



УДК 595.3/7:591.521+598.813(477.54)

Членистоногі у трофіценотичній структурі консорцій мухоловки білошиїї в умовах лісових біогеоценозів Північно-Східної України

А.Б. Чаплигіна, В.Н. Грамма, Д.І. Бондарець, Н.О. Савинська

Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди, Харків, Україна

Досліджено кормовий раціон пташенят і склад нідиколів (мешканців гнізд) мухоловки білошиїї (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)), завдяки чому проаналізовано аутоекологічні особливості птахів та їх специфічну кормову поведінку. Матеріали зібрано у травні – липні 2009–2014 рр. на території Північно-Східної України. Розглянуто функціонування трофіценотичної структури біогеоценозу за участі мухоловки білошиїї як гетеротрофного ядра великого автотрофного угруповання. Описано топічні та трофічні зв'язки мухоловки з деревною рослинністю та комахами-фітофагами (листоїди, цикадки, вусачі). У кормовому раціоні пташенят мухоловки переважають представники надкласу Нехарода (83%): Lepidoptera – 16 родин (24%), Hymenoptera – 12 родин (23%) та Coleoptera – 40 родин (16%). Охарактеризовано трофічні групи членистоногих у консорціях мухоловок: фітофаги – 33%, зоофаги – 45%, паразити, кровососи, сапрофаги – 16%, некрофаги – 4%, копрофаги, кератофаги. Проаналізовано фауну членистоногих гнізд мухоловки білошиїї. Гнізда птахів як гетеротрофний консорцій – місце існування безхребетних 293 таксонів, які належать до членистоногих (надкласу Нехарода, класів Arachnida, Malacostraca та надкласу Muriaroda), інколи молоски. У трофіценотичній структурі населення гнізд мухоловки білошиїї переважають представники Нехарода (278 видів), де перше місце посідають зоофаги 127 видів, включаючи паразитів, а також таких гематофагів як Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera. На другому місці фітофаги (78 видів), сапрофаги та детритофаги (48 видів), некрофаги (27 видів). Виявлено постійні ектопаразитичні види мухоловок: *Ricinus sp.* (Mallophaga), *Ornithomyia avicularia* L. (Diptera), кровосисні личинки *Protocalliphora azurea chrysorrhoea* Mg. (Diptera), *Ceratophyllus sp.* (Aphaniptera). Охарактеризовано екологічні особливості нідиколів, установлено їх консортивні зв'язки.

Ключові слова: *Ficedula albicollis*; членистоногі; консорції; нідиколи; корм

Arthropods in trophic-cenosis structure of collared flycatcher consortium in conditions of forest ecosystems of North-Eastern Ukraine

A.B. Chaplygina, V.N. Gramma, D.I. Bondarets, N.O. Savynska

G.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University, Kharkiv, Ukraine

The study is based on taxonomic and quantitative analysis of feed ration of nestlings and structure of nidikolas of collared flycatcher (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)). Ecological features and consortium relations of flycatchers and their specific feeding behavior were analyzed. Materials were collected in May – July 2009–2014 on the transformed territories of North-Eastern Ukraine. Functioning of trophic structure of biogeocenosis with the participation of flycatcher as a heterotrophic core of big autotrophic group was studied. Spatial and trophic relations of flycatcher with the woody vegetation and insect-phytophages (leaf beetles, leafhoppers, and barbels) have been described. In the feed ration of flycatcher nestlings the prevalence is given to representatives of Hexapoda (83%), including Lepidoptera (16 families, 24%), Hymenoptera (12 families, 23%) and Coleoptera (40 families, 15%). We characterize trophic groups of arthropods in the consortium of flycatchers: phytophages (33%), zoophages (45%), parasites, bloodsuckers, saprophages (16%), necrophages (4%), coprophages, keratophages. Fauna of arthropods of collared flycatcher nests was analyzed. Nests of birds as a heterotrophic consortium is the habitat of invertebrates with 293 taxons belonging to the Hexapoda, Arachnida, Malacostraca and Myriaroda, sometimes Mollusca. In the trophic structure of the population of flycatcher the representatives of Hexapoda dominate (278 species), where the first place is given to zoophages (127 species, 45%), including parasites (Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera). The second are phytophages (78 species, 28%), the third – decomposers (75 species, 27%), and the last presenting detritivores (48 species, 18%) and necro-

phages (27 species, 10%). Constant ectoparasitic species of flycatchers are *Ricinus sp.* (Mallophaga), *Ornithomyia avicularia* L. (Diptera), *Protocalliphora azurea chrysorrhoea* Mg. (Diptera), *Ceratophyllus sp.* (Aphaniptera). Ecological features of nidikolas and their consortial relationships have been studied.

Keywords: *Ficedula albicollis*; arthropods; consortium; nidikolas; food

Вступ

Вивчення птахів у функціонуванні консорції завжди було неоднозначним і актуальним (Bulakhov et al., 2015). В Україні птахи мало досліджені у системі консортивних зв'язків лісових біогеоценозів. Відомі регіональні роботи О.Л. Пономаренка (Ponomarenko, 2004) та Ю.О. Штірца (Shtyrts, 2004) стосовно степового Придніпров'я та міста Донецьк. Подібні дослідження проведені О.О. Климчук (Klimchuk, 2012) у Центральному Поліссі, де мухоловка білошия (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)) увійшла до групи домінуючих орнітоконсортивів у чистому дубовому та грабово-дубовому насадженнях.

Таксономічний аналіз кормового раціону пташенят (Lezhenina et al., 2011) та складу нідиолів (мешканців гнізд) мухоловки білошиї (Romantsev et al., 1985; Krivokhatskij and Narchuk, 2001; Matyukhin, 2004; Lezhenina et al., 2009; Lundshev, 2011) покладений в основу дисертаційного дослідження Н.О. Савинської (Savins'ka, 2013), що дало можливість виявити аутоекологічні особливості птахів та визначити їх специфічну кормову поведінку. Проте трофоценотична структура консорцій мухоловок і далі викликає чимало питань у дослідників.

Оскільки близько 2 500 видів із 40 родин безхребетних є компонентами біоценозів гнізд птахів чи їх пір'яного покриву (Proctor and Owens, 2000; Bloszyk et al., 2006; Alonso and Garrido, 2009), більшість птахів можуть підтримувати існування 58 000 видів паразитів (мікробів, вірусів, гельмінтів та ектопаразитів). Їх роль у розповсюдженні арбовірусів та інших захворювань доведена багатьма вченими (L'vov and P'ichev, 1979; Efremova, 2005). Ектопаразити гнізд негативно впливають як на дорослих птахів, які насиджують яйця, так і на розвиток пташенят (Coslovsky and Richner, 2012; P'chuk, 2012; Cantarero et al., 2013; de Long et al., 2014).

Донині невідомою залишається регіональна паразитофауна пташенят мухоловки, а саме таких паразитів як мухи-кровососки (Hippoboscidae), пухоїди (Mallophaga), блохи (Aphaniptera), а також паразитичні види кліщів, які в консорції гнізда мухоловок виступають у ролі консументів III порядку. Мало дослідженою залишається трофоценотична структура населення членистоногих-нідиолів гнізд мухоловок. Невідомо також, яким чином відбувається сукцесія населення членистоногих гнізда за вегетаційний сезон, із часу його будівництва до пізньої осені.

Мухоловка білошия – мігруючий комахоїдний птах, здатний переключатися на масові види комах залежно від сезону чи коливання їх чисельності в природі (Gusan, 1984; Ivanov, 2005). Завдяки широкій екологічній валентності, під час вибору об'єктів живлення та за наявності гніздових ніш, мухоловки легко піддаються синантропізації (Savins'ka, 2013). У результаті трансформовані території поповнюються пластичними видами, які виступають у групуванні повночленних консорцій (паразитичних та симбіотичних організмів, пов'язаних

між собою та центром консорції) (Beklemishev, 1951; Bobyliov et al., 2014; Bulakhov et al., 2015). Індивідуальна консорція володіє ознаками екологічної системи, тому може бути тим об'єктом досліджень, який допоможе пізнати специфіку функціонування та її динаміку (Golubets', 2000). Збереження біологічного різноманіття певного регіону неможливе без ретельного аналізу тенденцій змін у природних екосистемах за впливу виробничих процесів (Bulakhov et al., 2003; Pakhomov and Brygadyrenko, 2005; Pakhomov et al., 2011). Закономірним етапом дослідження біорізноманіття на локальному рівні повинна стати інвентаризація фауни птахів та їх коменсалів і паразитів (Bulakhov et al., 2008, 2015).

Попередніми дослідженнями встановлено, що структура рослинності та багатства кормових ресурсів визначає спосіб, за допомогою якого птахи можуть виявляти та ловити жертв. На основі спостережень можна визначити їх специфічну трофічну поведінку (Marochkina et al., 2006; Savins'ka, 2013). Кормова поведінка мухоловки білошиї проявляється в збиранні основної частини корму на відкритих ділянках (узліссях, галявинах діброви, суходільних і заплавних луках). У межах лісу птахи віддають перевагу ділянкам із розрідженим деревостаном, живляться у середньому ярусі дерев. Оскільки даний вид характерний для двох і більше біотопів, мухоловку слід віднести за класифікацією І.Б. Волчанецького та С.І. Медведєва (Volchanets'kij and Medvedev, 1954) до метаценотичних видів, хоча цей вид – характерний представник старих клімаксових лісів. Варто зазначити, що мухоловки нашої фауни характерні для передклімаксових деревостанів і топічно пов'язані з дуплистими деревами, де влаштовують гнізда. Їх репродуктивний період збігається з максимумом активності комах і припадає на пізньовесняну та ранньолітню фенологічні фази (друга половина травня – червень). Це можна проілюструвати на прикладі ентомофауни степового біоценозу Асканійського заповідного степу, коли різноманіття комах досягає свого «піка» саме у весняно-літній період (Medvedev, 1964), та зафіксувати характер сезонних змін консортивних зв'язків птахів у лісах Центрального Полісся (Klimchuk, 2012).

