

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ ЕКОЛОГІЇ КАРПАТ

**Чумак Максим Васильович**

УДК 595.765/.768:502.7(477-924.52)

**УГРУПОВАННЯ САПРОКСИЛОБІОНТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ  
БУКОВИХ ПРАЛІСІВ УГОЛЬСЬКОГО МАСИВУ КАРПАТСЬКОГО  
БІОСФЕРНОГО ЗАПОВІДНИКА**

03.00.16 – екологія

**Автореферат**

**дисертації на здобуття наукового ступеня**

**кандидата біологічних наук**

Львів – 2017

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у Інституті екології Карпат НАН України

Науковий керівник: доктор біологічних наук,  
старший науковий співробітник  
**Козловський Микола Павлович,**  
Інститут екології Карпат НАН України,  
директор

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор  
**Царик Йосиф Володимирович,**  
Львівський національний університет  
імені Івана Франка,  
завідувач кафедри зоології  
біологічного факультету

кандидат біологічних наук, доцент  
**Зінченко Олександр Павлович,**  
Східноєвропейський національний університет  
імені Лесі Українки, доцент кафедри зоології

Захист відбудеться «28» квітня 2017 р. о 11.00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради К 35.257.01 при Інституті екології Карпат НАН України за адресою: 79026, м. Львів, вул. Козельницька, 4.

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту екології Карпат НАН України (79026, м. Львів, вул. Козельницька, 4).

Автореферат розіслано « 27 » березня 2017 р.

Учений секретар  
спеціалізованої вченої ради  
кандидат біологічних наук,  
старший науковий співробітник



І. М. Шпаківська

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Сапроксилобіонтні твердокрилі – екологічна група комах, роль яких у процесах ґрунтоутворення, розкладу органіки та ланцюгах живлення надзвичайно важлива. Особливо необхідні вони в процесах деструкції мертвої деревини (Чорнобай, 2000). За видовим складом твердокрилі (Coleoptera) – один з найбільших рядів комах серед фауністичних угруповань лісу (Mateleshko, 2005). Вивчення угруповань з участю твердокрилих необхідне для розуміння їх ролі в процесах функціонування таких екосистем (Царик, Царик, 2002).

Праліси – лісові екосистеми, які сформувалися і функціонують при мінімальному втручанні людини. Площа букових пралісів в Українських Карпатах – близько 20 000 га. Найбільші площі таких лісів знаходяться в Закарпатській області і входять до Карпатського біосферного заповідника. З них 3860 га розташовані на території угольської частини Угольсько-Широколужанського заповідного масиву Карпатського біосферного заповідника (Сухарюк, 2006). Загальна площа Угольського масиву складає 4729,0 га. Вся територія знаходиться в поясі букових лісів, які на висоті 1200-1300 м утворюють верхню межу лісу.

Ліси масиву представлені різновіковими багатоярусними деревостанами. Особливістю пралісів є накопичення величезних обсягів мертвої деревини. Ця деревина надзвичайно важлива як оселища для багатьох сапроксилобіонтів, зокрема твердокрилих.

Перші спроби оцінок видового багатства та структури угруповань безхребетних тварин букових пралісів Угольського масиву Карпатського заповідника відомі з робіт Й. Погоріяка і Ф. Голубки (1973), М.В. Глазова (1993). Пізніше структура угруповань твердокрилих букових пралісів вивчалась на такій модельній групі, як туруни (Різун, 2003; Різун та ін., 2010). При цьому не вивчалась переважна більшість інших родин жуків, яких в Угольсько-Широколужанському масиві виявлено 45 (Мателешко та ін., 2006). Загалом на початок досліджень для Угольсько-Широколужанського масиву було відомо 145 видів твердокрилих.

Поряд з цим були відсутні спеціальні дослідження як видового складу, так і особливостей функціонування угруповань сапроксилобіонтних видів, які заселяють мертву деревину, в тому числі їх просторового горизонтального та вертикального розподілу.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами і темами.** Дисертаційна робота виконана в рамках науково-дослідної теми відділу екосистемології Інституту екології Карпат “Структурно-функціональні особливості та перспективи сталого розвитку гірських геосоціосистем (на прикладі Бескидського регіону)” (2010-2012 рр., ДР №0107U012766), «Екосистемологічні засади оптимізації структури і середовищевірних функцій антропогенно трансформованих гірських екосистем» (2012-2014 рр., ДР № 0113U001434).

**Мета і завдання досліджень.** Метою роботи було вивчення структурної організації угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих букових пралісів із врахуванням їх горизонтальної структури та впливу екологічних чинників.

Для досягнення цієї мети були поставлені такі **завдання**:

1. Встановити видовий склад сапроксилобіонтних твердокрилих, які засе- ляють мертву деревину.
2. З'ясувати склад угруповань сапроксилобіонтних видів твердокрилих на різних стадіях розкладу деревини в Угольському масиві Карпатського біосферного заповідника.
3. Дослідити сукцесії видового різноманіття угруповань твердокрилих на різних стадіях деструкції деревини бука лісового.
4. Вивчити особливості організації угруповань сапроксилобіонтних твердо- крилих у залежності від горизонтальної структури букового пралісу.
5. Вивчити вплив розмірів «прогалин» в наметі деревостану на мозаїчність угруповань сапроксилобіонтів.
6. Встановити вплив мертвої деревини та інших екологічних факторів на формування угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих.
7. З'ясувати значення букового пралісу Угольського масиву для збереження й охорони угруповань сапроксилобіонтів і як оселищ загрожуваних, рідкісних й червонокнижних видів.

**Об'єкт дослідження:** угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих у букових пралісах Угольського масиву.

**Предмет дослідження:** структурна організація угруповань сапроксило- біонтних твердокрилих та особливості їх формування під впливом гори- зонтальної структури деревостану та основних екологічних чинників.

**Методи досліджень.** У роботі використані загальноприйняті методи досліджень, а також новіші методичні розробки.

**Наукова новизна отриманих результатів.** Уперше встановлено видове різноманіття та структурну організацію угруповань сапроксилобіонтних видів твердокрилих букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника. З'ясовано вплив запасів і стадій розкладу відмерлої деревини в пралісових букових екосистемах на формування структурної організації угруповань сапроксилобіонтних видів. Досліджено вплив горизонтальної структури букового пралісу, зокрема «прогалин» в наметі лісу, та основних абіотичних чинників на формування угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих.

**Практичне значення отриманих результатів.** У результаті досліджень угруповань сапроксилобіонтних видів твердокрилих сформований анотований список, який доповнив існуючу базу даних наявних видів у Закарпатті та Українських Карпатах. Встановлена структурна організація угруповань сапроксилобіонтів може бути використана в якості еталону для визначення рівня природності трансформованих лісових екосистем. Вивчення впливу

запасів і стану розкладу відмерлої деревини в пралісових букових екосистемах є науковою основою для збереження біорізноманіття сапроксилобіонтних видів у господарських букових лісах. Результати досліджень використовуються в Ужгородському університеті на біологічному факультеті при читанні курсів лекцій «Біогеографія», «Екологія надорганізованих систем», «Лісова ентомологія», «Енвайронментологія».

**Особистий внесок здобувача.** Внесок здобувача в опублікованих у співавторстві друкованих роботах полягає у зборі первинної інформації, участі у плануванні експериментів, камеральній обробці отриманих даних, підготовці рукописів. Всі основні результати та висновки, викладені в роботі, отримані здобувачем самостійно.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення та висновки дисертаційної роботи доповідалися на Міжнародній конференції «Primeval Beech Forests Reference Systems for the Management and Conservation of Biodiversity, Forest Resources and Ecosystem Services» (2-9 липня, 2013 року, м. Львів), Міжнародній конференції «Букові праліси та давні букові ліси Європи: проблеми збереження та сталого використання» (м. Рахів, 16-22 вересня 2013 року), I (IV) міжнародній науково-практичній конференції «Проблеми сучасної ентомології» (15-17 вересня 2016 р., м. Ужгород), щорічних наукових конференціях «Ужгородські ентомологічні читання» (2012-2016), Львівських ентомологічних школах (2012-2016).

