9	<i>Carabus variolosus</i> F.	13	0,92	8	0,93	-	-	-	-	5	0,74
10	<i>Carabus violaceus</i> L.	202	14,38	82	9,56	21	10,0	14	21,87	100	14,73
11	<i>Carabus zawadzki</i> Krtz.	17	1,21	10	1,16	5	2,38	-	-	134	19,73
12	<i>Cychrus caraboides</i> (L.)	464	33,02	329	38,34	28	13,33	3	4,69	29	4,27
13	<i>Dyschirius roubali</i> Mař.	41	2,92	41	4,78	22	10,48	2	3,12	17	2,50
14	<i>Trechus pseudomontanellus</i> Riz.	1	0,07	-	-	-	-	-	-	1	0,15
15	<i>Trechus pulpani</i> Reř.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,15
16	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schnk.)	1	0,07	1	0,12	-	-	-	-	-	-
17	<i>Bembidion lampros</i> (Herbst)	4	0,28	3	0,35	-	-	-	-	-	-
18	<i>Deltomerus carpathicus</i> (Mill.)	3	0,21	-	-	-	-	-	-	-	-
19	<i>Stomis pumicatus</i> (Panz.)	1	0,07	-	-	2	0,95	2	3,12	-	-
20	<i>Pterostichus cordatus</i> Letzn.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,15
21	<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duft.)	-	-	-	-	-	-	-	-	46	6,77
22	<i>Pterostichus melanarius</i> Ill.	1	0,07	-	-	-	-	-	-	-	-
23	<i>Pterostichus niger</i> (Schall.)	6	0,43	3	0,35	-	-	-	-	2	0,29
24	<i>Pterostichus pilosus</i> (Host)	-	-	-	-	-	-	-	-	92	13,55
25	<i>Pterostichus unctulatus</i> (Duft.)	-	-	-	-	-	-	-	-	24	3,53
26	<i>Abax carinatus</i> (Duft.)	7	0,50	4	0,47	-	-	1	1,56	-	-
27	<i>Abax parallelopedus</i> (Pill. et. Mitt.)	5	0,35	2	0,23	6	2,86	1	1,56	124	18,26
28	<i>Abax parallelus</i> (Duft.)	4	0,28	3	0,35	1	0,48	-	-	-	-
29	<i>Abax schueppeli rendschmidti</i> (Gem.)	5	0,35	4	0,47	1	0,48	-	-	1	0,15
30	<i>Molops piceus</i> (Panz.)	56	3,98	19	2,21	20	9,52	7	10,94	14	2,06
31	<i>Laemostenus terricola</i> (Hrbst.)	6	0,43	4	0,47	-	-	1	1,56	-	-
32	<i>Synuchus vivalis</i> (Ill.)	32	2,28	32	3,73	1	0,48	-	-	-	-
33	<i>Platyderus rufus</i> (Duft.)	44	3,13	34	3,96	19	9,05	1	1,56	-	-
34	<i>Trichotichnus laevicollis</i> (Duft.)	1	0,07	1	0,12	-	-	-	-	1	0,15
35	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer)	4	0,28	3	0,35	-	-	-	-	-	-
36	<i>Harpalus serripes</i> (Quens.)	1	0,07	1	0,12	-	-	-	-	-	-
37	<i>Licinus hoffmannseggii</i> (Panz.)	59	4,20	27	3,15	-	-	-	-	9	1,32
38	<i>Cymindis cingulata</i> Dej.	-	-	-	-	-	-	2	3,12	-	-
39	<i>Brachinus crepitans</i> (L.)	2	0,14	2	0,23	-	-	-	-	-	-
	Всього:	1405	99,95	858	100,0	210	100,01	64	99,96	679	99,99

Таблиця 2 Розподіл видів жуків-турунів угруповання букових пралісів за типами ареалів

Тип ареалу	Uho			Luh		
	К-сть видів	%	Частка (%) в угрупованні	К-сть видів	%	Частка (%) в угрупованні
Палеарктичний і Зх. палеарктичний	3	9,4	0,63	-	-	-
Європейсько-сибірський	6	18,7	2,85	1	5%	0,29
Європейський (у т.ч. карпатські ендеміки)	23	71,9	96,52	20	95%	99,7
Всього	32	99,9	100,0	21	100,0	99,99

У буковому пралісі Широколужанського відділення в угрупованні жуків-турунів тенденція до формування угруповання виключно з видів європейського генезису ще яскравіше виражена – за кількістю видів (95%), за часткою в угрупованні (99,7%) (табл. 2).