З огляду на вищевикладене, ми продовжили дослідження раціону пташенят дуплогнізних птахів у заповідних і трансформованих лісових екосистемах Північно-Східної України. У зв'язку зі складністю трофоценотичної структури консорцій дуплогнізних птахів її утворюють два ядра: хазяїн гнізда та саме гніздо як нежива частина консорції. Дослідження велося за двома напрямками: 1) аналіз таксономічної структури раціону пташенят; 2) визначення видового складу населення членистоногих у гніздах мухоловки білошиї.

Матеріал і методи досліджень

Матеріал зібрано у травні – листопаді 2009–2014 рр. Основні збори проведено у нагірних дібровах НПП

«Гомільшанські ліси» (околиці с. Гайдари Зміївського району Харківської області), парках міста Харків (парки імені Горького та Молодіжний, лісопарк, Журавлівський гідропарк), дібровах ур. «Вакалівщина» (Сумський район Сумської області) та соснових лісах Гетьманського НПП (Охтирський район Сумської області). Склад корму пташенят вивчено методом накладання шийних лігатур пташеняткам 5–12 днів (Mal'chevskij and Kadochnikov, 1953). Зібрано 1 024 кормові проби та вивчено 2 828 екземплярів тварин (в основному типу Членистоногі). Масовий матеріал консортивних зв'язків мухоловки білошиїї надав можливість провести комплексний аналіз трофоценотичної структури дуплогніздних птахів на її прикладі.

Спостереженнями охоплено всі стадії репродуктивного періоду птахів: свіжозбудовані гнізда, гнізда із кладкою чи пташенятами, щойно покинуті пташенятами, цьогорічні та минулорічні гнізда. Збирання членистоногих, окрім кліщів, у гніздах проведено протягом усього року. Під час гніздування матеріал збирали та вивчали відразу після вильоту пташенят або у випадку зруйнованої кладки чи смерті пташенят. Після відбирання проби-гнізда з природного середовища його обробляли хлороформом у щільно зав'язаному поліетиленовому пакеті з етикеткою. Членистоногих збирали із гніздової підстилки, визначали їх видовий склад. Усього зібрано 336 гнізд мухоловки білошиїї, з яких вилучено 3 679 екземплярів членистоногих.

Вивчення *Asarina* не входило у план дослідження, оскільки вимагає системного підходу, пов'язаного з використанням спеціальних методик збирання матеріалу. Первинне уявлення про характер акарофауни та малофагофауни в консорції мухоловки білошиїї сформовано на основі літературних джерел (Balashov, 2009).

Усі безхребетні визначені до виду, роду чи родини (у випадку значних ушкоджень) В.М. Граммою за загальноприйнятими методиками з використанням визначників із серії «Определитель насекомых Европейской части СССР», довідників із визначення преімагінальних видів комах, а також численних монографій серії «Фауна України» (Kirichenko, 1951; Blagoveshenskij, 1964; Grunin, 1970; Skalon, 1970; Dorokhova and Martynova, 1987; Medvedev, 1997).

Результати та їх обговорення

Характеристика основних консортивних зв'язків мухоловки білошиїї

Консортивні зв'язки мухоловки білошиїї розглядали як структурну одиницю біогеоценозу, що об'єднує автотрофні (продуценти) та гетеротрофні організми (консументи I, II і вищих порядків, редуценти) на основі просторових (топічних) і кормових (трофічних) зв'язків (Beklemishev, 1951). У цій ієрархічній системі мухоловки розглядаються як гетеротрофне ядро, частина великого автотрофного угруповання (біогеоценозу). Якщо аналізувати детальніше, мухоловки як зоофаги належать в лісовому біогеоценозі до консументного ядра II порядку та утворюють складну систему, яка складається з двох блоків, виділених на основі трофічних і топічних зв'язків: 1) кормовий раціон пташенят роду мухоловки (список видового складу

членистоногих), виділений на основі трофічних зв'язків; 2) видовий склад членистоногих – мешканців гнізд мухоловок, виділених переважно на основі просторових (топічних) зв'язків, де детермінантом виступають мухоловки – консументи II порядку. Мешканці гнізда, у свою чергу, представлені такими трофоценотичними групами: а) консументи III порядку – паразити пташенят мухоловок (пухоїди, кровососки, блохи, кліщі); б) мешканці гніздової підстилки – нідики різного рангу (облігатні, факультативні, випадкові, чужинці тощо) – представники консументної та редуцентної ланок гніздового біотопу.

Поділ мешканців гнізда на трофоценотичні групи досить умовний, він залежить від певної стадії метаморфозу членистоногих тварин. Наприклад, муха-кровососка на стадії імаго живиться кров'ю пташенят мухоловки. Личинки кровососки розвиваються в маткоподібному розширенні яйцеводів дорослої мухи. Вони живляться секретом спеціальних залоз, дихають атмосферним повітрям і народжуються уже готовими до заляльковування по одній через значні проміжки часу. За цією ознакою вони зветься «лялечкородними», тому після вильоту пташенят у гніздовій підстилці зустрічаються тільки лялечки мух, деякі з них впадають у діапаузу та зимують до прильоту навесні птахів. Деякі мухи-кровососки вилітають і паразитують на пташенятах другої генерації дуплогніздних птахів. Інший приклад – блохи роду *Ceratophyllus*, які паразитують на птахах ряду Горобцеподібні. Це консументи III порядку, а їх личинки розвиваються у гніздовій підстилці, живляться тваринними та рослинними залишками, виступають у трофічному ланцюзі як редуценти та належать переважно до сапрофагів.

По суті цей біоценоз – мініатюрна модель функціональної гетеротрофної консорції мухоловок у межах лісового біоценозу, що функціонує з часу заселення пташами гнізда до завершення вегетаційного сезону. Основним джерелом для функціонування автономного трофічного ланцюга в межах гнізда є рештки («об'їдки пташиного столу»), переважно види з твердими хітиновими покривами (жуки), особини яких пташенята загубили або «виплюнули» під час вживання принесеного батьками корму. Перш ніж перейти до аналізу трофоценотичних груп консорції мухоловок, варто виділити її гетеротрофне ядро, яке базується на автотрофному, або продуцентному блоці консорції.

Автотрофний блок консорції мухоловки реалізується шляхом її топічних (просторових) зв'язків прямо й опосередковано, а також завдяки трофічним зв'язкам (головним чином опосередковано). Автотрофна ланка представлена продуцентами (деревною рослинністю), серед яких дуплисті дерева є місцем гніздування мухоловки – осередками її консорції. Ці гнізда постають також як місце мешкання багатьох членистоногих, у тому числі паразитів пташенят (консументів III порядку).

Опосередкований трофічний зв'язок мухоловок із членистоногими реалізується шляхом збирання на деревах корму, зокрема комах-фітофагів. Наприклад, на вербі (*Salix sp.*) мухоловки збирають оліготрофних комах: листод (*Melosoma vigintipunctata* Scop.), цикадка слюнявка (*Aphrophora sp.*); на дубі – вусач (*Stenocorus quercus* Goeze), хижий клоп (*Pentatoma rufipes* L.). У трухлявій

деревині листяних порід розвиваються представники редуцентної ланки (сапрофаги): рогачик (*Aesalus scarabaeoides* Panzer, 1794), пилкоїд (*Pseudocistela ceramboides* L.), жук-носоріг (*Oryctes nasicornis* L.), личинки хижих дротяників роду *Elater*, личинки родини Eucnemidae (*Dirrhagus attenuatus* Mäkl.). У цьому випадку мухоловки виступають як консументи II порядку. А якщо птахи збирають хижих комах, наприклад, дзюрчалок (Diptera, Syrphidae), ктирів (Asilidae), тахін (Tachinidae), товкунчиків (Empididae), у цьому випадку мухоловки виступають як консументи III порядку, бо ловлять хижих комах, які є консументами II порядку. Таким чином, поділ консорції мухоловок на трофічні групи має умовний характер.

Гетеротрофний блок консорції мухоловок знайшов втілення у раціоні пташенят, який представлений: 1) консументами I порядку (фітофагами); 2) консументами II, III і вищих порядків (зоофаги, паразитичні види, комахи-кровососи); 3) редуцентами (безхребетні, що живляться мертвою органічною речовиною та беруть участь у ґрунтотвірному процесі). Серед останньої групи виділяємо сапрофагів (мешканців мертвої деревини, які по суті живляться міцелієм грибів), некрофагів (які живляться трупами тварин), копрофагів (які розвиваються в екскрементах тварин), кератофагів (шкіроїдів, які живляться хутром, пір'ям і хітиновими покривами членистоногих).

Характеристика окремих трофічних груп членистоногих у консорції мухоловки білошиїї в умовах лісових біогеоценозів Північно-Східної України

Фітофаги. Аналіз кормового раціону пташенят мухоловок свідчить, що базовою трофічною групою є консументи I порядку – фітофаги, до яких із надкласу Hexapoda належать Саранові (Acrididae) із ряду Orthoptera, представники ряду Homoptera, зокрема підряду Цикадові (Cicadinea) родин Співочі цикади (Cicadidae), Слюнявниці (Anthophoridae), Іссіди (Issidae), Цикадочки (Cicadellidae), з яких рідкісними видами є іс мухоподібний (*Issus muscaeformis* Schrnk), уперше зареєстрований для лісового масиву НПП «Гомільшанські ліси» (Gramma et al., 2015). Другий рідкісний вид – співоча чорна цикада (*Cicadetta montana* Scop.), яку востаннє знаходили на Донецькій біостанції 70 років тому. У раціоні мухоловки білошиїї цикадку знайдено з обламаними крилами. За літературними даними, *Cicadetta montana* Scop., звичайна для Європейської частини СНД, яйця відкладає у тканини рослин, личинки пізніше переходять у ґрунт, де розвиваються, можуть прокладати ходи за допомогою передньої пари копальних ніг. Живиться соками коренів рослин. Розвиток триває декілька років. За свідченнями орнітолога Ю.К. Холупяка, стрекотіння співочої цикадки можна почути в районі біологічної станції ХНУ імені В.Н. Каразіна. Але цю комаху складно зловити, вона ховається десь у кронах дерев (усне повідомлення 1991 р.).

