

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОПЕТРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ОЛЕСЯ ГОНЧАРА

РЕШЕТНЯК ДАР'Я ЄВГЕНІВНА

УДК 574.4:595.762.12(477.12)

**КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ *HARPALUS RUFIPES*
(COLEOPTERA, CARABIDAE) В УМОВАХ
СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я**

03.00.16 – екологія

**Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук**

Дніпропетровськ – 2016

Дисертацією є рукопис

Робота виконана у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України

Науковий керівник: кандидат біологічних наук, доцент
Бригадиренко Віктор Васильович,
Дніпропетровський національний університет
імені Олеся Гончара, кафедра зоології
та екології, доцент

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор
Іванців Володимир Васильович,
Східноєвропейський національний університет
імені Лесі Українки, кафедра зоології,
завідувач

кандидат біологічних наук,
Андрусевич Катерина Вадимівна,
Дніпропетровський державний
аграрно-економічний університет,
кафедра екології та охорони навколишнього
середовища, асистент

Захист відбудеться «___» _____ 2016 року о ___ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 08.051.04 для захисту дисертацій на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара за адресою: 49010, м. Дніпропетровськ, пр. Гагаріна, 72, корпус 17, факультет біології, екології та медицини, ауд. 711.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України за адресою: 49010, м. Дніпропетровськ, вул. Казакова, 8

Автореферат розісланий «___» _____ 2016 р.

Учений секретар
спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук, доцент



А. О. Дубина

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Актуальна проблема екології – розробка методів збереження біорізноманіття природних екосистем і його відновлення в антропогенно порушених екосистемах. Один із регіонів України з найбільше порушеним станом навколишнього середовища – степове Придніпров'я. Заповідання природних територій та цілеспрямований вплив на процеси в екосистемах, які зазнають антропогенного тиску, – основні методи збереження біорізноманіття (Царик, 2001). Значну увагу необхідно приділяти консорціям – елементарним одиницям екосистем (Голубець, Чорнобай, 1983). Консорція – елементарна екосистема, що утворюється з однієї особини, окремого органа особини (мероконсорція) (Царик, Царик, 2002), популяції або виду (детермінант консорції), а також пов'язаних із ядром автотрофних і гетеротрофних організмів (Мазинг; 1966, Царик, Царик, 2002). Усі компоненти консорції взаємодіють із детермінантом трофічно, топічно, форично або фабрично (Работнов, 1973). За В. М. Беклемішевим (Беклемішев, 1951), гетеротрофно детермінована консорція – консорція, центром якої виступає гетеротрофний організм.

Гетеротрофно детерміновані консорції дрібних і великих ссавців досліджено досить повно (Нестеренко, 1999; Окулова, 2003; Yurahno et al., 2004). Значний інтерес становить вивчення гетеротрофно детермінованих консорцій безхребетних, функціональну роль яких у природних і антропогенно порушених екосистемах висвітлено в неналежному обсязі. Рід *Harpalus* – один із найчисленніших у родині Carabidae (Катаев, 2011). Представники роду, як зоофаги, так і рослиноїдні, переважно живуть у відкритих ландшафтах, зазвичай – в агроценозах, на степових і лучних ділянках (Kataev and Liang 2015). Різноманіття адаптацій визначає багатство екологічних зв'язків турунів роду *Harpalus*. Консортивні зв'язки даних видів досліджено недостатньо через індивідуальну та географічну мінливість їх представників.

H. rufipes (De Geer, 1774) (турун волосистий) – транспалеарктичний полізональний польовий вид, найчисленніший серед турунів агроценозів (Крыжановский, 1983; Kryzhanovskij et al., 1995). *H. rufipes* – детермінант гетеротрофно детермінованої консорції. Консортами *H. rufipes* виступають одно- та багатоклітинні організми, які мешкають на ньому та всередині жука. З огляду на відомості про кліщів і грегариин (Эйдельберг, 1993; Clopton, Nolte, 2002; Трач, Хаустов, 2012), актуальності набуває лабораторне дослідження гетеротрофно детермінованої індивідуальної консорції *H. rufipes*, а також особливостей живлення *H. rufipes* (мероконсортивні зв'язки туруна волосистого з вегетативними та генеративними органами рослин) і просторової поширеності в умовах різних екосистем степового Придніпров'я.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертація виконана згідно з тематикою зооекологічних досліджень кафедри зоології та екології ДНУ та НДІ біології за держбюджетними темами «Середовищевірна роль тварин у природних і трансформованих екосистемах в умовах напруженого техногенного

тиску на довкілля» (№ 0112U000190) та «Зоогенні механізми екосистемних сервісів та розробка екологічних принципів їх збереження і відновлення» (№ 0115U002382).

Мета та завдання досліджень. *Мета роботи* – виявити консортивні зв'язки *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в умовах степового Придніпров'я. Для досягнення мети поставлено та виконано такі завдання:

- виявити особливості клітинного складу гемолімфи *H. rufipes* в умовах утримання на різних видах раціонів і розробити методику лабораторного вирощування личинок та імаго *H. rufipes*;

- дослідити трофоконсортивні зв'язки *H. rufipes*, можливість споживання трофічних об'єктів рослинного та тваринного походження, з'ясувати трофічні преференції *H. rufipes* в умовах живлення плодами та насінням найпоширеніших сільськогосподарських культур;

- дослідити індивідуальні консорції *H. rufipes* в умовах природних екосистем степового Придніпров'я з окремими видами кліщів, нематод, грегариї і грибів, охарактеризувати симбіотичну мікрофлору кишечника;

- оцінити загальну морфологічну мінливість *Clitellocephalus ophoni* (Tuzet and Ormieres, 1956) Clopton, 2002 – наймасовішого консорта *H. rufipes* степового Придніпров'я;

- проаналізувати поширення популяцій *H. rufipes* у різних типах екосистем регіону;

- оцінити морфологічну мінливість особин *H. rufipes* у природних і антропогенно трансформованих екосистемах степового Придніпров'я.

Об'єкт досліджень – індивідуальні та популяційні консорції *H. rufipes* степового Придніпров'я.

Предмет досліджень – особливості пристосування *H. rufipes* до умов навколишнього середовища (вплив різних чинників довкілля на морфологію, масу тіла, клітинний склад гемолімфи, угруповання паразитів).

Методи досліджень – геоботанічний опис пробних ділянок, ґрунтово-зоологічні методи польових досліджень безхребетних, мікробіологічні дослідження кишечника, методи лабораторного утримання комах, морфометричні методи, методи одновимірної та багатовимірної статистики.

Наукова новизна одержаних результатів. *Уперше:*

- визначено особливості трофоконсортивних зв'язків *H. rufipes* із кормовими об'єктами рослинного та тваринного походження в умовах степового Придніпров'я;

- розроблено та удосконалено методику лабораторного утримання імаго та личинок і методику оцінки фізіологічного стану особин;

- охарактеризовано консортивні зв'язки екто- та ендопаразитів із *H. rufipes* в екосистемах степового Придніпров'я, досліджено інтенсивність та екстенсивність інвазії *H. rufipes* грегариїнами та кліщами;

- оцінено морфологічну мінливість *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton, одного з наймасовіших консортів *H. rufipes* у степовому Придніпров'ї;

- досліджено для степового Придніпров'я біотопічний розподіл особин у лісових екосистемах;

- оцінено третинне статеве співвідношення популяцій *H. rufipes*;

– встановлено закономірності внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості лінійних морфологічних і кутових ознак та їх співвідношень в імаго *H. rufipes* у природних і антропогенно трансформованих екосистемах степового Придніпров'я.

Практичне значення отриманих результатів. Матеріали дисертаційної роботи використовуються в навчальному процесі Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара під час викладання дисциплін «Зоологія», «Ентомологія», «Паразитологія», «Інформаційні технології в екології», і Дніпропетровського державного аграрно-економічного університету – в дисциплінах «Лісова зоологія», «Ентомологія», «Інтегрований захист садів і парків».

Особистий внесок здобувача. Дисертація є оригінальним дослідженням, виконаним особисто здобувачем. Польові матеріали, результати лабораторних досліджень, їх обґрунтування та висновки отримані особисто автором протягом 2012–2015 років. Для підготовки наукових праць, виконаних у співавторстві, автор брав участь у збиранні та визначенні польового матеріалу, проведенні лабораторних досліджень, опрацюванні отриманих результатів, підготовці публікацій до друку. Особистий внесок у написання кожної наукової праці зазначено у «Списку основних наукових праць за темою дисертації».

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації пройшли апробацію на дванадцяти міжнародних наукових конференціях і нарадах, а саме на VII Міжнародній науковій конференції «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, ДНУ, 2013), X Міжнародній науково-практичній конференції «Проблемы современной биологии» (Москва, 2013), XVII Міжнародній науково-практичній конференції «Наука в современном мире» (Москва, 2014), III Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих учених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 2014), у Міжнародному збірнику наукових статей «Scientific enquiry in the contemporary world: theoretical basics and innovative approach» (San Francisco, 2014), на IV Науково-практичній конференції «XXI век: Фундаментальная наука и технологии» (North Charleston, 2014), Міжнародній науково-практичній конференції «Теоретичні та прикладні аспекти розвитку природничих дисциплін» (Полтава, 2014), XVII Всеросійській нараді з ґрунтової зоології, присвяченій 75-річчю з дня народження чл.-кор. РАН Д. А. Криволицького, «Проблемы почвенной зоологии» (Москва – Сиктивкар, 2014), I Міжнародній заочній науково-практичній конференції «Актуальні питання біологічної науки» (Ніжин, 2015), I (XII) Міжнародній конференції молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (Львів, 2015), I всеукраїнській конференції з міжнародною участю «Біологія та екологія ґрунтів» (Львів, 2015), VIII Міжнародній науковій конференції «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, ДНУ, 2015).

Публікації. За темою дисертації опубліковано 17 наукових праць, із яких дві – статті, зареєстровані у міжнародній наукометричній базі Scopus, три – статті у фахових виданнях та 12 тез доповідей у матеріалах вітчизняних і міжнародних конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, шести розділів, висновків, списку використаної літератури (412 джерел,

із яких 218 іноземними мовами) та двох додатків. Повний обсяг дисертації складає 252 сторінки, із них основного тексту – 179 сторінок. Робота містить 22 таблиці та 65 рисунків.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

СТАН ВИВЧЕНОСТІ ТУРУНІВ РОДУ *HARPALUS*

У розділі проаналізовано наукові джерела, що висвітлюють концепцію консорції як загальнобіотичного явища (Беклемишев, 1951; Раменский, 1952; Арнольди, Арнольди, 1963; Рафес, 1968; Булахов, 1976; Работнов, 1978; Царик, Царик, 2002 та ін.), окремі аспекти екології видів роду *Harpalus* (Briggs, 1965; Шарова, 1979, 1981; Крыжановский, 1983; Erwin, 1985). Наведено результати наукових праць вітчизняних і зарубіжних авторів, присвячених вивченню екології виду *H. rufipes*, зокрема географічному та біотопічному поширенню (Luff, 1980, 1987; Маталин, 1997; Катаев, 2011; Пучков, 2012), особливостям життєвого циклу (Thiele, 1977; Lindroth, 1985), трофічних зв'язків личинок та імаго (Петрусенко, 1971; Lund, Turpin, 1977; Zetto Brandmayr, 1990; Sasakawa, 2010 та ін.), реакцій популяцій на природні й антропогенні чинники (Dempster, 1968; Шарова, 1998; Andersen, 1999; Сумароков, 2009), симбіотичним відносинам (Weir, Hammond, 1997; Clopton, Nolte, 2002 тощо).

ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

Розглянуто фізико-географічні особливості району досліджень, геоморфологію, рельєф, типи ландшафтів (Бельгард, 1950, 1971; Берг, 1952; Пасечный, 1988; Белова, Травлєєв, 1999). Наведено опис кліматичних умов регіону (Семенюта, 1948; Бучинский, 1963; Чугай, 1975; Ловелиус, Грицан, 1998; Горб, Дук, 2006 та ін.). Охарактеризовано особливості ґрунтів, ґрунтових вод (Бельгард, 1938; Высоцкий, 1960; Зонн, 1964; Бекаревич, Левищина, 1966; Травлєєв, 1975, 1981 та ін.), рослинного покриву (Виноградов, 1950; Белова, 1997; Тарасов, 2005 та ін.) та тваринного населення (Акимов, 1948; Апостолов, Пилипенко, 1976; Булахов, 1968, 1975, 1980; Булахов, Губкин, 1996 тощо).

МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Консортивні зв'язки *H. rufipes* досліджували на території Дніпропетровської, Запорізької, Харківської, Донецької та Миколаївської областей. Для збирання комах застосовували пастки Барбера (Barber, 1931) без фіксатора (694 шт.) та метод ручного розбирання підстилки та ґрунту (55 пробних площ, розмір пробних ділянок – 1 м²). Безхребетних визначали у лабораторії кафедри зоології та екології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара за загальноприйнятими методиками.

Для визначення типів та морфологічної мінливості гемоцитів виміряно 880 клітин гемолімфи *H. rufipes*, для годування жуків використовували 10 типів рослинних і тваринних раціонів.

У процесі розроблення методики лабораторного утримання та дослідження трофокопсортивних зв'язків *H. rufipes* проведено 4 709 експериментів, використано 173 види рослин і 48 видів безхребетних, виведено 26 екз. личинок першого-третього віку. Трофічні зв'язки *H. rufipes* досліджували в лабораторних умовах, утримуючи імаго у садках, до яких закладали кормові об'єкти рослинного або тваринного походження. Для з'ясування спектра живлення імаго пропонували живих або заморожених безхребетних.

Дослідження копсортивних зв'язків екто- та ендопаразитів із *H. rufipes* проведено за допомогою мікроскопа з $\times 5$, $\times 10$ і $\times 40$ планопохроматичними об'єктивами. Для визначення зараженості популяцій *H. rufipes* кліщами використано 223 екз. *H. rufipes*, яким видаляли крила, досліджували дорсальну поверхню черевця та внутрішню поверхню надкрил. Виявлених кліщів підраховували та фотографували за допомогою цифрової камери з роздільною здатністю 5 мегапікселів. Розтято 553 екз. *H. rufipes* із 14 екосистем. Для виявлення грегариї і нематод у кишечниках турунів застосовували компресорний метод (Лебедевская М. В., 2013). Визначено 15 лінійних характеристик і 18 індексів гамонтів, а також шість індексів сизигіїв *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres). Вимірювання грегариї проведено на цифрових фотографіях у пакеті програмного забезпечення TpsDig 2.17 (2013, Rohlf F. J., Ecology & Evolution, SONY at Stony Brook). Проаналізовано 4 875 промірів та обраховано 3 630 індексів *C. ophoni*. (Tuzet and Ormieres) Грегариї визначено з використанням праць Geus (1969), Clopton, Nolte (2002), Devetak et al. (2013), Desportes and Schrével (2013). Мікрофлору кишечника туруна волосистого досліджували методом культивування на живильних середовищах (тіогліколеве середовище) (Fisher and Phillips, 2009).

Для дослідження біотопічного розподілу *H. rufipes* обстежено 391 пробну ділянку у лісових екосистемах (природні широколистяні, природні хвойні ліси, широколистяні лісові насадження), розташованих на території Дніпропетровської, Запорізької, Харківської, Донецької та Миколаївської областей. Геоботанічний опис пробних площ проведено за ярусами рослинності: деревний, чагарниковий, трав'яний. Реєстрували (у %) зімкненість (для деревного та чагарникового ярусів) і покриття (для трав'яного ярусу) для кожного виду рослин.

Для визначення третинної статевий структури популяцій *H. rufipes* пробні площі поділено на декілька категорій за ступенем антропогенного тиску на них. Статеву структуру визначено відношенням кількості самок до кількості самців. Статевий індекс розраховано поділом кількості дорослих самок на чисельність популяції.

Морфологічну мінливість у популяціях *H. rufipes* досліджували із застосуванням морфометричних методів. Досліджено 392 екз. *H. rufipes* із дев'яти екосистем за 19 характеристиками. Сухих комах фотографували через бінокляр МБС-10 за допомогою цифрової фотокамери з роздільною здатністю 5 мегапікселів у двох проекціях (зверху та збоку). Вимірювання проводили по цифрових фотографіях у пакеті програм TpsDig 2.17 (2013, Rohlf F. J., Ecology & Evolution, SONY at Stony Brook). Виміряно 14 лінійних, 8 кутових характеристик і густоту пор на надкрилах.

Проаналізовано 5 488 лінійних вимірів і 3 136 кутових промірів, розраховано 3 136 морфометричних індексів.

Дані оброблено із застосуванням методів аналізу розподілу (асиметрія, ексцес, дисперсія, гістограми розподілу), кластерного та однофакторного і багатфакторного дисперсійного аналізу, критерію χ^2 . Вибірки порівняно із застосуванням тесту Тьюкі.

ТРОФОКОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ *H. rufipes* ІЗ ОБ'ЄКТАМИ РОСЛИННОГО ТА ТВАРИННОГО ПОХОДЖЕННЯ

Морфологічна мінливість гемоцитів *H. rufipes* в умовах живлення кормами рослинного та тваринного походження. Відповідно до R. F. Chapman (1969), гемоцити *H. rufipes* поділено на сім груп: адипогемоцити, гранулоцити, плазмоцити, прогемоцити, сфероцити, цистоцити, еноцитоїди. Середні розміри гемоцитів залежно від типу раціону достовірно змінюються. Порівняння гемоцитів *H. rufipes* виявило, що середні розміри плазмоцитів, прогемоцитів, гранулоцитів і цистоцитів жуків, які споживають трофічні об'єкти рослинного походження достовірно збільшуються порівняно з аналогічними клітинами гемолімфи імаго, живлення яких здійснюється на тваринних раціонах. Ядерно-цитоплазматичний індекс залежно від раціону достовірно не відрізняється для жодного із проаналізованих типів гемоцитів. Для тваринних раціонів коливання розмірів гемоцитів у декілька разів перевищують коливання для рослинних трофічних об'єктів, що свідчить про неспецифічність окремих видів досліджених тваринних кормів для *H. rufipes*. Із чотирьох рослинних раціонів достовірно відрізняються розміри адипогемоцитів у випадку живлення насінням проса і гречихи від живлення пшеницею. Розміри адипогемоцитів у разі споживання насіння соняшника достовірно не відрізняються. За впливу живлення соняшником збільшуються як середні розміри окремих гемоцитів, так і діапазон мінливості розмірів клітин. В умовах живлення насінням гречихи розміри адипогемоцитів, еноцитоїдів, сфероцитів і цистоцитів достовірно зменшуються.

Лабораторне утримання *H. rufipes*. Розведенням *H. rufipes* у лабораторії вирощено 26 личинок. Матеріалом для культивування слугували 13 самок туруна волосистого, зібраних протягом серпня 2014 року в околицях Дніпропетровська в агроценозах кукурудзи. Пік яйцекладки *H. rufipes* припадає на серпень – вересень, у садках самки відкладають яйця з 07.09.2014 по 16.10.2014. Для вигодовування личинок використано свіже насіння гречихи. Перший вік личинки триває 16–18 діб, другий – 14–16 діб, третій – з кінця жовтня – початку листопада з періодом діпаузи до кінця квітня включно. За першу добу після виходу з яйця середня жива маса личинки становить 6,7 мг. На 10-ту добу середній приріст маси тіла становить 16,2 мг. На 21-шу добу маса личинок у середньому сягає 25 мг (13–32 мг). Періодично відмічено незначне зменшення середньої маси личинок, що пов'язано з періодом линяння. На 51-шу добу маса тіла личинок у 10 разів перевищує початкову (на момент виходу з яйця).

Добове споживання корму імаго *H. rufipes* в умовах лабораторного експерименту коливалося в значних межах, навіть за однотипного раціону жуків. Окремі екземпляри не живилися протягом однієї або двох діб. Особини із середньою масою тіла

148,2 ± 45,6 мг спожили 71,4 ± 99,4 та 77,2 ± 112,8 мг курячого та свинячого м'яса, що становить близько половини маси їх тіла. Низькобілкові раціони з рослинних продуктів (пшениця та гречиха) зумовлювали збільшення споживання корму (103,5 ± 108,5 і 79,8 ± 91,5 мг відповідно). Голодуючі екземпляри *H. rufipes* за наявності доступу до свіжої води для пиття щодоби втрачали по 2,6 ± 3,6 мг (1,8 % маси тіла). Живлення курячим, свинячим м'ясом або ковбасою сприяло щодобовому збільшенню маси тіла на 0,4–0,8 мг. Значно більше зростання маси тіла спостерігалось у разі живлення насінням пшениці (8,7 ± 21,3 мг/добу) або гречихи (2,7 ± 13,7 мг/добу). Таким чином, розроблена методика дозволяє досягти суттєвого зростання маси тіла личинок та імаго і здійснити масове розведення *H. rufipes*.

