

Міністерство освіти і науки України
Мелітопольський державний педагогічний університет
імені Богдана Хмельницького

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

Назімов Сергій Сергій огли

УДК 574.4:595.767.29+593.191.1

ДИСЕРТАЦІЯ

КОНСОРТИВНІ ЗВ'ЯЗКИ ПІЩАНОГО МІДЛЯКА

OPATRUM SABULOSUM (TENEBRIONIDAE, COLEOPTERA)

В УМОВАХ СТЕПОВОГО ПОДНІПРОВ'Я

091 – Біологія

09 – Біологія

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

_____ Назімов С. С.

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник: Жуков Олександр Вікторович,
доктор біологічних наук, професор

Запоріжжя – 2026

АНОТАЦІЯ

Назімов С.С. Консортивні зв'язки піщаного мідляка *Opatrum sabulosum* (Tenebrionidae: Coleoptera) в умовах степового Подніпров'я. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – Біологія. – Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, Запоріжжя, 2026.

З'ясовано особливості консортивних зв'язків *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1761) в умовах природних і антропогенно трансформованих екосистем на території Степового Подніпров'я, з урахуванням спектра кормових об'єктів, мікрооселищ та взаємодій з іншими компонентами епігейної фауни. Визначено роль фітосапрофагії (детритофагії) як елемента трофічного режиму піщаного мідляка та показано її значення у підтриманні життєдіяльності виду за змінних умов середовища, зокрема за дефіциту доступних кормових ресурсів. Показано особливості динаміки зміни маси тіла імаго *O. sabulosum* за умов відсутності доступу до води та окреслено фізіолого-екологічні передумови, що забезпечують тимчасову стійкість виду до посушливих періодів у степових біотопах і агроценозах.

Встановлено, що імаго *O. sabulosum* характеризується широким спектром живлення і поїдає листя 21 з 22 культурних (95,5% від загальної кількості) та 16 з 33 видів дикорослих трав'янистих рослин (48,5% від загальної кількості), запропонованих комахам протягом серії експериментів. Показано, що попри сезонне зниження загальної активності імагінальної стадії у другій половині літа, трофічна активність піщаного мідляка зберігається на досить високому рівні, що підкреслює його екологічну пластичність. Виявлено, що *O. sabulosum* не надає явної переваги листю сільськогосподарських культур порівняно з природною рослинністю, зокрема рудерантними видами, що має важливе значення для оцінки його потенційної шкодочинності в агроценозах. Відмічено, що комахи даного виду здатні

споживати листя рослин, яке характеризується гірким молочним соком і значною опушеністю, тобто не уникають морфо-хімічно захищених кормових об'єктів. З'ясовано, що імаго *O. sabulosum* поїдає листя дерев і чагарників, що вірогідно забезпечує підтримання популяцій за рахунок споживання листяного опаду на узліссях та в полезахисних лісосмугах.

У травному тракті кількох масових на території Степового Подніпров'я видів чорнишів, зафіксовано 7 видів грегарин, що належать до 3 родин, а саме Actinocephalidae (*Steinina diaperis* Foerster, 1938), Gregarinidae (*Gregarina ormierei* Théodoridès, 1955 і *G. ovoidea* Wellmer, 1911) та Stylocephalidae (*Sphaerorhynchus cf. hamoni* Tuzet & Théodoridès, 1951, *Stylocephalus gigas* Filipponi, 1949, *S. longicollis* (Stein, 1848) Watson, 1916 та *S. oblongatus* (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916). *G. ovoidea*, *S. gigas*, *S. longicollis* та *S. oblongatus* уперше зареєстровані для нових видів господаря, що уточнює уявлення про поширення представників цього симбіотичного комплексу. Встановлено, що на території Степового Подніпров'я в кишківнику *O. sabulosum* зустрічається лише один вид грегарин — *S. oblongatus*, що свідчить про відносно спрощений склад його ендосимбіотичного комплексу порівняно з іншими масовими видами чорнишів.