Важливим компонентом живлення мухоловки білошиїї комахами ряду Homoptera є попелиці (підряд Aphidinea), яких складно діагностувати у кормових пробах мухоловок. Численні попелиці – об'єкт живлення багатьох комах (сонечок (Coccinellidae), личинок золотоочок (Chrysopidae), дзюрчалок (Syrphidae), їздців

(Aphidiidae)) та дуплогніздних птахів із ряду Passeriformes. Із ряду Напівтвердокрилі (Hemiptera) слід назвати личинок солдатиків (*Pyrrhocoris apterus* L.), які живляться насінням родини мальвових та трупами комах. *Arocatus melanocephalus* F. (Lygaeidae), який висисає насіння в'язів (*Ulmus* spp.), виявлено у раціоні пташенят мухоловки білошиїї у Харківському парку імені Горького. Клопи, як частина герпетобію, можуть жити на рослинних детритом гнізд птахів або використовувати його для зимівлі (Kirichenko, 1951).

До фітофагів із твердокрилих (Coleoptera) належать листоїди (Chrysomelidae), довгоносики (Curculionidae), короїди (Ipidae), пластинчатовуси (Scarabaeidae), зокрема *Melolontha melolontha* L., *Anomala dubia* Scopoli, *Phyllopertha horticola* L., *Anisoplia segetum* Herbst, *Serica brunnea* L., *Hoplia parvula* Krynicky.

Зі складу Hymenoptera виділяються рослиноїдні представники підряду Сидячочеревцеви (Symphyta), до якого входить представник родини Diprionidae – сосновий пильщик (*Diprion pini* L.). Личинки цього виду розвиваються на соснах, пошкоджуючи хвою. Але найчисленнішими в кормовому раціоні пташенят виявилися личинки представника родини Tenthredinidae (визначено лише до родини). Вірогідно, цей вид був масовим на території Гетьманського НПП, а його розвиток відбувався на рослинах соснового фітоценозу парку.

Із ряду Hymenoptera до консументів I порядку (фітофагів) належать бджоли (Apoidea), які інколи трапляються у раціоні птахів. Основний корм бджіл – пилок і нектар квіткових рослин. Із мурашок у раціоні мухоловки зареєстровано дернову мурашку (*Tetramorium caespitum* L.), здатну жити на насіннях деяких рослин.

Найчисленнішими із фітофагів виявилися лускокрилі (Lepidoptera). У кормі пташенят домінують представники таких родин, як Листовійки (Tortricidae), Вогнівки (Pyralidae), Совки (Noctuidae), П'ядуни (Geometridae), гусінь яких має м'які покриви. Спостереженнями зафіксовано: у раціоні мухоловок майже відсутня волохата гусінь.

Із ряду Diptera до раціону мухоловки входять комарі-довгоніжки (Tipulidae), личинки яких розвиваються у ґрунті зволжених біотопів, а також представники рослиноїдних родин Ototidae та Oromyzidae, представники роду *Merodon* (Syrphidae), личинки якого розвиваються у цибулинах лілейних.

Зоофаги (паразитичні комахи, кровососи). До консументів II, III та вищих порядків у консорції мухоловок належать представники ряду Павуки (Aranei) класу Павукоподібні (Arachnida), які часто трапляються у раціоні мухоловок (Lezhenina et al., 2009) і нерідко домінують у ньому (Polchaninova and Prisada, 1994). Більшість павуків у кормових зборах мухоловок нестатевозрілі. Вони є невід'ємною частиною гнізд дендрофільних птахів у Карпатському регіоні України, де виявлено 76 видів (Meleshuk and Fedoryak, 2013). Найбільшою кількістю видів представлена родина Linyphiidae, а найбільшу частку за чисельністю складають представники родини Theridiidae. Значна також частка особин із родини Clubionidae. За способом ловлі здобичі переважають тенетники, а за топичною приуроченістю – дендробіонти. Павуки можуть використовувати відкриті та закриті гнізда птахів для зимівлі. Аналіз арахнофауни

відкритогнізних дендрофільних (Meleshuk and Fedoryak, 2013) та дуплогнізних птахів (наші дані) свідчить, що найбільше різноманіття павуків спостерігається у квітні, а максимальна кількість особин у перерахунку на одне гніздо – у зимовий період.

Із Hexapoda до зоофагів у раціоні мухоловки належать представники таких рядів: Бабки (Odonata), деякі Прямокрилі (Orthoptera; переважно Коникові (Tettigoniidae)), деякі Напівтвердокрилі (Hemiptera: Anthocoridae, Nabidae, деякі Miridae, *Pentatoma rufipes* L.) та деякі родини Жуків (Coleoptera: Carabidae, Histeridae, Staphylinidae, Cantharidae, Melyridae, Elateridae (*Elater balteatus* L.), Coccinellidae, Rhyphoridae). Остання родина віялоносців представлена рідкісним видом – метекус парадоксальний (*Metoeus paradoxus* L.), личинка якого паразитує в гніздах суспільних ос (Vespidae).

Із сітчастокрилих (Neuroptera) найчастіше траплялись золотоочки (Chrysopidae), личинки та імаго яких мають хижий спосіб живлення. У наших зборах зустрічалася золотоочка звичайна (*Chrysoperla carnea* Steph.), до речі, єдиний вид родини, який зимує на стадії імаго у різних схованках, у тому числі у гніздах дуплогнізників. Імаго – палінофаг (живиться пишком і нектаром рослин), а личинка – зоофаг, пожирає попелиць. Інші види цього роду зимують на стадії личинки.

Скорпіонові мухи (Mecoptera) у кормовому раціоні мухоловок представлені рідкісним видом – комарівкою-довгоногою (*Bittacus italicus* Mull.), занесеною до Червоної книги України, регіональних Червоних книг (Pakhomov et al., 2011). На стадії імаго це хижак, який живиться внутрішніми органами комах, проколюючи їх покриви рострумом. Комарівка вистежує здобич на рослинах, утримуючись при цьому на субстраті за допомогою передніх і середніх ніг, а задні ноги слугують для захоплення жертви. Личинки цього виду – сапрофаги – мешкають у листяній підстилці. Останній раз цю рідкісну комаху ловили в 1960-х роках у лісовому масиві НПП «Гомільшанські ліси».

Верблюдки (Raphidioptera) у раціоні пташенят теж представлені лісовим видом *Rhaphidia flavipes* Stein. (верблюдка жовта), личинка якої нерідко зустрічається у гніздовій підстилці мухоловок. Личинки I віку живляться попелицями, пізніше нападають на личинок короїдів та інших стовбурових мешканців.

Досить бідно у кормовому раціоні пташенят мухоловки білошійої представлені перетинчастокрилі (Hymenoptera). Лише декілька паразитичних комах зареєстровано з Ichneumonidae, Braconidae, Aphidiidae (паразит попелиць), Chalcidoidea. Проте масовими видами раціону пташенят стали два види мурашок (Formicidae): *Lasius niger* L. та *L. alienus* Förster. Вони будують куполоподібні земляні гнізда, нерідко утворюють колонії, населення яких складають численні безкрилі «робочі» та крилаті особини (самці та самки), які періодично влаштовують роїння, після чого запліднені самки покидають гніздо та утворюють нову родину. Живляться ці види мурах дрібними комахами, а також солодкими виділеннями попелиць, яких вони охороняють і вигодовують. Ці особливості біології мурах використовує мухоловка білошійа, яка ловить їх під час роїння, а також скльовує на ґрунті чи на

трав'янистих рослинах. Тому ці два види мурах – постійне та надійне джерело корму пташенят.

Із ряду Двокрилі (Diptera) до консументів II та вищих порядків (зоофагів) належать деякі родини, у яких імаго та личинки мають хижий спосіб живлення – представники родин Товкунчики (Empididae) та Ктирі (Asilidae: *Dioctria*, *Choerades*, *Neoitamus*, *Machimus*). Личинки ктирів, які мешкають у ґрунті або трухлявій деревині, теж ведуть активний спосіб життя. Вони знищують личинок коваліків, чорнотілок, хрущів, хлібних жуків, вусачів, довгоносок тощо. Дзюрчалки (Syrphidae) полюють на попелиць та дрібну гусінь, тахіни (Tachinidae) паразитують на гусені метеликів, щитниках (Pentatomidae). Личинки бомбілід (Bombyliidae) паразитують на імаго саранових, диких бджіл. Личинки більшості видів Rhizophoridae паразитують на наземних мокрицях (Isopoda), інші – на яйцевих коконах павуків (*Melanophora* sp.). Із родини Calliphoridae паразитична муха *Pollenia rudis* Fabricius, яка розвивається у дощових червах, а зимує в дуплах дерев, у тому числі у покинутих гніздах птахів. Вона – один із перших весняних видів, які чекають виходу дощових червів на поверхню ґрунту. Із Diptera до гематофагів належать такі таксономічні групи як комарі (Culicidae) та гедзі (Tabanidae). Їх личинки – детритофаги розвиваються у водоймах. *Culex pipiens* L. – найзвичайніший вид цієї родини, який спеціалізується як кровосос на горобцеподібних птахів. Тому виникає дилема: до якої трофічної групи орнітоценозу варто віднести гедзів, самки яких є кровососами теплокровних тварин, – до гематофагів, детритофагів або хижаків, розвиток яких відбувається у водоймах?

Торкаючись кормової специфіки двокрилих у дорослій фазі, варто зазначити, що вони є мешканцями повітряного середовища, причому у значній більшості – споживачами нектару та пилку (зокрема, Syrphidae). Значення представників багатьох груп Diptera як запилювачів рослин (особливо плодкових) вельми велике. У цьому відношенні роль двокрилих може бути порівняна лише до ролі деяких перетинчастокрилих (Hymenoptera), наприклад, бджіл (Apoidea) (Shtakel'berg, 1969). Тому багатьох дорослих мух слід віднести до консументів I порядку – фітофагів, споживачів рослинної продукції (пилку та нектару).

Як ми вже зазначали, комахи ряду Diptera найрізноманітніші у трофічному відношенні. Вони належать не тільки до консументів I або II та вищих порядків, а і до редуцентної ланки, головним чином до некрофагів і сапрофагів (Sarcophagidae, Calliphoridae, Muscidae), які виконують у природі санітарну роль, утилізуючи трупи тварин. Тож не випадково вони зустрічаються у покинутих або розорених гніздах мухоловок. Детальніше проаналізуємо цю групу, характеризуючи фауну членистоногих гнізд мухоловки білошійої.

