

ЦЕНОТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ В МЕЖАХ ГЕТЕРОТРОФНИХ КОНСОРЦІЙ НА ПРИКЛАДІ ДЕЯКИХ КЛЮЧОВИХ ВИДІВ ТВАРИН

Б. Андрієшин¹, Н. Баландюх¹, О. Гнатина¹, І. Дикий¹, І. Загородний¹,
О. Іванець¹, І. Колтун¹, В. Леснік¹, М. Марців¹, К. Назарук¹, О. Решетило^{1,2},
І. Скрипан¹, І. Хамар¹, І. Царик^{1,2}, Й. Царик¹, І. Шидловський¹

¹ Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

² Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

e-mail: zoo.dep.biology@lnu.edu.ua

У представленій роботі розглянуто з позиції парадигми гетеротрофно-детермінантної консорції роль ключових видів тварин у лісових, водно-наземних і водних екосистемах як концентраторів видового різноманіття особин (консортив) різних таксономічних груп. В основному аналіз консортивних зв'язків базувався на вивченні трофіки особин ключових видів, менше уваги приділено іншим формам зв'язків (топічним, фабричним і форичним). Як ключові види ми розглядали представників ссавців, птахів, амфібій, комах, моллюсків і зоопланктону. Особливу увагу приділили трофічним взаємодіям роду *Asplanchna*, котрі великою мірою визначають трофодинаміку досліджуваних гідроєкосистем, а також топічним зв'язкам ключових таксонів зоопланктерів літоралі з відповідними рослинами. На прикладі ставковика великого проаналізовано усі типи консортивних зв'язків у різноманітних оселищах цього виду. Встановлено також, що понад 30 видів оліголектичних бджолиних пов'язані трофічними зв'язками з понад 14 таксонами кормових рослин. Живлення двох наймасовіших видів земноводних у лісових оселищах досліджуваного регіону (ропуха сіра і жаба трав'яна) свідчать про їхні зв'язки щонайменше з 13 таксонами безхребетних, причому їхні трофічні преференції є значною мірою видоспецифічними. Аналіз pelletок сови вухатої та сича хатнього вказує на приналежність жертв до 19 і 28 таксонів хребетних тварин, основне місце серед яких займають представники родин Muridae і Arvicolidae, відповідно. Наше дослідження вказує також на тісні трофічні зв'язки 10 видів хижих ссавців, серед яких представники Mustelidae та Canidae, з 65 видами тварин і рослин. Окремо проаналізовано й відзначено сезонність живлення і політрофність ведмеда бурого, частка рослинних кормів у поживі якого значно переважає тваринний компонент протягом року. Таким чином, отримані дані дають підстави стверджувати, що ключові види тварин перебувають у консортивних, насамперед трофічних зв'язках з багатьма десятками інших видів гетеротрофних і автотрофних організмів. Зникнення ключових видів може призвести до істотних змін у структурі екосистем. Зроблено висновок, що консортивний підхід під час вивчення ключових видів дає змогу глибше вникнути в проблему функціонування компонентів екосистем і їхньої трансформації у мінливих умовах середовища.

Ключові слова: консорція, ключові види, екосистеми, тварини, трофічні зв'язки

Концепція консорції бере свій початок з 50-х років ХХ ст. завдяки працям Беклемішева [3] та Раменського [20]. Ці вчені розглядали консорцію як систему організмів різних систематичних груп, пов'язаних із ядром – організмом гетеротрофного [3] або автотрофного виду [20]. У 60–70-х рр. ХХ ст. ці два підходи були об'єднані в єдину концепцію консорції. Так, консорції, ядром яких є гетеротрофний організм, отримали назву гетеротрофно-детермінованих, а консорції, в яких ядром є автотрофний організм, –

автотрофно-детермінованих. Подальший розвиток вчення консорцій пов'язаний з багатьма вченими, зокрема, з Мазінгом [19]. Загалом, історію вчення про консорцію достатньо повно описано у працях Царика [28], Голубця [4] та багатьох інших.

Зв'язок організмів різних систематичних груп із ядром у межах консорції – елементарної екосистеми – відбувається за допомогою трофічних, топічних, фабричних і форичних зв'язків, а також медіопатичних взаємодій. Ми у своїй роботі, в основному, звертаємо увагу саме на трофічні зв'язки, але не нехтуємо й іншими.

Метою нашої роботи є показати, як ядра (детермінанти) консорцій виконують функцію концентраторів різноманіття на рівні особин різних систематичних груп, перш за все тварин, і підтвердити припущення, що ефективна охорона біорізноманіття може бути досягнута у разі збереження консорцій як елементарних екосистем [4], детермінантами яких є ключові види як представники своїх популяцій.

Матеріали та методи

Ця робота є продовженням нашої попередньої тематичної статті «Ключові види тварин в екосистемах заходу України» [1], у якій докладно описані регіон дослідження (екосистеми заходу України) та методи збору матеріалу, у зв'язку з чим відсилаємо читача до методичної частини згаданої публікації, не наводячи тут відповідних численних літературних посилань.

Результати і їхнє обговорення

Серед комах на роль ключових видів, як відомо, претендують бджолині, що є найважливішими консортами-запилювачами рослин у світі [30, 31, 36–38, 41]. Серед бджолиних найпродуктивнішими запилювачами є самки більшості видів і робочі особини еусоціальних видів. Вони збирають на своєму тілі пилок (для вигодовування личинок) і перелітають з квітки на квітку. Запилення здійснюється завдяки пилку, який випадково падає на квітку з тіла комах. Самці бджолиних у більшості видів відіграють трохи меншу роль у запиленні рослин, оскільки вони цілеспрямовано не збирають пилок на своє тіло, а просто перелітають з квітки на квітку, де й живляться. Запилення квіток відбувається за рахунок випадково прилиплого до тіла самця пилку. Види-клептопаразити (самці та самки) є найменш продуктивними запилювачами рослин, адже найчастіше їхнє тіло менш опушене і пилок на ньому майже не затримується [37].

Згідно з термінологією Робертсона, бджолиних поділяють на дві групи: полілектичні (які збирають пилок із квіток рослин різних таксонів) і оліголектичні (які збирають пилок із квіток обмеженої групи рослин, наприклад, однієї родини чи роду) [39, 40]. Інколи виділяють також монолектичні (які надають перевагу пилку з квіток одного виду рослин). Трофічні зв'язки цих комах із рослинами на території України та суміжних країн вивчено недостатньо повно, як, зрештою, і надзвичайно складну консортивну організацію комах-запилювачів загалом.

На території Українського Розточчя, Малеого Полісся та міста Львова в угрупованнях диких бджолиних очікувано переважають комахи-полілекти. Найбільший вплив на розмноження квіткових рослин, власне, мають бджоли-полілекти, адже вони є невибагливими до вибору рослини для фуражування і відвідують велику їхню кількість. Особливе місце серед полілектів займають еусоціальні види (бджола медоносна, джмелі та деякі інші види бджолиних), адже вони живуть великими сім'ями. Проте оліголектичні бджолині, у свою чергу, сприяють збереженню різноманіття рослинних угруповань, адже є специфічними запилювачами деяких груп рослин (табл. 1).