Частка видів з широкими ареалами в карабідоугрупованні букового пралісу Угольського масиву незначна – (28,1% і 3,48% відповідно). Серед видів з палеарктичним і європейсько-сибірським типом ареалу (*C. cancellatus*, *N. biguttatus*, *T. quadristriatus*, *B. lampros*, *P. niger*, *S. vivalis*, *H. rufipes*, *H. serripes*, *B. crepitans*) акцентуємо увагу лише на *S. vivalis*, у якого у 2002 р. був спалах уловистості, хоч протягом усього періоду досліджень він практично не траплявся. Решта згаданих видів не є характерними мешканцями букових лісів, їх ми відносимо до так званих, транзитних видів (мігрантів з інших біоценозів). У *C. cancellatus*, подібно, як і у *S. vivalis* у 2002 р. був спалах уловистості.

В угрупованні **Uho** переважають представники родів *Carabus* і *Abax* і присутні роди *Laemostenus* і *Platyderus*. Виявлені тільки два представники роду *Pterostichus* участь яких в угрупованні незначна.

Відмінності карабідоугруповань букових пралісів Угольського, Широколужанського відділень КБЗ пояснюються різною висотою їхнього розміщення і різними кліматичними умовами місць розміщення пробних площ, зумовленими їхнім розташуванням у системі гірських хребтів Українських Карпат і, тому, належністю до різних кліматичних зон за М.С. Андріановим (1968 цит за Милкіна, 1988).

Роди *Carabus*, *Cychrus* і *Pterostichus* голарктичні або переважно голарктичні, роди *Abax*, *Molops* і *Licinus* загалом європейські і рід *Trichotichnus* властивий переважно Східній Азії і Індо-Малайській області, але представлений у Західній Європі, Папуаській, Неварктичній і Неотропічній областях (Крыжановский, 1983). Представники цих родів здебільшого мезофіли, жителі лісів часто гірських і передгірних районів. У розповсюдженні родів *Cychrus*, *Trichotichnus*, *Licinus* існує зв'язок між гірськими районами Європи, Кавказом і півднем Далекого Сходу.

Прослідковується зв'язок між родовими ареалами турунів і історією формування рослинності Крпачатського регіону, а також роз'єднанням ареалу бука на два види (європейський і східний). У середньому сарматі в Українських Карпатах існували букові ліси, де були представлені різні види буків (*Fagus* cf. *orientalis*, *Fagus* cf. *sylvatica*) (Сябряй, Щекіна, 1983). Зв'язки між міоценовою флорою Передкарпаття і Закарпаття, які на кінець міоцену були типовими тургайськими флорами

європейського типу, прослідковуються в Східноазійській області, у Середземноморській області Древньосередземноморського підцарства (більшість близьких видів – у Східносередземноморській провінції), а на Американському континенті близькі види рослин зосереджені переважно в Апалачській провінції (Шварева, 1983). Тобто, основу карабідо-комплексу турунів букових пралісів Українських Карпат складають представники родів, пов'язаних з широколистяними (буковими) лісами. На видовому рівні – це види, які сформувалися в Карпатській гірській дузі або в інших гірських масивах Європи (карпатські ендемічні види і підвиди, карпатсько-балканські види, західноєвропейські гірські види тощо). Їхні "корені" сягають кінця міоценового періоду. Якщо дотримуватися принципу постійності екологічної валентності видів, як найважливішої теоретичної передумови при реконструкції процесів фауногенезу (Присный, 2003), то найдревніших представників букових пралісів слід шукати серед гіро-термофільних видів. Види турунів з широкими європейсько-сибірськими, палеарктичними чи голарктичними ареалами для карабідокомплексу формації букових лісів нехарактерні, а їхня інтеграція в карабідоугруповання букових лісів відбулася, очевидно, у льодовиковий і післяльодовиковий період.

Структура домінування

Багаторічна (1989-2004) структура домінування угруповання жуків-турунів букових пралісів наведена у таблиці 1. Три види еудомінанти (*C. caraboides* (33,02%), *C. coriaceus* (17,01%), *C. violaceus* (14,38%)), один - домініант (*C. auronitens escheri* (6,62%)) і 9 видів-субдомінантів (*L. hoffmannseggii* (4,20%), *M. piceus* (3,98%), *P. rufus* (3,13%), *D. roubali* (2,92%), *C. obsoletus* (2,56%), *S. vivalis* (2,28%), *C. intricatus* (1,92%), *C. linnei* (1,35%), *C. zawadzki* (1,21%)), решта видів представлені в угрупованні менш, ніж 1% відсотком особин. У окремі роки, в залежності від погодних умов, вона дещо трансформується, але на загал залишається стабільною, що видно із результатів аналізу структури домінування за період з 1999 р. до 2004 р. Найвідчутніше змінився відсоток в угрупованні лише двох видів *C. caraboides* (з 33,02% до 38,34%), і *C. violaceus* (з 14,38% до 9,56%), що ми розцінюємо як флуктуації, викликані кліматичними особливостями окремих років.