Сапрофаги (фітосапрофаги, некрофаги, копрофаги, кератофаги). Аналіз корму пташенят мухоловки білошійої та представників нідиольної фауни гніздової підстилки дозволив виявити комплекс видів редуцентного блоку консорції птахів. Залежно від трофічних зв'язків серед редуцентів виділяють: 1) сапрофагів і

детритофагів (міцетофагів); 2) некрофагів; 3) копрофагів, кератофагів (шкіроїдів).

Фітосапрофаги та детритофаги – споживачі мертвої органічної речовини рослинного походження. До них належать ківсяки (*Julidae*) із Chilopoda, мокриці (*Oniscoidea*) із Malacostraca. Із надкласу Hexapoda до сапрофагів слід віднести представників рядів Ногохвістки (*Collembola*), Сіноїди (*Psocoptera*), які мешкають у гніздовій підстилці птахів. За літературними даними, до сапрофагів належить сіноїд *Liposcelis divinatorius* (Mull.) – типовий мешканець пташиних гнізд.

Ряд Твердокрилі (*Coleoptera*) вважається одним із найбагатших на родини, роди та види, що належать до сапрофагів, які й заселяють дуплисті вікові дерева. Більшість їх виявлено у раціоні пташенят і гніздовій підстилці. Для прикладу назвемо декілька: *Lucanidae* (*Aesalus scarabaeoides* Pz.), *Scarabaeidae* (*Oryctes nasicornis* L.), *Ptinidae* (*Ptinus* sp.), *Elateridae* (*Melanotus rufipes* Hbst.), *Eucnemidae* (*Dirrhagus attenuatus* Malkl.), *Melandryidae* (*Dircaea quadriguttata* Pk.), *Alleculidae* (*Pseudocistela cerambyoides* (L.), *Prionichus ater* F.), *Lagriidae* (*Lagria hirta* L.), *Cerambycidae* (*Strangalina attenuate* L., *Stenocorus quercus* Götzt., *Acmeops collaris* L.). Характерна риса сапрофагів – їх домінування у клімаксових стиглих деревостанах. *Diptera* в кормі пташенят представлені такими сапрофагами: *Sciaridae*, *Lauxoniidae*, *Muscidae*, *Stratiomyidae* (найчастіше *Chloromyia*), деякі *Syrphidae* (наприклад, *Eristalis tenax* L.). Личинки останнього виду заселяють вигрібні ями та вважаються індикаторами забруднених водойм.

До сапрофагів і детритофагів слід умовно віднести комарів-дзвінців (*Chironomidae*), личинки яких населяють прісні водойми, живляться бактеріями, детритом, водоростями. Дорослі особини не живляться, їх ротовий апарат редукований. Живуть вони від декількох годин до 3–7 діб. У період льоту паруються, влаштовуючи своєрідний «весільний танок», під час якого їх відловлюють мухоловки та інші птахи. До детритофагів слід віднести представників ряду Волохокрильці (*Trichoptera*) родини *Phriganeidae*, личинки яких у водоймах живуть у стеблах очерету, живляться детритом і утворюють кормову базу бентосних риб. Імаго живе декілька діб і слугує кормом для птахів.

До копрофагів серед редуцентів слід віднести деяких представників родини Пластинчастовусі (*Scarabaeidae*) – *Onthophagus* spp., *Aphodius* spp., які були виявлені у гніздовій підстилці мухоловок. Із кератофагів треба назвати представників молей (*Tineidae*), личинки яких живляться гніздовою підстилкою.

Роль комахоїдних птахів у зниженні біомаси комах значно змінюється залежно від кількості птахів та чисельності комах (різних стадій їх розвитку). У середньому за рік у різних лісових екосистемах за дії птахів біомаса комах знижується на 9,4–22,8% (Bulakhov et al., 2015). Найефективніший вплив комахоїдних птахів на комах спостерігається в літній період. Проведені дослідження показали значну роль комахоїдних птахів у здійсненні біологічного контролю над розвитком багатьох видів членистоногих. У кормових пробах виявлено 2 828 екземплярів безхребетних, які належали до 290 таксонів із двох типів – Членистоногі (99,9%) та Молоски (0,1%). Основу кормового раціону пташенят

мухоловки білошиїї утворюють представники типу Членистоногі: 248 видів класу *Insecta* (83,3%), класів *Arachnida* (13,7%) та *Malacostraca* (2,0%) та надкласу *Mutiaropoda* (класи *Chilopoda* (0,1%) та *Diplopoda* (0,8%)). Найчисленніші – комахи (рис. 1), які розподілені між 128 родинами 15 рядів. Домінували представники рядів *Lepidoptera* (16 родин, 24,2%), *Hymenoptera* (12 родин, 23,3%) та *Coleoptera* (40 родин, 15,5%). Порівняльний аналіз видового складу комах у раціоні мухоловки білошиїї свідчить, що панівна роль належить зоофагам (110 видів, 45,0%) та фітофагам (82 види, 33,1%). 50 видів сапрофагів розподілені між фітосапрофагами (16,1%) та некрофагами (4,0%). Деякі представники комах мали невизначений статус (2,4%).

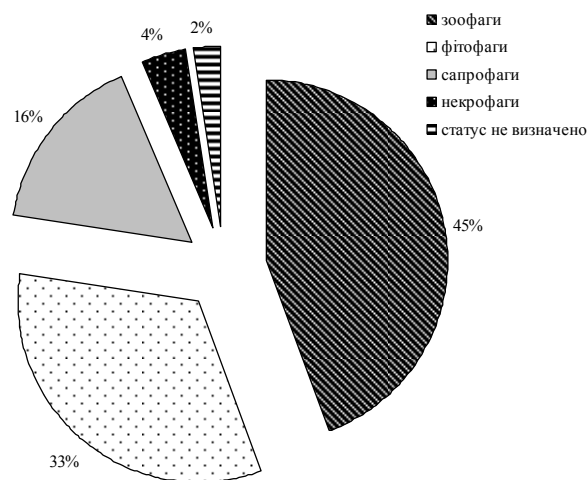


Рис. 1. Частка різних трофічних груп класу *Insecta* у кормових пробах мухоловки білошиїї

Характеристика фауни членистоногих гнізд мухоловки білошиїї

Беручи до уваги особливості трофоценотичних зв'язків членистоногих з ядром консорції мухоловки білошиїї (його утворює з одного боку птах – хазяїн гнізда, з іншого – безпосередньо саме гніздо як нежива частина консорції), розглянемо два аспекти трофоценотичних зв'язків названої консорції: 1) екологічні особливості постійних ектопаразитів мухоловки білошиїї з урахуванням наявних літературних даних; 2) особливості трофоценотичної структури гніздового населення членистоногих.

Екологічні особливості постійних ектопаразитів мухоловки білошиїї. Як уже зазначалось, ми виявили низку постійних ектопаразитичних видів мухоловки білошиїї, переважно у гніздових мікроценозах в умовах Північно-Східної України. Hexapoda включає: 1) ряд Пухоїди (*Mallophaga*), підряд *Amblicera*, родина *Laemobothriidae*, *Ricinus* sp.; 2) ряд Двокрилі *Diptera*, родина *Hippoboscidae*, *Ornithomyia avicularia* L.; 3) кровосисні личинки *Protocalliphora azurea chrysorrhoea* Mg., які вивелись із коконів у червні 2007 року після вильоту пташенят (Lezhenina et al., 2011); 4) ряд Блохи *Arhaniptera*, родина *Ceratophyllidae*, *Ceratophyllus* sp. Проведемо порівняльний аналіз паразитофауни на

мухоловці білошій, зокрема пухоїдів (Mallophaga) і кліщів (Acarina) із залученням літературних джерел (Balashov, 2009). Розглянемо матеріал у такій послідовності: Diptera, Aphaniptera, Mallophaga й Acarina.

Двокрилі: Hippoboscidae, мухи-кровососки. Найчисленнішим постійним ектопаразитом мухоловок нашого дослідження стала муха-кровососка пташина (*Ornithomya avicularia* L.), лялечки якої зустрічались майже в кожному гнізді. Нам навіть вдалося зареєструвати виліт дорослих мух після зимівлі у III декаді квітня (рис. 2). Дослідженнями В.А. Кривохатського та С.П. Нарчук

(Krivokhatskij and Narchuk, 2001) у заповіднику «Ліс на Ворсклі» встановлено, що імаго *O. avicularia* L. – кровососи, які не проявляють специфічності до хазяїв і паразитують не менше ніж на 25 видах птахів, віддаючи перевагу великим хижим і вороновим. Це звичайний транспалеарктичний вид, його неодноразово знаходили у гніздах найрізноманітніших птахів. Ці вчені вивели із гнізда канюка понад два десятки мух у період із 6 квітня по 15 травня. Численні пупарії виявлено в гніздовому матеріалі, приуроченому в основному до слабо спресованих країв лотка гнізда. Як мешканця гнізда цей вид віднесено до облігатних нідиколів.