**Публікації.** За результатами досліджень опубліковано 11 наукових робіт. Із них 5 – у фахових виданнях України, 1 – в міжнародному журналі з імпаکت-фактором і 5 матеріалів або тез наукових доповідей.

**Структура та обсяг роботи.** Дисертаційна робота викладена на 198 сторінках машинопису (основний текст викладено на 145 сторінках). Дисертація складається із вступу, 9-ти розділів, списку використаних джерел та додатку. Список використаних джерел нараховує 157 найменувань. У роботі 48 таблиць та 56 рисунків.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

В розділі проаналізовано джерела, в яких наводяться результати вивчення видового складу та структури угруповань твердокрилих (Coleoptera) природних букових лісів Українських Карпат. Натепер для території Українських Карпат відомо 4378 видів твердокрилих, з яких в лісових масивах трапляється 2800 видів (Mateleshko, 2005). Твердокрили Угольського масиву висвітлені в роботах Й.М. Погоріляка, Ф.В. Голубки (1973), В.Б. Різуна (2003).

Більшість досліджень угруповань твердокрилих Угольського масиву проводилися на окремих модельних групах, зокрема, турунах (Різун та ін., 2003, 2008).

## ТЕРИТОРІЯ ТА ОБ'ЄКТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У розділі наведено коротку характеристику лісових насаджень Угольського масиву та характеристику 20-ти постійних пробних площ, в якій вказано квартал, виділ, характеристика деревостану (ярусність, склад, вік, запас стовбурної деревини, повнота, бонітет, трав'яний покрив), підріст, підлісок, види-індикатори трав'яного покриву, тип рослинної формації, координати, експозиція, висота над рівнем моря, висота першого ярусу деревостану, запас мертвої деревини.

## МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Польова частина досліджень проведена на постійних пробних площах в межах Угольського науково-дослідного відділення Карпатського біосферного заповідника (Україна, Закарпатська обл., Тячівський р-н, околиці села Мала Уголька, південний макросхил хребта Красна). Для отримання достовірних даних в лісовому масиві було підібрано 20 пробних площ, об'єднаних по 5 у дослідні ділянки і розташовувалися на висотах від 511 до 825 м н.р.м. Десять пробних площ (1-ша і 2-га дослідні ділянки) були розміщені на правому березі ріки Малої Угольки (східна орієнтація макросхилів), а решта 10 (3-тя і 4-та дослідні ділянки) – на лівому березі ріки Малої Угольки (західна орієнтація).

На кожній пробній площі було встановлено по 3 комбіновані пастки та 3 ґрунтові пастки. Загальна кількість пасток – 120, з них 60-ґрунтових і 60 - комбінованих. Ґрунтові, або лійкоподібні, пастки – аналог пасток Барбера з діаметром 16 см. В якості фіксатора використовувався 5% розчин формаліну. Комбіновані пастки – комбінація із жовтої та віконної пасток – складаються з лійки жовтого кольору діаметром 60 см, зверху якої кріпиться дві перпендикулярні прозорі пластини із оргскла. Лійка заповнена фіксуючою рідиною і кріпиться на підставках на висоті 1 м над поверхнею ґрунту. Пастки експонувалися з 1 травня по 30 вересня у 2011 та 2012 роках.

Пробні площі були підібрані так, щоб на території кожної була «прогалина» в наметі лісу. Прогалини – природні «вікна» в наметі букового пралісу, що утворилися внаслідок вивалу (падіння) старих дерев бука. Пастки встановлювалися в центрі прогалини («центр»), на межі прогалини і лісу («межа») і під наметом лісу («контроль») на одній лінії. Пробні площі в межах дослідних ділянок розташовувалися на відстані мінімум 100 м. Відстань між дослідними ділянками – не менше 1 км. Підбір пробних площ відбувався таким чином, щоб уникнути в кожному випадку впливу сусідньої «прогалини» на результати на даній площі.

Для оцінки впливу факторів середовища на угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих на пробних площах вимірювалися певна кількість показників. Температура вимірювалася з допомогою температурних датчиків iButton, які фіксували температуру кожні 60 хвилин. Датчики кріпилися до комбінованих пасток на висоті 1 м і експонувалися з 24 квітня до 1 вересня 2012 року.

Оцінку освітленості та кількості світлової енергії проводили за відносними показниками: індекс LAI та індекс трансмісії. Показники розраховували за результатами обробки фотознімків, отриманих з допомогою об'єктива риб'яче око (Fish-Eye), у програмі Hemispher (Schleppi, 2007).

Ступінь деструкції мертвої деревини для стоячих і лежачих деревних стовбурів встановлювалася за відносною твердістю деревини за методикою Р. Тіннер та ін. (Stichproben, 2010). Облік запасів мертвої деревини проводили за методикою Й. Бьоль, У. Брєндлі (J. Böhl, U.-V. Brändli, 2007).

Матеріалом для написання цієї роботи були 41392 особини сапроксилобіонтних твердокрилих. Комахи, відловлені на пробних площах, фіксувалися в 70% етанолі, сортувалися і визначалися до виду. Результати визначення заносилися в базу даних, створену в програмі Excel. Обробка та аналіз отриманих даних проводилися в різних програмах, зокрема Statistica 6.0.

## УГРУПОВАННЯ САПРОКСИЛОБІОНТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ БУКОВИХ ЛІСІВ УГОЛЬСЬКОГО МАСИВУ КБЗ

**Таксономічний склад угруповання.** Угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника налічує 335 видів, які належать до 46 родин, двох підрядів: Aderphaga (хижі жуки) та Polyphaga (всеїдні жуки). Підряд Aderphaga представлений надродинною **Caraboidea** із родиною Carabidae (1 вид). Підряд Polyphaga включає 12 надродин: надродина **Hydrophiloidea** (5 видів родини Histeridae); надродина **Staphyloidea** (родина Leiodidae – 6 видів, Staphylinidae – 25 видів); надродина **Scarabaeoidea** (Lucanidae – 4 види, Scarabaeidae – 4 види, Scirtidae – 1 вид); надродина **Buprestoidea** (Buprestidae – 1 вид); надродина **Elateroidea** (Cerophtidae-1, Eucnemidae – 7, Elateridae – 13, Lycidae – 5, Cantharidae – 9 видів); надродина **Bostrichoidea** (Nosodendridae – 1, Bostrichidae – 1, Anobiidae – 14 видів); надродина **Lymexyloidea** (Lymexylidae – 2 види); надродина **Cleroidea** (Trogositidae – 3, Cleridae – 2, Dasytidae – 3, Malachiidae – 3 види); надродина **Cucujoidea** (Nitidulidae – 16 видів, Monotomidae – 10, Silvanidae – 3, Cucujidae – 2, Laemophloeidae – 3, Cryptophagidae – 9, Erotylidae – 10, Biphyllidae – 2, Cerylonidae – 3, Endomychidae – 4, Latridiidae – 15 видів); надродина **Tenebrionoidea** (Mycetophagidae – 11, Ciidae – 8, Tetratomidae – 3, Melandryidae – 8, Mordellidae – 10, Zopheridae – 5, Tenebrionidae – 15, Oedemeridae – 5, Pyrochroidae – 2, Salpingidae – 4, Aderidae – 4, Scaptiidae – 6 видів); надродина **Chrysomeloidea** (Cerambycidae – 26 видів); надродина **Curculionoidea** (Anthribidae – 6, Curculionidae – 34 види). Угруповання представлено 209-ма родами (Таксономічний..., 2016).

Частка сапроксилобіонтних твердокрилих в угрупованні твердокрилих Угольського масиву як за кількістю особин, так і кількістю видів, становить 71%. Результати оцінки вивченості видового складу угруповання показало, що методами, використаними в дослідженнях, зареєстровано близько 75 % всіх можливих сапроксилобіонтних видів.