У середньовіковому лісі (на місці пралісу) в угрупованні турунів, із видів з відносно високою уловистістю у пралісі, не були зареєстровані *C. variolosus*, *L. hoffmannseggii*; найвиразніше знизилася частка *C. intricatus*, *C. variolosus*, *C.*

caraboides (рис. 3). Натомість, з'являються *C. glabratus*, *C. cingulata*; найвідчутніше зріс відсоток у *C. cancellatus*, *M. piceus*, *S. pumicatus*, *P. rufus* і дещо підвищилися частки *C. auronitens escheri*, *C. linnei*, *A. parallelipedus*.

Із видів з відносно високою уловистістю у пралісі, в експлуатованому буковому лісі не виявлені *C. auronitens escheri*, *C. intricatus*, *C. variolosus*, *C. zawadzki*, *L. hoffmannseggii*; можливо, знижують свою частку в угрупованні *C. caraboides* і *P. rufus* (рис. 3).

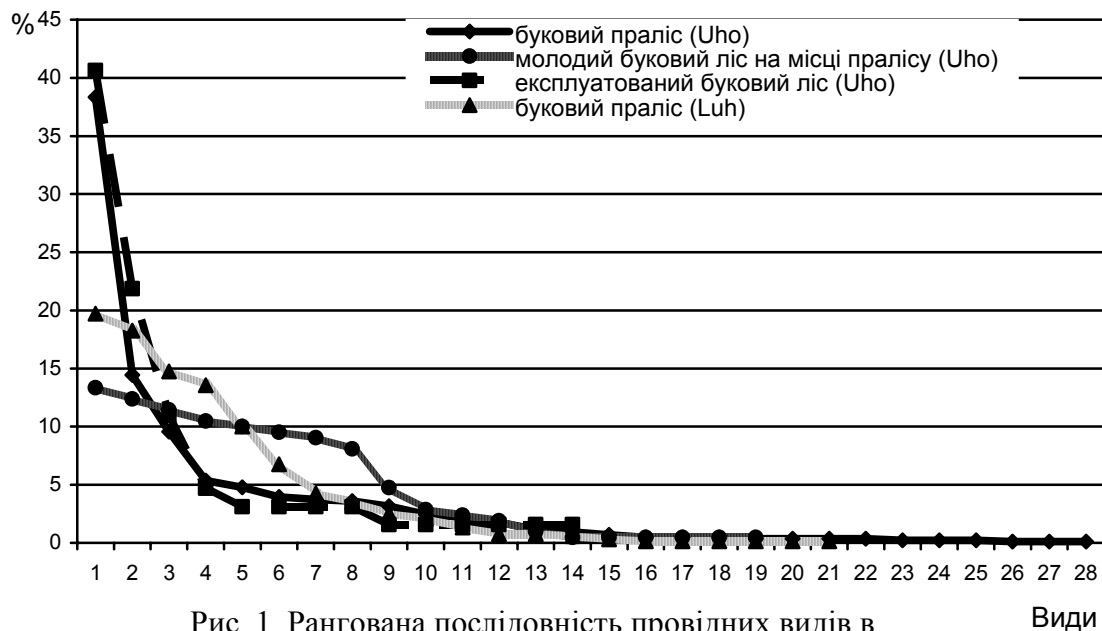


Рис. 1. Рангована послідовність провідних видів в угрупованнях турунів букових лісів КБЗ.

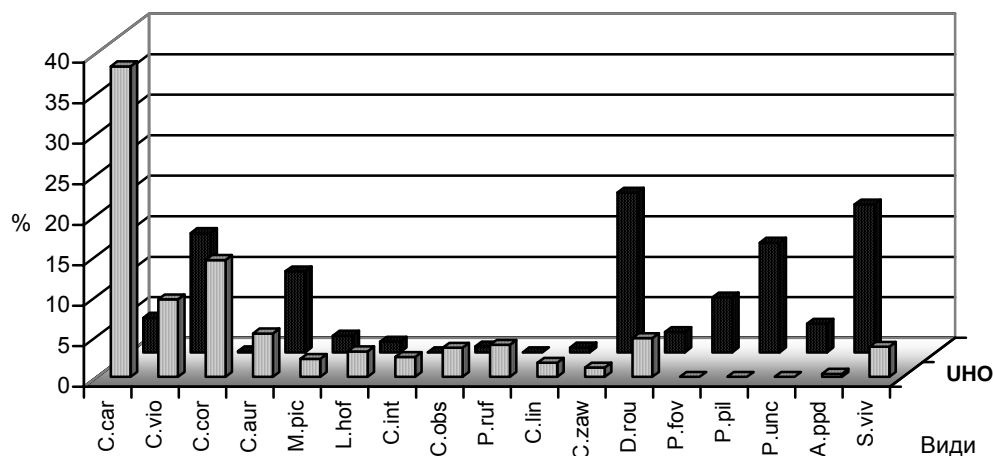


Рис. 2. Структура домінування провідних видів турунів букових пралісів Угольського і Широколужанського масивів КБЗ

Характерною особливістю є відсутність серед переважаючих за уловистістю видів представників роду *Pterostichus*, рідкісний випадок еудомінування спеціалізованого молоскоїда (*C. caraboides*), входження до домінантного комплексу термофільних видів (*C. intricatus*, *P. rufus*), а також незначна участь в угрупованні видів з карпатськими типами ареалів. Що, на наш погляд, спричинене, насамперед, сухістю біотопу.