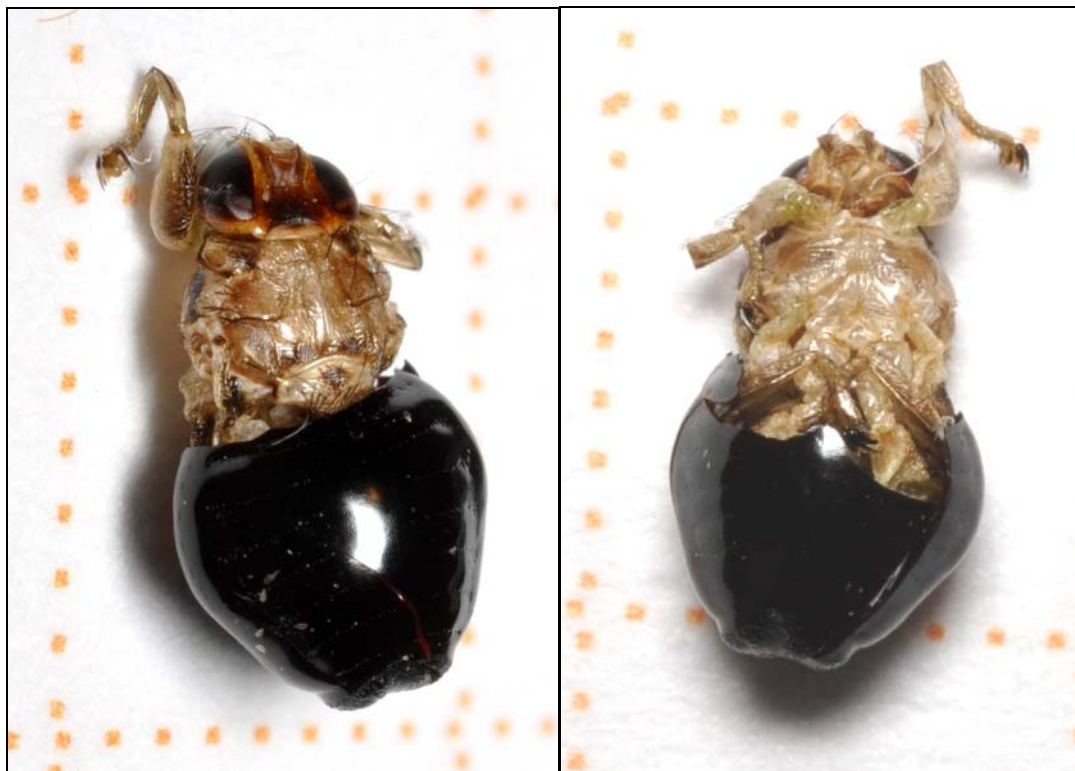


Рис. 2. *Ornithomya avicularia* L. виходить із пупарія (фото Т.Ю. Марковой)

Численні літературні джерела свідчать (Grunin, 1970; Prokofieva, 2000; Krivokhatskij and Narchuk, 2001), що до ектопаразитів із ряду Diptera належать також мухи родини Calliphoridae: *Protocalliphora* Hough. та *Trypocalliphora* Reus., які паразитують на пташенятах багатьох видів горобцеподібних (*Muscicapa striata* Pall., *Turdus philomelos* Brehm., *Phoenicurus proeniurus* L., *Anthus trivialis* L., *Anthus pratensis* L., *Sturnus vulgaris* L., *Delichon urbica* L., *Phylloscopus trochilus* L.). Ми неодноразово фіксували пусті лялечки Calliphoridae в гніздах мухоловки білошійої після зльоту пташенят, що свідчить про паразитизм на останніх протягом постембріогенезу. За дослідженнями В.А. Кривохатського та С.П. Нарчук (Krivokhatskij and Narchuk, 2001), близько 30 видів каліфорид відомі із гнізд птахів, з яких мухи родів *Protocalliphora* та *Trypocalliphora* є підшкірними паразитами пташенят, які належать до облігатних нідиколів. Личинки інших родів цієї родини – широкі сапрофаги. Зокрема, у штучних гніздівлях у випадках загибелі пташенят дослідники вивели з гнізд *Calliphora vicina* Rob – Dosv., яку віднесено до

факультативних нідиколів. Із цієї родини зібрано згадану вище *Pollenia rudis* F., личинки якої розвиваються в дощових червах. Автори відносять цей вид до випадкових нідиколів. До облігатних нідиколів віднесено *Carnus hemapterus* Nitsch., імаго якого – напівпаразит (муха живиться частинками шкіри, шкірними виділеннями та кров'ю птахів), який віддає перевагу багаторічним закритим гніздам у дуплах, печерах і в кронах дерев. За даними В.П. Ільчук (І'chuk, 2012), спостерігалися випадки загибелі пташенят у гніздах шпаків (*Sturnus vulgaris* L.), сови вухатої (*Asio otus* L.), зеленька (*Carduelis chloris* L.), сорокопуда жулана (*Lanius collurio* L.) від нападів кровосисних мошок родини Simuliidae та мурах. Пташенята гинуть від кровосисних мошок у пік активності імаго цих комах. Причина загибелі пташенят у гніздах від нападу мурах – невдале обрання птахами місця для гнізда, коли воно розташоване невисоко при стовбурі дерева, по якому проходять мурашині стежки.

Блохи (Aphaniptera) – дрібні кровосисні комахи, паразити теплокровних тварин. Тіло сплюснуте з боків,

ротовий апарат імаго колучо-сисний, крила відсутні, задні ноги стрибального типу. Личинки безногі, червоподібні, їх ротовий апарат гризучий. Личинки мешкають у гніздовій підстилці, живляться детритом рослинного та тваринного походження (сапрофаги). Лялечка вільна, у коконі (Skalon, 1970). Ми виявили один вид – *Ceratophyllus sp.* у гнізді мухоловки білошиї.

Світова фауна бліх налічує 2 059 видів, із яких 1 835 виявлено на 1 606 видах ссавців і 214 видів – на 543 видах птахів (Medvedev, 1997). Тобто на птахів мешкає удесятеро менше видів, ніж на ссавцях (10,4%). З Arhaniprtera на горобцеподібних (265 видів птахів) виявлено 136 видів бліх (63,6%), з яких 69 специфічні чи живляться в основному на птахів. На ряд Passeriformes припадає 42 види бліх (62,7%). Тобто на Passeriformes припадає понад половину бліх загальної кількості їх видів, виявлених на птахів світової фауни.

У родині бліх Ceratophyllidae найтісніші зв'язки з горобцеподібними мають представники роду *Ceratophilus*, серед яких 39 видів є їх паразитами. 10 видів цього роду – постійні паразити більше ніж одного виду птахів. *C. gallinae* Schrank відзначені як один із основних паразитів 79 видів птахів із 21 родини горобцеподібних, *C. fringillae* Walker живляться кров'ю на 39 видах птахів (Medvedev, 1997). Ці два види бліх – найвірогідніші види, які паразитують на птахів родини Мухоловкові (Muscicapidae), на якій оселяється 6 видів бліх із родини Ceratophyllidae. Із них три види специфічні. *C. gallinae* – найпоширеніший вид у Євразії, завезений у Північну Америку, заселяє курники, гнізда горобців, шпаків та

інших птахів, які гніздяться у закритих місцях (дупла, під дахами тощо). *C. fringillae* поширений в Україні на півдні Криму, на Кавказі, у Казахстані, Середній Азії. Він заселяє гнізда дрібних птахів. Морфологічні розпізнавальні ознаки не досить виразні. Наприклад, у *C. gallinae* на зовнішній поверхні другого членика середніх лапок у базальній його частині є щетинки, тоді як у близького виду *C. fringillae* таких щетинок немає. Тому для точної діагностики слід звертатися до досвідчених фахівців у галузі систематики бліх.

Пухойди (Mallophaga). У гнізді мухоловки білошиї, зареєстровано *Ricinus sp.* із родини Laemobothriidae – постійного ектопаразита горобцеподібних птахів. Із близької родини Menopodidae зафіксовано чотири роди: *Menacanthus*, *Mirsidea*, *Machaerileamus*, *Coplocephalum*, які паразитують на Passeriformes. Враховуючи недостатнє вивчення світової фауни та господарське поширення пухойдів (на птахів знайдено близько 2 200 видів та близько 300 видів – на ссавцях) (Blagoveshhenskij, 1964), ми проаналізували таксономічні особливості пухойдів Європейської частини СНД, їх приуроченість до ссавців і птахів, у тому числі горобцеподібних (табл.). Пухойди (Mallophaga) у таксономічному відношенні об'єднують три родини підряду Amblicera (Menoponidae, Laemobothriidae, Gyropidae) і дві родини підряду Ischnocera (Phyllopteridae, Trichodectidae), які в сукупності охоплюють 83 роди. З них 75 родів належать до ектопаразитів птахів (90,4%), 8 – ссавців (9,6%). Тобто панівне положення серед Mallophaga належить паразитам птахів. На горобцеподібних припадає 9 родів пухойдів (12,0%).

Таблиця

Різноманіття пухойдів, які паразитують на птахів та ссавцях (Blagoveshhenskij, 1964)

Підряд	Родини Mallophaga	Усього родів	Паразити		Родини паразитів, які мешкають на Passeriformes
			птахів (у тому числі на Passeriformes)	ссавців	
Amblicera	Menoponidae	26	25 (4)	1	<i>Menacanthus, Machaerileamus, Mirsidea, Coplocephalum</i>
	Laemobothriidae	3	3 (1)	–	<i>Ricinus</i>
	Gyropidae	3	–	3	–
Ischnocera	Phyllopteridae	47	47 (4)	–	–
	Trichodectidae	4	–	4	<i>Bruelia, Phyllopteras, Penenirmus, Sturnidoecus</i>
Усього		83	75 (9)	8	–

За літературними джерелами (Blagoveshhenskij, 1964; Balashov, 2009), багатьом постійним ектопаразитам притаманна кератофагія. Серед Mallophaga частинки шкіри, пір'я та волосся поїдає більшість видів Ischnocera та невелика частина видів Amblicera, які мають змішану дієту з часток пір'я, шкіри та крові. До ектопаразитів, що живуть у середині стрижня та колодочки пір'я, належать так звані пухойди стрижня пера із родини Menoponidae підряду Amblicera.

Ю.С. Балашов (Balashov, 2009), досліджуючи особливості міжвидової конкуренції постійних ектопаразитів, зазначає, що у пухойдів родів *Ricinus* і *Phyllopterus* у випадку паразитування на птахів одного виду межі місця мешкання значно ширші, ніж у разі паразитування особин двох видів. Серед пухойдів види підряду Amblicera володіють високою рухливістю та можуть заселяти майже все тіло птахів. Вони слабко прив'язані до відповідних його частин. Види підряду Ischnocera, навпаки, малорухливі та звичайно заселяють

на тілі птахів родоспецифічні або видоспецифічні місця мешкання. Характеристика мешкання та живлення пухойдів на птахів досить детально доповнив Ю.С. Балашов описом спостережень відносно кліщів, які заселяють три мікробіоти: 1) поверхню шкіри, 2) пухове пір'я, 3) колодочку та стрижень пір'я. Більшість видів пухойдів виживають поза тілом хазяїна не більше декількох годин, рідше – доби. У постійних ектопаразитів, що розмножуються на тілі птахів, розселення відбувається під час механічних контактів між хазяями, рідше – міграцією із зовнішнього середовища або шляхом форезії. Головний спосіб розселення постійних ектопаразитів – перехід від батьків до нащадків. Прикладом може слугувати зараження пташенят пухойдами та пір'яними кліщами після вилуплення з яєць. Розселення ектопаразитів птахів спостерігається під час спільних «пилових ванн», у випадку життя у змішаних зграях або у загальних гніздових колоніях, через покинуті гнізда. Форезія поширена у кліщів родини Epidermoptidae,

самки яких чіпляються до пухоїдів та кровососок, які мешкають у пір'ї птахів.