Не менш складні консортивні зв'язки виявлено і для ключових видів водних екосистем, зокрема, для прісноводних моллюсків. Досліджено консортивні зв'язки *Лут-*

naea stagnalis (L., 1758) озер різної трофності Шацького національного природного парку (оз. Світязь, Пісочне, Люцимер, Кримне, Острів'янське і Соминець). Здебільшого молюски трофічно пов'язані з багатьма видами рослин. Найчастіше вони трапляються на занурених у воду стовбурах дерев або на стеблах водяних рослин, адже на них осідають органічні речовини й мікроорганізми. Ставковики споживають цей шар органічних залишків, бактерій, найпростіших, синьозелених водоростей і ряски. Ми спостерігали, як за допомогою радули ставковики зішкрябують водорості з нижньої поверхні листя латаття білого (*Nymphaea alba* L.) та інших водяних рослин. Також вони можуть житися яйцями і личинками інших водяних тварин, нападати на поранену рибу, пуголовків або тритонів. Водоплавні та й інші птахи захоплюють ставковиків і поїдають їх, розбиваючи черепашку об камінь або пошкоджують черепашку дзьобом, захопивши молюска пальцями однієї ноги. Деякі птахи живляться ними разом із черепашкою. Ставковика споживають різні види прісноводних риб, земноводних і водяних ссавців [2, 5].

Таблиця 1

Трофічні зв'язки бджолиних-оліголектів, котрі трапляються на території Українського Розточчя, Малого Полісся та м. Львова

Таксон кормової рослини	Вид бджоли
Рід <i>Bryonia</i>	<i>Andrena florea</i> Fabricius, 1793
Рід <i>Knautia</i>	<i>Andrena hattorfiana</i> (Fabricius, 1775)
Родина Asteraceae	<i>Andrena humilis</i> Imhoff, 1832; <i>Panurgus calcaratus</i> (Scopoli, 1763); <i>Colletes daviesanus</i> Smith, 1846; <i>C. similis</i> Schenck, 1853; <i>Heriades truncorum</i> (L., 1758); <i>Osmia leaiana</i> (Kirby, 1802); <i>O. spinulosa</i> (Kirby, 1802); <i>Dasygaster hirtipes</i> (Fabricius, 1793)
Родина Fabaceae	<i>Andrena lathyri</i> Alfken, 1899; <i>Eucera longicornis</i> (L., 1758); <i>E. nigrescens</i> Pérez, 1879; <i>Anthidium oblongatum</i> (Illiger, 1806); <i>Megachile circumcincta</i> (Kirby, 1802); <i>M. ericetorum</i> Lepeletier, 1841; <i>Melitta leporina</i> (Panzer, 1799)
Рід <i>Campanula</i>	<i>Andrena paucisquama</i> Noskiewicz, 1924; <i>Chelostoma campanularum</i> (Kirby, 1802); <i>Hoplitis praestans</i> (Morawitz, 1893)
Родина Аріасеae	<i>Andrena proxima</i> (Kirby, 1802)
Родина Salicaceae	<i>Andrena vaga</i> Panzer, 1799
Рід <i>Veronica</i>	<i>Andrena viridescens</i> Viereck, 1916
Родина Lamiaceae	<i>Anthophora furcata</i> (Panzer, 1798); <i>Lasioglossum punctatissimum</i> (Schenck, 1853); <i>Rophites quinquespinosus</i> Spinola 1808
Родина Malvaceae	<i>Tetralonia malvae</i> (Rossi, 1790)
Родина Convolvulaceae	<i>Systropha curvicornis</i> (Scopoli, 1770)
Родина Ranunculaceae	<i>Chelostoma florissomne</i> (L., 1758)
Рід <i>Lysimachia</i>	<i>Macropis europaea</i> Warncke, 1973; <i>M. fulvipes</i> (Fabricius, 1804)
Рід <i>Odontites</i>	<i>Melitta tricineta</i> Kirby, 1802

Особини *L. stagnalis* пов'язані також топічними зв'язками з різними макрофітами, які використовують і для прикріплення яйцевих капсул, і як оселище. Найчастіше ставковиків спостерігали між листками очерету звичайного *Phragmites communis* (Cav.) Trin. ex Steud. і рогузу широколистого *Typha latifolia* L. Кладки яєць є також і на черепашках живих чи мертвих ставковиків. Їх використовують різноманітні безхребетні тварини як субстрат, на якому відкладають яйця. Інколи ставковиків можна спостерігати у гніздах водоплавних птахів, оскільки вологе й затінене середовище гнізда приваблює їх [13]. Представники родини *Lymnaeidae* є проміжними живителями деяких видів плоских червів – у них виявлено фуркоцеркарії (личинки шистосом (*Schistosomatidae*)).

Яйця і самих моллюсків можуть переносити з одного місця на інше різноманітні тварини, що сприяє розселенню моллюсків. Ставокники, у свою чергу, на черепашках транспортують яйця, личинки і деяких представників безхребетних тварин, таких як гідри, моллюски, личинки хірономід, волохокрильців та інших [9]. Щодо фабричних зв'язків, то таких даних обмаль, однак відомо, що личинки хірономід і волохокрильців використовують черепашки моллюсків для будівництва своєї хатки [6].

Проживання зоопланктерів у тому чи іншому біотопі детермінується певними пристосуваннями кожного виду до умов середовища, що визначають його плавальні характеристики та спеціалізацію трофічного апарату відповідно до раціону.

У водоймах Українського Розточчя та прилеглих теренів нами виявлено 42 види гіллястовусих раків, що належать до 7 родин і 19 родів [14, 16, 32–34]. Зокрема, досліджували фауністичну структуру і трофічні характеристики представників роду *Asplanchna* (*Rotifera: Monogononta*) Українського Розточчя та рівнинних гідроекосистем заходу України [15, 17]. Особливу увагу приділили трофічним взаємодіям у системі *Asplanchna-Filinia*. Представники роду *Asplanchna* відіграють суттєву роль у трофодинаміці водойм. Вони є всюдними формами і зумовлюють значною мірою процеси трансформації енергії та речовини у гідроекосистемах, формування їхньої біологічної продукції. *Asplanchna* є також факультативним хижаком, а *Filinia* є одним із компонентів раціону *Asplanchna*.

Значну увагу було приділено літоральній зоні водойм, яка відзначається невеликими глибинами. Цей біотоп характеризується активною взаємодією гідросфери, атмосфери й літосфери та детермінований такими параметрами як берегова лінія, інтенсивність заростання, гідрологічний режим тощо. Визначено роль *Filinia* і *Asplanchna* у структурі домінування зоопланктоценозів. Так, частка біомаси *Filinia* від загальної біомаси в угрупованні змінюється в межах від 0,19 % до 0,38 %. Частота трапляння варіює від 3,1 % до 24 %. Індекс домінування коливається від 4,3 до 7,2. Ці ж показники для *Asplanchna* є вищими, порівняно з *Filinia*. Частка біомаси *Asplanchna* від загальної біомаси в угрупованні змінюється в межах 0,57 % – 5,3 %. Частота трапляння 17,5 % – 47 %, індекс домінування 4,7 % – 31,5 %. Таким чином, частка *Filinia* в раціоні *Asplanchna* змінюється в межах від 1,2 % до 8,4 %. Найнижчі показники представленості *Filinia* в раціоні *Asplanchna* характерні для *A. henrietta*, а найвищі – для *A. sieboldi*. *A. priodonta* в цьому аспекті характеризується трохи нижчим від максимального показником – 7,4 %. Для інших видів роду *Asplanchna* цей показник займає проміжні характеристики і змінюється в межах від 3,1 % до 4,5 %.