Для аналізу доміантної структури угруповання була прийнята схема О. Ренконнена (Renkonnen, 1938) із змінами (Різун, 2010), згідно якої види, відсоток яких в угрупованні становить більше 10% належать до видів-еудоміантів, 5-10% – доміантів, 2-5% – субдоміантів, 1-2% – рецедентів, менше 1% – субрецедентів.

Загалом угруповання характеризується трьома видами-еудоміантами: *Dasytes plumbeus* (Müll.) (8374 особини, 20,23%), *Cychramus luteus* (Fabr.) (5306 особин, 12,82%), *Judolia cerambyciformis* (Schrank) (6194 особини, 14,96%). *Dasytes plumbeus* (Müll.) (Dasytidae) – вид, личинки якого розвиваються в мертвій деревині бука. Щодо трофіки личинок, то більшість дослідників вважають їх хижаками (Constantin & Liberti, 2011; Kolibac, Majer, Svihla, 2005), хоча є припущення, що вони живляться гіфами грибів у деревині на стадії білої гнилі. Імаго живиться пилюком на трав'янистих рослинах. Другий за чисельністю вид – *Cychramus luteus* (Fabr.) (Nitidulidae) розвивається в ксилотрофних грибах. В *Judolia cerambyciformis* (Schrank) розвиток відбувається у відмерлих частинах коренів бука.

Доміант в угрупованні – *Eपुरaea rufomarginata* (Steph.) (Nitidulidae) (2258 особин, 5,46%). Личинки розвиваються у відмерлій деревині листяних дерев. Субдоміантів – п'ять: *Pediacus dermestoides* (Fabr.) – 1632 особини, 3,94% (Cucujidae); *Anaspis pulicaria* Costa – 1497 особини, 3,61%; *Anaspis rufilabris* (Gyll.) – 1154 особини, 2,79% (Scraptiidae); *Alosterna tabacicolor* (DeG.) – 1543 особини, 3,72% (Cerambycidae); *Xyleborinus saxesenii* (Ratz.) – 1001 особина, 2,42% (Curculionidae). Їх розвиток проходить у мертвій деревині на різних стадіях розкладу.

Види-рецеденти – це представники родин Elateridae (*Denticollis linearis* (L.) – 434 особини, 1,05%); Anobiidae (*Ptilinus pectinicornis* (L.) – 487 особин, 1,18%); Mycetophagidae (*Mycetophagus quadripustulatus* (L.) – 540 особин, 1,3%); Nitidulidae (*Eपुरaea silacea* (Herbst) – 539 особин, 1,3%, *Cychramus variegatus* (Herbst) – 465 особин, 1,12%); Scraptiidae (*Anaspis flava* (L.) – 416 особин, 1,0%; *A. frontalis* (L.) – 425 особин, 1,03%; *A. thoracica* (L.) – 600 особин, 1,45%). Інші 318 видів – субрецеденти.

Найбільшими за кількістю видів в угрупованні представлені родини довгоносики (Curculionidae) (34 види, 10,15%), вусачі (Cerambycidae) (26 видів, 7,76%) та стафілініди (Staphylinidae) (25 видів, 7,46%).

**Зоогеографічний аналіз видового складу угруповань.** У фауні угруповання представлені види із 9-ма типами ареалів. Найвищий відсоток становлять види із європейськими типами ареалів: власне європейський – 171 вид (із часткою 51,04 %); європейсько-сибірський – 55 видів (16,42 %); європейсько-кавказький – 18 видів (5,37 %); європейсько-західносибірський – 5 видів (1,49%). Разом ця група видів налічує 247 видів, що складає 73,73%. Переважна більшість з цих видів у своєму поширенні пов'язані із широколистяними деревними породами, зокрема із буком лісовим.

Палеарктичний тип включає 55 видів (16,42 %); західнопалеарктичний – 10 видів (2,99%); космополітів – 7 видів (2,09%). Видів із голарктичним



поширенням – 12 (3,58 %). Карпатських ендеміків – 2 (0,6%): *Laena reitteri* Weise (Tenebrionidae) і *Triplax carpathica* Reitter (Erotylidae).

### ТРОФІЧНА СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ САПРОКСИЛОБІОНТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ

За особливостями трофіки сапротрофічних видів твердокрилих фауни Угольського заповідного масиву букових пралісів Карпатського біосферного заповідника виділено 6 типів трофічних груп: сапротрофаги (91 вид), сапротрофіцидофаги (деструктивні міцетофаги) (73 види), облигатні міцетофаги (88 видів), міксоміцетофаги (11 видів), амброзійні міцетофаги (8 видів), хижаки та некрофаги (64 види) (рис. 1).

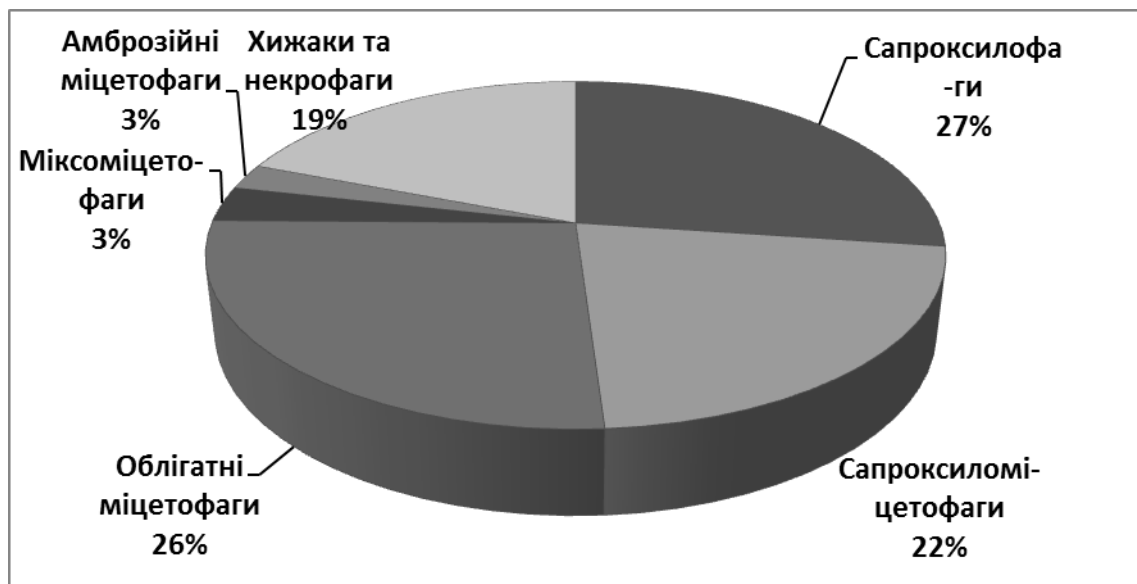


Рис. 1 Трофічні групи угруповання сапротрофічних твердокрилих букових пралісів Угольського масиву (за видовим складом)

Еудомінантними в угрупованні сапротрофіцидів є 2 види: *Judolia cerambyciformis* (Schrank) (6194 особини, 56%) та *Alosterna tabacicolor* (DeG.) (1543 особини, 14%); в угрупованні сапротрофіцидофагів, або деструктивних міцетофагів – *Pediacus dermestoides* (Fabr.) (1632 особини, 23,49%), *Anaspis pulicaria* Costa (1497 особин, 21,55%), *A. rufilabris* (Gyll.) (1154 особини, 16,61%).

Угруповання облигатних міцетофагів включає 88 видів, з яких найбільш чисельними за кількістю видів є декілька спеціалізованих родин: грибовики (Erotylidae), цїди (Ciidae) та грибоїди (Mycetophagidae). Види-еудомінанти угруповання: *Sychramus luteus* (Fabr.) (5306 особин, 46,28%) та *Eपुरаеа rufomarginata* (Steph.) (2258 особини, 19,69%).