Рослинний раціон *H. rufipes*. Мероконсорція – консорція тварин, пов'язаних з окремими органами детермінанта. А. А. Петрусенко і С. В. Петрусенко (1973) вказують, що *H. rufipes* шкодить 36 видам культурних і 25 видам дикорослих рослин, тому в лабораторних умовах досліджено поїдання туруном волосистим листя, плодів і насіння 173 видів рослин. *H. rufipes* може утворювати різної інтенсивності мероконсортивні зв'язки з плодами та вегетативними органами одних і тих самих рослин. Із загальної кількості досліджених рослин встановлено споживання *H. rufipes* насіння та плодів 68 видів. Найбільшу частину в раціоні *H. rufipes* за якісним складом становлять дводольні трав'янисті рослини – 50 %, на другому місці – деревні та чагарникові породи – 29,4 %, на третьому – однодольні трав'янисті рослини – 20,6 %. Кормові рослини в порядку уподобання *H. rufipes* утворюють таку послідовність: Роaceae – 20,6 %, Rosaceae – 17,6, Fabaceae – 11,8, Cucurbitaceae – 7,4, Asteraceae – 5,9, Polygonaceae, Apiaceae, Solanaceae – 4,4, Brassicaceae, Cannabaceae, Lamiaceae, Elaeagnaceae – 2,9, Papaveraceae, Chenopodiaceae, Violaceae, Linaceae, Plantaginaceae, Juglandaceae, Rhamnaceae, Vitaceae – по 1,5 %.

Насіння рудеральних рослин *Viola odorata* L., *Eryngium campestre* L., *Setaria verticillata* (L.) P. Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Trifolium hybridum* L., *Rumex confertus* Willd., *Arctium minus* (Hill) Bernh., *Silaum silaus* (L.) Schinz&Thell., *Festuca valesiaca* Gaudin тощо є складовою раціону жука. *H. rufipes* не живиться насінням рудеральних видів *Petroselinum crispum* (Mill.) A.W. Hill, *Crepis rhoeadifolia* M. Bieb., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Geum urbanum* L., *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Viscaria vulgaris* Bernh., *Verbascum lychnitis* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Sium sisaroides* DC. тощо. Насіння та плоди культурних рослин *Triticum aestivum* L., *Fagopyrum esculentum* Moench, *Zea mays* L., *Solanum tuberosum* L., *Cucurbita maxima* Duchesne, *Malus domestica* Borkh., *Pyrus pyrastra* Burgsd., *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai, *Rubus idaeus* L., *R. caesius* L., *Fragaria moschata* (Duchesne) Weston, насіння *Capsicum annuum* L. тощо можна вважати основними кормовими ресурсами *H. rufipes* в умовах агроценозів, фруктових та ягідних насаджень. Не встановлено живлення імаго насінням і плодами *Solanum melongena* L., *Pyrus communis* L., *Lens culinaris* Medikus, *Medicago sativa* L., *Pisum sativum* L., *Daucus sativus* (Hoffm.) Rohl., плодами *Capsicum annuum* L. тощо. В умовах експерименту *H. rufipes* не пошкоджує зелені частини та квіти запропонованих рудеральних і культурних видів рослин.

Сезонний розподіл рослинних трофічних об'єктів *H. rufipes*. Залежно від пори року та пори місяця кількісний і якісний склад рослинного раціону туруна

волосистого значно варіює. Навесні раціон *H. rufipes* переважно складається з насіння рудеральних трав'янистих рослин, що збереглося з минулого року, а також проростків диких і сільськогосподарських видів. Улітку в живленні *H. rufipes* додаткову роль відіграють соковиті плоди (*Rubus idaeus* L., *Fragaria moschata* (Duchesne) Weston, *Malus domestica* Borkh., *Pyrus pyraister* Burgsd. тощо). На початку літа насіння складає незначну частину трофічних об'єктів *H. rufipes*, у середині літа його частка в раціоні жука суттєво зростає. Наприкінці літа та протягом усієї осені *H. rufipes* у великих кількостях поїдає насіння та соковиті плоди. Імаго *H. rufipes* неодноразово помічали під падалицею *M. domestica* Borkh., *P. pyraister* Burgsd., *Prunus domestica* L. і *Vitis vinifera* L. Різноманіття рослинного раціону *H. rufipes* у степовому Придніпров'ї восени сягає максимуму: протягом серпня та вересня встановлено поїдання імаго 50 та 52 видів відповідно.

Трофоконсортивні зв'язки *H. rufipes* із безхребетними тваринами. У ґрунтовому та підстилковому біогеогоризонтах екосистем степового Придніпров'я *H. rufipes* формує трофоконсортивні зв'язки з багатьма видами фітофагів, фітосапрофагів, некрофагів, а також зоофагів I, II та III порядків. У лабораторних умовах *H. rufipes* винищує *Porcellio scaber* Latr. у 80 % дослідів, імаго *Myrmica* sp. у понад 75 %, личинок *Calliphora* sp. у понад 60 %, імаго *Chortippus* sp. та личинок *Noctuidae* sp. у 50 %, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) у 45 %, личинок *Zabrus tenebrioides* Goeze у 30 % та імаго *Opatrum sabulosum* (L.) у 20 % *H. rufipes* не вживає імаго *Calathus melanocephalus* L., *Pyrrhocoris apterus* L., *Harpalus calceatus* (Duft.), дорослі особини *Clubionidae* тощо. Найчисленніші трофоконсортивні зв'язки *H. rufipes* із фітофагами (32,0–255,9 мг), фітосапрофагами та некрофагами (16–127,9 мг і 256,0–1023,9 мг), серед яких трапляються представники різних груп безхребетних (комахи, ракоподібні, молюски, малощетинкові черви).

Оцінка споживання ресурсів *H. rufipes* у складі багатокомпонентних сумішей. За наявності вибору між насінням і плодами 15 сільськогосподарських культур у середньому один жук *H. rufipes* за добу спожив 62,4 ± 9,1 мг/екз. корму, що у 2,5 раза більше, ніж у варіанті дослідів з одним видом корму. Споживане насіння та плоди у порядку зменшення уподобання *H. rufipes* утворили такий ряд (мг/екз. за добу): *Avena sativa* L. (7,1 ± 3,5), *Triticum aestivum* L. (6,9 ± 2,9), *Panicum miliaceum* L. (6,3 ± 2,4), *Fagopyrum esculentum* Moench (5,9 ± 2,7), *Secale cereale* L. (5,1 ± 2,8), *Sorghum drummondii* (Steud.) Millsp. & Chase (5,0 ± 3,0), *Cannabis sativa* L. (4,2 ± 3,2), *Brassica napus* L. (3,5 ± 2,7), *Sinapis arvensis* L. (3,4 ± 1,7), *Beta vulgaris* L. (3,3 ± 1,4), *Juglans regia* L. (3,0 ± 1,5), *Hordeum vulgare* L. (2,9 ± 2,3), *Papaver somniferum* L. (2,7 ± 2,3), *Helianthus annuus* L. (2,3 ± 0,4), *Arachis hypogaea* L. (0,9 ± 0,5). При цьому середня маса жуків збільшилася лише на 1,9 ± 1,7 мг/екз. за добу (рис. 1).

Жуки *H. rufipes* за відсутності вибору між різними кормовими рослинами в середньому споживали понад 52,9 ± 24,9 мг/екз. за добу насіння *F. esculentum* Moench, 40,6 ± 2,9 – *B. vulgaris* L. і 40,8 ± 24,8 мг/екз. за добу – *H. annuus* L., у значних кількостях (середні значення коливалися від 19,1 до 34,0 мг/екз. за добу) поїдали більшість інших запропонованих рослинних плодів та насіння. Найменше споживалися *H. vulgare* L. (10,0 ± 4,5 мг/екз. за добу), *S. cereale* L. (9,6 ± 4,0), *S. drummondii* (Steud.) Millsp. & Chase (11,8 ± 4,1) та *P. somniferum* L. (16,0 ± 7,9).

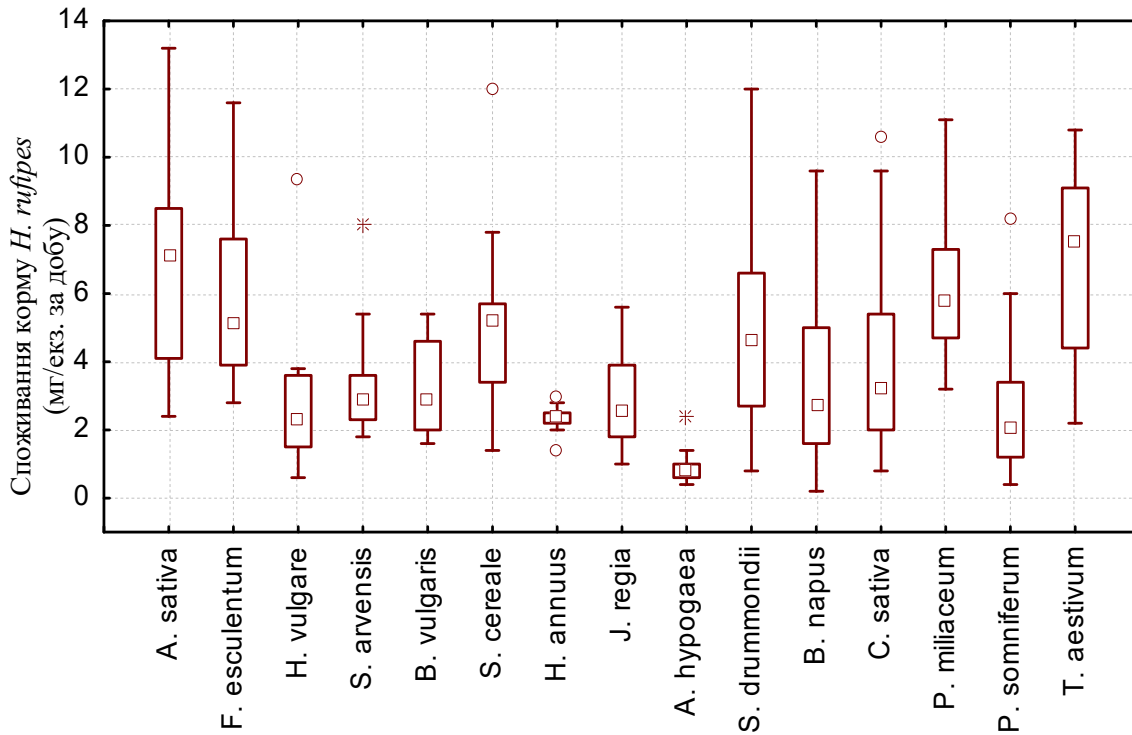


Рис. 1. Споживання корму *H. rufipes* за можливості вільного вибору між 15 компонентами раціону ($n = 12$)

Результати компонентного аналізу раціону *H. rufipes* в умовах вільного вибору корму з 15 видів кормових об'єктів (рис. 2) показали, що понад чверть дисперсії описується фактором 1 – механічною твердістю плодів та насіння, близько 15 % дисперсії описується фактором 2 – розміром трофічних частинок.