Встановлено, що збереження різноманіття організації зоопланктону як ключової групи організмів водних екосистем залежить від характеристик водного середовища. Власне у ньому криється ключ до його збереження. У зв'язку з цим досліджували зоопланктонні угруповання літоральних оселищ гідроекосистем з відповідними рослинами, які вказують на топичні преференції ключових видів зоопланктерів, а саме: *Carex acuta* L. (осока гостра), *Typha latifolia* L. (рогоз широколистий), *Phragmites communis* L. (очерет звичайний), *Spirogyra* sp. (спірогіра). У результаті аналізу виявлено, що за чисельністю у всіх досліджуваних типах літоралі переважають Cladocera (від 59 % у випадку *Spirogyra* до 93 % за присутності *T. latifolia*); за наявності *C. acuta* і *P. communis* частка Cladocera становить 70 %. Водночас у пелагічній зоні Cladocera становлять лише 34 % за чисельністю [35]. Чисельність Copepoda і Rotatoria є більш змінним, аніж Cladocera: коливається від 5 % (*T. latifolia*) до 44 % (пелагічна зона) для Copepoda та від 2 % (*T. latifolia*) до 23 % (*Spirogyra* sp.) для Rotatoria.

Показники біомаси Cladocera є найвищими: від 80 % у пелагічній зоні до 97 % у літоралі з *C. acuta* і *T. latifolia*. Частка ж біомаси Copepoda та Rotatoria є дуже низькою: 0,1–1 % та 2–18,3 %, відповідно.

У різних типах природних оселищ у консорції *Rana temporaria* L., 1758 за трофічними зв'язками переважають представники Муриарода, Асари, Діплопода, Дермаптера та Колеоптера, що загально сягає 40 % від загальної кількості спожитих безхребетних об'єктів. Детермінант консорції та ключовий вид *Bufo bufo* (L., 1758) у природних типах оселищ, за нашими даними, надає перевагу представникам родини Carabidae (25 %), а також представникам типів Annelida (родина Lumbricidae) та Mollusca (ряд Pulmonata) – понад 30 % від загальної кількості спожитих об'єктів (табл. 2).

Таблиця 2

Видові та розмірні преференції живлення *Rana temporaria* (n=7) і *Bufo bufo* (n=8)
у природних оселищах у межах Європейського вододілу
Українського Розточчя (червень–липень 2021 р.)

Таксони	<i>Rana temporaria</i>				<i>Bufo bufo</i>			
	Яворівський НПП (лісова галявина)		Завадівський заказник (ліс)		Яворівський НПП (лісова галявина)		ПЗ Розточчя (ліс)	
	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., n	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., n	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., n	довжина об'єкта живл., мм	к-сть екз., n
Annelida								
Oligochaeta								
Lumbricidae	15,0±0,5	2	-	-	13,0±0,6	6	-	-
Mollusca								
Gastropoda								
Pulmonata	-	-	5,0±0,1	2	-	-	8,0±1,4	8
Arthropoda								
Arachnida								
Acari	3,0±0,2	5	4,0±0,2	3	2,0±0,2	2	4,0±0,7	2
Aranei	4,0±0,1	4	5,0	1	4,0	1	4,0±0,7	2
Муриарода								
Diplopoda	-	-	10,0±0,2	7	-	-	15,0	1
Chilipoda	-	-	6,0	1	-	-	-	-
Insecta								
Dermaptera	9,0±0,2	5	-	-	9,0±0,2	3	11,0±1,4	2
Hemiptera	-	-	-	-	3,0	1	-	-
Coleoptera								
Carabidae	-	-	6,0±0,3	4	7,0±0,8	8	8,0±1,3	11
Hymenoptera	4,0±0,1	2						
Formicidae	4,0±0,1	2	4,0±0,1	3	3,0±0,4	7	4,0±0,4	5
Animalia (не визнач.)								
Росл. рештки	6,0±0,3	5	5,0±0,7	6	3,0±0,7	2	3,0±0,9	3
			6,0±0,2	7	5,0±0,8	8	4,0±0,5	10
Сер. розмір поживи								
Всього	6,4±2,3		5,7±2,2		5,4±3,6		6,8±2,9	
		25		34		38		44

Пізнавально цікаві дані отримано стосовно трофічних зв'язків у консорціях хижих птахів, зокрема, представників ряду Согоподібні, котрих ми теж розглядаємо як ключові види.

Матеріали для дослідження зібрано на території Природного заповідника (ПЗ) «Медобори» у вересні 2010 р. та в південній частині Львова на території іподрому в

зимово-весняний період 2015 р. Усього проаналізовано 362 та 514 пелеток, серед жертв сови вухатої *Asio otus* (L., 1758) ідентифіковано 952 і 1253 об'єкти, які належать 16 і 12 видам жертв, відповідно [11, 12].

Аналіз зібраного матеріалу вказує на те, що раціон сови вухатої у природних екосистемах є значно варіабельнішим, ніж в урбоценозах. Зокрема, на території ПЗ «Медобори» до складу кормових об'єктів належить 11 видів Мишоподібних (Muriformes), 4 Мідцеподібних (Soriciformes) і 1 Лилюкоподібних (Vespertilioniformes), у той час як в межах Львова – 10 видів Мишоподібних і лише по одному представнику Мідцеподібних та Лилюкоподібних (табл. 3).

Таблиця 3

Порівняльна таблиця кормових об'єктів сови вухатої у природних і урбанізованих ценозах

№ п/п	Львів, іподром	ПЗ «Медобори»
1.	Полівка звичайна (<i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778))	+
2.	Полівка темна (<i>Microtus agrestis</i> (L., 1761))	+
3.	–	Шапарка сибірська (<i>Alexandromys oeconomus</i> (Pallas, 1776))
4.	–	Нориця руда (<i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780))
5.	Мишак жовтогрудий (<i>Sylvaemus tauricus</i> (Pallas, 1811))	+
6.	Мишак європейський (<i>Sylvaemus sylvaticus</i> (L., 1758))	+
7.	Мишак уральський (<i>Sylvaemus uralensis</i> (Pallas, 1811))	+
8.	Миша хатня (<i>Mus musculus</i> L., 1758)	+
9.	Житник пасистий (<i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771))	+
10.	Пацюк мандрівний (<i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769))	+
11.	Мишка лучна (<i>Micromys minutus</i> (Pallas, 1771))	+
12.	Мідиця звичайна (<i>Sorex araneus</i> L., 1758)	+
13.	–	Мідиця мала (<i>Sorex minutus</i> L., 1766)
14.	–	Білозубка мала (<i>Crocidura suaveolens</i> (Pallas, 1811))
15.	–	Кріт звичайний (<i>Talpa europea</i> L., 1758)
16.	Вечірниця руда (<i>Nyctalus noctula</i> (Schreber, 1774))	–
17.	–	Пергач пізній (<i>Eptesicus serotinus</i> (Schreber, 1774))
18.	Невизначені рештки птахів	+
19.	–	Ящірка прудка (<i>Lacerta agilis</i> (L., 1758))

Виявлено вибірковість сови вухатої щодо полівки звичайної, частка жертв якої коливається від 76,9 % на території міста до 61,3 % у заповіднику. Значна різноманітність Мишоподібних зумовлена відкритими біотопами з мозаїчністю рослинних угруповань, що створює сприятливі умови як для проживання особин різних видів гризунів, так і для вдалого полювання сов. Більший відсоток полівки звичайної у живленні сови вухатої в місті пов'язаний з меншим вибором жертв, порівняно з територією природного заповідника, де фауна гризунів і мідцеподібних значно багатша. Окрім цього, у раціоні сови вухатої виявлено рештки птахів, які становлять від 0,5 % в ПЗ «Медобори» та від 1,4 % в місті. Проте вважаємо випадковим споживання совою ящірки прудкої.