У буковому пралісі (**Luh**) до домінантного комплексу належали *C. zawadzki* (19,73%), *A. parallelepipedus* (18,26%), *C. violaceus* (14,73%), *P. pilosus* (13,55%), *C. auronitens* (10,01%), *P. foveolatus* (6,77%), *C. caraboides* (4,27%), *P. unctulatus* (3,53%), *D. roubali* (2,50%), *M. piceus* (2,06%), *L. hoffmannseggii* (1,32%) (рис. 2). Характерною особливістю є переважання у групі домінантів і еудомінантів видів з карпатським

типом ареалу, відсутність термофільних видів. Дана структура домінування є характерною для середньогірного букового пралісу Українських Карпат, зокрема це угруповання дуже близьке до угруповання жуків-турунів букового пралісу південно-західного макросхилу хребта Боржава на висоті 800-1000 м н.р.м. (Soukovata, Rizun, 1997).

У різновікових букових лісах Карпатського національного природного парку (Різун, Тимочко, Чумак, 2004) (NE макросхил Українських Карпат, h~700 м н.р.м.) спостерігаємо подібну тенденцію у поведінці згаданих видів. У пралісах підвищується уловистість у *C. coriaceus*, *C. violaceus*, *C. caraboides*, *L. hoffmannseggii*; а у молодих букових лісах підвищується уловистість у *C. auronitens escheri*, *C. glabratus*, *C. linnei*, *C. zawadzki*, *P. niger*.

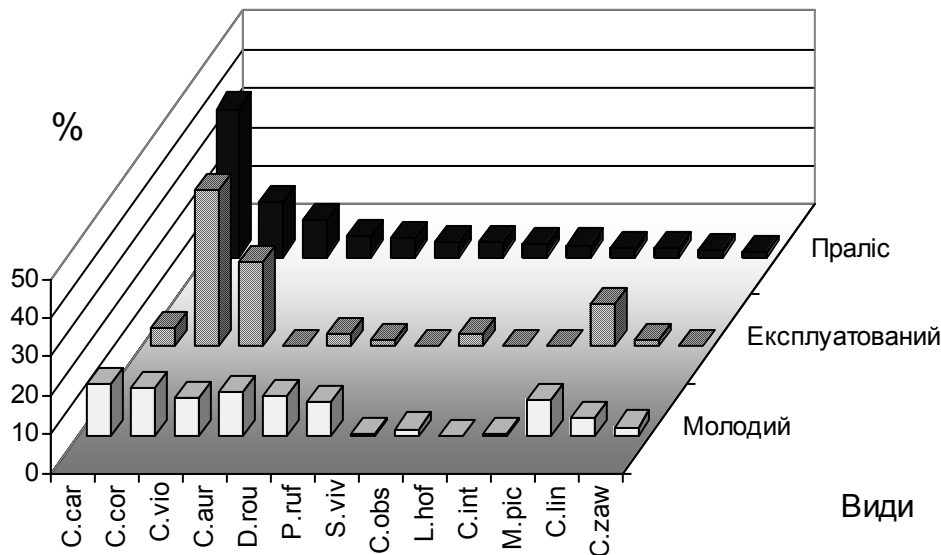


Рис. 3. Структура домінування провідних видів жуків-турунів у букових лісах Угольського масиву КБЗ

Схожу картину виявлено і при дослідженні угруповань жуків-турунів (Soukovata, Rizun, 1997) різних фаз (Чернявський, 2000) букового пралісу південно-західного макросхилу хребта Боржава на висоті 800-1000 м н.р.м. Найвища уловистість журунів спостерігалася на 1-2 (фаза відновлення і фаза молодого лісу) та на 7 (фаза розпаду) фазах букового пралісу, для яких характерна з одного боку присутність густого підросту і підліску, а з іншого наявність вікон і прогалін у верхньому ярусі деревостану. На 3-6-ій (фаза рівномірного жердняку, оптимальна фаза, фаза розвитку, фаза старіння) фазах пралісу уловистість карабід була найменшою, різниця в уловистості з іншими фазами пралісу становила від 1,6 до 4,7 разів. У

деяких видів (*C. auronitens escheri*, *C. linnei*, *P. pilosus*, *P. unctulatus*, *A. parallelepipedus*, *M. piceus*) відмічено підвищену уловистість на двох початкових фазах пралісу (фаза відновлення і фаза молодого лісу) з присутністю густого підросту і підліску, і наявністю вікон і прогалін у верхньому ярусі деревостану (можливо, звідси і краща освітленість і вищий температурний режим). Деякі з цих видів (*C. linnei*, *P. pilosus*, *P. unctulatus*) мають вищу уловистість і на останній фазі пралісу (фаза розпаду) також з наявністю вікон і прогалін у верхньому ярусі деревостану, але без густого підросту і підліску. Видів, які були численнішими на 4-6-ій фазах пралісу у даній роботі не було встановлено.