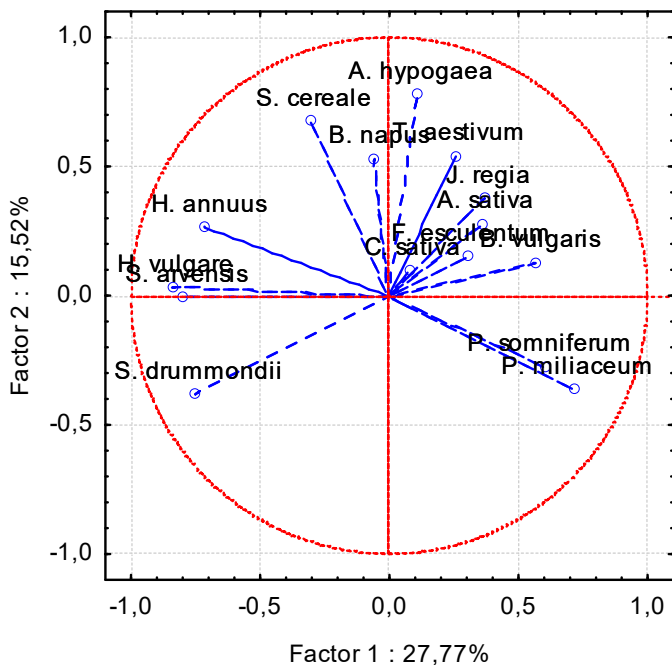


Рис. 2. Проекція змінних (видів кормових рослин) на факторній площині компонентного аналізу: фактор 1 – механічна твердість плодів і насіння в експерименті (позитивним значенням відповідають м'якіші трофічні об'єкти, негативним – твердіші), фактор 2 – розмір трофічних частинок (позитивним значенням відповідають більші частки, негативним – дрібніші)

Для лабораторного утримання *H. rufipes* випробувані п'ять варіантів раціонів: переважно вуглеводний, із середнім і високим умістом жирів. Із них достовірно відрізнявся вищим споживанням корму лише вуглеводний раціон, що складається з рівних кількостей насіння *T. aestivum* L., *A. sativa* L., *S. cereale* L., *F. esculentum* Moench, *B. vulgaris* L. За різних багатокомпонентних раціонів поїдання окремих видів корму варіює в 1,5–2,5 раза.

КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ ЕКТО- ТА ЕНДОПАРАЗИТІВ ІЗ *H. RUFIPES*

Стосовно детермінанта, консортів поділяють (Быков, 1983) на екзоконсортів, ендоконсортів та епіконсортів. Серед паразитів *H. rufipes* знайдено гриби (Scheloske, 1969; Kmitova and Kabacik-Wasylik, 1971), гregarини (Tuzet, 1956; Sienkiewicz and Lipa, 2009), нематоди (Villalobos et al., 1999; Poinar et al., 2004), кліщі (Husband, 1993).

За нашими даними, до складу гетеротрофної популяційної консорції *H. rufipes* у степовому Придніпров'ї входять п'ять видів гregarин (*Gregarina ovata* Dufour, 1828, *G. steini* Berndt, 1902, *G. amarae* (Hammerschmidt, 1839) Frantzius, 1848, *Clitellocephalus ophoni* (Tuzet and Ormieres, 1956) Clopton, 2002, *Torogregarina sphinx* (Clopton, 1998)), два види неогregarин (*Gigaductus macrospora* Filipponi, 1948 і *G. elongatus* Mor., 1943), чотири – нематод (Cephalobidae sp., Tylenchidae sp., Diplogasteridae sp., Strongylidae sp.), один – цестод, два – кліщів (*Caraboacarus stammeri* Krezal, 1959 і *Anystipalpus livshitsi* (Eidelberg, 1989)), а також один вид грибів (*Alternaria* sp.) (рис. 3).

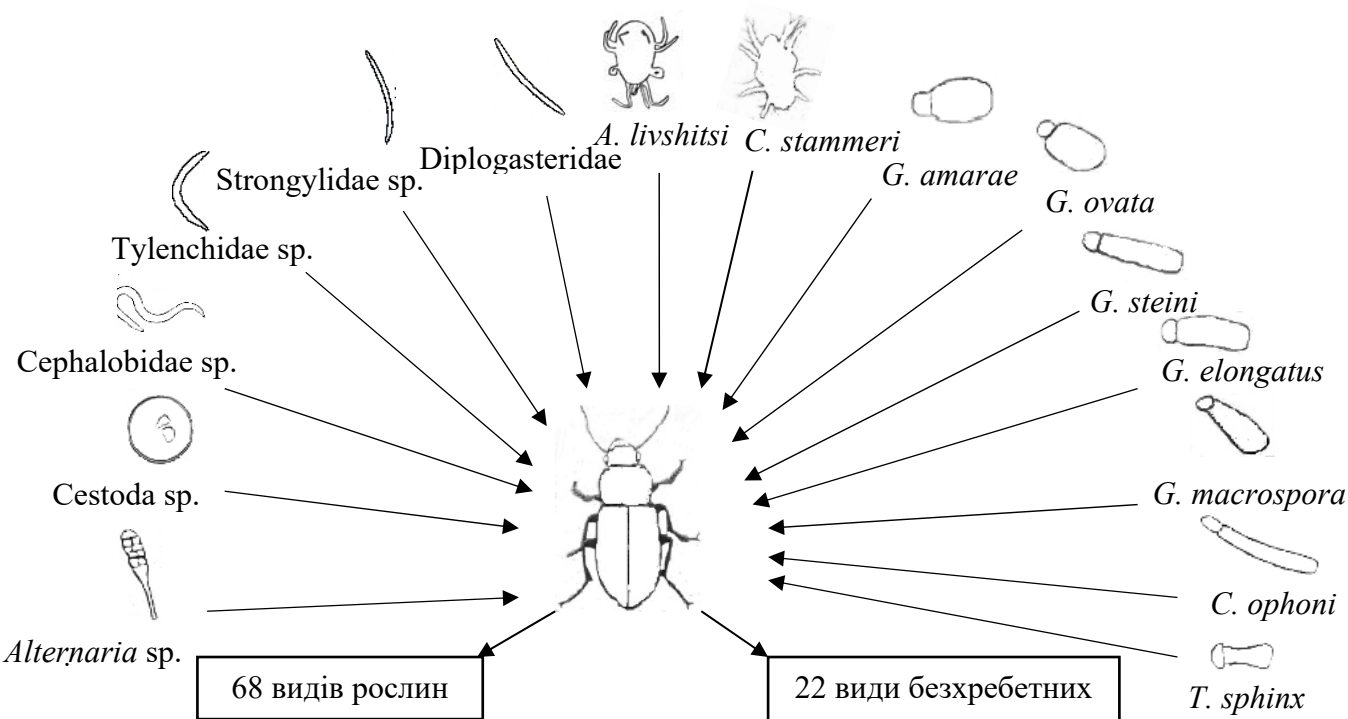


Рис. 3. Схема гетеротрофної консорції, детермінантом якої виступає *H. rufipes*

Середня екстенсивність інвазії *H. rufipes* степового Придніпров'я усіма видами гregarин за всіма дослідженими екосистемами становить 12 %, нематодами – 1,2, кліщами – 17,6, грибами – 0,6 %.

Консортивні зв'язки *H. rufipes* із кліщами. На турунах *H. rufipes* ми виявили два види – *Caraboacarus stammeri* Krezal та *Anystipalpus livshitsi* (Eidelberg). Середня екстенсивність інвазії *H. rufipes* степового Придніпров'я кліщами *C. stammeri* Krezal – 34,2 %, середня інтенсивність інвазії – 2,5 екз./екз.

Консортивні зв'язки *H. rufipes* із нематодами. У мероконсорції кишечника імаго *H. rufipes* уперше одинично знайдено чотири види нематод. Екземпляри родин Cephalobidae та Diplogasteridae представлені статевозрілими особинами, Tylenchidae та Strongylidae – личинковою стадією, цестоди – інцистованими плероцеркоїдами.

Консортивні зв'язки *H. rufipes* із грегаринами. У кукурудзяному агроценозі встановлено сім трофічних зв'язків грегарин і неогрегарин з імаго туруна волосистого, які використовують кишечник *H. rufipes* як постійне місце перебування та джерело кормових ресурсів. Грегарины – найбільша група кишкових симбіонтів індивідуальної консорції *H. rufipes*, вплив яких на організм хазяїна оцінено не однозначно (Abro, 1976; Lopes and Alves, 2005; Rodriguez et al., 2007; Bollatti and Ceballos, 2014).

Усі виявлені грегарины належать до ряду Eugregarinida Leger, 1900, підряду Septata Lankester, 1885. До родини Gregarinidae Labbe, 1899 належать чотири види (*Gregarina ovata* Dufour, *G. steini* Berndt, *G. amarae* (Hammerschmidt) Frantzius, *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton, до родини Hirmocystidae Grassé, 1953 – один вид (*Torogregarina sphinx* (Clopton)), до родини Gigaductidae Filipponi, 1948 ряду Neogregarinorida Grassé & Schrével, 1953 – два види (*Gigaductus macrospora* Filipponi і *G. elongatus* Mor.). Одночасно в організмі одного жука локалізуються не більше трьох видів грегарин. У досліджених протягом сезону імаго *H. rufipes* індекс рясності *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton становить 34,0 %, *G. macrospora* Filipponi – 28,9, *G. steini* Berndt – 20,6, *T. sphinx* (Clopton) – 9,3, *G. amarae* (Hammerschmidt) Frantzius – 5,5, *G. ovata* Dufour – 0,9 і *G. elongatus* Mor. – 0,4 %. Найбільшу сумарну чисельність грегарин (383 екз.) усіх видів зафіксовано наприкінці серпня, найменшу (33 екз.) – на початку вересня. Найвища середня інтенсивність інвазії *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) – наприкінці липня (146,0 екз.), найменша – наприкінці серпня (2,0), для *G. macrospora* Filipponi – наприкінці серпня (70,3) та на початку вересня (4,0 екз.) відповідно.

Морфологічна мінливість *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton у кишечнику *H. rufipes*. Морфологічну мінливість гамонтів і сизигіїв визначено саме для *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton, тому що це – домінуючий вид серед грегарин *H. rufipes* (середня екстенсивність зараження – 2,4 %). Гамонти *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton значно варіюють за лінійними розмірами. Коефіцієнт варіації більшості лінійних характеристик гамонтів знаходиться у межах 28,2–71,3 %. Максимальна мінливість властива для *DLAM* (98,9 %), відстані від септи між протомеритом і дейтомеритом до вісі максимальної ширини дейтомерита. У частини особин (45,4 %) найширше місце у дейтомериті розташоване ближче до септи (3–20 мкм від септи) між протомеритом і дейтомеритом. В іншій групі гамонтів (48,2 %) найширше місце зміщене на (60–265 мкм) у дистальну частину дейтомерита.