Кліщі (Acarina). Важливий компонент і найбільший за кількістю видів ектопаразитів птахів родини мухоловкових – клас Кліщі (*Acarina*). За даними Ю.С. Балашова (Balashov, 2009), на хребетних тваринах паразитує понад 9 000 постійних ектопаразитів із комах (*Hexapoda*) і кліщів (*Acarina*). Варто нагадати, що більшу частину із 2 400 видів 38 родин астигматних кліщів охоплює лише один ряд *Astigmata*, які мешкають на тілі птахів, і об'єднує їх у велику екологічну групу пір'яних кліщів (*Analgida*). Серед *Acarina* постійними ектопаразитами є три систематичні групи: астигматні кліщі (когорти *Psoroptilidae*), простигматні кліщі (*Prostigmata*) надродин *Myobioidea*, *Cloacaroidea*, *Cheyletoidea* та гамазові кліщі (*Gamasoidea*). Для цих груп членистоногих організм хазяїна слугує місцем мешкання та джерелом корму впродовж усього життєвого циклу. Пір'яні кліщі залежно від особливостей мікробіотопів тіла птаха, які вони заселяють, утворюють декілька морфоекологічних типів (поверхня шкіри, пухове та контурне пір'я). На поверхні шкіри мешкають види епідермоптоїдного комплексу (родини *Dermationidae*, *Epidermoptidae* та *Knemidocoptidae*). Пухове пір'я заселяють види родин *Analgidae*, *Psoroptoidea* та *Xololigidae*. Ноги цих кліщів довгі, озброєні спеціальними структурами для утримання та пересування у пухкому шарі переплетених борідок пухових пір'їн. Кліщі колодочок птахів – обширне екологічне угруповання. Вони мешкають у середині стрижня та колодочки пір'я. Кліщі живляться роговими частинками пір'я, а також лімфою, кров'ю, що виділяється із пір'яних фолікул під час прогризання стінок стрижня. Серед *Prostigmata* у колодочках пера мешкають усі види родини *Syringophilidae*. Подібний тип паразитизму поширений і серед *Astigmata* (родини *Dermoglyphidae*, *Laminosioptidae*, *Ascouracaridae*, *Ptyssalgidae*). Отже, найбільша кількість видів кліщів представлена мешканцями махових, стернових і покривних пер крила та хвоста. Для цих кліщів характерний комплекс досконалих морфологічних адаптацій, для утримання на борідках пера під час аеродинамічних навантажень. Для багатьох видів цієї групи характерне чітке приурочення не тільки для відповідних груп пір'їн, а і до відповідних зон опахала пера, а також пристосування до характерних для цих видів мікростацій. Отже, чим різноманітніша будова пера одного крила, тим більше видів і родів пір'яних кліщів можна на них зустріти.

Характеризуючи постійних ектопаразитів, Ю.С. Балашов (Balashov, 2009) виділяє класичні атрибути паразитизму, найхарактерніші для постійних ектопаразитів: часте вживання невеликих порцій корму, помірна або мала плодовитість, короткі строки розвитку одного покоління, мала індивідуальна тривалість життя, неспроможність до тривалого голодування.

Екологічні особливості населення членистоногих у гніздах мухоловки білошійої

Порівняльний аналіз безхребетних тварин, виявлених у гніздах мухоловок, свідчить, що усього визначено 293 таксони типів *Mollusca* та *Arthropoda*, серед яких домінують комахи. У трофоценотичному аспекті видовий склад безхребетних тварин представлений фіто-

фагами (консументами I порядку), зоофагами (консументами II та вищих порядків) та сапрофагами (редуцентами), які просторово та функціонально утворюють навколо гнізда та його хазяїна дискретну біоценотичну структуру – консорцію. Остання не має власного продуцента та належать до вищезазначених складових гетеротрофної консорції, в яких мухоловка білошійа виступає детермінантом, утворюючи трофічні та топічні консорції. Тваринне населення гнізд птахів у науковій літературі іменується терміном «нідиколи». Існуючі класифікації нідиколів побудовані на таких ознаках як тип стосунків між хазяїном і мешканцями гнізда, тип живлення імаго та личинок, топічна приуроченість різних стадій розвитку до подвійного ядра консорції (гнізда чи тіла хазяїна), умови цієї приуроченості (живлення, розмноження, виживання, діапауза), ступінь обов'язковості (облігатності), трофічних і топічних зв'язків, їх важливість у загальній життєвій стратегії виду.

Класифікації нідиколів є результатом поєднання зв'язків членистоногих із живою та неживою частинами консорції (Krivokhatskij and Narchuk, 2001). За характером зв'язків із ядром консорції (його утворює птах-хазяїн та гніздо як нежива частина консорції) можна поділити на три групи за двома ознаками:

1) консорти, трофічно пов'язані з хазяїном (облігатні) нідиколи – паразити та напівпаразити, які факультативно живляться кров'ю хазяїна;

2) консорти, які трофічно або топічно пов'язані із субстратом гнізда: а) сапрофаги на личинковій стадії розвитку, що використовують для живлення скупчення рослинного детриту та органіки тваринного походження з мікрофлорою, що на них розвивається (всі сапрофітні види із субстрату гнізда, включаючи копро-, некро-, детрито- та міцетофагів); б) дорослі комахи або їх личинки, які використовують гнізда як притулок, у тому числі для зимівлі;

3) консорти, які топічно пов'язані з гніздом, а трофічно – з іншими консортами: а) паразити консортів – інших мешканців гнізда; б) неспецифічні хижаки мешканців гнізда.

Серед членистоногих за ступенем трофічних і топічних зв'язків із гніздами птахів виділяють облігатні, факультативні, випадкові нідиколи та чужі (непричетні) для гнізд види (Krivokhatskij and Narchuk, 2001). До облігатних нідиколів належать мешканці гнізда, які не можуть вижити поза гніздом чи поза хазяїном, хоча б на одній із стадій розвитку. Серед них є не тільки паразитичні форми (наведені у цьому розділі), а і сапрофаги, пов'язані із субстратом і паразитоїдами інших нідиколів. Факультативні нідиколи – ті, які можуть використати для нормального життя крім гнізд також інші помешкання. Випадкові нідиколи – види, які можуть проводити частину життєвого циклу в гніздах, але віддають перевагу іншим помешканням. До чужих (непричетних) для гнізд належать ті, які опинилися у гніздах випадково.

Аналізуючи видовий склад членистоногих раціону пташенят і населення гнізд мухоловок, ми виявили комплекс видів, яких складно віднести до однієї трофоценотичної групи: вони одночасно потрапляють до раціону птахів, і в той же час є нідиколами – мешканцями їх гнізд. Це насамперед види, які уособлюють ознаки багатьох трофічних груп, які за термінологією

асканійських ентомологів (Khomenko et al., 1988) віднесені до мікрофагів (мають широкий діапазон кормових зв'язків). Це, насамперед, представник ряду Blattoptera тараган лапландський (*Ectobius lapponicus* L.) – постійний мешканець гнізда, зимує на стадії оотеки в листяній підстилці та належить до факультативних нідиноків. Вид характерний для стиглих листяних лісів, зустрічається також у раціоні мухоловок. Представник ряду Dermaptera щипавка звичайна (*Forficula auricularia* L.) – всеїдний вид (сапрофаг, некрофаг, фітофаг). Типовий представник гніздової підстилки, ще один лісовий вид ряду Raphidioptera, який належить до факультативних нідиноків – верблюдка жовта (*Raphidia flavipes* Stein.), зустрічається досить часто як у гніздах мухоловок, так і в кормовому раціоні пташенят (як личинка і як імаго).

Важливу роль у функціональній структурі лісових екосистем відіграють фітосапрофаги та некрофаги. Вони можуть слугувати індикаторами сукцесійних процесів у гніздовій фауні членистоногих, а також у цілому в лісових біогеоценозах. До них належать із ряду Diptera родини Sarcophagidae, Calliphoridae та Muscidae, личинки яких живляться рештками корму пташенят. Вони першими прилітають на запах «мертв'ячини», відкладають яйця, і вже через два тижні утворюється нове покоління мух. На пташенятах відкладають яйця паразитичні каліфориди *Protocalliphora* та *Trypocaliphora* – підшкірні паразити. Також прилітають мухи кровососки *Ornithomyia avicularia* L. – один із масових облігатних нідиноків, які відкладають лялечки у гніздову підстилку по одній особині через певний інтервал часу. На загинувших пташенятах оселяються Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae, а також жуки-мертвотвіди Silphidae – представники роду *Necrophorus*, личинки *Xylodrepa quadripunctata* L. (імаго цього жука полюють на волохату гусінь). Пізніше трупи пташенят відвідують трокси (*Trox scaber* L.), жуки-пістрянки (*Necrobia violacea* L.), копрофаги *Aphodius* sp., *Syritta pipiens* L., а за ними – жуки-шкіроїди (*Dermestes*, *Anthrenus*), метлики-кератофаги (Tineidae). Після заселення мух прилітають деякі стафіліни роду *Aleochara*, які паразитують у коконах мух. Постійним представником пташиних гнізд є жук-карапузик (*Gnathoncus buyssoni* Auzat), який серед зоофагів у функціональній структурі гнізда заселяє власну екологічну нішу. Особливості його біології вимагають додаткового дослідження. Цілоком можливо, що цей жук полює на дрібних комах, а можливо і на численних кліщів, які також заселяють гнізда птахів. Під час вигодовування пташенят на них паразитують блохи (*Ceratophyllus*), пухоїди (*Ricinus*), мухи-кровососки (*Ornithomyia avicularia* L.) – представники консументів III порядку. Личинки бліх розвиваються в листяній підстилці, живляться як сапрофаги детритом рослинного та тваринного походження, де й завершують свій цикл розвитку. Лялечки (пупарії) кровососки зимують у гнізді, а навесні, після прильоту мухоловок, дорослі кровососки, які вийшли із пупаріїв, легко знаходять свою жертву.