З'ясовані особливості трофічних зв'язків імаго *O. sabulosum* з масовими видами безхребетних хижаків-генералістів, мешканців агроценозів, а також природних лісових і степових екосистем, що дозволило охарактеризувати місце виду в трофічних мережах епігейної фауни регіону. Показано, що значна частина досліджених хижаків потенційно здатна використовувати піщаного мідляка як кормовий об'єкт, однак результати експериментів не завжди прямо відображають ситуацію в природі, оскільки інтенсивність хижацтва залежить від біотопу, мікрооселищ і фактичної частоти контактів між видами. Виявлено три види турунів — *B. cephalotes*, *C. ambiguus* та *H. rufipes*, які проявляють виражену хижацьку активність щодо імаго *O. sabulosum* і, ймовірно, можуть здійснювати природну регуляцію чисельності цього фітофага в агроценозах. Одержані результати підкреслюють важливість комплексу хижаків-

генералістів як потенційного біотичного чинника контролю чисельності масових видів колеоптерофауни.

Збереження біорізноманіття епігейної фауни степових екосистем Подніпров'я, так само як і формування ефективних та надійних стратегій захисту сільськогосподарських культур від шкідників, неможливе без детального вивчення екологічних зв'язків масових видів колеоптерофауни, зокрема *O. sabulosum*, із компонентами навколишнього середовища та трофічними мережами екосистем. У дисертаційній роботі комплексно проаналізовано адаптації *O. sabulosum* до динамічних умов існування, включно з особливостями трофічних зв'язків із кормовими об'єктами різного походження, взаємодією з безхребетними хижаками-генералістами, а також специфікою симбіотичного комплексу і рівнем морфометричної варіативності його симбіонтів. Одержані результати поглиблюють і уточнюють біолого-екологічні характеристики виду в умовах Степового Подніпров'я, зокрема щодо його екологічної пластичності та місця в консорціях. Встановлено роль *O. sabulosum* як фітофага, що переважно не становить значної загрози для сільськогосподарських культур, водночас бере участь у регуляції популяцій рудеральної рослинності та може виступати стабільним кормовим ресурсом для корисних хижих комах в агроценозах і суміжних біотопах.

Ключові слова: *Opatrum sabulosum*, грегарини, морфометрія, фітофаги, хижаки-генералісти, екосистемні процеси, екосистемні послуги, зміни клімату, потепління, антропогенний вплив, біорізноманіття, природні ресурси, природничі науки, степова зона України.

ABSTRACT

Nazimov S.S. Consortial relationships of *Opatrum sabulosum* (Tenebrionidae, Coleoptera) in the Steppe Dnipro region. – Qualifying scientific work on the rights of the manuscript. The dissertation for the degree Doctor of Philosophy (Ph.D.) on a specialty 091 – Biology. – Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Zaporizhzhia, 2026.

The features of consortial relationships of *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1761) under natural and anthropogenically transformed ecosystems of the Steppe Dnipro region were elucidated, taking into account the spectrum of food objects, microhabitats, and interactions with other components of the epigeic fauna. The role of phytosaprophagy (detritophagy) as an element of the trophic regime of *O. sabulosum* was determined, and its importance for maintaining vital activity under variable environmental conditions, particularly under a deficit of available food resources, was demonstrated. The dynamics of body mass change in imago *O. sabulosum* under conditions of water deprivation were analyzed, and the physiological-ecological prerequisites ensuring temporary resistance of the species to drought periods in steppe habitats and agrocenoses were outlined.