Із вивчених 15 лінійних характеристик лише для шести (загальної довжини гамонта (*PTL*), довжини протомерита (*PL*), довжини дейтомерита (*DL*), довжини ядра (*NL*), ширини ядра (*NW*) і відстані від ядра до септи між протомеритом і дейтомеритом (*NDS*)) властивий нормальний розподіл. Розміри ядра (його довжина та ширина), а також його розташування щодо септи – стабільні величини із симетричним щодо середнього значення розподілом. Це характерно і для загальної довжини гамонта, довжини його протомерита та дейтомерита. Для розподілу решти лінійних характеристик гамонтів (ширини протомерита в екваторіальній площині (*PWE*), максимальної ширини протомерита (*PWM*), відстані від переднього кінця протомерита до площини максимальної ширини протомерита (*PLAM*), відстані від септи між протомеритом і дейтомеритом до площини максимальної ширини протомерита (*PLPM*), ширини септи

між протомеритом і дейтомеритом ($PDSW$), ширини дейтомерита в екваторіальній площині (DWE), максимальної ширини дейтомерита DWM , відстані від септи між протомеритом і дейтомеритом до площини максимальної ширини дейтомерита $DLAM$, відстані від заднього кінця дейтомерита до площини максимальної ширини дейтомерита $DLPM$) притаманна достовірна позитивна асиметрія ($P < 0,001$).

Інтенсивність інвазії впливає тільки на довжину протомерита і дейтомерита (PL і DL), не надаючи достовірного впливу на PWM , DWM , $PDSW$ та NDS . Масова інвазія пов'язана з одночасним поглинанням жуком великої кількості зрілих ооцист, що зумовлює уповільнення лінійного росту приміта і сателіта (табл. 1).

Таблиця 1

MANOVA результати морфометричних характеристик
гамонтів *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton.

Характеристика	Фактор	$Beta \pm SE$	$B \pm SE$	$t_{(172)}$	P
PL	<i>Eco</i>	$-0,08 \pm 0,05$	$-1,68 \pm 0,92$	-1,82	0,070
	<i>Sex</i>	$-0,01 \pm 0,04$	$-0,38 \pm 1,23$	-0,31	0,759
	<i>TL</i>	$0,93 \pm 0,04$	$0,16 \pm 0,01$	23,52	$< 1,0 \cdot 10^{-16}$
	<i>II</i>	$0,19 \pm 0,04$	$3,06 \pm 0,70$	4,37	$2,2 \cdot 10^{-5}$
	<i>Eco * Sex * TL * II</i>	–	$37,53 \pm 125,67$	0,30	0,766
DL	<i>Eco</i>	$0,02 \pm 0,01$	$1,64 \pm 0,92$	1,78	0,076
	<i>Sex</i>	$0,002 \pm 0,008$	$0,24 \pm 1,23$	0,20	0,844
	<i>TL</i>	$0,99 \pm 0,01$	$0,84 \pm 0,01$	122,45	$< 1,0 \cdot 10^{-16}$
	<i>II</i>	$-0,04 \pm 0,01$	$-2,89 \pm 0,70$	-4,12	$5,9 \cdot 10^{-5}$
	<i>Eco * Sex * TL * II</i>	–	$-24,19 \pm 125,64$	-0,19	0,848
PWM	<i>Eco</i>	$-0,22 \pm 0,05$	$-3,14 \pm 0,71$	-4,41	$1,8 \cdot 10^{-5}$
	<i>Sex</i>	$0,23 \pm 0,04$	$4,96 \pm 0,95$	5,20	$5,5 \cdot 10^{-7}$
	<i>TL</i>	$0,67 \pm 0,04$	$0,08 \pm 0,01$	15,20	$< 1,0 \cdot 10^{-16}$
	<i>II</i>	$-0,09 \pm 0,05$	$-0,99 \pm 0,54$	-1,82	0,070
	<i>Eco * Sex * TL * II</i>	–	$-492,51 \pm 97,13$	-5,07	$1,0 \cdot 10^{-6}$
DWM	<i>Eco</i>	$-0,22 \pm 0,05$	$-5,02 \pm 1,16$	-4,31	$2,8 \cdot 10^{-5}$
	<i>Sex</i>	$0,20 \pm 0,05$	$6,76 \pm 1,56$	4,33	$2,5 \cdot 10^{-5}$
	<i>TL</i>	$0,70 \pm 0,05$	$0,13 \pm 0,01$	15,50	$< 1,0 \cdot 10^{-16}$
	<i>II</i>	$-0,04 \pm 0,05$	$-0,70 \pm 0,89$	-0,79	0,433
	<i>Eco * Sex * TL * II</i>	–	$-680,57 \pm 158,90$	-4,28	$3,1 \cdot 10^{-5}$
$PDSW$	<i>Eco</i>	$-0,16 \pm 0,05$	$-2,41 \pm 0,77$	-3,12	$2,1 \cdot 10^{-3}$
	<i>Sex</i>	$0,21 \pm 0,05$	$4,55 \pm 1,03$	4,42	$1,8 \cdot 10^{-5}$
	<i>TL</i>	$0,68 \pm 0,05$	$0,08 \pm 0,01$	14,47	$< 1,0 \cdot 10^{-16}$
	<i>II</i>	$-0,09 \pm 0,05$	$-0,96 \pm 0,59$	-1,64	0,102
	<i>Eco * Sex * TL * II</i>	–	$-453,99 \pm 104,97$	-4,32	$2,6 \cdot 10^{-5}$
NDS	<i>Eco</i>	$-0,30 \pm 0,06$	$-18,88 \pm 3,51$	-5,37	$2,5 \cdot 10^{-7}$
	<i>Sex</i>	$0,22 \pm 0,05$	$21,34 \pm 4,70$	4,54	$1,1 \cdot 10^{-5}$
	<i>TL</i>	$0,63 \pm 0,05$	$0,33 \pm 0,03$	12,77	$< 1,0 \cdot 10^{-16}$
	<i>II</i>	$-0,03 \pm 0,05$	$-1,32 \pm 2,67$	-0,50	0,620
	<i>Eco * Sex * TL * II</i>	–	-2168 ± 479	-4,53	$1,1 \cdot 10^{-5}$

Примітки: *Eco* – екосистема; *sex* – стать *H. rufipes*; *TL* – загальна довжина гамонтів; *II* – інтенсивність інвазії; *Eco * Sex * TL * II* – обмеження; $n = 177$

Діаметри (максимальний та екваторіальний) протомерита та дейтомерита, а також відстань від ядра до септи між протомеритом і дейтомеритом залежать від

кількості гамонтів у кишечнику хазяїна. Стать хазяїна не впливає на *PL*, *DL*, але впливає на *PWM*, *DWM*, *PDSW* та *NDS*. Стать *H. rufipes* впливає на *PL/PWM*, *DL/DWM*, *PWM/PWE* та *DWM/DWE* у *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton, і не впливає на *NL/NW*, *DWM/PWM*, *PTL/PL* та *DLAM/DL*. Екосистема, в якій зібрані *H. rufipes* також, як і стать, не впливає на *PL* і *DL*, але впливає на *PWM*, *DWM*, *PDSW* та *NDS* у *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton.

Морфометричні індекси гамонтів, використовувані для визначення грегариї, мають середній коефіцієнт варіації, що дорівнює 37,8 % (для розглянутих вище лінійних характеристик *CV* у середньому дорівнював 44,9 %). Розподіл усіх 18 морфометричних індексів відхиляється від нормального. Найменше від нормального відрізняються розподіли індексів *DL/DWE* та *DL/DWM*. Співвідношення розмірів приміта та сателіта у складі сизигіїв більш постійні, ніж морфометричні індекси гамонтів: коефіцієнт варіації змінюється у діапазоні 11,6–21,6 %.

Консортивні зв'язки з грибами та мікрофлора кишечника *H. rufipes*. У кишечнику *H. rufipes* виявлено конідії грибів *Alternaria* sp. Численні види *Alternaria* sp. уражають найпоширеніші рослини – трофічні об'єкти (Mamgain et al., 2013) *H. rufipes*, тому потрапляння альтернарій до кишечника туруна волосистого цілком можливе саме зі споживанням контамінованих грибами рослинних кормів.

У результаті аналізу в кишечнику *H. rufipes* виявлено ентерокок фекальний (*Enterococcus faecalis*) і спорову флору. В усіх жуків, відловлених в агроценозі кукурудзи, виявлено помірну кількість *E. faecalis* і спорову флору. У кишечнику двох імаго, зібраних в урбоєкосистемі, містяться одиничні клітини ентерококів. У частини екземплярів *H. rufipes* колоній *E. faecalis* не виявлено, знайдено тільки спорову флору.

ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ *H. RUFIPES* В ЕКОСИСТЕМАХ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

Біотопічний розподіл *H. rufipes* у лісових екосистемах степового Придніпров'я. *H. rufipes* має високий льотний міграційний потенціал (Matalin, 2003). Чисельність *H. rufipes* може досягати надзвичайно високих значень в агроценозах, на лучних і степових ділянках, в урбанізованих екосистемах степової зони. У лісах степової зони чисельність *H. rufipes* достовірно зростає в умовах низького покриття трав'янистими рослинами (менше 20 %), потужної підстилки (30–40 мм), мезофільних умов, глинистих ґрунтів, підвищеної мінералізації ґрунтового розчину, низької та середньої чисельності мурах. Не змінюється чисельність виду за різної зімкненості крон дерев, а також у хвойних, мішаних або листяних лісах. Частота трапляння – 48,7 %, середня чисельність – $1,16 \pm 3,18$ екз./10 пастко-діб. В умовах агроценозів кукурудзи частота трапляння становить 78,3 %, середня чисельність – $1,69 \pm 0,09$ екз./10 пастко-діб.

Третинна статева структура популяцій *H. rufipes*. Середнє значення співвідношення самців і самок популяцій різних місцеперебувань степового Придніпров'я паритетне (1,16 : 1) та достовірно не відрізняється від нього в усіх

екосистемах. Середнє значення статевого індексу для 13 досліджених популяцій становить 0,54.

Мінливість розподілу лінійних і кутових характеристик у самців і самок. Морфологічна мінливість популяції – індикатор її потенційної стійкості в умовах антропогенного навантаження, тому її вивчення необхідне для оцінки екологічної пластичності *H. rufipes*. Досліджено імаго з дев'яти екосистем, серед яких три агроценози, чотири – природні ліси або лісові насадження, дві – ділянки зональної степової рослинності.