Карабідокомплекс букового пралісу як відкрита динамічна система

При характеристиці карабідокомплексу букового пралісу необхідно виходити із фітоценологічної концепції клімаксу, котра полягає у визнанні можливості існування деяких відносно стійких і рівноважних щодо зовнішнього середовища рослинних угруповань (Миркин, Розенберг, Наумова, 1989). Згідно Е. Піанки (Пианка, 1981) стійке угруповання, яке знаходиться в динамічній рівновазі, здатне до самовідновлення і є кінцевою стадією сукцесії називається клімаксовим.

Проте, інші автори вважають поняття клімаксу в значній мірі спекулятивним і замість нього пропонують використовувати поняття зональної рослинності, яке вільне від усіх спекуляцій і в Східній Європі було прийняте у зв'язку із зональними типами ґрунтів (Вальтер, 1982). Термін зональна рослинність обмежується макрокліматопами (відповідно "плакором" у російських геоботаніків) і сюди не включаються мезокліматопа, наприклад на схилах, або мікрокліматопи, наприклад у приґрунтового шарі в лісі (Вальтер, 1982).

Відповідно до результатів пилкового аналізу, за зональний тип рослинності у Середній Європі повинен бути прийнятий листяний ліс з переважанням бука, але ситуація у цьому регіоні ускладнена рельєфом середньогір'я. Клімат на схилах різної експозиції відхиляється від макроклімату, що відбивається на рослинності. Зональній рослинності на рівнинах відповідають висотні рослинні пояси в горах (Вальтер, 1982).

Оскільки букові ліси в Українських Карпатах ростуть в діапазоні висот від 250 до ~1250-1340 м н.р.м. (чисті букові деревостани панують в межах висот від 300-400 до 1000-1200 м н.р.м.) і річний сумі опадів 900-1300 мм, а частково 1300-1500 мм (Молотков, 1966), то кліматичні умови в цих висотних межах значно змінюються. Достатньо лише згадати зниження температури на 0,6°C з підняттям на кожні 100 м. На теплому південно-західному макросхилі Українських Карпат висотний діапазон розповсюдження бука становить 900-1000, а на прохолодному північно-східному – 700-800 м (Стойко, Одинак, 1988). У цих межах бук є єдиним домінантом і едифікатором у рослинному покриві. Населення жуків-турунів у висотних межах розповсюдження бука і, у даному випадку, клімаксовій екосистемі значно змінюється, тобто чутливіше реагує на зміну кліматичних і едафічних факторів. Тому, в горах у межах однієї формації (*Fagetea sylvaticae*), доцільніше говорити про екологічний ряд угруповань жуків-турунів котрі разом складають карабідокомплекс гірських букових лісів або динамічну відкриту систему (динамічна відкрита система - множина елементів зі зв'язками між

ними і законами композиції елементів, яка утворює певну цілісність, єдність, змінює свій стан у часі і у якій постійно відбувається ввід і вивід не тільки енергії але і речовини (Миркин, Розенберг, Наумова, 1989). Виходячи із результатів наших досліджень, в межах формації букових лісів ми виділяємо ряд типів угруповань турунів, прикладом яких є угруповання букового пралісу Угольського масиву КБЗ (**Uho**) і Ширококожанського масиву КБЗ (**Luh**).

Однією з ознак пралісів, яка відрізняє їх від експлуатованих лісів, є мозаїка різних фаз розвитку, яка забезпечує гетерогенну (мозаїчну) структуру фітоценозу і підтримує їхню рівновагу (equilibrium theory). Більшість вчених виділяють різні фази розвитку, і розглядають ці природні ліси як мозаїку плям на різних стадіях розвитку (Standovar, Kenderes, 2003). Не вдаючись у деталі методики виділення різних фаз розвитку і їхню кількість, їхнє існування є очевидним і спричинене природними процесами. Одним із цих процесів є вітровали - основний "руйнівний" фактор у помірних лісах Західної Європи. Зокрема, дослідження в резерваті Turbacz в горах Горцах у південній Польщі показали, що протягом 1969-1986 рр. природна втрата становила 21 дерево, а вітровал у серпні 1986 р. спричинив втрату 35 дерев (Dziewolski, Rutkowski, 1991). У старому ялиново-буковому лісі в Динарських Альпах (південна Словенія) вітровали спричинили утворення багатьох площ з поваленими деревами розміром до 1500 м² (Nagel, Diaci, 2006). Згадані автори вважають, що вітровали можуть відігравати важливішу роль у лісовій динаміці, ніж вважалося раніше. Іншими важливими частинами середовищної варіації у лісах помірної зони є пожежі і час природнього відмирання і вивалу дерев і кругообігу ґрунтової органіки (Bengtsson, 1994).