Подальші результати дослідження трофічних зв'язків подаємо на прикладі сови вухатої та борівітра звичайного у Львові. Нами встановлено, що для обох видів основним

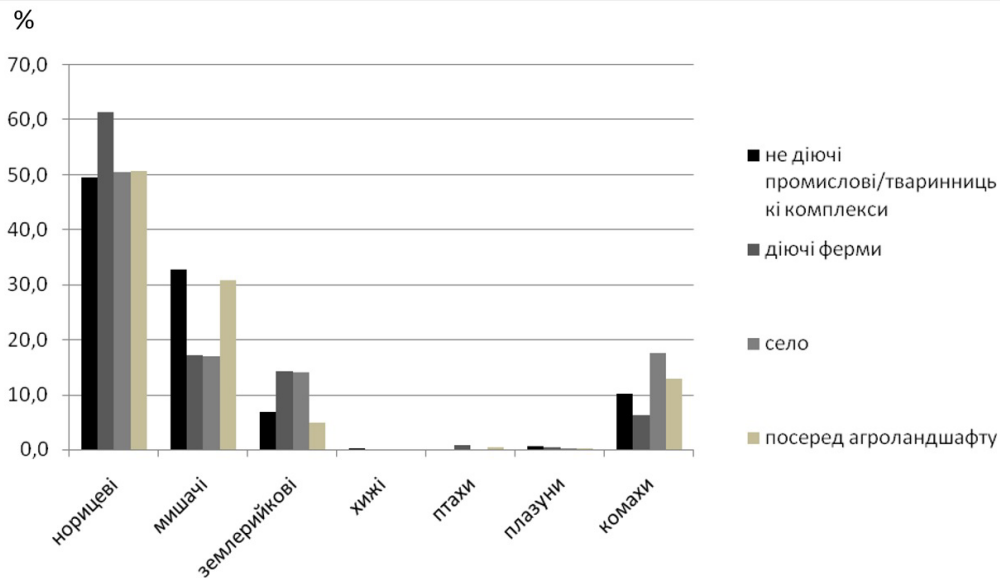
харчовим об'єктом є полівка звичайна. Відсутність переваг у живленні перед іншими видами дрібних гризунів свідчить про наявність спільного механізму вибору здобичі в обох видів. Припускаємо, що розмір *M. arvalis* перебуває в оптимальному діапазоні розміру жертви і що здобич належить до найчисленніших представників гризунів досліджуваної території. Окрім цього, вважаємо, що принцип вибору здобичі у досліджуваних видів птахів пов'язаний із кількома характеристиками цього гризуна. Це, зокрема, добова та сезонна активності, мобільність, просторовий розподіл і, найважливіше, – колоніальний спосіб життя. Саме такі особливості полівки звичайної можуть спонукати більшість хижих птахів спеціалізуватися на полюванні саме на цей вид гризунів [43].

Дослідження трофіки сови вухатої у м. Кам'янець-Подільський також показали, що основним об'єктом її раціону є найдоступніші та наймасовіші об'єкти, серед яких домінує полівка звичайна. Пластичність раціону переважно проявляється в сезонному переході на наймасовіші об'єкти живлення. У зимовому раціоні збільшується частка родини мишині (Muridae), тоді як загалом практично в усіх випадках переважає частка родини полівкові (Arvicolidae), а саме роду *Microtus*. У гніздовий період зростає частка безхребетних (комахи) за рахунок здобування хруща травневого західного (*Melolontha melolontha* (L., 1758)), в роки та час його масового льоту. Така пластичність призводить до збільшення в раціоні ролі другорядних об'єктів живлення, які на певний момент є досить масовими і численними. На відміну від основних і другорядних об'єктів живлення, у раціоні сов можуть траплятися й неспецифічні (нехарактерні) об'єкти живлення, чисельність яких в оселищі сови вухатої є низькою. Такі об'єкти вважаються додатковими або випадковими в її раціоні [10].

Дослідження трофічних зв'язків сича хатнього *Athene noctua* (Scopoli, 1769), проведені нами на території рівнинного Закарпаття, вказують на їхню досить високу різноманітність. У живленні відмічено тварин із 28 таксонів, провідне місце серед яких займають хребетні (понад 99 % загальної біомаси). Незважаючи на таке різноманіття жертв, хижак надавав перевагу мишовидним гризунам родини Arvicolidae (див. рисунок). Тісні трофічні зв'язки з представниками цієї родини підтверджено в місцях проживання сича з різним рівнем трансформації середовища (43,6 – 61,4 % від усіх виявлених). Серед норицевих у живленні відзначено представників трьох видів: полівка звичайна (*Microtus arvalis*), полівка темна (*M. agrestis*) і нориця руда (*Myodes glareolus*), проте найтісніші трофічні зв'язки *A. noctua* відзначені з полівкою звичайною. Відсоток її трапляння в живленні сови досить високий і становить 52,1 % від загальної кількості впольованої здобичі. Досить тісні трофічні зв'язки виявлено також із представниками родини мишачих Muridae. Серед представників цієї родини виявлено шість видів: житник пасистий *Apodemus agrarius*, мишаки жовтогрудий *Sylvaemus tauricus* і європейський *S. sylvaticus*, мишка лучна *Micromys minutus*, миша хатня *Mus musculus* та пацюк мандрівний *Rattus norvegicus*. При цьому сич частіше полював на представників родів *Apodemus*, *Sylvaemus* і мишку лучну. Землерийкові Soricidae становлять трохи більше десятої частини від усіх впольованих жертв сича хатнього. Серед них п'ять видів: мідія звичайна *Sorex araneus* і мала *S. minutus*, білозубки білочерева *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) та мала *C. suaveolens* і рясоніжка мала *Neomys anomalus* Cabrera, 1907. Частіше були впольовані білозубка мала та мідія звичайна. Серед інших хребетних тварин дуже рідко (менше 0,5 % кожен) траплялися хижі ссавці родини Mustelidae, птахи ряду Passeriformes, плазуни родини Lacertidae. Безхребетними тваринами, зокрема, комахами, в невеликих кількостях (0,3 % за біомасою, проте 12,3 % за кількістю) сич хатній живився частіше влітку [44].

Пізнавально важливі дані отримано щодо трофічних зв'язків у консорціях деяких хижих ссавців, котрі ми розглядаємо як ключові види. Так, було зібрано 157 зразків

їхнього живлення (71 шлунок і 86 зразків екскрементів). Зокрема, досліджено 77 зразків живлення представників родини Mustelidae (*Martes foina* Erxleben, 1777, *Martes martes* L., 1758, *Mustella erminea* L., 1758, *Mustella nivalis* L., 1766, *Mustela putorius* L., 1758, *Meles meles* L., 1758, *Lutra lutra* L., 1758) та 80 зразків живлення представників родини Canidae (*Vulpes vulpes* L., 1758, *Canis lupus* L., 1758, *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834).



Відсоток трапляння таксонів жертв у спектрі живлення сича хатнього *Athene noctua* на території рівнинного Закарпаття

У результаті досліджень з'ясовано, що хижі ссавці на території Західної України пов'язані трофічними зв'язками з 65 об'єктами (27 рослинного та 38 тваринного походження), а також захоплюють неїстівні об'єкти (поліетилен, фольга, каміння). Серед рослинних об'єктів найчастіше трапляються стебла та листки трав, насіння рослин, рідше соковиті плоди яблуні, груші, чорниці, ожини, сливи, черешні, винограду. Ще рідше в раціоні тварин виявляли дрібні гілки дерев, мох, насіння зернових (кукурудза, пшениця, овес), бобові, а також сухі рослини, їхнє коріння, плоди шипшини й терену.