Еудомінанти угруповання міксоміцетофагів: *Rhizophagus bipustulatus* (Fabr.) (76 особин, 31,1%), *Cerylon histeroides* (Fabr.) (60 особин, 24,6%); амброзійних міцетофагів: *Xyleborinus saxesenii* (Ratz.) (1001 особина, 73,33%),

*Hylecoetus dermestoides* (L.) (262 особини, 19,19%); хижаків та некрофагів: *Dasytes plumbeus* (Müll.) (8374 особини, 80,44%).

## **МОДЕЛЬ СУКЦЕСІЇ САПРОКСИЛОБІОТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ В ПРОЦЕСІ РОЗКЛАДУ ДЕРЕВИНИ БУКА ЛІСОВОГО (*FAGUS SYLVATICA* L.)**

У процесі розкладу деревини беруть участь багато видів комах. Серед них найчисельнішими як за кількістю видів, так і особин є ряди – твердокрилі (Coleoptera), двокрилі (Diptera) та перетинчастокрилі (Hymenoptera). При цьому відбувається закономірна зміна їх видового складу. Така сукцесія має ряд стадій, які є відображенням етапів розкладу деревини. Сукцесії комах (безхребетних тварин) при розкладі деревини, в тому числа бука, вивчалися багатьма дослідниками. Зокрема, загальновідомими є роботи Б.М. Мамаєва (1974, 1977), З. Клетечки (Kletecka, 2007).

Ми пропонуємо розглядати 5 стадій розкладу деревини бука. Для моделі стадій сукцесії в Угольському масиві нами проаналізовані лише види – сапроксилофаги, сапроксилomicетофаги та амброзійні micетофаги. Серед облігатних micетофагів виділення окремих стадій бачиться нам сумнівним, оскільки гриби, в яких вони розвиваються, заселяють дерева як мінімум на декількох стадіях розкладу деревини. Біотопічні та поведінкові особливості більшості видів хижаків також вивчені недостатньо для того, щоб «знайти» місце кожного виду в послідовності видів сукцесії. Тому ці види не включені в схему.

**Стадія «0».** На цій стадії дерево заселяють види, які розвиваються в мертвій деревині, локалізованій в місцях некротичних утворень на корі дерева та при глибоких виразках у деревині – шрамів, різноманітних порожнин в стовбурах та гілках, а також відмерлому корінні дерев. До цієї групи належать також види, що розвиваються у тонких відмерлих гілках на дереві. Важливою групою є і види, які як на личинковій, так і імагінальній стадіях живляться соком, який витікає із ран на стовбурах та гілках та грибами, які розвиваються в таких місцях.

На «нульовій» стадії беруть участь 46 видів сапроксилобіотних твердокрилих. Серед них ми виділили 5 груп, які відрізняються особливостями біології.

**1.** Група видів, які заселяють **відмерлі частини стовбурів та товстих гілок** – 14 видів. До цього угруповання не включено види, які заселяють ослаблені дерева і сприяють їх гибелі – в нашій моделі це види другої стадії сукцесії. Ми припускаємо, що на стадії «0» існує стійке угруповання твердокрилих, які не можуть швидко (!) привести дерево до гибелі, хоча деякі з них – важливі на другій стадії, коли дерево сильно ослаблюється або гине. Еудомінантним видом в угрупованні є *Isoriphis melasoides* (Laporte) (162 особини, 66,12%). Види доміанти: – *Adexius scrobipennis* Gyll. (16 особин, 6,53%), *Orchesia blandula* Brancsik (13 особин, 5,31%), *Acallobrates denticollis* (Germar) (10 особин, 4,08%).

**2. Види, які живуть в сухих і зламаних тонких гілках в кроні дерева.** Цю екологічну нішу займають 14 видів жуків. Еудомінантним видом є вусач бурій – *Alosterna tabacicolor* (DeG.), чисельність якого висока як на цій стадії, так і на стадії «1».

**3. Види, личинки яких живуть у мертвому корінні та відмерлій деревині прикореневої частини дерева.** Група включає 3 види: *Judolia cerambyciformis* (Schr.) (6194 особини, 99,77%), *Stenurella melanura* (L.) (Cerambycidae) (13 особин, 0,21%) та *Rhyncolus ater* (L.) (Curculionidae) (1 особина, 0,21%).

**4. Види, які розвиваються в порожнинах стовбурів або порожнинах товстих гілок (дуплах).** Угруповання в Угольському масиві нараховує 13 видів. Більшість з них є сапроксиломіцетофагами, окремі – також факультативними некрофагами або хижаками (наприклад *Procraerus tibialis* (Lacord.) (Elateridae). Ковалик дупляний (*Crepidophorus mutilatus* (Rosenh.)), личинки якого розвиваються в дуплах, нами реєструється як друга згадка на території України.

**5. Види, що розвиваються у сокові, який витікає із ран на стовбурах та гілках.** Рослинний сік, який витікає із ран на стовбурах та гілках буків, є хорошим джерелом додаткового живлення для багатьох видів. Зокрема, періодично ним живляться імаго жуків-блистянок (Nitidulidae), пластинчастовусих жуків (Scarabaeidae), коренегризів (Monotomidae), пліснявоїдів (Endomychidae) та інші. Але відомими є декілька видів, в яких личинки розвиваються в деревині, по якій стікає сік. Яскравим представником цієї групи є *Nosodendron fasciculare* (Oliv.) (Nosodendridae). Біологія іншого виду – *Ischnomera caerulea* (L.) (Oedemeridae) вивчена недостатньо, але в опублікованих роботах вказується, що личинки розвиваються в стовбурах бука у місцях, позбавлених кори, по якій стікає рослинний сік.

**Стадія «1».** Дерево швидко гине або всихає в результаті ослаблення або різких зовнішніх впливів. Деревина і кора волога і тверда. Тривалість стадії 1-2 роки. На цій стадії іде швидке заселення видами сапроксилофагами, які розвиваються у корі та верхніх частинах деревини. Основними родинами цієї стадії є вусачі (Cerambycidae), довгоносики (Curculionidae) та свердлики (Lymexylidae).

Угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих на цій стадії нараховує 30 видів. Еудомінуючими в угрупованні виявилися *Xyleborinus saxesenii* (Ratz.) (1001 особина, 35,36%) та *Taphrorychus bicolor* (Herbst) (Curculionidae) (303 особини, 10,7%). Домінуючими – *Hylecoetus dermestoides* (L.) (Lymexylidae) (262 особини, 9,25%), *Trypodendron domesticum* (L.) (Curculionidae) (233 особини, 8,23%), *Anoplodera sexguttata* (Fabr.) (Cerambycidae) (231 особина, 8,16%).

**Стадія «2».** Кора і деревина повністю сухі. Кора ще не відшаровується від деревини. Деревина тверда, без ознак гнилі. Тривалість стадії до 2-4 років. До

складу угруповання входить 20 видів чотирьох родин. Еудомінуючі види *Hemicoelus rufipennis* (Duftsch.), *H. fulvicornis* (Sturm), *H. costatus* (Arag.) – представники родини шашелі (Anobiidae), які розвиваються в сухій мертвій деревині, зокрема в сухостійній деревині.

**Стадія 3.** Кора відстає від деревини і починає відшаровуватися. Іноді кора відсутня. Деревина візуально з ознаками гнилі. Тривалість стадії 3-7 років. Загальна кількість – 22 види з 13 родин, тобто у порівнянні із 1 і 2 стадіями підвищується різноманіття на рівні родин. Еудомінуючі види представлені видами із родин Melandryidae (*Orchesia undulata* Kraatz – 67 особин, 29,12%), Lucanidae (*Platycerus caraboides* (L.) – 56 особин, 24,35%), Pygochroidae (*Schizotus pectinicornis* (L.) – 25 особин, 10,87%). В угрупованні – декілька видів, локалітети яких відомі лише із пралісових екосистем (*Nematodes filum* (Fabr.), *Xylophilus testaceus* (Herbst), *Cerophytum elateroides* (Latr.)).