Результати досліджень свідчать про вищу різноманітність рослин у вікнах лісу, яка відповідно спричиняє вищу різноманітність комах фітофагів і їхніх хижаків, паразитів і т.д. Дослідження (Degen, Devillez, Jacquemart, 2005) показали, що вікна у буковому лісі є специфічним середовищем для вселення нових видів і тому вітровали мали, принаймні на короткий період, позитивний ефект на різноманітність рослин. Окремі дослідження флори і рослинності у природних резерватах німеччини (Нижня Саксонія, Гессе) показали, що кількість видів судинних рослин була вищою в експлуатованих лісах, ніж у неексплуатованих лісах, що залежало від більшої освітленості і порушень ґрунтового покриву. Після значних руйнувань викликаних вітровалами, видове багатство зростало і в неексплуатованих лісах (Schmidt, 2005).

Логічно, що ця мозаїчність повинна відобразитися і на зооценозі, який, в свою чергу, мав би складатися з окремих угруповань, які

відрізняються у якісному (за видовим складом) та кількісному (структура домінування, статеві, сезонні і ін.) відношенні. Якщо розглядати букові праліси Угольсько-Широколужанського масиву (праліс загалом) як єдину екосистему, а кожну фазу розвитку пралісу, як окреме угруповання (складову частину або елемент системи), то разом (у часовому аспекті) вони формують сукцесійний ряд і утворюють замкнений цикл або клімакс-мозаїку (climax pattern) - неперервно варіюючий під впливом едафічних факторів клімакс однорідної в кліматичному відношенні території (Миркин, Розенберг, Наумова, 1989) або ценотичний континуум. Переважання різних видів на різних стадіях циклу, заповнення ними екологічних ніш і забезпечення певних функцій становить нерозривну ценотичну єдність. Це узгоджується з твердженням (Logeau, 1986) про те, що асоціації жуків-турунів є організованими угрупованнями і їхня організація розвивається протягом сукцесійних стадій до клімаксу. Більш того, в угрупованнях тільки декілька домінантних видів можуть досягати стану рівноваги і конкурентного регулювання в достатньо стабільних і гомогенних середовищах; різноманітність, особливо рідкісних видів, регулюється (є під впливом) регіональними процесами, і основним локальним структуруючим фактором є абіотичні обмеження і доступність ресурсів (Logeau, 1994). Оскільки рівноважні (більш-менш стабільні) і нерівноважні популяції можуть співіснувати в одному угрупованні, то угруповання може складатися з ядра рівноважних домінантних видів і великого набору нерівноважних видів (Logeau, 1994), це підтверджується нашими дослідженнями карабідоугруповань букових пралісів.

У гірських умовах мозаїчна структура пралісових ценозів ускладнена висотною диференціацією угруповань, які поступово (переходять) змінюють одне одне. При зміні кліматичних умов у різні роки, можуть відбуватися зміни висотних діапазонів цих угруповань. Відповідно, відбувається циклічне коливання чисельності або поява-зникнення окремих видів на певних висотних рівнях, які у багаторічному аспекті залишаються стабільними. Це узгоджується з думкою, що біорізноманітність (у даному випадку фаз розвитку пралісу) забезпечує просторову страховку функціонування екосистеми за допомогою просторового обміну між локальними системами в гетерогенному ландшафті (Yachi, Logeau, 1999; Logeau, Mouquet, Gonzales, 2003). Локальна різноманітність в просторовому аспекті у пралісах забезпечується існуванням фаз розвитку. Натомість у експлуатованих лісах (одновікових чи різновікових) локальна різноманітність є низькою або відсутня. Для карабідокомплексу пралісової екосистеми немає підстав віддавати перевагу

або розглядати одні з видів як більш пралісові, оскільки вони переважають у пізніх фазах розвитку пралісу, а інші, як менш пралісові або непралісові, бо вони численніші на початкових фазах пралісу.

Різні фази букового пралісу можуть розглядатися як різні види (ступені) експлуатаційної діяльності і інтенсивності ("своєрідний природний менеджмент") і, здається, що видове багатство досягає максимуму на проміжних фазах (рівнях) експлуатаційної інтенсивності (Duelli, Chumak, Obrist, Wirz, 2005), а видове багатство у букових пралісах сягає свого максимуму на окремих фазах розвитку. Згідно гіпотези Коннела (Connell, 1978 цит. за Кузнецова, 2002), видове різноманіття угруповань має максимальні значення при проміжних порушеннях середовища, а при наближенні до клімаксової стадії фітоценозу зменшується. Загалом, ступінь наближеності до природного стану не пов'язаний із збільшенням числа видів, а спосіб реакції на антропогенне втручання в ліс визначається екологічними потребами видів або таксонів (Roth, Kozłowski, Rizun, Brädicke, 2008).