Наявність достовірної ($P < 0,001$) негативної асиметрії для самок та її відсутність ($P > 0,05$) у самців характерна для довжини тіла (Lb , $AS_{male} = -0,13$, $AS_{female} = -0,88$), довжини голови (Lc , $AS_{male} = -0,16$, $AS_{female} = -0,79$), довжини надкрил (Le , $AS_{male} = -0,27$, $AS_{female} = -1,30$), відстані між очима ($Sa1$, $AS_{male} = 0,23$, $AS_{female} = -0,62$), ширини голови ($Sa2$, $AS_{male} = -0,25$, $AS_{female} = -1,02$), ширини передньоспинки між передніми ($Sp1$, $AS_{male} = 0,15$, $AS_{female} = -0,67$) та задніми кутами ($Sp3$, $AS_{male} = -0,06$, $AS_{female} = -0,80$), ширини надкрил між передніми кутами ($Se1$, $AS_{male} = -0,17$, $AS_{female} = -0,89$), максимальної ширини надкрил ($Se2$, $AS_{male} = 0,05$, $AS_{female} = -0,74$). Для всіх цих характеристик у самців ексцес недостовірний ($P > 0,05$), а в самок у більшості випадків (за винятком $Sp1$ і $Sa1$) достовірно позитивний ($P < 0,05$ і $P < 0,001$). Це свідчить про наявність відбору у самок: у популяціях більше поширення мають особини з великими довжиною тіла, шириною голови, передньоспинки та надкрил. Достовірна ($P < 0,001$) асиметрія у самців і недостовірна асиметрія ($P > 0,05$) у самок зареєстровані для довжини передньоспинки (Lp , $AS_{male} = -0,57$, $AS_{female} = -0,23$).

Симетричність розподілу характеристик (відсутність достовірної асиметрії) для самців і самок свідчить про відсутність спрямованого відбору у вивчених популяціях *H. rufipes*. Відсутність асиметрії ($P > 0,05$) виявлено для густоти пор на надкрилах (P , $AS_{male} = 0,16$, $AS_{female} = 0,01$) і величини заднього кута передньоспинки (B , $AS_{male} = -0,05$, $AS_{female} = 0,14$). Ці ознаки можна вважати одними з найстабільніших для *H. rufipes*.

Загальна мінливість розподілу пропорцій тіла у самців і самок. Для всіх восьми розглянутих пропорцій тіла і у самців, і у самок значення ексцесу достовірно позитивні (частіше $P < 10^{-10}$ – 10^{-14} , завжди $P < 0,001$). Це свідчить про значно вищу сталість пропорцій тіла, ніж його абсолютних розмірів у *H. rufipes*.

Значення вимірних характеристик на окремих пробних площах. За довжиною тіла *H. rufipes* у всіх популяціях зареєстрований достовірний статевий диморфізм. Середня довжина тіла самок на 5,6 % більша, ніж у самців; у популяції степової ділянки – на 1,27 мм, у популяції акацієвої лісосмуги – на 1,18 мм. Мінімальні відмінності середньої довжини тіла встановлені для популяцій паклено-ясенової діброви і степової ділянки – 0,50 і 0,56 мм відповідно. Розподіл самців за довжиною тіла для всіх дев'яти вивчених популяцій не відрізняється від нормального. Розподіл самок на пробних площах 2 (конюшинове поле), 6 (степова ділянка), 8 (кукурудзяне поле) і 9 (паклено-ясенова діброва) за довжиною тіла відхиляється від нормального. Відмінності між довжиною тіла самців на обстежених пробних площах також достовірні. Мінімальні розміри самців на пробних площах

3 (бересто-ясеневі діброві), 6 (степова ділянка) та 4 (акацієва лісосмуга), максимальні – на пробних площах 5 (степова ділянка), 1 (люцернове поле) та 8 (кукурудзяне поле). Мінімальна довжина тіла самок спостерігається на пробних площах 3 (бересто-ясеневі діброві) та 9 (паклено-ясеневі діброві), відмінності між самками інших пробних площ за довжиною тіла недостовірні (табл. 2).

Таблиця 2

Мінливість довжини тіла (Lb) досліджених популяцій *H. rufipes* ($n = 392$)

Еко-система	Стать	n	$x \pm SD$, мм	$Min-Max$, мм	D , мм	$Ex \pm SD$	$As \pm SD$	F	$F_{0.05}$ ($df1, df2$)	P
1	m	18	$14,54 \pm 0,63$	13,48–15,59	2,12	$-0,84 \pm 1,02$	$0,30 \pm 0,53$	8,42	4,09 (1, 39)	0,006
	f	23	$15,11 \pm 0,61$	13,52–16,01	2,49	$0,86 \pm 0,93$	$-0,87 \pm 0,48$			
2	m	29	$14,13 \pm 0,67$	12,88–15,62	2,73	$-0,28 \pm 0,84$	$0,21 \pm 0,43$	18,97	4,04 (1, 48)	$7,1 \cdot 10^{-5}$
	f	21	$15,10 \pm 0,91$	12,38–16,12	3,74	$2,64 \pm 0,96^*$	$-1,46 \pm 0,50^{**}$			
3	m	17	$13,85 \pm 0,88$	11,64–15,19	3,55	$1,21 \pm 1,04$	$-0,76 \pm 0,55$	6,02	4,16 (1, 31)	0,020
	f	16	$14,54 \pm 0,73$	13,13–15,90	2,77	$-0,49 \pm 1,07$	$0,05 \pm 0,56$			
4	m	29	$13,97 \pm 0,54$	12,53–14,88	2,35	$0,67 \pm 0,84$	$-0,73 \pm 0,43$	38,42	4,03 (1, 51)	$1,0 \cdot 10^{-7}$
	f	24	$15,15 \pm 0,84$	12,89–16,38	3,49	$1,70 \pm 0,91$	$-1,12 \pm 0,47$			
5	m	19	$14,60 \pm 0,58$	13,60–15,81	2,21	$0,11 \pm 1,00$	$0,07 \pm 0,52$	8,66	4,07 (1, 43)	0,005
	f	26	$15,17 \pm 0,67$	13,53–16,31	2,78	$0,07 \pm 0,88$	$-0,54 \pm 0,45$			
6	m	7	$13,94 \pm 0,42$	13,36–14,54	1,19	$-1,11 \pm 1,41$	$0,25 \pm 0,77$	39,42	4,54 (1, 15)	$1,5 \cdot 10^{-5}$
	f	10	$15,21 \pm 0,40$	14,24–15,65	1,40	$3,72 \pm 1,26^*$	$-1,67 \pm 0,68^*$			
7	m	16	$14,09 \pm 0,75$	12,66–15,76	3,10	$0,70 \pm 1,07$	$0,35 \pm 0,56$	10,85	4,13 (1, 34)	0,002
	f	20	$14,99 \pm 0,85$	13,20–16,26	3,05	$-0,15 \pm 0,98$	$-0,66 \pm 0,51$			
8	m	16	$14,49 \pm 0,70$	13,48–15,66	2,18	$-0,76 \pm 1,07$	$0,52 \pm 0,56$	12,88	4,11 (1, 37)	0,001
	f	23	$15,25 \pm 0,62$	13,70–16,21	2,52	$0,80 \pm 0,93$	$-1,00 \pm 0,48^*$			
9	m	32	$14,15 \pm 0,72$	12,86–15,56	2,70	$-0,85 \pm 0,81$	$-0,22 \pm 0,41$	7,98	3,97 (1, 76)	0,006
	f	46	$14,65 \pm 0,80$	12,43–15,88	3,45	$1,22 \pm 0,69$	$-0,91 \pm 0,35^*$			
Всього	m	183	$14,19 \pm 0,70$	11,64–15,08	4,17	$0,37 \pm 0,36$	$-0,14 \pm 0,18$	110,78	3,86 (1, 390)	$5,7 \cdot 10^{-23}$
	f	209	$14,98 \pm 0,77$	12,37–16,38	4,00	$0,87 \pm 0,33^{**}$	$-0,88 \pm 0,17^{***}$			
Відмінності між самцями								3,07	1,99 (8, 174)	0,003
Відмінності між самками								2,80	1,98 (8, 200)	0,006

Примітка: стать m – male, f – female; $Min-Max$ – мінімальне і максимальне значення характеристики; D – діапазон варіювання, рівний $Max-Min$; As – асиметрія; Ex – ексцес; *, ** і *** – достовірність асиметрії та ексцесу $P < 0,05, 0,01$ і $0,001$ відповідно.

Для об'єднаних дев'яти вибірок самців і самок за довжиною тіла характерні відмінності у розподілі: у самців він нормальний, у самок виражений достовірний позитивний ексцес і негативна асиметрія даної характеристики.

Висота тіла (Hb) також достовірно відрізняється (на 8,9 %, $P = 2,0 \times 10^{-24}$, $F = 119,23$, $F_{0,05}(1, 390) = 3,87$) у самців ($3,45 \pm 0,26$ мм) і самок ($3,76 \pm 0,30$ мм). Висота тіла максимальна у самок популяції 4 (акацієва лісосмуга) та мінімальна у самок популяції 3 (бересто-ясеневі діброві).

Значення морфометричних індексів особин, зібраних на окремих пробних площах. Середні значення індексу відношення довжини тіла до його висоти (Lb/Hb) мають достовірний статевий диморфізм ($P = 4,2 \times 10^{-9}$, $F = 34,72$, $F_{0,05}(1, 390) = 3,87$): мінімальні для самок ($3,99 \pm 0,21$), максимальні для самців ($4,12 \pm 0,20$). Відношення середнього арифметичного ширини голови, передньоспинки та надкрил до довжини тіла ($(Sc + Sp + Se)/3Lb$) відображає відносну «широкотілість» жуків. Статеві відмін-

ності між самцями ($0,31 \pm 0,01$) та самками ($0,31 \pm 0,01$) за даним індексом недостовірні ($P = 0,339$, $F = 0,91$, $F_{0,05(1,390)} = 3,87$). Мінімальний цей індекс для самців і самок популяцій 1 і 7, самок популяції 4 і самців популяції 8. Максимальне значення індексу відзначене для самок популяцій 2 і 3 і самців популяції 3.

Відношення довжини надкрил до їх ширини (Le/Se) має достовірний статевий диморфізм ($P = 1,6 \times 10^{-3}$, $F = 10,05$, $F_{0,05(1,390)} = 3,87$) у самців ($1,539 \pm 0,044$) і самок ($1,522 \pm 0,060$). Міжпопуляційні відмінності для самок різних популяцій за даним індексом не достовірні. Для самців максимальні значення індексу відзначені у популяції 8 (кукурудзяне поле), мінімальні – у популяціях 3 (бересто-ясенева діброва) та 9 (паклено-ясенева діброва).

Загальні параметри мінливості імаго досліджених популяцій. За результатами компонентного аналізу, понад 60 % мінливості спільно всіх лінійних характеристик, за винятком довжини очей (La), пояснює стать турунів; 7,3 % дисперсії інтерпретується як географічне положення екосистеми. Велика частина екземплярів, зібраних поза межами Новомосковського району (пробні площі 7, 8 і 9), має максимальні значення за даним фактором. У результаті оцінки довжини тіла *H. rufipes* з'ясовано, що для лісових екосистем (дібров із зімкненим наметом і потужним шаром підстилки) властиві мінімальні розміри як самців, так і самок. В агроценозах довжина тіла самців максимальна, тому що найсприятливіші умови проживання *H. rufipes* знаходить саме у мезоксерофільних і ксеромезофільних умовах агроценозів.