**Стадія 4.** Деревина м'яка, трухлява, гнила. Містить багато вологи. Кора сильно відшаровується або відсутня. Тривалість стадії 7-12 років. В деревині велика кількість дощових червів або мурашок. Угруповання включає 19 видів твердокрилих. Більшість представників належать до родин шипоноски (Mordellidae) або тіньовики (Melandryidae), личинки яких розвиваються у сильно розкладеній деревині. Еудомінантний вид – *Osphya bipunctata* (Fabr.) (378 особин, 61,07%). Із рідкісних видів угруповання – *Isoriphis marmottani* (Bonv.), знахідка якого є першою в Україні.

### ПРОГАЛИНИ В НАМЕТІ ЯК ВАЖЛИВІ ЧИННИКИ РІЗНОМАНІТТЯ САПРОКСИЛОБІОНТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ

Прогалини у наметі букового пралісу є результатом випадання дерев першого найвищого ярусу. Середня площа прогалин на пробних площах становила  $1461,69 \pm 810,18 \text{ м}^2$ . Аналіз залежності між величиною прогалин і кількістю особин показав, що із збільшенням площі прогалини збільшується і динамічна щільність особин (коефіцієнт кореляції  $r=0,28$ ;  $P>0,05$ ), при цьому збільшення величини прогалин не призводить до збільшення у них кількості видів ( $r = - 0,448$ ;  $P<0,05$ ). Разом із цим, прогалини мінімального розміру забезпечують існування в них «угруповання прогалин».

Із збільшенням величини прогалини відбувається збільшення частки видів – домінантів: криві рангової послідовності різко спадаючі для прогалин величиною більше  $1000 \text{ м}^2$  і більш пологі для менших за розмірами (рис. 2).

Порівняння угруповань в системі «прогалина-межа-контроль» показало, що середні значення показників динамічної щільності зменшуються від центру прогалини до межі і до контролю, а середні значення видового багатства (кількості видів) найвищі на межі прогалини і лісу (таблиця 1).

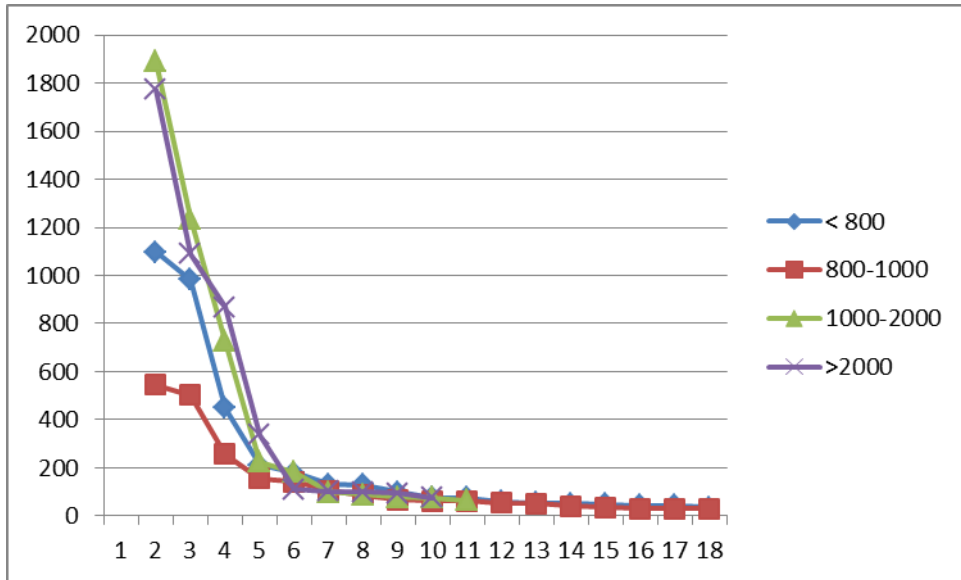


Рис. 2 Рангована послідовність видів угруповань сапроксилобійонтичних твердокрилих в різних за величиною прогалинах (вісь абсцис – ранг виду за величиною рясності ( $P_i$ ); вісь ординат – кількість особин у вибірці; в легенді – величина прогалин в  $m^2$ )

Таблиця 1

### Показники динамічної щільності та видового багатства на пробних площах

	Центр прогалини		Контроль		Межа	
	особини	види	особини	види	особини	види
$\bar{X}^1$	950,5	83,35	512,55	80,45	606,55	76,7
$\pm \sigma$	317,55	8,35	119,885	9,81	156,805	5,63
Разом:	19010	243	10251	243	12131	248

Порівняння видового різноманіття за індексом схожості фаун Чекановського-Соренсена показало, що найвищу схожість мають фауни центру прогалини та контролю (0,89), найнижчу – межі та контролю (0,77) (табл. 2).

Таблиця 2

### Схожість фаун за індексом Чекановського-Соренсена

	Центр прогалини	Межа	Контроль
Центр прогалини		0,81	0,89
Межа	0,81		0,77
Контроль	0,89	0,77	

<sup>1</sup>  $\bar{X} \pm \sigma$  - середнє значення і стандартне відхилення

Угрупування «межі» характеризується найбільш оригінальною фауною, частка якої найвища на межі і найнижча – під наметом лісу (рис. 3). Дендрограма (рис. 4) підтверджує припущення, що на межі формується тимчасове оригінальне угруповання сапроксилобіонтних видів твердокрилих, яке якісно відрізняється від угруповань прогалин та контролю. Прогалини є «гарячими», «критичними територіями» за кількістю особин.

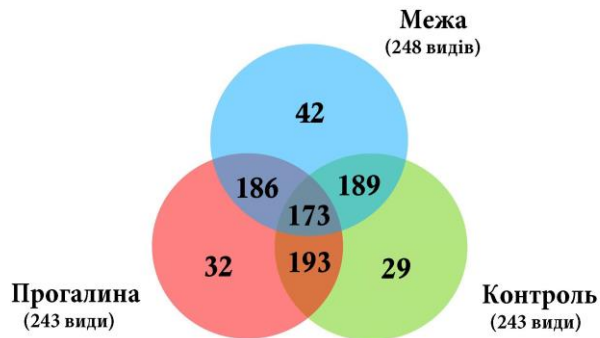


Рис. 3 Діаграма Венна для видового багатства в системі «центр прогалини – межа – контроль»

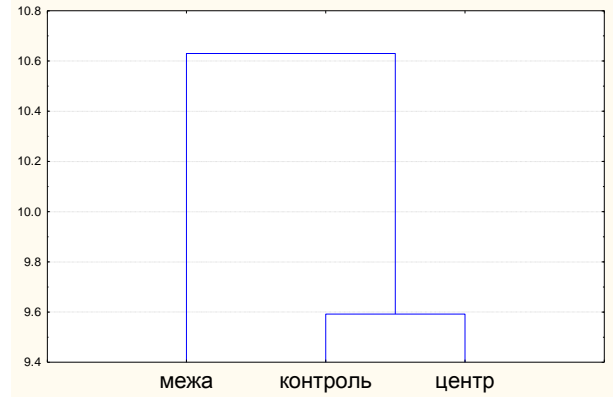


Рис. 4 Дендрограма подібності фаун в угрупованнях в системі «центр прогалини – межа – контроль», побудована методом «ближнього сусіда» (вісь ординат – Евклідова відстань)

## ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ НА УГРУПОВАННЯ САПРОКСИЛОБІОНТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ

**Мертва деревина і різноманіття сапроксилобіонтних твердокрилих Угольського масиву.** Середні показники: запас мертвої деревини на одну пробну площу –  $\bar{X} \pm \sigma = 152,85 \pm 122,89$ ; кількість особин на одну пробну площу –  $\bar{X} \pm \sigma = 681,18 \pm 254,52$ ; кількість видів на одну пробну площу –  $\bar{X} \pm \sigma = 80,16 \pm 8,33$ . Динамічна щільність і видове багатство показують позитивну кореляцію із об'ємами мертвої деревини на пробних площах: із динамічною щільністю кореляція помірна і пряма ( $r=0,4$ ;  $p<0,05$ ), із видовим багатством (кількістю видів) кореляція слабка і пряма ( $r=0,051$ ;  $p>0,05$ ).