Дослідження угруповань жуків-турунів і безхребетних тварин загалом різних фаз розвитку пралісів є на початковій стадії, але, на нашу думку, саме тут прихований ключ до розуміння основних питань екосистемної екології, взаємовідношення між різноманіттям, стабільністю і функціонуванням екосистем, можливостей регулювання екосистемних процесів.

Висновки

Основу угруповань жуків-турунів формації букових лісів складають роди і види пов'язані у своєму розвитку з неморальною рослинністю палеарктики (*Carabus*, *Cychrus*, *Trechus*, *Pterostichus*, *Abax*, *Molops*, *Trichotichnus* і *Licinus*).

У досліджених угрупованнях жуки-туруни букових пралісів Українських Карпат (**Uho**, **Luh**) зареєстровано 37 видів жуків-турунів (*N. biguttatus*, *C. auronitens escheri*, *C. cancellatus*, *C. coriaceus*, *C. intricatus*, *C. linnei*, *C. obsoletus*, *C. variolosus*, *C. violaceus*, *C. zawadzki*, *C. caraboides*, *D. roubali*, *T. pseudomontanellus*, *T. pulpani*, *T. quadristriatus*, *B. lampros*, *D. carpathicus*, *S. pumicatus*, *P. cordatus*, *P. foveolatus*, *P. melanarius*, *P. niger*, *P. pilosus*, *P. unctulatus*, *A. carinatus*, *A. parallelepipedus*, *A. parallelus*, *A. schueppeli rendschmidtii*, *M. piceus*, *L. terricola*, *S. vivalis*, *P. rufus*, *T. laevicollis*, *H. rufipes*, *H. serripes*, *L. hoffmanseggi*, *B. crepitans*).

Домінували в букових пралісах Українських Карпат загалом 8 видів (**Uho**: *C. auronitens escheri*, *C. coriaceus*, *C. violaceus*, *C. caraboides*; **Luh**: *C. auronitens escheri*, *C. violaceus*, *C. zawadzki*, *P. foveolatus*, *P. pilosus*, *A. parallelepipedus*),

субдомінували – 11 видів (**Uho**: *C. intricatus*, *C. linnei*, *C. obsoletus*, *C. zawadzki*, *D. roubali*, *M. piceus*, *S. vivalis*, *P. rufus*, *L. hoffmannseggii*; **Luh**: *C. caraboides*, *D. roubali*, *P. unctulatus*, *M. piceus*, *L. hoffmannseggii*).

Угрупування турунів висотного поясу букових лісів (у т.ч. і пралісів) в Українських Карпатах поділяється на два типи: 1) нижньої смуги поясу букових лісів ~ до 700-800 м н.р.м. (**Uho**) і 2) верхньої смуги поясу букових лісів вище 700-800 м н.р.м. (**Luh**) Основною відмінністю угруповання турунів нижньої смуги поясу букових лісів є переважання рівнинних термоксерорезистентних видів, на відміну від угруповання верхньої смуги букових лісів де переважають монтанні гігрофільні види карабід.

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

1. Безушко Л.Г., Тасенкевич Л.О. Історія розвитку рослинності Угольського заповідного масиву (за даними палеоботаничних досліджень і аналізу флори) // Український ботанічний журнал. – 1978. – 35, №5. – С. 506-512.
2. Вальтер Г. Общая геоботаника. – М.: Мир, 1982. – 264 с.
3. Головач С.И. Распределение и фауногенез двупарноногих многоножек европейской части СССР // Фауногенез и филогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 92-138.
4. Кос'яненко О.В., Чумак В.О. Двупарноногі багатоніжки (Diploroda) букових пралісів Карпатського біосферного заповідника // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія. – 2008а. - Вип. 23. - С.182-193.
5. Кос'яненко О.В., Чумак В.О. Губоногі багатоніжки (Chiloroda) букових пралісів Карпатського біосферного заповідника. – Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія, Випуск 22.– 2008б.– С. 179-194.
6. Кузнецова Н.А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. – Автореф. дисс. докт. биол. наук. – М., 2002. – 48 с.
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. Милкина Л.И. Климат // Украинские Карпаты. Природа. – Киев: Наукова думка, 1988. – С.38-44.
9. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
10. Навроцька І.Л. Ліхенофлора Угольського масиву Карпатського державного заповідника // Український ботанічний журнал. – 1979. – 36, №6. – С.583-586.
11. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
12. Пономарчук В.И. Эколого-фаунистический обзор жукелиц (Coleoptera, Carabidae) Закарпатской области. – Автореф. канд. дисс. – Ужгород, 1964. – 16 с.
13. Присный А.В. Экстразональные группировки в фауне наземных насекомых юга Среднерусской возвышенности. – Белгород, 2003. – 296 с.
14. 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.
15. Різун В.Б. Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 210 с.
16. Різун В.Б., Тимочко В.Б., Чумак В.О. Угрупування жуків-турунів (Coleoptera, Carabidae) букових та ялицевих лісів