Найціннішою діагностичною ознакою стану популяції під час проведення екологічних досліджень є не середнє значення будь-якої характеристики, а тип її розподілу (Яблоков, 1968). Відсутність нормального розподілу (достовірний ексцес або асиметрія вибірки) може свідчити про спрямований відбір у популяціях *H. rufipes* (Schluter, 2000; Rueffler et al., 2006). Отримані дані цього розділу дозволяють виявити фенетичну пластичність популяцій *H. rufipes*, що стануть основою для екологічного моніторингу даного виду в антропогенно порушених екосистемах.

ВИСНОВКИ

1. Виходячи зі складу гемоцитів і змін ядерно-цитоплазматичного індексу, для раціону *H. rufipes* найхарактерніші рослинні корми. При живленні личинками *Calliphora sp.* та *Porcellio scaber* середні розміри гемоцитів максимальні. Створена методика лабораторного утримання імаго та личинок дозволяє здійснити масове розведення *H. rufipes*. Раціон, що складається з п'яти компонентів, оптимальний для лабораторного утримання імаго. Голодуючі екземпляри за наявності доступу до води для пиття щодоби втрачали 1,76 % маси тіла. Такий низький рівень втрати води забезпечує виживання особин у несприятливих для активності імаго періоди сезону.

2. Туруну волосистому властивий широкий спектр трофоконсортивних зв'язків із кормовими об'єктами рослинного та тваринного походження: *H. rufipes* споживає 68 із 173 досліджених видів рослин. Залежно від розмірів і маси здобичі в раціоні туруна волосистого домінують фітофаги, фітосапрофаги та некрофаги.

3. За присутності насіння або плодів одного виду рослин *H. rufipes* споживає меншу кількість корму, ніж за різноманітного складу раціону. Із п'яти запропонованих п'ятикомпонентних раціонів достовірно відрізняється вищим рівнем споживання корму лише вуглеводний, що складається з насіння *Triticum aestivum*, *Avena sativa*, *Secale cereale*, *Fagopyrum esculentum*, *Beta vulgaris*.

4. До складу гетеротрофної консорції *H. rufipes* у степовому Придніпров'ї входять вперше знайдені в Україні п'ять видів грегариин, два – неогрегариин, чотири – нематод, один – цестод, два – кліщів, а також один вид грибів. Середня екстенсивність інвазії *H. rufipes* степового Придніпров'я грегариинами – 12 %, нематодами – 1,2, кліщами – 17,6, грибами – 0,6 %. У кишечнику *H. rufipes* виявлено бактерії *Enterococcus faecalis* і спорову флору.

5. У *Clitellocephalus orphoni*, основного паразита *H. rufipes*, відмічено значний ступінь морфометричної мінливості його лінійних характеристик та індексів. Максимальна мінливість властива для відстані від септи між протомеритом і дейтомеритом до площини максимальної ширини дейтомерита (*DLAM*), відстані від септи між протомеритом і дейтомеритом до площини максимальної ширини протомерита (*PLPM*), ширини дейтомерита в екваторіальній площині (*DWE*) і максимальної ширини дейтомерита (*DWM*).

6. Виявлено значно вищу сталість пропорцій тіла *H. rufipes*, ніж його абсолютних розмірів. В усіх екосистемах за більшістю лінійних характеристик зареєстровано достовірний статевий диморфізм. Розподіл значної частини морфометричних параметрів не є нормальним. Зі збільшенням антропогенної трансформації екосистеми найчастіше достовірні зміни середніх значень морфометричних характеристик імаго не виникають.

7. *H. rufipes* живе у більшості типів аренних і заплавних лісів степового Придніпров'я, де лімітуючими факторами для виду є проективне покриття трав'янистими рослинами, потужність підстилки, механічний склад ґрунту та його зволоження, трофічність едафотопу та чисельність мурах. Виявлені у дисертаційній роботі екологічні особливості популяцій *H. rufipes* – майже повсюдне мешкання, численні трофоконсортивні зв'язки із широким спектром рослинних і тваринних кормових об'єктів, толерантність до багатьох видів одно- та багатоклітинних паразитів, морфологічна мінливість – дозволяють *H. rufipes* поширюватися у більшості типів природних і антропогенно трансформованих екосистем степового Придніпров'я.

СПИСОК ОСНОВНИХ НАУКОВИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Список статей у міжнародних журналах, які входять до наукометричних баз

1. Brygadyrenko V. V. Trophic preferences of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) with regard to seeds of agricultural crops in conditions of laboratory experiment / V. V. Brygadyrenko, D. Y. Reshetniak // Baltic J. Coleopterol. – 2014. – Vol. 14, № 2. – P. 179–190. (Особистий внесок – 50 %: збирання та визначення матеріалу, аналіз даних, написання статті).

2. Brygadyrenko V. V. Morphological variability among populations of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae): What is more important – the mean values or statistical peculiarities of distribution in the population? / V. V. Brygadyrenko, D. Y. Reshetniak // Folia Oecol. – 2014. – Vol. 41, № 2. – P. 109–133. (Особистий внесок – 50 %: збирання та визначення матеріалу, аналіз даних, написання рукопису).

У фахових виданнях України, які включені до міжнародних наукометричних баз

3. Решетняк Д. Е. Оптимизация рациона *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в условиях лабораторного содержания / Д. Е. Решетняк, В. В. Бригадиренко // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2013. – Т. 21, № 1. – С. 38–42. (Особистий внесок – 50 %: збирання та визначення матеріалу, аналіз даних, написання статті).

4. Решетняк Д. Е. Зараженність *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) грегаринами / Д. Е. Решетняк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2015. – Т. 23, № 2. – С. 89–94. (Особистий внесок – 100 %: збирання та визначення матеріалу, аналіз даних, написання статті).

5. Решетняк Д. Е. Морфологическая изменчивость гемоцитов *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) при питании кормами растительного и животного происхождения / Д. Е. Решетняк // Біологічний вісник МДПУ. – Т. 5, № 1. – 2015. – С. 133–144. (Особистий внесок – 100 %: збирання та визначення матеріалу, аналіз даних, написання рукопису).

Матеріали наукових конференцій

6. Решетняк Д. Е. Оптимизация рациона *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в условиях лабораторного содержания / Д. Е. Решетняк // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Матер. VII Междунар. науч. конф. – Д., 2013. – С 161–162.

7. Решетняк Д. Е. Особенности рациона *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в условиях лабораторного содержания / Д. Е. Решетняк // Проблемы современной биологии: Матер. X Междунар. науч.-практич. конференции (15.10.2013). – М., 2013. – С. 34–36.

8. Решетняк Д. Е. Особенности питания *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) объектами животного происхождения / Д. Е. Решетняк // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии: Матер. III Междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. – Донецк, 2014. – С. 60–61.

9. Решетняк Д. Е. Морфологическая изменчивость особей в популяции *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) / Д. Е. Решетняк // Наука в современном мире. Матер. Междунар. наук.-практ. конф. – Москва, 2014. – С. 6–8.

10. Reshetnyak D. Y. Habitat preferences of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) in forest ecosystems of steppe Pridneprov'e // Scientific enquiry in the contemporary world: theoretical basics and innovative approach. – CA, USA, B&M Publishing, 2014. – P. 75–79.

11. Решетняк Д. Е. Трофические предпочтения *Harpalus rufipes* при питании объектами растительного происхождения / Д. Е. Решетняк // Проблемы почвенной зоологии. Матер. XVII Всероссийского Совещания по почвенной зоологии, посвященного 75-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д. А. Криволицкого. – Москва–Сыктывкар, 2014. – С. 179–181.

12. Решетняк Д. Е. Питание *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) семенами и плодами отдельных сельскохозяйственных культур в условиях лабораторного эксперимента / Д. Е. Решетняк // XXI век: фундаментальная наука и технологии. Матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. – North Charleston, USA, 2014. – С. 4–7.

13. Решетняк Д. Е. Общая изменчивость распределения морфометрических характеристик в популяции *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) / Д. Е. Решетняк // Теоретичні та прикладні аспекти розвитку природничих дисциплін. Матер. Міжнар. наук.-практ. конф. – Полтава, 2014. – С. 109–110.

14. Решетняк Д. Е. Морфологическая изменчивость популяций *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) степной зоны Украины / Д. Е. Решетняк // Актуальные вопросы биологической науки. Матер. I Междунар. заоч. науч.-практ. конф. – Нежин, 2015. – С. 85–88.

15. Решетняк Д. Є. Мінливість довжини тіла *Harpalus rufipes* / Д. Є. Решетняк // I (XII) Міжнародна конференція молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності». Матер. Міжнар. наук.-практ. конф. – Львів, 2015. – С. 37.

16. Пахомов О. Є. Мікрофлора кишечника *Harpalus rufipes* як індикатор зараженості ґрунтів патогенними мікроорганізмами / О. Є. Пахомов, Д. Є. Решетняк // Біологія та екологія ґрунтів. Матер. наук. конф. – Львів, 2015. – С. 64–65. (Особистий внесок – 50 %: збирання та визначення матеріалу, аналіз даних, написання тез).

17. Решетняк Д. Є. Особливості розвитку личинок *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) у лабораторних умовах / Д. Є. Решетняк // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Матер. VIII Междунар. науч. конф. – Д., 2015. – С. 187–188.

АНОТАЦІЯ

Решетняк Д. Є. Консортивні зв'язки *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в умовах степового Придніпров'я. – На правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, Дніпропетровськ, 2016.

Досліджено консортивні особливості *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774) (Coleoptera, Carabidae) в умовах природних і антропогенно трансформованих екосистем степового Придніпров'я. Розглянуто зміни розмірів гемоцитів *H. rufipes* в умовах живлення різними типами кормів. Установлено можливість лабораторного утримання личинок та імаго *H. rufipes* в умовах живлення найпоширенішими продуктами харчування людини. *H. rufipes* споживає 68 із 173 досліджених видів

рослин. У тваринному раціоні *H. rufipes* домінують фітофаги, фітосапрофаги та некрофаги. В умовах присутності насіння або плодів одного виду кормових рослин *H. rufipes* споживає меншу кількість корму, ніж за різноманітного складу раціону. *H. rufipes* віддає перевагу насінню тих видів рослин, у яких воно м'якше та має більші розміри.