**Стадії розкладу деревини.** Важливою для фауністичного різноманіття комах, пов'язаних у своєму розвитку із мертвою деревиною є і її якість, тобто ступінь її розкладу. На пробних площах нами було виділені всі 5 стадій розкладу, показники яких наведені в таблиці 3.

Аналіз угруповань на пробних площах із деревиною, яка знаходиться на різних стадіях розкладу показав, що чисельними на всіх пробних площах є 5 видів: *Judolia cerambyciformis* (Schr.) (35,73-46,09%), *Pediacus dermestoides* (Fabr.) (7,85-12,47%), *Alosterna tabacicolor* (DeG.) (7,49-13,20%), *Xyleborinus saxesenii* (Ratz.) (5,17-44,21%), *Ptilinus pectinicornis* (L.) (3,57-4,42%). Ці види беруть участь в розкладі деревини на різних стадіях. З інших 19 видів, які

належать до списку, *Ernoporicus fagi* (Fabr.) – 1,11% та *Acalles camelus* (Fabr.) – 1,28% можна вважати індикаторами першої стадії розкладу; *Trypodendron signatum* (Fabr.) – 1,18%, *Hemicoelus rufipennis* (Duft.) – 2,03%, *Rhagium mordax* (DeG.) – 1,06% – індикаторами другої стадії; *Orchesia undulata* Kraatz – 1,11% і *Platycerus caraboides* (L.) – 1,05% – третьої стадії; *Mordellochroa abdominalis* (Fabr.) – 1,1% – четвертої стадії; *Melandrya dubia* (Schaller) – 1,00% та *Osphyra bipunctata* (Fabr.) індикатори 4-5 стадій.

Таблиця 3

**Об'єми мертвої деревини та показники різноманіття на пробних площах (ПП) з різними стадіями розкладу мертвої деревини**

Стадії розкладу деревини				
1 стадія	2 стадія	3 стадія	4 стадія	5 стадія
Середні показники об'єму мертвої деревини на 1 ПП ( $\bar{X} \pm \sigma$ )				
191,33 $\pm$ 206,77	106,56 $\pm$ 77,47	178,75 $\pm$ 206,03	154,86 $\pm$ 167,8	143,85 $\pm$ 106,77
Середні показники кількості видів на 1 ПП ( $\bar{X} \pm \sigma$ )				
80,56 $\pm$ 16,85	79,45 $\pm$ 10,47	83,75 $\pm$ 11,46	79,43 $\pm$ 8,69	78,14 $\pm$ 7,12
Середні показники кількості особин на 1 ПП ( $\bar{X} \pm \sigma$ )				
968,0 $\pm$ 311,25	614,18 $\pm$ 257,41	597,33 $\pm$ 218,69	695,07 $\pm$ 435,0	1108,5 $\pm$ 265,75

**Світло і угруповання сапроксилобіонтних твердокрилик.** Загалом кількість світлової енергії позитивно корелює із динамічною щільністю та видовим багатством (проаналізовано кореляцію між значеннями відносних показників: індексом листової поверхні (Leaf area index – LAI) та індексом трансмісії).

**Вплив температури на угруповання.** Середні значення температурних показників були найвищими на межі лісу і прогалини, а найбільш низькі – в центрі прогалини. Видове багатство на всіх пробних площах в центрі, на межі та під наметом лісу має низькі значення кореляції із сумою температур, але при цьому найбільш високий коефіцієнт кореляції характерний для межі ( $r = 0,28$ ;  $P > 0,05$ ).

**Сезонна активність.** На угруповання в цілому та на популяції окремих видів в угрупованні діє вся сукупність екологічних факторів, які моделюють їх чисельність та активність протягом сезону. Для всього угруповання у 2011 році спостерігався один пік активності в червні, у 2012 році – незначне підвищення активності в середині липня.

**ЗБЕРЕЖЕННЯ ТА ОХОРОНА УГРУПОВАНЬ  
САПРОКСИЛОБІОНТНИХ ТВЕРДОКРИЛИХ,  
РІДКІСНИХ І ЗНИКАЮЧИХ ВИДІВ**

Склад угруповань сапроксилобіонтних твердокрилик букових пралісів Угольського масиву сформувався еволюційно і дотепер залишається відносно

природним. Більшість букових лісів загосподарьовані, що призвело до змін їхньої горизонтальної та вертикальної структури, а відповідно і до значних змін угруповань сапроксилобіонтів. Багато видів зменшили чисельність популяцій, а на деяких територіях зникли.

Букові пралісові масиви Угольки є осередками оселищ рідкісних видів сапроксилобіонтних твердокрилих. Аналіз червоних списків показав, що на території масиву з офіційним статусом рідкісних видів є 43 види сапроксилобіонтних твердокрилих. До списків IUCN (The IUCN Red List of Threatened Species. 2016-3) належить 43 види, до видів Бернської конвенції належить 3 види, Червоної книги України (ЧКУ) – 3 види, Червоної книги Українських Карпат (ЧКК) – 7 видів. Із 43 видів угруповання рідкісних видів до еудомінуючих належать *Mycetophagus quadripustulatus* (L.) (540 особин, 45,96%) і *Mycetophagus ater* (Reit.) (272 особини, 23,15%) (Mycetophagidae).

Пралісові реліктові сапроксилобіонтні види твердокрилих – дефініція, запропонована для сапроксилобіонтних видів, популяції яких залишилися в основному в природних антропогенно незмінених чи малозмінених лісах, оскільки їх розвиток та існування залежить від наявності старовікових дерев або великої кількості мертвої деревини. Серед них розрізняють реліктові види 1-ї (більш вимогливі до середовища) та 2-ї категорій (Urwald..., 2005)..

У результаті наших досліджень, в Угольському масиві зареєстровано 17 реліктових пралісових видів твердокрилих (5 видів категорії 1, 12 – категорії 2). Це становить 1,51% від всього видового складу жуків і 5,07% від сапроксилобіонтних видів твердокрилих.

## ВИСНОВКИ

Вивчення угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника, оцінка їх характеристик у залежності від горизонтальної структури пралісу дозволило зробити такі висновки.

1. Угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника включає 335 видів із 46 родин. Частка сапроксилобіонтних твердокрилих в загальній кількості твердокрилих Угольки становить близько 70%. Найбільшими за кількістю видів в угрупованні представлені родини Curculionidae (10,15% видів угруповання), Cerambycidae (7,76%) та Staphylinidae (7,46%).
2. Угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих формують види із 9-ма типами ареалів: власне європейський – 171 вид (із часткою 51,04 %); європейсько-сибірський – 55 (16,42 %); європейсько-кавказький – 18 (5,37 %); європейсько-західносибірський – 5 (1,49%); палеарктичний – 55 (16,42 %), західнопалеарктичний – 10 (2,99%), голарктичний – 12 (3,58 %), космополітичний – 7, (2,09%), карпатський – 2 види (0,6%).
3. В угрупованні сапроксилобіонтів 6 типів трофічних груп: сапроксилофаги (91 вид), сапроксиломіцетофаги (деструктивні міцетофаги, 73 види), облігатні міцетофаги (88 видів), міксоміцетофаги (11 видів), амброзійні