Щодо об'єктів тваринного походження, то хижі на території західних областей України споживають як безхребетних, так і хребетних, хоч останні в їхньому раціоні трапляються набагато частіше. Серед безхребетних найчастіше це комахи ряду Coleoptera (родини Carabidae, Scarabaeidae, Coccinellidae), рідше Hymenoptera та Orthoptera (*Grylotalpa grylotalpa* L., 1758), окрім цього, в раціоні часто трапляються личинки комах. Українці рідко хижі споживали моллюсків і червів.

Хребетні у складі консорцій хижих представлені п'ятьма класами: Променепері риби, Амфібії, Рептилії, Птахи та Ссавці. Риби й амфібії виявлено лише у зразках живлення видри. Рептилії траплялися в раціоні лисиці, вовка, горностая і тхора лісового (це ящірки родини Lacertidae та змії родини Colubridae). Птахи найчастіше зареєстровані у зразках живлення лисиці та куниці лісової – це представники ряду Galliformes (найчастіше траплялися залишки курки свійської та куріпки сірої), рідше представники рядів Passeriformes (Corvidae, Sturnidae), Piciformes, Columbiformes, Anseriformes. Ссавці є одними з найважливіших компонентів консорцій хижих. Це переважно мишоподібні

гризуни з родини Arvicolidae: найчастіше у зразках живлення трапляється *Microtus arvalis*. Рідше хижачи полюють на вивірку звичайну (*Sciurus vulgaris* L., 1758), хом'яка звичайного (*Cricetus cricetus* L., 1758), ліскульку руду (*Muscardinus avellanarius* L., 1758), мишу хатню, мишака європейського та пацюка мандрівного. Також у раціоні хижих виявлено свійських тварин (кіт свійський *Felis silvestris catus* L., 1758, коза свійська *Capra hircus* L., 1758, кріль домашній *Oryctolagus cuniculus domesticus* L., 1758). У зразках живлення представників родини Canidae виявлено рештки свині дикої (*Sus scrofa* L., 1758) та сарни європейської (*Capreolus capreolus* L., 1758).

Неїстівні об'єкти були наявні в незначній кількості у зразках живлення лисиці, куниці лісової та горностая.

Дослідження трофічних зв'язків куниці лісової свідчать, що в її раціоні також переважають тваринні корми, які становлять понад 80 %. Однак серед тваринних кормів за видовим різноманіттям домінують комахи. Зокрема, трапляються представники родини Carabidae, такі як *Harpalus affinis* Schrank, 1781, *Harpalus rufipes* Degeer, 1774, *Anisodactylus binotatus* Fabricius, 1787, *Amara* sp., а також представники родин Elateridae, Curculionidae, Chrysomelidae – листоїд пижмовий (*Galeruca tanaceti* L., 1758), і Coccinellidae – сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata* L., 1758). Поряд із тим, у живленні куниці лісової трапляються представники рядів напівтвердокрилих Hemiptera (Cicadellidae) та перетинчастокрилих Hymenoptera – мурашка жовта земляна (*Lasius flavus* Fabricius, 1782), а також черви-олігохети (Lumbricidae). Припускаємо, що мурашки потрапили до травного тракту куниці разом із фрагментами плодів груші. З хребетних тварин у раціоні особин цього виду реєстрували таких представників як вивірка лісова, нориця руда, мишаки, а також птахи Passeriformes і яйця курки домашньої (*Gallus gallus domesticus* L., 1758). Серед рослинних кормів у раціоні куниці переважають стебла злаків (Poaceae) [7].

Для ведмедя бурого характерна політрофність. Саме ця кормодобувна стратегія і визначає спосіб його життя і територіальне розміщення особин. Згідно з літературними джерелами, в Українських Карпатах ведмідь бурий тісно пов'язаний трофічно із рослинністю протягом усього року. Зокрема, за даними Татарінова [24], в раціоні ведмедя на заході України (Львівська, Волинська і Закарпатська області) переважають рослинні корми – 70 %, а тваринні – сягають 30 %. Найдетальніші дослідження провів Слободян [21–23]: на основі аналізу двох шлунків, 85 екскрементів і 62 місць годівлі ведмедя дослідник підтвердив, що основу раціону тварини становлять рослинні корми – 61,8 %, а тваринні сягають лише 28,2 %. В Українських Карпатах ведмідь надає перевагу плодам (30,5 %), трав'яним рослинам (13,9 %) і горіхам (10,9 %), із тваринної їжі ссавці протягом року становлять 17,0 %, комахи – 10,8 %. Результати наших досліджень підтверджують тезу про переважання рослинних кормів у раціоні ведмедя (понад 80 %). Загалом проаналізовано 107 випадків живлення, із них безпосередньо знайдено та досліджено 16 екскрементів ведмедя й 71 місце годівлі тварин [8, 27]. Серед проаналізованих решток в екскрементах і поїдях (ботанічний аналіз зразків провели доценти О. Дика та В. Гончаренко) найчастіше реєстрували різні види рослин. Серед рослинних кормів в екскрементах ведмедя бурого домінують плоди ожини й малини (*Rubus*), яблуні (*Malus*) та груші (*Pyrus*), стебла і листя злаків. Також зафіксовано поїдання твариною кукурудзи (*Zea mays*). У меншій кількості у зразках трапляються залишки кропиви (*Urtica*), хвої, пагонів хвоща (*Equisetum*) та конюшини повзучої (*Trifolium repens* L.), мохів. Рідше реєстрували листки верби козячої (*Salix caprea* L.), глухої кропиви (*Lamium*) та плоди зонтичних (Ariaceae).

Живлення ведмедя має сезонний характер. Пізно восени, ранньої весни та під час порівняно теплих зим, коли тварина не залягає в зимовий сон, у її раціоні переважають

тваринні корми або корми антропогенного походження, які найлегше знайти в цю пору. Зокрема, тоді цей звір здатен полювати на диких свиней (переважно молодь), сарн або оленців. Відомі окремі випадки живлення ведмедя зубрами [26]. Основною здобиччю, на яку полює ведмідь у зимово-весняний період, є дика свиня. На думку Ткачука [25], в окремі зими в межах Буковинських Карпат ведмідь активно полює на диких свиней і здатен винищити практично весь молодняк. Нерідко жертвами тварини стають і сікачі великих розмірів. Звір може також полювати в осінній період на поранених браконьєрами оленів. Такий випадок зареєстровано в Івано-Франківській області у 2014 р. Окремі дослідники зазначають, що загалом вплив ведмедя на оленеподібних незначний і становить у весняний період 0,5–3,5 %, в осінній – 0,2–2,7 % від загальної кількості випадків загибелі їх від хижаків [18].

Зі зникненням снігового покриву та з появою травостою звір переходить на рослинні корми. Зазвичай зі середини квітня тварини тримаються південних схилів, де швидше зникає сніг. Вони досить активні та долають у пошуках корму чималі відстані. Так, ми двічі спостерігали весняні переходи ведмедя в пошуках корму на схилах г. Петрос наприкінці квітня 2003 р. В основному тварини шукають ділянки з минулорічною рослинністю й залишки осіннього врожаю букових горіхів і плодів інших рослин у підстилці. Самки з ведмежатами починають «пастися» на галявинах з пагонами зеленої трави, як тільки вона з'являється.

Із травня в раціоні ведмедя переважають рослинні корми, хоч і в літній період неодноразово реєстрували напади ведмедя на свійських тварин: корів, овець, іноді собак. Більшість із них припадає на Івано-Франківську область. Іноді ведмідь живиться трупами вже мертвих свійських тварин. Такий випадок зареєстрований у 2005 р. на Закарпатті поблизу г. Близниця (хребет Свидовець) на полонині Гропа, де хижак поїдав падлину коня, що зірвався в урвище. Улітку 2021 р. на території Ясінянського лісгоспу на дорозі під г. Петрос ведмідь здобув корову.