Установлено ряд екзо- та ендоконсортів *H. rufipes*, зареєстровано два види кліщів (*Caraboacarus stammeri* Krezal, 1959 і *Anystipalpus livshitsi* (Eidelberg, 1989)), чотири – нематод (Cephalobidae sp., Tylenchidae sp., Diplogasteridae sp., Strongylidae sp.), один – цестод, п'ять видів грегариин (*Gregarina ovata* Dufour, 1828, *G. steini* Berndt, 1902, *G. amarae* (Hammerschmidt, 1839) Frantzius, 1848, *Clitellocephalus ophoni* (Tuzet and Ormieres, 1956) Clopton, 2002, *Torogregarina sphinx* (Clopton, 1998)) і два – неогрегариин (*Gigaductus macrospora* Filipponi, 1948 і *G. elongatus* Mor., 1943), а також один вид грибів (*Alternaria* sp.). Досліджено морфометричну мінливість *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton, наймасовішого консорта *H. rufipes* в еталонних і антропогенно порушених екосистемах.

Проаналізовано біотопічний розподіл і третинну статеву структуру популяцій *H. rufipes*. Охарактеризовано відмінності 19 морфометричних характеристик *H. rufipes* за статтю та між популяціями в умовах агроценозів, природних і антропогенно порушених екосистем. Виявлено значно вищу сталість пропорцій тіла імаго, ніж його абсолютних розмірів. В усіх екосистемах за більшістю лінійних характеристик зареєстровано достовірний статевий диморфізм. Не зафіксовано виражених відмінностей між вивченими популяціями всередині однорідних за статтю груп особин. У випадку збільшення антропогенної трансформації екосистеми найчастіше не виникає достовірних змін середніх значень.

Збереження різноманіття Carabidae неможливе без детального вивчення консортивних зв'язків *H. rufipes*. У дисертаційній роботі простежено, як *H. rufipes* пристосовується до різних умов існування (трофоконсортивні зв'язки, особливості паразитоценозу, морфологічна мінливість). Отримані дані деталізують екологічну характеристику дослідженого виду, який має істотний позитивний вплив для знищення рудеральних рослин та шкідливих комах в агроценозах.

Ключові слова: туруни, Україна, трфоконсортивні зв'язки, грегариини, морфологічна мінливість.

АННОТАЦІЯ

Решетняк Д. Е. Консортивные связи *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в условиях степного Приднепровья. – На правах рукописи.

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.16 – экология. Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, 2016.

Исследованы консортивные связи *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) в условиях естественных и антропогенно трансформированных экосистем степного Приднепровья.

Выявлена изменчивость размеров гемоцитов *H. rufipes* при питании разными типами растительных и животных кормов. Исследованы особенности трофических связей жужелицы волосистой. Лабораторное содержание имаго и выращивание личинок *H. rufipes* возможно при питании распространенными пищевыми продуктами человека. *H. rufipes* присущ широкий спектр трофоконсортивных связей с кормовыми объектами растительного и животного происхождения: *H. rufipes* потребляет 68 из 173 исследованных видов растений. Семена рудеральных растений семейств Poaceae, Fabaceae, Asteraceae, Violaceae и т. д. являются составной частью рациона жука. Семена и плоды культурных растений семейств Poaceae, Polygonaceae, Cucurbitaceae, Chenopodiaceae, Rosaceae и т. д. можно считать основными кормовыми ресурсами *H. rufipes* в условиях агроценозов, фруктовых и ягодных насаждений.

В почвенном и подстилочном биогеогоризонтах экосистем степного Приднестровья *H. rufipes* формирует многочисленные трофоконсортивные связи со многими видами фитофагов, фитосапрофагов, некрофагов, а также зоофагов I, II и III порядков. В зависимости от размеров и массы добычи в рационе *H. rufipes* доминируют фитофаги, фитосапрофаги и некрофаги. У жужелицы волосистой наблюдается избирательность выбора семян по размерным характеристикам и их твердости. *H. rufipes* предпочитает виды растений, семена которых более мягкие и имеют большие размеры. В условиях присутствия семян или плодов одного вида кормовых растений *H. rufipes* потребляет меньшее количество корма, чем при различном составе рациона.

Выявлены экзо- и эндоконсорты *H. rufipes*, среди которых два вида клещей (*Caraboacarus stammeri* Krezal, 1959 и *Anystipalpus livshitsi* (Eidelberg, 1989)), четыре – нематод (Cephalobidae sp., Tylenchidae sp., Diplogasteridae sp., Strongylidae sp.), один – цестод, пять видов грегаринов (*Gregarina ovata* Dufour, 1828, *G. steini* Berndt, 1902, *G. amarae* (Hammerschmidt, 1839) Frantzius, 1848, *Clitellocephalus ophoni* (Tuzet and Ormieres, 1956) Clopton, 2002, *Torogregarina sphinx* (Clopton, 1998)) и два – неогрегаринов (*Gigaductus macrospora* Filipponi, 1948 и *G. elongatus* Mor., 1943), а также один вид грибов (*Alternaria* sp.).

Средняя экстенсивность инвазии *H. rufipes* степного Приднестровья всеми видами грегаринов – 12 %, нематодами – 1,2, клещами – 17,6, грибами – 0,6 %. У исследованных имаго *H. rufipes* кукурузного агроценоза индекс доминирования *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton составляет 34,0 %, *G. macrospora* Filipponi – 28,9, *G. steini* Berndt – 20,6, *T. sphinx* (Clopton) – 9,3, *G. amarae* (Hammerschmidt) Frantzius – 5,5, *G. ovata* Dufour – 0,9 и *G. elongatus* Mor. – 0,4 %. В кишечнике *H. rufipes* выявлены бактерии *Enterococcus faecalis* и споровая флора.

Исследована морфометрическая изменчивость *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton, массового консорта *H. rufipes* в экосистемах степного Приднестровья. Из 15 линейных характеристик только для шести характерно нормальное распределение. Соотношение размеров примита и сателлита в составе сизигиив более постоянно, чем морфометрические индексы гамонтов. Интенсивность инвазии грегаринов *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton *H. rufipes* влияет только на длину протомерита и дейтомерита, не оказывая достоверного влияния на их ширину

и расположение ядра. Пол хозяина не влияет на длину протомерита и дейтомерита, но влияет на их ширину, расположение ядра и наиболее широкого места дейтомерита.

В лесах степной зоны численность *H. rufipes* достоверно возрастает в условиях низкого покрытия травянистыми растениями, мощной подстилки, мезофильных условий, глинистых почв, повышенной минерализации почвенного раствора, низкой и средней численности муравьев. Проанализирована изменчивость 19 линейных и угловых характеристик, а также восьми морфометрических индексов для имаго *H. rufipes*, собранных в девяти лесных, полевых и степных экосистемах с различной степенью антропогенной нагрузки. Установлена достоверность различия морфометрических признаков *H. rufipes* между полями и популяциями. Высокая численность самок с большими длиной тела, шириной головы, переднеспинки и надкрылий свидетельствует, что в популяциях *H. rufipes* самки постепенно увеличивают свои размеры, в то время как самцы сохраняют их постоянными. По большинству линейных характеристик зарегистрирован достоверный половой диморфизм. Выраженные отличия между девятью изученными популяциями внутри однородных по полу групп особей не зарегистрированы.

Ключевые слова: жужелицы, Украина, трофоконсортивные связи, грегарины, морфологическая изменчивость.

SUMMARY

Reshetnyak D. E. Consortive ties of *Harpalus rufipes* (Coleoptera, Carabidae) in the conditions of the steppe Prydniprov'ya. – Manuscript.

Dissertation for degree of Candidate of Biological Sciences on speciality 03.00.16 – Ecology. Dnipropetrovs'k National Oles' Gonchar University. – Dnipropetrovs'k, 2016.

The dissertation is dedicated to the investigation of consortive ties of *Harpalus rufipes* in the conditions of the natural and anthropogenically transformed ecosystems of the steppe Dnieper region (Prydniprov'ya).

Peculiarities of trophic ties of *H. rufipes* are studied. Laboratory breeding of *H. rufipes* is possible using human's most common food. Under the conditions of a laboratory experiment *H. rufipes* consumes mainly trophic objects of plant origin. It was established the trophic links of *H. rufipes* with fruits and seeds of 68 plant species. *H. rufipes* observed selectivity choice of seeds on the dimensional characteristics and their hardness. *H. rufipes* prefers plants which seeds are softer and larger. For keeping *H. rufipes* in laboratory conditions 5 variants of mixed diet, each consisting of 5 plant species, were tested: the first mostly carbohydrate, the others with average and high content of fat. Out of these diets only the carbohydrate diet involved a significantly higher level of food consumption. When different multicomponent diets were offered the consumption of different types of food varied by 1.5 to 2.0 times.

Caraboacarus stammeri Krezal, 1959 and *Anystipalpus livshitsi* (Eidelberg, 1989) are the exoconsorts of *H. rufipes* and four species of the nematodes (Cephalobidae sp., Tylenchidae sp., Diplogasteridae sp., Strongylidae sp.), one of the cestodes, five species of the gregarines (*Gregarina ovata* Dufour, 1828, *G. steini* Berndt, 1902, *G. amarae* (Hammerschmidt, 1839) Frantzius, 1848, *Clitellocephalus ophoni* (Tuzet and Ormieres,

1956) Clopton, 2002, *Torogregarina sphinx* Clopton, 1998)) and two species of the neogregarines (*Gigaductus macrospora* Filipponi, 1948 and *G. elongatus* Mor., 1943) are the endoconsorts of *H. rufipes*.

15 linear characteristics and 18 indexes for gamonts and 6 indexes for syzygies of *C. ophoni* (Tuzet and Ormieres) Clopton were investigated. The intensity of infestation *H. rufipes* by gregarines only affects the length of the protomerite and deutomerite. Sex of the host has no effect to the length of the protomerite and deutomerite, but it has the effect to their width and location of the nuclei.

In the forests of the steppe zone of Ukraine the number of *H. rufipes* significantly increases in presence of the thick litter, mesophilic conditions, clay soils and low average number of the ants. As distinct from the linear measurements, for all 8 considered proportions of the body in specimens of both sexes the excess is significantly positive, suggesting higher constancy of bodily proportions in *H. rufipes* than of absolute size. For most of the linear characteristics, a significant sexual dimorphism is recorded. In the areas where annual burning of crop residues and litter is observed, differences between males and females in length are two times higher than differences between males and females for the ecosystems with no such burning. No marked differences between the 9 populations studied within the groups of specimens of the same sex are recorded.

Keywords: ground beetles, Ukraine, trophic consortive ties, gregarines, morphological variability.

Підписано до друку 25.04.2016 р. Формат 60х90 ¹/₁₆
Папір офсетний. Друк цифровий. Гарнітура Times New Roman.
Ум. друк. арк. 0,9. Тираж 100 прим. Замовлення № 80.

Ліра, 49010, м. Дніпропетровськ, вул. Наукова, 5.

Свідоцтво про внесення до Держ. реєстру
Серія ДК №188 від 19.09.2000 р.