- міцетофаги (8 видів), хижаки та некрофаги (64 види).
4. У процесі розкладу деревини бука відбувається зміна видового різноманіття сапроксилобіонтних видів і домінування видів в угрупованні. На нульовій стадії розкладу деревини зареєстровано 46 видів твердокрилих, на першій – 30, на другій – 20, на третій – 22, на четвертій – 19 видів.
  5. Абсолютні показники запасів мертвої деревини в пралісах Угольського масиву становлять від 2,0 до 636 м<sup>3</sup>/га. Із збільшенням запасів мертвої деревини збільшується і динамічна щільність сапроксилобіонтних твердокрилих ( $r=0,4$ ), хоча збільшення видового багатства не спостерігається ( $r=0,051$ ). Фоновими на всіх стадіях розкладу є *Judolia cerambyciformis* (Schr.) (35,73-46,09%), *Pediacus dermestoides* (Fabr.) (7,85-12,47%), *Alosterna tabacicolor* (DeG.) (7,49-13,20%), *Xyleborinus saxesenii* (Ratz.) (5,17-44,21%), *Ptilinus pectinicornis* (L.) (3,57-4,42%). Ці види беруть участь в розкладі деревини на різних стадіях.
  6. Серед видів-індикаторів, які характерні для ділянок з деревиною на певних стадіях розкладу деревини, є представники різних родин з часткою трапляння в угрупованні від 1,0 до 2,03 %. Для першої стадії розкладу типовими є *Ernoporicus fagi* (Fabr.) та *Acalles camelus* (Fabr.) (Curculionidae), другої – *Trypodendron signatum* (Fabr.) (Curculionidae), *Hemicoelus rufipennis* (Duft.) (Anobiidae), *Rhagium mordax* (DeG.) (Cerambycidae), третьої – *Orchesia undulata* Kraatz (Melandryidae) і *Platycerus caraboides* (L.) (Scarabaeidae), четвертої – *Mordellochroa abdominalis* (Fabr.) (Mordellidae) і п'ятої – *Melandrya dubia* (Schaller) та *Osphyra bipunctata* (Fabr.) (Melandryidae).
  7. Структурна організація угруповань сапроксилобіонтів, її видовий склад, структура домінування видів і трофічних груп у значній мірі залежить від горизонтальної структури пралісу. Із збільшенням площі прогалини у них збільшується динамічна щільність особин. При цьому збільшення величини прогалини не призводить до збільшення у них кількості видів. Прогалини навіть мінімального розміру забезпечують існування «угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих прогалин».
  8. Аналіз впливу основних абіотичних факторів показав, що із збільшенням освітленості (збільшенням індексу трансмісії) збільшується видове багатство та динамічна щільність сапроксилобіонтних твердокрилих. Середні температури теплого періоду, найвищі на межі (між прогалиною та лісом) і в буковому лісі, відрізнялися лише на десять градусів від температури прогалини, що незначно впливає на формування угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих на цих ділянках загалом, але при цьому динамічна щільність позитивно корелює із сумою температур на межі.
  9. Букові пралісові масиви Угольки, порівняно з іншими територіями, мають найбільш природні угруповання сапроксилобіонтних видів твердокрилих як за видовою різноманітністю, так і за структурною організацією. Вони є

осередками оселищ рідкісних видів сапроксилобіонтних твердокрилих, яких тут нараховується 43 види. В Угольському масиві зареєстровано 17 реліктових пралісових видів твердокрилих, що становить 1,51% від загального видового складу жуків Угольського масиву і 5,07% від сапроксилобіонтних видів твердокрилих.

## СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Статті у закордонних фахових виданнях

1. Influence of canopy gaps on saproxylic beetles in primeval beech forests: a case study from the Uholka-Shyrokyi Luh forest, Ukraine / Thibault Lachat, **Maxim Chumak**, Vasyl Chumak, Oliver Jakoby, Jörg Müller, Matteo Tanadini and Beat Wermelinger // *Insect Conservation and Diversity*. – 2016. – № 6. – P. 559-573. (*Особистий внесок здобувача понад 50%: планування та проведення експерименту, збір, обробка та аналіз матеріалів, участь у написанні тексту*).

### Статті у фахових виданнях України, які входять до переліку МОН України

2. Структурні особливості та ймовірні шляхи філоценогенезу угруповання жуків - турунів (Coleoptera, Carabidae) букового пралісу (Українські Карпати) / В.Б. Різун, **М.В. Чумак**, Т. Lachat, В.О. Чумак, Е.М. Різун, Г.В. Середюк // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. – 2011. – №31. – С. 16-28. (*Особистий внесок здобувача понад 50%: збір та аналіз матеріалів, участь у написанні тексту*).
3. **Чумак М.В.** Знахідка ковалика дупляного - *Crepidophorus mutilatus* Rosh. (Coleoptera, Elateridae) в Закарпатті / М.В. Чумак, О.Ю. Мателешко // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. – 2012. – Випуск 32.- С. 46. (*Особистий внесок здобувача 80%: збір та аналіз матеріалу, підготовка тексту до друку*).
4. **Чумак М.В.** Угруповання жуків-коваликів (Coleoptera, Elateridae) природних букових лісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника / М.В. Чумак // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. – 2013. – № 35. – С. 123-127.
5. Таксономічний склад сапроксилобіонтних твердокрилих (Insecta, Coleoptera) Угольського масиву фауни Карпатського біосферного заповідника / **М.В. Чумак**, О.Ю. Мателешко, В.О. Чумак, М.В. Варивода, І.В. Грицюк, А.М. Заморока, В.В. Мірутенко, В.І. Назаренко, Т.В. Нікуліна, А.А. Петренко, В.Б. Різун, Г.В. Середюк, Т.І. Сергі, В.Б. Тимочко, Е.В. Турис, Т.П. Яницький // *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. – 2015. – № 38-39. – С. 5–11. (*Особистий внесок здобувача понад 70%: збір та аналіз матеріалів, написання та підготовка тексту до друку*).
6. **Чумак М.В.** Сапроксилобіонтні твердокрилі (Coleoptera, Insecta) й мертва деревина в буковому пралісі Угольського масиву Карпатського

біосферного заповідника / М.В. Чумак // Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. – 2016. – № 12 (337). – С. 93-99.

#### Матеріали та тези доповідей на наукових конференціях

7. **Чумак М.В.** Пралісові реліктові ксилобіонтні види жуків (Insecta, Coleoptera) Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника / М.В. Чумак // Букові праліси та давні букові ліси Європи: проблеми збереження та сталого використання. Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції (Україна, м. Рахів, 16–22 вересня 2013 року) / [редкол.: Гамор Ф.Д. (відп. ред.) та ін.]. – Ужгород: КП «Ужгородська міська друкарня», 2013. – С. 345-348.
8. **Chumak M.** Effect of canopy gaps on species assemblages of saproxylic beetles in the Uholka Primeval Forest, Ukraine. / M. Chumak, T. Lachat // [Abstract] In: International Conference Primeval Beech Forests Reference Systems for the Management and Conservation of Biodiversity, Forest Resources and Ecosystem Services. June 2nd to 9th, 2013 Lviv, Ukraine. Abstracts. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. – 2013. – P. 13. *(Особистий внесок здобувача понад 50%: збір та аналіз матеріалу, підготовка тез до друку).*
9. **Chumak Maxim** Importance of canopy gaps on community saproxylic beetles in a beech primeval forest / Maxim Chumak, Thibault Lachat, Vasyl Chumak // Uzhhorod entomological readings-2015. Proceedings of the 15th international scientific conference "Uzhhorod Entomological Readings-2015". 25-27 September. – Uzhhorod, 2015. – P. 10. *(Особистий внесок здобувача понад 50%: збір та аналіз матеріалу, підготовка тез до друку).*
10. Zamoroka A.M., Chumak V.O., **Chumak M.V.** The preliminary results of Cerambycidae communities study in beech primeval forests of East Carpathians Mountains (Ukraine) / A.M. Zamoroka, V.O. Chumak, M.V. Chumak // Науковий онлайнний журнал «Українська ентомофауністика». – Т.7, №3, 2016. – С. 29-30. *(Особистий внесок здобувача понад 50%: збір та аналіз матеріалу, підготовка тез до друку).*
11. **Чумак М.В.** Трофічна структура угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих (Coleoptera) букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника / М.В. Чумак // Науковий онлайнний журнал «Українська ентомофауністика». – Т.7, №3, 2016. – С. 97-98.

#### АНОТАЦІЯ

**Чумак М.В. Угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих букових пралісів Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника. – На правах рукопису.**

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Інститут екології Карпат НАН України. – Львів, 2017.