У першій половині літа самки з молоддю, крім рослинних кормів, інтенсивно споживають личинки комах, яких шукають у спорохнявілих пеньках, можуть розкопувати мурашники. Однак в цей період ведмедів особливо приваблюють пересувні пасіки і стаціонарні вулики, що їх часто розміщують місцеві господарі на лісових галявинах і при дорогах. Незважаючи на різноманітні саморобні системи захисту і попередження, тварини постійно здійснюють спроби поласувати медом. Багато таких спроб за останні п'ять років нами зареєстровано у Стрийському районі Львівської області. Із 2010 р. в літній період щороку стабільно реєструють напади на одну-три пасіки лише в околицях с. Коростів Сколівської територіальної громади.

У другій половині літа, коли з'являються ягоди, ведмідь тримається біля ягідників. У цей період він починає інтенсивно поїдати чорницю і малину, яка найшвидше дозріває на південних максимально інсольованих схилах гір. Саме тоді найчастіше ці корми легко ідентифікують в екскрементах звіра. Іноді тварин реєструють на посівах вівса. З кінця серпня по жовтень ведмідь має великий вибір кормових об'єктів й інтенсивно живиться, набираючи масу. У цей період у його раціоні переважають ожина, чорниця і брусниця (*Vaccinium*), яблука та груші. Восени в роки врожаїв яблук і груш тварини переміщуються ближче до населених пунктів і їхніх околиць, де є покинуті сади. При цьому звір вилазить на дерево і, перегризаючи найбільш рясні гілки, об'їдає їх уже на землі. Живлення ведмедя на плодівих деревах зареєстровано в закинутих садах у Львівській області поблизу турбази Тисовець і с. Крушельниця (Стрийський район) та с. Майдан (Дрогобицький район) та ін.

У роки врожаїв букового горіха або жолудів тварини масово жирують на цьому різновиді кормів. Це дає змогу швидко набрати масу і слугує гарантією переходу тварини до зимового сну в разі холодної та сніжної зими. Якщо врожай букових горіхів невисокий, то ведмідь долучає до свого раціону личинки короїдів, яких здобуває зі спорохнявілих пеньків, та земляних ос, гнізда яких розкопує в землі.

Серед ссавців у трофічних зв'язках консорції ведмедя траплялися також такі види, як зубр (*Bison bonasus* L., 1758), корова (*Bos taurus* L., 1758), вівця (*Ovis aries* L., 1758), кінь (*Equus ferus caballus* L., 1758), пес свійський (*Canis lupus familiaris* L., 1758). На них хижак може полювати, а також споживати як падлину. Чималу частку в раціоні особин виду становлять комахи, зокрема, личинки перетинчастокрилих і твердокрилих, які сукупно становлять до 50 % від частки тваринних кормів у живленні ведмедя. Також реєстрували поодинокі випадки трапляння грибів, птахів, рептилій і сміття у його екскрементах і поїдях.

Із проаналізованих 107 випадків трофічних зв'язків ведмедів з різними видами кормів до антропогенних залучено 43. Однак зазначимо, що така висока частка антропогенних кормів потребує пояснення. Вона є наслідком того, що дані про живлення ведмедя такого типу кормами простіше і частіше реєструються, ніж пошук залишків природних кормів, спожитих ведмедем посеред лісових масивів. Дані про антропогенні корми є важливою інформацією для оцінювання рівня синантропізації цього виду.

Як серед антропогенних, так і серед природних консортів ведмедя домінують рослинні об'єкти – 21 зі 43 в антропогенних та 55 зі 64 у природних, відповідно. Отже, детермінант консорції – ведмідь бурий на території Українських Карпат – є типовим еврифагом, який тісно пов'язаний із рослинними і тваринними компонентами екосистем та впливає на їхню життєдіяльність і відновлення. Щодня тварина проходить десятки кілометрів, щоби знайти достатню кількість поживи, і таким чином на поверхні тіла та з екскрементами поширює значну кількість насіння, тобто форетично забезпечує відтворення багатьох видів автотрофів. Встановлено, що внаслідок форезії ведмідь бурий сприяє лісовідтворенню й особливо розростанню площ ягідників у Карпатах (малини, чорниці та брусниці).

Ключовим видом наземно-водних екосистем ми виділили видру річкову (*Lutra lutra*). Дослідженнями її трофічних зв'язків встановлено, що 56 % кормового раціону становлять хребетні тварини, 18 % – безхребетні та 26 % – рослини (табл. 4). Серед хребетних найчастіше реєстрували: коропові (*Cyprinidae*) – 22 %, шуку звичайну (*Esox lucius*) – 19 % та окуневі (*Percidae*) – 12 %. Відносно часто трапляється окунь звичайний (*Perca fluviatilis*) і карась (*Carassius* sp.) – по 7 %, ротань-головешка (*Perccottus glenii*) – 5 %. Також у Рівненській області нами виявлено отоліти окуня сонячного (*Lepomis gibbosus*) – 7 %, факт наявності яких з-поміж решток поживи видри річкової на досліджуваній території підтвердили фахівці з Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. В'юн звичайний (*Misgurnus fossilis*) і короп звичайний (*Cyprinus carpio*) трапляються рідше – 2,5 %. Також серед поживи видри зареєстровано представників чаплевих (*Ardeidae*), ропухи звичайної (*Bufo bufo*), бурих жаб (*Rana* sp.), жаби їстівної (*Pelophylax esculentus*) та ракоподібних (*Crustacea*) – по 1,7 %.

Серед безхребетних у раціоні видри переважають молюски роду *Bithynia* (48 %) та дрібні жуки родини *Carabidae* (36 %). Також виявлено лялечки лускокрилих. Значну частину рослинних кормів становлять трав'яні рослини – 36 %, серед них злакові (*Poaceae*) – 25 %, сухі плоди – 28 %, осокові (*Cyperaceae*) – 2,75 % та маслинкові (*Elaeagnaceae*) – 2,75 %. Інколи трапляється ряска.

Таблиця 4

Сезонні особливості трофічних зв'язків видри (*Lutra lutra*)
на території Львівської та Рівненської областей

Зима		
Група кормів	Кількість об'єктів	Частота трапляння
Риби	23	54,8 %
Рослини	19	45,2 %
Весна		
Група кормів	Кількість об'єктів	Частота трапляння
Риби	19	32,7 %
Молюски	12	20,7 %
Рослини	12	20,7 %
Жуки	11	19 %
Земноводні	3	5,2 %
Птахи	1	1,7 %
Осінь		
Група кормів	Кількість об'єктів	Частота трапляння
Риби	30	69,8 %
Рослини	11	25,6 %
Ракоподібні	1	2,3 %
Лялечки	1	2,3 %

Таким чином, наші дані беззаперечно підтверджують, що видра річкова є типовим іхтіофагом. А факт споживання рослинної їжі видрою є суперечливим серед дослідників. Так, Юргенсон пише [29], що видра здатна споживати молоді пагони рослин і кору дерев, тоді як в іншій публікації на цю тему інформації про споживання такого типу кормів немає [7]. Отже, цей харчовий ресурс є радше додатковим, ніж основним, і споживається за браку основного корму – хребетних тварин.