Карабідокомплекс (зоокомплекс) букових пралісів (клімаксової екосистеми) становить відкриту динамічну систему і складається з окремих угруповань, які відповідають певним фазам (стадіям) розвитку пралісу і разом складають суцесійний ряд і формують замкнутий цикл - клімакс-мозаїку або ценотичний континуум. На початкових (фаза відновлення і фаза молодого лісу) і останній (фаза розпаду) фазах розвитку пралісу численніші види *C. auronitens escheri*, *C. linnei*, *P. unctulatus*, *A. parallelopipedus*, *M. piceus*; для цих видів характерна і підвищена уловистість у молодих і середньовікових букових лісах. На пізніх стадіях розвитку пралісу (оптимальна фаза, фаза розвитку, фаза старіння) домінують *C. coriaceus*, *C. violaceus*, *C. caraboides*, *L. hoffmannseggii*.

Карпатського національного природного парку // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004. – Випуск 14. – С.34-43.

17. Різун В.Б., Чумак В.О. Угрупування турунів (Coleoptera: Carabidae) букових пралісів Українських Карпат // Вестник зоології. – 2003. – Отдельный выпуск №16. – С.114-120.
18. Стойко С.М. Цікаве місцезнаходження нового для Українських Карпат виду – ялівцю козачого (*Juniperus sabina* L.) // Український ботанічний журнал. – 1960. – 17, №3. – С.72-78.
19. Стойко С.М. Заповідники та пам'ятки природи Українських Карпат. – Львів: Вид-во Львівського університету, 1966. – 141 с.
20. Стойко С.М., Одинок Я.П. Букові ліси // Украинские Карпаты. Природа. – Киев: Наукова думка, 1988. – С.72-77.
21. Сябряй С.В., Щекіна Н.А. Історія розвитку растительного покрива України в міоцене. – К.: Наукова думка, 1983. – 172 с.
22. Тасенкевич Л.О. Флора і її аналіз // Флора і рослинність Карпатського заповідника. – К.: Наукова думка, 1982. – С.138-146.
23. Чернявський М.В. Букові праліси як еталони лісів майбутнього Українських Карпат // Дослідження басейнової екосистеми верхнього Дністра. Збірник наукових праць. - Львів, 2000. - С.164-183.
24. 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.
25. Шварева Н.Я. Миоценовая флора Предкарпатья. – Киев: Наукова думка, 1983. – 160 с.
26. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Попович С.Ю. Ценотична різноманітність на рівні головної класифікаційної одиниці Угольсько-Широколужанського заповідного масиву // Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника. – Київ, 1997. – С.132-145.
27. Bengtsson J. Temporal predictability in forest soil communities // Journal of Animal Ecology. - 1994. - vol. 63. - P.653-665.
- 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.
- 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.

- Degen T., Devillez F., Jacquemart A.-L. Gaps promote plant diversity in beech forests (Luzulo-Fagetum), North Vosges, France // *Ann. For. Sci.* - 2005. vol. 62. - P.429–440.
- Duelli P., Chumak V., Obrist M. K., Wirz P. The biodiversity values of European virgin forests // *Forest Snow Landscape Research*. - 2005. - vol. 79, №1. - P.91–99.
- Dziewolski J., Rutkowski B. Tree mortality, recruitment and increment during the period 1969–1986 in a reserve at Turbacz in the Gorce mountains // *Folia Forestalia Polonica*. - 1991. - vol. 31. P.37–48.
28. Loreau M. Niche Differentiation and Community Organization in Forest Carabid Beetles // *Carabid Beetles*. - Stuttgart - New York: Gustav Fischer, 1986. - P.465-487.
29. Loreau M. Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly // *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change*. - Berlin - Heidelberg: Springer-Verlag, 1994. - P.77-98.
30. Loreau M., Mouquet N., Gonzalez A. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes // *PNAS*. - 2003. - vol. 100, №22. - P.12765-12770.
31. Nagel T.A., Diaci J. Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia // *Canadian Journal Forest Research*. - 2006. - vol. 36. - P.629–638.
32. 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.
33. Roth M., Kozłowski 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.
34. Schmidt W. Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests // *Forest Snow Landscape Research*. - 2005. - vol. 79, №1/2. - P.111–125.
35. 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.
36. Standovar T., Kenderes K. A review on natural stand dynamics in beechwoods of East Central Europe // *Applied Ecology and Environmental Research*. - 2003. - vol. 1 (1-2). - P.19-46.
37. Yachi S., Loreau M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 1999. vol. 96. - P.1463-1468.

Отримано: 10 січня 2008 р.

Прийнято до друку: 12 травня 2008 р.