Робота є першим комплексним дослідженням угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих (Coleoptera) природних букових лісів (пралісів) Угольського масиву Карпатського біосферного заповідника, які характеризуються природною структурою деревостанів і великими запасами мертвої деревини. Проаналізовано структуру угруповання сапроксилобіонтних твердокрилих всього масиву, яке включає 335 видів з 46 родин, що становить 70% від загальної кількості видів твердокрилих масиву; склад угруповань провідних родин.

Проведено зоогеографічний аналіз угруповання, аналіз трофічної структури. Запропонована модель сукцесії твердокрилих в процесі розкладу деревини бука лісового (*Fagus sylvatica* L.). Визначено види-індикатори на різних стадіях розкладу деревини.

Вивчено залежність структури угруповань сапроксилобіонтних твердокрилих від факторів середовища: кількості мертвої деревини, освітленості, температури.

З'ясовано залежність структури угруповань від особливостей горизонтальної та вертикальної структури пралісу. Вивчено значення природних букових лісів як осередків оселищ рідкісних видів сапроксилобіонтних твердокрилих.

**Ключові слова:** угруповання, сапроксилобіонтні твердокрилі, Coleoptera, Карпатський біосферний заповідник, Угольський масив, праліси.

## АННОТАЦІЯ

**Чумак М.В. Сообщества сапроксилобионтных жесткокрылых буковых пралесов Угольского массива Карпатского биосферного заповедника. – На правах рукописи.**

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.16 – экология. – Институт экологии Карпат НАН Украины. – Львов, 2017.

Работа является первым комплексным исследованием сообществ сапроксилобионтных жесткокрылых (Coleoptera) природных буковых лесов (пралесов) Угольского массива Карпатского биосферного заповедника, которые характеризуются естественной структурой древостоев и большими запасами мертвой древесины.

Проанализирована структура сообществ сапроксилобионтных жесткокрылых всего массива, включающего 335 видов из 46 семейств, что составляет 70% от общего количества видов жесткокрылых массива. Преобладающими за количеством видов в сообществе представлены семейства Curculionidae (10,15% видов сообщества), Cerambycidae (7,76%), Staphylinidae (7,46%) и др.

Проведен зоогеографический анализ сообщества, который включает виды из 9-ти типами ареалов: европейский – 171 вид (с долей 51,04 %); европейско-сибирский – 55 видов (16,42 %); европейско-кавказский – 18 (5,37 %); европейско-западносибирский – 5 (1,49%); палеарктический – 55 (16,42 %),

западнопалеарктический – 10 (2,99%), голарктический – 12 (3,58 %), космополитический – 7 (2,09%), карпатский – 2 (0,6%).

Анализ трофической структуры показал, что сообщество составляют виды шести типов трофических групп: сапроксилофаги (91 вид), сапроксиломицетофаги (деструктивные мицетофаги, 73 вида), облигатные мицетофаги (88 видов), миксомицетофаги (11 видов), амброзийные мицетофаги (8 видов), хищники и некрофаги (64 вида).

Предложена модель сукцессии жесткокрылых в процессе разложения древесины бука лесного (*Fagus sylvatica* L.). На нулевой стадии распада древесины зарегистрировано 46 видов жесткокрылых, на первой – 30, на второй – 20, на третьей – 22, на четвертой – 19 видов.

Выяснена зависимость структуры сообществ от особенностей горизонтальной структуры леса. Доказано, что окна в пологе первобытного леса имеют в основном положительное влияние на структуру сообществ и даже их минимальный размер обеспечивает существование «сообществ сапроксилобионтных жесткокрылых окон». Анализ зависимости между величиной окон и количеством особей показал, что с увеличением площадей окон возрастает и динамическая плотность особей, при этом увеличение окон не приводит к увеличению в них количества видов.

На границе древостоя и окна формируется временное оригинальное сообщество сапроксилобионтных видов жесткокрылых, которое качественно отличается от сообществ окон и леса. При этом окна являются «горячими», «критическими территориями» по количеству особей.

Изучена зависимость структуры сообществ сапроксилобионтных жесткокрылых от факторов среды, в частности количества мертвой древесины, освещенности, температуры.

Абсолютные показатели объемов мертвой древесины в пралесах Угольского массива составляют от 2,0 до 636 м<sup>3</sup>/га. С увеличением количества мертвой древесины растет и динамическая плотность сапроксилобионтных жесткокрылых, хотя увеличения видового богатства не наблюдается. Фоновыми видами на всех стадиях разложения являются *Judolia cerambyciformis* (Schr.) (35,73-46,09%), *Pediacus dermestoides* (Fabr.) (7,85-12,47%), *Alosterna tabacicolor* (DeG.) (7,49-13,20%), *Xyleborinus saxesenii* (Ratz.) (5,17-44,21%), *Ptilinus pectinicornis* (L.) (3,57-4,42%).

Видами – индикаторами первой стадии деструкции древесины можно считать *Ernoporicus fagi* (Fabr.) – 1,11% и *Acalles camelus* (Fabr.) – 1,28%; видами – индикаторами второй стадии – *Trypodendron signatum* (Fabr.) – 1,18%, *Hemicoelus rufipennis* (Duft.) – 2,03%, *Rhagium mordax* (DeG.) – 1,06%; третьей стадии – *Orchesia undulata* Kraatz – 1,11%, *Platycerus caraboides* (L.) – 1,05%; четвертой стадии – *Mordellochroa abdominalis* (Fabr.) – 1,1%; четвертой - пятой стадий – *Melandrya dubia* (Schaller) – 1,00%, *Osphya bipunctata* (Fabr.).

Анализ влияния на сообщества основных абиотических факторов показал, что с увеличением освещенности увеличивается видовое богатство и динамическая плотность сапроксилобионтных жесткокрылых. Средние

температуры теплого периода более высокие на границе древостоя и леса, но отличались лишь на десятые доли градуса от температуры окна, что незначительно влияет на формирование сообществ сапроксилобионтных жесткокрылых на этих участках, но при этом динамическая плотность сапроксилобионтов положительно коррелирует с суммой температур на границе леса и окна.

Изучено значение природных буковых лесов как местообитаний редких видов сапроксилобионтных жесткокрылых, которых здесь насчитывается 43 вида и реликтовых пралесовых видов, которых в массиве зарегистрировано 17, что составляет 1,51% от общего видового состава жуков Угольского массива и 5,07% от сапроксилобионтных видов жесткокрылых.

**Ключевые слова:** сообщества, сапроксилобионтные жесткокрылые, Coleoptera, Карпатский биосферный заповедник, Угольский массив, пралес.

## SUMMARY

**Chumak M.V. Community of saproxylic Coleoptera of virgin beech forests of the Uholka array of Carpathian Biosphere Reserve. – Manuscript.**

Dissertation for the PhD degree in specialty 03.00.16 - ecology. - Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine. - Lviv, 2017.

The work is the first comprehensive study of groups of saproxylic Coleoptera of natural beech forests (virgin forest) of Uholka array Carpathian Biosphere Reserve. Their structure characterized by natural stands and large reserves of dead wood.

The structure grouping of saproxylic Coleoptera entire array, which includes 335 species from 46 families, representing 70% of all species of Coleoptera in the array; the composition of groups of dominant families. Zoogeographical group analysis, analysis of trophic structure were conducted. The model of succession of the Coleoptera during decomposition of beech wood (*Fagus sylvatica* L.). The indicator species determined in various stages of decomposition of wood.

The dependence of community structures of saproxylic Coleoptera from environmental factors: the number of dead wood, light, temperature was studied.

Dependence of communities structure is found from the features of horizontal and vertical structure of the primeval forest. Proved that the gaps in the tent of virgin forest are largely positive impact on the structure of communities and even their minimum size ensures the existence of "groups of saproxylic Coleoptera gaps."

The importance of natural beech forests studied as habitats of rare habitats of saproxylic Coleoptera.

**Keywords:** community, saproxylic beetles, Coleoptera, Carpathian Biosphere Reserve, Uholka array, primeval forest.