Таксономічний аналіз комах, які заселяють гнізда мухоловки білошиї, свідчить, що домінують твердокрилі – 30,8% (n = 3 355), двокрилі – 27,8% та лускокрилі – 18,6%. У трофоценотичній структурі (рис. 3) населення Нехарода (278 видів) перше місце посідають зоофаги (127 видів,

45,0%), включаючи паразитів, а також таких гематофагів як Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera. На другому місці фітофаги (78 видів, 28,0%), за ними слідують сапрофаги (75 видів, 27,0%). Останні, у свою чергу, представлені фітосапрофагами та детритофагами (48 видів, 17,5%), а також некрофагами (27 видів, 9,5%).

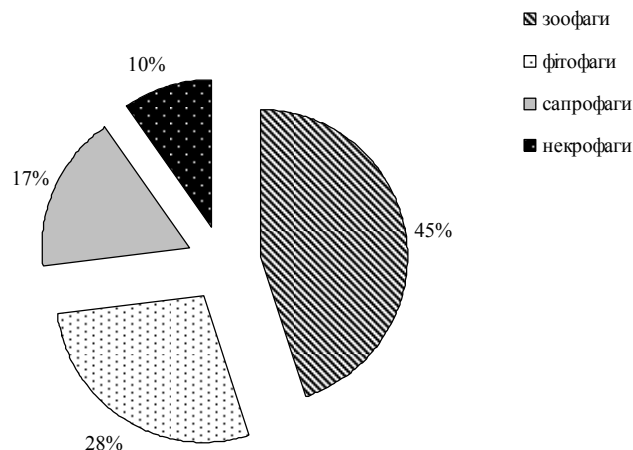


Рис. 3. Частка різних трофічних груп комах у трофоценотичній структурі гнізд мухоловки білошиї

Варто звернути увагу на відносно високу чисельність зоофагів (45,0%), фітосапрофагів і детритофагів (17,5%), що характерно для клімаксових і стиглих біоценозів. Більшість сапрофагів розвивається у трухлявій деревині вікових дерев. Висока чисельність деяких фітофагів, таких як попелиці (Aphididae), та зоофагів, зокрема, мурашок роду *Lasius* (*L. niger*, *L. alienus*) нівелюється численними зоофагами, у тому числі птахами, тому спалаху названих видів не спостерігається. Крім цього вони – надійне та постійне джерело кормів мухоловок та інших горобцеподібних птахів. Завдяки видовому різноманіттю членистоногих (насамперед, комах) у подібних лісових біогеоценозах ми не спостерігали, принаймні за останні 50 років, випадків масового розмноження окремих видів комах, оскільки між співчленами лісового біоценозу існує певна динамічна рівновага у трофічному ланцюзі клімаксового біогеоценозу. Навіть у травні – червні 1975 року, під час розмноження лучного метелика (*Loxostege sticticalis* L.) Гомільшанський лісовий масив «кустостав» від навали цього виду. За даними В.Л. Булахова зі співавторами (Bulakhov et al., 2015), за рік горобцеподібні птахи вилучають у різних лісових екосистемах 61,9–195,4 кг/га біомаси. Вилучення обсягів біомаси зоокомпонентами має велике значення у формуванні гомеостатичного стану екосистем і значною мірою є показником кругообігу речовин і енергетичного балансу. Птахи беруть участь не лише у створенні механізмів екологічної стійкості, а і в оптимізації довкілля.

Висновки

Мухоловка білошия як компонент лісового біогеоценозу належить до консументного ядра II і вищих

порядків, що утворює складну трофоценотичну систему, де в основі кормових зв'язків її пташенят зареєстровано 290 таксонів безхребетних із двох типів: Arthropoda (99,9%, із переважанням 248 видів Hexapoda – 83,3%) та Mollusca (0,1%). Численні комахи розподілені за 15 рядами, домінують представники ряду Lepidoptera (16 родин, 24,2%), Hymenoptera (12 родин, 23,3%) та Coleoptera (40 родин, 15,5%). Порівняльний аналіз комах у раціоні мухоловки білошиї свідчить, що панівне положення належить зоофагам (110 видів, 45%) та фітофагам (82 види, 33,1%). 50 видів сапрофагів розподілені на фітосапрофагів (16,1%) та некрофагів (4,0%). Деякі представники комах мали невизначений статус (2,4%).

У видовому складі членистоногих – мешканців гнізда головним детермінантом виступають мухоловки – консументи II порядку, а паразити пташенят мухоловок (пухоїди, мухи-кровососки, блохи, кліщі) є консумен-тами III порядку, які взаємодіють із нідицями різного рангу (облігатні, факультативні, випадкові, чужинці тощо) – представниками консументної та редуцентної ланок гніздового біоценозу. Гнізда птахів як гетеротрофні консорції є місцем існування безхребетних 293 таксонів, які належать до членистоногих надкласу Hexapoda, класів Arachnida, Malacostraca та надкласу Mugiapoda, інколи Mollusca. У трофоценотичній структурі населення гнізд мухоловки білошиї переважають представники Hexapoda (278 видів), де перше місце посідають зоофаги 127 видів (45%), включаючи паразитів (у тому числі гематофагів – Culicidae, Tabanidae, Mallophaga, Hippoboscidae, Aphaniptera). На другому місці – фітофаги (78 видів, 28%), на третьому – сапрофаги (75 видів, 27%). Останні, у свою чергу, представлені фітосапрофагами та детритофагами (48 видів, 17,5%) та некрофагами (27 видів, 9,5%).

Бібліографічні посилання

Alonso, A., Garrido, J., 2009. Arthropods in shag (*Phalacrocorax aristotelis*) nest from the National Park of the Atlantic Islands (NW Spain): Occurrence and abundance at different breeding phases. *Vie Milieu* 59(1), 59–68.

Balashov, J.S., 2009. *Ekologicheskie osobennosti postojannyh jektoparazitov* [Ecological features of permanent ectoparasites]. *Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN* 313(3), 241–248 (in Russian).

Beklemishev, V.N., 1951. O klassifikacii biogeocenologicheskikh (simfiziologicheskikh) svyazej [On the classification of biogeocenological (simphysiological) connection]. *Byulleten MOIP* 55(5), 3–30 (in Russian).

Blagoveshenskij, D.I., 1964. Otryad Mallophaga – Pukhoedy. Nizhnie drevnekrylye, s nepolnym prevrashheniem [The detachment Mallophaga – bird lice. Lowest ancient wing, with incomplete metamorphosis]. In: Bej-Bienko G.Y. (ed.). *Opredelitel' Nasekomykh Evropejskoj Chasti SSSR*. Nauka, Moscow 1, 309–323 (in Russian).

Błoszyk, J., Bajerlein, D., Gwiazdowicz, D.J., Halliday, R.B., Dylewska, M., 2006. Uropodine mite communities (Acari: Mesostigmata) in birds' nests in Poland. *Belg. J. Zool.* 136(2), 145–153.

Bobyliov, Y.P., Brygadyrenko, V.V., Bulakhov, V.L., Gaichenko, V.A., Gasso, V.Y., Didukh, Y.P., Ivashov, A.V., Kucheriavyi, V.P., Maliovanyi, M.S., Mytsyk, L.P., Pakho-

mov, O.Y., Tsaryk, I.V., Shabanov, D.A., 2014. *Ekologija* [Ecology]. Folio, Kharkiv (in Ukrainian).

Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2008. *Biologichne riznomanityta Ukrainy. Dnipropetrovska oblast'. Ptahy: Negorobcepodibni (Aves: Non-Passeriformes)* [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Non-Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Bulakhov, V.L., Gubkin, A.A., Ponomarenko, O.L., Pakhomov, O.Y., 2015. *Biologichne riznomanityta Ukrainy. Dnipropetrovska oblast'. Ptahy: Gorobcepodibni (Aves: Passeriformes)* [Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Aves: Passeriformes]. Dnipropetrovsk Univ. Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).

Bulakhov, V.L., Emel'janov, I.G., Pakhomov, O.Y., 2003. *Bio-ravnoobrazie kak funkcional'naja osnova jekosistem* [Biodiversity as functional basis of ecosystems]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.* 11(1), 3–8.

Cantarero, A., López-Arrabé, J., Redondo, A.J., Moreno, J., 2013. Behavioural responses to ectoparasites in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* an experimental study. *J. Avian Biol.* 44, 591–599.

Coslovsky, M., Richner, H., 2012. An experimental test of predator-parasite interaction in a passerine bird. *Oikos* 121, 1691–1701.

de Long, M.E., Fokkema, R.W., Ubels, R., van der Velde, M., Tinbergen, J.M., 2014. No evidence for long-term effects of reproductive effort on parasite prevalence in great tits *Parus major*. *J. Avian Biol.* 45, 179–186.

Dorohova, G.I., Martynova, O.M., 1987. *Nadotryad Mecopteroidea Otryad Mecoptera – Skorpiyonovye muhi. Bol'shekrulye, verbylyudki, setchatokrylye, skorpiyonovye muhi, ruchejniki* [Megaloptera, Raphidioptera, Neuroptera, Mecoptera, Trichoptera]. In: Medvedev, G.S. (ed.), *Opredelitel' Nasekomykh Evropejskoj Chasti SSSR*. Nauka, Leningrad, 6, 97–106 (in Russian).

Efremova, G.A., 2005. *Rol' ptic v perenose vzbuditelej transmissivnyh virusnyh infekcij i krovososushhikh chlenistonogih v uslovijah estestvennyh biocenozov i urbolandshaftov Belarusii* [The role of birds in the transfer of pathogens transmissible viral infections and blood-sucking arthropods in terms of natural biocenosis and urbolandscape in Belarus]. *Materials of the Third International conference «Biodiversity and the role of zoocenoses in natural and anthropogenic ecosystems»*. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk, 334–336 (in Ukrainian).

Golubev, M.A., 2000. *Ekosystemologija* [Ecosystemology]. Polli, L'viv (in Ukrainian).

Gramma, V.N., Chaplygina, A.B., Bondarets, D.I., 2015. A new rare species, the iss *Issus muscaeformis* Schrank in the National Nature Park “Homilshanski Forests” (Kharkiv region, Ukraine). *Vestn. Zool.* 49(2), in press.