У трофічних зв'язках видри простежуємо деякі сезонні особливості. У зимовий період основу її раціону становлять риби (54,8 %) та рослини (45,2 %) (табл. 4). Навесні риби трапляються рідше (32,7 %), натомість частіше молюски (20,7 %), комахи (19 %), а також рослини (20,7 %). Досліджено, що основу дієти видри річкової в осінній період становлять риби – 69,8 %; рідше – рослини (25,6 %) та ракоподібні (2,3 %). Наші результати стосовно цього частково збігаються з даними інших дослідників [42]. Відмінним є факт наявності в раціоні видри молюсків і комах. Наявність у кормі земноводних у весняний період можна пояснити їхньою появою та доступністю цього типу поживи.

Отже, з'ясовано, що раціон видри є найрізноманітнішим у весняний період, про що свідчить коефіцієнт Шеннона – 2,52. Трохи меншою різноманітністю характеризується раціон в осінню пору (2,35), а найменшою – у зимову (2,14). Такий розподіл даних можна пояснити більшою доступністю кормових ресурсів різних категорій у весняний період та нестачею їх узимку. Отже, зниження різноманіття кормової бази видри річкової протягом сезону є закономірним і відповідає зміні активності більшості тварин.

Підсумовуючи, робимо висновок, що видра річкова як детермінант гетеротрофної консорції є типовим іхтіофагом, який в основному живиться рибою та проявляє відносну трофічну пластичність за нестачі кормів, – цей хижак може житися земноводними, молюсками та птахами за потреби. Поряд із тим, видра, незважаючи на приналежність до хижих ссавців, споживає також і рослинні корми.

Отримані дані щодо трофічних зв'язків детермінантів консорції ключових гетеротрофних видів із консортами вказують на широкий спектр консументів, які забезпечують функціонування якраз цих гетеротрофних систем. Поряд із тим, у нас недостатньо даних щодо інших типів консортивних зв'язків: топічних, фабричних і форичних.

Проведений аналіз консортивної організації гетеротрофно-детермінованих консорцій ключових видів у лісових, водно-наземних, водних екосистемах показав, що власне вони є осередками різноманіття живого. Руйнування консорції ключових видів може призвести до каскаду смертей консортів і до зміни абіотичного середовища. Із представлених вище конкретних даних випливає, що збереження ключових видів – це фактично збереження всього пулу біорізноманіття в екосистемах, та й, зрештою, самих екосистем. Це вказує на те, що способи збереження екосистем мають базуватися на даних щодо ролі в них ключових видів. Ми переконані в тому, що поглиблене вивчення ролі ключових видів нині є вкрай необхідним як у контексті сталого розвитку, так і в контексті збереження біотичного різноманіття загалом.

Ми свідомі того, що представлений нами матеріал фрагментарний і неповний. Це можна пояснити тим, що дослідження ключових видів проводиться в польових умовах, які здійснювати на сьогодні надзвичайно складно, а також тим, що ми охопили дослідженнями велику кількість ключових видів, встановити консорційну структуру яких нам до кінця не вдалося. На особливу увагу в подальших дослідженнях гетеротрофно-детермінованих консорцій заслуговують представники Formicidae, які надзвичайно різноманітні за своїми трофічними, топічними, форичними та фабричними зв'язками і тісно пов'язані як з автотрофними, так і з гетеротрофними організмами. Ми переконані в необхідності подальшого дослідження ролі ключових видів як осередків різноманіття організмів, так і біорізноманіття взагалі. Представлені нами дані в цій роботі є новими, і їх можна використати як під час читання курсів з біології, екології, зоології, так і з практичною метою у природоохоронній практиці, зокрема, з метою обґрунтування методів збереження біорізноманіття і сталого розвитку екосистем.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Андрійшин Б., Баландюх Н., Гнатина О. та ін. Ключові види тварин в екосистемах заходу України // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2022. Вип. 87. С. 112–129. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2022.87.10>
2. Баишта А.-Т. В., Бігун В. К., Білецька М. Г. Шацьке поозер'я. Тваринний світ. Луцьк: Вежа-Друк, 2016. (електрон. опт. диск (CD-ROM). Об'єм даних 486 Мб).
3. Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56 (5). С. 3–30.
4. Голубець М. А. Екосистемологія. Львів: Поллі, 2000. 345 с.
5. Горбань І. М., Горбань Л. І., Головачов О. В. та ін. Шацьке поозер'я: характеристика абіотичних і біотичних компонентів екосистем. Львів: Євросвіт, 2008. 216 с.
6. Горбань І. М., Царик Й. В. Гетеротрофні індикатори стану природних екосистем // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2012. Вип. 58. С. 209–220.
7. Дикий І. В., Марців М. В., Шельвінський В. І., Затушевський А. Т. Особливості живлення деяких видів родини Mustelidae на території Львівської області // Вісн. Харк. нац. ун-ту ім. Каразіна. Сер. біол. 2017. Вип. 29. С. 135–141. DOI: 10.26565/2075-5457-2017-29-17
8. Дикий І., Шквиря М., Хоєцький П. та ін. Ведмідь бурий (*Ursus arctos*): проблеми збереження та дослідження популяції в Україні. К.: ТОВ «СІК ГРУП Україна», 2015. 135 с.
9. Домбровський К. О. Значення дрейсени у формуванні індивідуальних консорцій // Вісн. Запор. нац. ун-ту. Біол. науки. 2009. № 2. С. 30–38.
10. Дребет М. В. Зимовий аспект живлення сови вухатої (*Asio otus* L.) в Кам'янці-

- Подільському та роль рукокрилих ссавців у її раціоні // Бранта. Зб. наук. пр. Азово-Чорномор. орніт. станція. 2013. Вип. 16. Екологія. С. 79–87.
11. Загородний І. В., Комарницький І. В., Дикий І. В. Живлення сови вухатої (*Asio otus* L.) у Львові // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: мат-ли наук. конф. (10–13 вересня 2015 р.). Львів: СПОЛОМ, 2015. С. 30–31.
 12. Загородний І. В., Штик О. В. Живлення сови вухатої (*Asio otus* L.) на території природного заповідника «Медобори» // Біологія: від молекули до біосфери: мат-ли Х Міжнар. конф. молодих учених (2–4 грудня 2015 р.). Харків: ФОП Шаповалова Т. М., 2015. С. 177–178.
 13. Закала О. С. Консортивні зв'язки чагарникової очеретянки (*Acrocephalus palustris*) в умовах Західної України // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: III Міжнар. наук. конф. ZOOCENOZIS-2005 (4–6 жовтня 2005 р.). Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2005. С. 419–420.
 14. Іванець О. Р. Еколого-морфологічна характеристика роду *Daphnia* O.F. Müller, 1785 (Crustacea, Cladocera) Українського Розточчя // Stud. Biol. 2014. 8 (2). С. 169–186. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.0802.341>
 15. Іванець О. Р. Таксономічна структура та динаміка популяцій роду *Asplanchna* (Rotifera: Monogononta) Українського Розточчя // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2018. Вип. 79. С. 114–121. <http://dx.doi.org/10.30970/vlubs.2018.79.12>
 16. Іванець О. Р. Фауна гіллястовусих раків (Crustacea, Cladocera) Українського Розточчя // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2013. Вип. 63. С. 110–117.
 17. Іванець О. Р. *Filinia* в спектрі раціону *Asplanchna* (Rotifera: Monogononta) рівнинних гідроекосистем заходу України // Екол. науки. 2019. № 2 (25). С. 147–151. <https://doi.org/10.32846/2306-9716-2019-2-25-23>
 18. Луцзяк М. М. Біоценотична роль та мисливськогосподарське значення великих хижаків Українських Карпат: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 06.03.03. Львів, 2013. 20 с.
 19. Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 27 (2). С. 117–126.
 20. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37 (2). С. 181–201.
 21. Слободян А. А. К вопросу о питании карпатского бурого медведя // Вестн. зоол. 1975. № 5. С. 11–16.
 22. Слободян А. А. Украина // Медведи: бурый медведь, белый медведь, гималайский медведь. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1993. С. 67–91.
 23. Слободян О. О. Бурый ведмідь Українських Карпат. Короткий нарис історії вивчення бурого ведмедя в Українських Карпатах. Івано-Франківськ: ДКД, 2008. 160 с.
 24. Татаринцов К. А. Звірі західних областей України: матеріали до вивчення фауни Української РСР. К.: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.
 25. Ткачук Ю. Біотопний розподіл дикого кабана на Буковині в осінньо-зимовий період та структура його угруповання // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 30. С. 93–98.
 26. Ткачук Ю. Б. Деякі матеріали до екології ведмедя на Буковині // Вестн. зоол. 2000. Т. 34. № 1–2. С. 74.
 27. Хоєцький П. Заходи щодо збереження та відтворення популяції ведмедя бурого (*Ursus arctos*) в Українських Карпатах // Великі ссавці Карпат: мат-ли міжнар. екол. конф. (8 вересня 2000 р.). Івано-Франківськ: Сіверсія, 2000. С. 52–53.
 28. Царик Й. Консорція і збереження біологічного розмаїття // Праці НТШ. 2001. VII:

- Екол. зб. Екологічні проблеми природокористування та біорозмаїття Львівщини. С. 169–174.
29. Юргенсон П. Б. Выдра. М., 1932. 23 с.
 30. Engel M. S. Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea) // *Am. Mus. Nov.* 2005. No. 3476. P. 1–33.
 31. Engel M. S. Systematic melittology: where to from here? // *Syst. Entomol.* 2011. Vol. 36 (1). P. 2–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.00544.x>
 32. Ivanets O. R. Faunistic overview and structural organisation of taxonomic groups of zooplankton of the Glywna Navaria reservoir (Eastern Galicia) // *Modern aspects of natural science research in the context of sustainable development of society.* Riga: Baltija Publishing, 2023. P. 56–73. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-395-8-3>.
 33. Ivanets O. R., Chernobay D. The genus *Diaphanosoma* Fisher, 1850 (Ctenopoda: Sidiidae) from basin of Vereshchyc'a // *Proc. of XII International Scientific Conference for Students and PhD Students «YOUTH AND PROGRESS OF BIOLOGY»* (April 19–21, 2016). Lviv: Spolom, 2016. P. 216–217.
 34. Ivanets O. R., Koval Y. The genus *Sida* Straus, 1820 (Cladocera: Ctenopoda) in the conditions of Ukrainian Roztocze // *Proc. of XII International Scientific Conference for Students and PhD Students «YOUTH AND PROGRESS OF BIOLOGY»* (April 19–21, 2016). Lviv: Spolom, 2016. P. 217–218.
 35. Ivanets O. R. Zooplankton of the water vegetation in the ponds of west forest-steppe of Ukraine // *Visn. of Lviv Univ. Biol. series.* 2011. Vol. 56. P. 148–156.
 36. Kearns C. A., Inouye W., Waser N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1998. 29. P. 83–112.
 37. Michener C. D. *The Bees of the World.* 2nd Ed. Baltimore: J. Hopkins Univ. Press., 2007. 992 p.
 38. Michener C. D. *The social behavior of the bees: a comparative study.* Cambridge: Harvard University Press, 1974. 404 p.
 39. Robertson C. *Flowers and insects. List of visitors of 453 flowers.* Carlinville, 1928. 221 p.
 40. Robertson C. Heterotrophic bees. *Ecology* // *Ecology.* 1925. Vol. 6. No. 4. P. 412–436.
 41. Santos E., Daners G, Morelli E., Galván G. Diversity of Bee Assemblage (Family Apidae) in Natural and Agriculturally Intensified Ecosystems in Uruguay // *Envir. Entom.* 2020. Vol. 49 (5). P. 1232–1241. DOI: 10.1093/ee/nvaa078
 42. Sidorovich V. E. Seasonal variation in the feeding habits of riparian mustelids in river valleys of NE Belarus // *Acta Theriologica.* 2000. Vol. 45 (2). P. 233–242.
 43. Zahorodnyi I., Dubovyk O., Komarnytskyi I., Dykyy I. Diet of Long-eared Owl and Common Kestrel in an urban landscape (Ukraine) // *Ornis Hungarica.* 2021. Vol. 29 (1). P. 108–119. DOI:10.2478/orhu-2021-0008
 44. Zahorodnyi I., Romaniuk L., Hnatyna O. et al. Diet of the Little Owl *Athene noctua* (Scopoli, 1769) on the territory of Berehovo district (Transcarpathian region) // *Biol. Stud.* 2021. Vol. 15 (4). P. 71–86. <http://dx.doi.org/10.30970/sbi.1504.670>

Стаття надійшла до редакції 16.08.24

прийнята до друку 01.10.24

**COENOTIC RELATIONS WITHIN HETEROTROPHIC CONSORTIONS
ON THE EXAMPLE OF SOME ANIMAL KEY SPECIES**

**B. Andriishyn¹, N. Balandiukh¹, O. Hnatyna¹, I. Dykyy¹, I. Zahorodnyi¹, O. Ivanets¹,
I. Koltun¹, V. Liesnik¹, M. Martsiv¹, K. Nazaruk¹, O. Reshetylo^{1,2}, I. Skyrpan¹,
I. Khamar¹, I. Tsaryk^{1,2}, Y. Tsaryk¹, I. Shydlovskyy¹**

¹ *Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskyyi St., Lviv 79005, Ukraine*

² *Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine,
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: zoo.dep.biology@lnu.edu.ua*

The role of animal key species in forest, wetland and fresh-water ecosystems as the concentrators of species diversity of the individuals of different taxa (consorts) is described in the article from the heterotrophic determined paradigm point of view. The analysis of consortive relations was based on the research of key species' representatives trophics mainly, less attention was paid to other relation types (topic, fabric and foric). Mammals, birds, amphibians, insects, mollusks and the representatives of zooplankton were the study objects of our key species research. In particular, our attention was paid to *Asplanchna* trophic relations, which largely determine the trophic dynamics of the investigated hydroecosystems, as well as topic relations of the littoral key zooplankton taxa with plants were in our research focus. All the types of consortive relations in various species' habitats were analyzed on the example of *Lymnaea stagnalis*. It was determined that over 30 species of oligolectic bees are connected with over 14 feeding plant taxa by trophic relations. Feeding of two the most numerous Amphibia species in the forest habitats of the research territory (*Bufo bufo* and *Rana temporaria*) witness the relations with at least 13 taxa of Invertebrates, moreover their trophic preferences are largely species-specific. The pellet analyses of *Asio otus* and *Athene noctua* show the victim identity to 19 and 28 Vertebrate taxa with the dominance of Muridae and Arvicolidae, respectively. Our research describes the tight trophic relations of 10 Carnivora species (Mustelidae and Canidae) with 65 plant and animal species. Besides, the analysis of brown bear trophics shows its seasonal character and euryphagy, with much higher part of plant components in the diet contra animal ones along the year. Thus, the obtained data show that the key species are connected with dozens of other heterotrophic and autotrophic species by consortive, first of all trophic, relations. The disappearance of key species can lead to the significant changes in the ecosystem structure. There is drawn a conclusion that the consortive approach to the key species research gives us an opportunity to dive deeply into the problem of ecosystem components functioning and their changes in uncertain environmental conditions.

Keywords: consortion, key species, ecosystems, animals, trophic relations