Grunin, K.Y., 1970. *Sem. Hippoboscidae – krovososki; Sem. Calliphoridae – kaliforidy* [Family Hippoboscidae. Family Calliphoridae]. In: Bej-Bienko, G.Y. (ed.) *Opredelitel' Evropejskoj Chasti SSSR*. Nauka, Moscow 5(2), 596–601, 607–624 (in Russian).

Gusan, G.Z., 1984. *Biologiya razmnozheniya mukholovki-beloshejki i pitanie ee pntsovs v dubnyakakh* [Biology of reproduction collared flycatcher and nutrition her nestling in oak forests]. *Priroda Zapovidnyka «Kodry»*. Shtiintsa, Kishinev (in Russian).

Homenko, V.N., Petrusenko, A.A., Zhezherin, I.V., 1988. *Sostav pochvenno-podstilochnoj mezofauny Askanijskoj celinnoj stepi* [The composition of the soil-litter mesofauna of Askania-Nova virgin steppe]. Kiev (in Russian).

Il'chuk, V.P., 2012. *Pro vypadky zagybeli nagnizdnyh ptashenjat vid napadiv komah* [About the instances deaths of nestlings in nests from the attacks of insects]. *Troglodytes. Proceed-*

- ings of the West Ukrainian Ornithological Society, 127–128 (in Ukrainian).
- Ivanov, A.E., 2005. Pitanie ptentsov mukholovki-beloshejki *Ficedula albicollis* i mukholovki-pestrushki *F. hypoleuca* v usloviyakh simbiotopii [The nutrition of nestlings collared flycatcher *Ficedula albicollis* and Pied flycatcher *F. hypoleuca* in the conditions of simbiotopes]. The Russian Journal of Ornithology 14, 418–421 (in Russian).
- Kirichenko, A.N., 1951. Nastoyashhie poluzhestkokrylye Evropejskoj chasti SSSR (Hemiptera). Opredelitel' i bibliografiya [The Hemiptera in the European Part of the USSR. Key and bibliography]. AN SSSR, Moscow (in Russian).
- Klimchuk, O.O., 2012. Sezonnii zminy konsortyvnyh zv'jazkiv ptahiv u lisah Central'nogo Polissja [Seasonal changes in consortive relationships of birds in the forests of Central Polissya]. Avtoreferat of dissertation. Kyi'v (in Ukrainian).
- Krivokhatskij, V.A., Narchuk, E.P., 2001. Dvukrylye (Diptera) – obitateli gnezd ptits v zapovednike «Les na Vorskle» (Belgorodskaya oblast') [The Diptera (Diptera) are the inhabitants of the nests of birds in the reserve «Forest on the Vorskla» (Belgorod region)]. Entomol. Obozr. 80(2), 383–397 (in Russian).
- Lezhenina, I.P., Gramma, V.N., Savinskaja, N.A., Chaplygina, A.B., 2009. Chlenistonogie v gnezdah muholovki-beloshejki v nagornoj dubrave (Har'kovskaja oblast') [The arthropods in nests of collared-flucatcher in the upland oak forest (Kharkiv region)]. Nauchnye Vedomosti Belgorodskogo Gosudarstvennogo Universiteta 58(8), 95–100 (in Russian).
- Lezhenina, I.P., Gramma, V.N., Savinskaya, N.A., Chaplygina, A.B., 2011. Pishhevoj ratsion ptentsov mukholovki-beloshejki (*Ficedula albicollis* (Temminck, 1815)) v nagornoj dubrave Khar'kovskoj oblasti [Food ration of nestlings of *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) in the plane oak forests in Kharkiv region]. Kharkov Entomological Society Gazette 19(1), 39–46 (in Russian).
- Lundyshch, D.S., 2011. Zhestkokrylye nasekomye v konsorcii gnezd ptic Predpolesskoj i Polesskoj provincii Belarussii [The Coleoptera insects in the consortium bird nests in front of Polissya and Polissyan provinces of Belarus]. Avtoreferat of dissertation. Minsk (in Russian).
- L'vov, D.K., Il'ichev, V.D., 1979. Migratsii ptic i perenos vozbuditelej infektsii [Migration of birds and transfer of infectious agents]. Nauka, Moscow (in Russian).
- Mal'chevskij, A.S., Kadochnikov, A.S., 1953. Metodika prizhiznennogo izucheniya pitaniya gnezdovykh ptentsov nasekomoyadnykh ptits. Zool. Zh. 32(2), 227–282 (in Russian).
- Marochkina, E.A., Baranovskij, A.V., Chel'tsov, N.V., Hlebosolov, E.I., Anan'eva, S.I., Chel'tsova, O.A., Lobov, I.V., Babkina, N.G., 2006. Mehanizmy ekologicheskoi segregacii treh sovместno obitajushchih vidov muholovok – muholovki pestrushki *Ficedula hypoleuca*, seroj mukholovki *Muscicapa striata* i maloj mukholovki *Ficedula parva*. The Russian Journal of Ornithology 15(323), 611–630 (in Russian).
- Matyukhin, A.V., 2004. Ehktoparazity i simbioticheskie mikroarthropody ptic v usloviyah megapolis [The ectoparasites and the symbiotic microarthropods of birds in the conditions of megapolis]. Avtoreferat of dissertation. Moscow (in Russian).
- Medvedev, S.G., 1997. Parazito-khozyainnye svyazi semejstva bloh (Siphonaptera) [Host-parasite relation of the family of fleas (Siphonaptera)]. Entomol. Obozr. 76(2), 318–337 (in Russian).
- Medvedev, S.I., 1964. O sezonnykh aspektakh ehntomofauny tipchakovo-kovyl'noj stepi yuga Ukrainy. Voprosy Genetiki i Zoologii. Izd-vo KHGU, Kharkov, 79–81 (in Russian).
- Meleshchuk, L.L., Fedoryak, M.M., 2013. Pavuky (Araneae) u skladi nidikol'noi' fauny dendrofil'nyh ptahiv Karpats'kogo regionu Ukrainy [The spiders (Araneae) in the composition of fauna nidikol dendrophilous birds of the Carpathian region of Ukraine]. Berkut 22(2), 151–160 (in Ukrainian).
- Pakhomov, O.Y., Brygadyrenko, V.V., 2005. Koncepcija systemy zahodiv z ohorony navkolyshn'ogo pryrodnoho sere-dovyshha Dnipropetrovskoi' oblasti na 2005–2015 roky [Concept of system for actions on environment protection in Dnipropetrovsk region for 2005–2015]. Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol. 13(1), 213–225.
- Pakhomov, O.Y., Gasso, V.Y., Goloborodko, K.K., Poljakov, M.V., Grycan, Y.I., Bulakhov, V.L., Brygadyrenko, V.V., Kljuchko, Z.F., Mezherin, S.V., Novicky, R.O., Pysanec, Y.M., Pljushh, I.G., Ponomarenko, O.L., Puchkov, O.V., Radchenko, V.G., 2011. Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. Tvarynnyj svit [The red book of Dnipropetrovsk region. Animals]. New Print, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Polchaninova, N.Y., Prisada, I.A., 1994. Pauki v pishhevom ratsione ptentsov mukholovki-beloshejki v nagornykh dubravakh Khar'kovskoj oblasti [The spiders in the diet of nestlings collared flucatcher in upland oak forests of the Kharkiv region]. Kharkov Entomological Society Gazette 2 (1), 46–149 (in Russian).
- Ponomarenko, O.L., 2004. Konsortyvni zv'jazky ptahiv u dibrovah stepovogo Prydniprov'ja jak faktor stikjosti lisovyh ekosystem [The consortive relationships of birds in the woods steppe Dnieper as a factor of stability of forest ecosystems]. The dissertation. DNU, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Proctor, H., Owens, I., 2000. Mites and birds: Diversity, parasitism and coevolution. Trends Ecol. Evol. 15, 358–364.
- Prokofeva, I.V., 2000. Sluchai obnaruzhenija krovososushchih nasekomyh i kleshej u ptic vo vremja gnezdovaniya v Leningradskoj oblasti [Detection events of bloodsucking insects and mites in birds during nesting in the Leningrad region]. The Russian Journal of Ornithology 104, 12–17 (in Russian).
- Romantsev, N.S., Korablev, A.M., Chemysheko, A.V., 1985. K izucheniyu troficheskikh svyazej chlenistonogikh, nasel'yayushchih gnezda duplognezdnnykh ptits [To studying the trophic relations of arthropods inhabiting of nest hole-nesting birds]. Voprosy Stepnogo lesovedeniya i Nauchnye Osnovy Lesnoj Rekul'tivatsii Zemel'. DGU, Dnipropetrovsk, 145–148 (in Russian).
- Savynska, N.O., 2013. Autekologichni osoblyvosti ta konsortyvni zv'jazky model'nyh vydiv muholovok transformovanyh terytorij Pivnichno-Shidnoi' Ukrainy [Ecological features and consortium relations of flycatchers' model species on the transformed territories of North Eastern Ukraine]. Avtoreferat of dissertation. L'viv (in Ukrainian).
- Shtakel'berg, A.A., 1969. Otrjad Diptera – Dvukrylye. Vvedenie [Diptera. Introduction]. In: Bej-Bienko, G.Y. (ed.). Opredelitel' Nasekomyh Evropejskoj Chasti SSSR. Nauka, Leningrad, 5(2), 7–34 (in Russian).
- Shiirc, J.O., 2004. Ornitofauna jak strukturnyj element kul'turobiocenoziv m. Donec'ka ta pryleglyh do n'ogo zelenykh zahysnyh zon [Ornitofauna as a structural element of culture biogeocenosis in Donetsk and the surrounding green protection zones]. Avtoreferat of dissertation. Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Skalon, O.I., 1970. Otrjad Siphonaptera (Aphaniptera, Suctoria) – Blohi [Siphonaptera (Aphaniptera, Suctoria) – Fleas]. In: Bej-Bienko, G.Y. (ed.). Opredelitel' Nasekomyh Evropejskoj Chasti SSSR. Nauka, Leningrad, 5(2), 799–844 (in Russian).
- Volchanets'kij, I.B. Medvedev, S.I., 1954. K voprosu o formirovaniy fauny polezashhitnykh polos [To the question of fauna shelterbelts formation]. Uchenye Zapiski Khar'kovskogo Universiteta 14, 7–31 (in Russian).

Надійшла до редколегії 28.03.2015