It was established that imago *O. sabulosum* exhibits a broad feeding spectrum and consumes leaves of 21 out of 22 cultivated plant species (95.5% of the total) and 16 out of 33 wild herbaceous plant species (48.5% of the total) offered during a series of experiments. Despite a seasonal decline in overall activity of the imaginal stage in the second half of summer, trophic activity remains relatively high, indicating considerable ecological plasticity. The species shows no clear preference for cultivated plants over natural vegetation, particularly ruderal species, which is important for assessing its potential harmfulness in agrocenoses. Individuals are capable of feeding on plants characterized by bitter latex and dense pubescence, i.e., they do not avoid morphologically and chemically protected food sources. It was also found that imago *O. sabulosum* consumes leaves of trees and shrubs, which likely supports population persistence through the use of leaf litter on forest edges and in shelterbelts.

In the digestive tract of several mass species of darkling beetles inhabiting the Steppe Dnipro region, seven species of gregarines belonging to three families were recorded: Actinocephalidae (*Steinina diaperis* Foerster, 1938), Gregarinidae (*Gregarina ormierei* Théodoridès, 1955; *G. ovoidea* Wellmer, 1911), and Stylocephalidae (*Sphaerorhynchus* cf. *hamoni* Tuzet & Théodoridès, 1951;

Stylocephalus gigas Filipponi, 1949; *S. longicollis* (Stein, 1848) Watson, 1916; *S. oblongatus* (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916). *G. ovoidea*, *S. gigas*, *S. longicollis*, and *S. oblongatus* were recorded for new host species for the first time, expanding knowledge of the host range and distribution of this symbiotic complex. It was established that only one gregarine species, *S. oblongatus*, occurs in the intestine of *O. sabulosum* within the Steppe Dnipro region, indicating a relatively simplified endosymbiotic complex compared to other mass darkling beetle species.

The trophic relationships of imago *O. sabulosum* with mass species of invertebrate generalist predators inhabiting agroecosystems as well as natural forest and steppe ecosystems were clarified, allowing characterization of the species' position within regional epigeic trophic networks. A substantial proportion of the studied predators is potentially capable of using *O. sabulosum* as a food resource; however, experimental results do not always directly reflect natural conditions, as predation intensity depends on habitat type, microhabitats, and the actual frequency of encounters between species. Three ground beetle species — *B. cephalotes*, *C. ambiguus*, and *H. rufipes* — exhibited pronounced predatory activity toward imago *O. sabulosum* and may contribute to natural regulation of its populations in agroecosystems. These findings emphasize the importance of generalist predator complexes as potential biotic factors controlling the abundance of mass coleopteran species.

The conservation of biodiversity of epigeic fauna in the steppe ecosystems of the Dnipro region, as well as the development of effective and reliable strategies for protecting agricultural crops from pests, is impossible without detailed knowledge of the ecological relationships of mass coleopteran species, including *Opatrum sabulosum*, with environmental components and trophic networks. The dissertation provides a comprehensive analysis of the adaptations of *O. sabulosum* to dynamic environmental conditions, including trophic relationships with food resources of different origins, interactions with invertebrate generalist predators, and the specificity of its symbiotic complex together with the morphometric variability of its symbionts. The obtained results deepen and refine the biological and ecological

characteristics of the species in the Steppe Dnipro region, particularly regarding its ecological plasticity and position within consortia. *O. sabulosum* is shown to function as a phytophagous species that generally poses little threat to agricultural crops, while participating in the regulation of ruderal vegetation populations and serving as a stable food resource for beneficial predatory insects in agrocenoses and adjacent habitats.

Key words: *Opatrum sabulosum*, gregarines, morphometry, phytophagous, generalist predators, ecosystem processes, ecosystem services, climate change, warming, anthropogenic impact, biodiversity, natural resources, natural sciences, Steppe zone of Ukraine.

Список публікацій здобувача, в яких висвітлено основні наукові результати дисертації

У виданнях, які включені до наукометричних баз Web of Science та Scopus

1. Nazimov S. (2024) Gregarines of mass species of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Ukraine. *Ecologica Montenegrina*, 73, 26-38. <https://doi.org/10.37828/em.2024.73.3> (**Scopus – 2-й кuartиль**).
2. Nazimov S. (2024) Experimental assessment of the ability of generalist predators to control *Opatrum sabulosum* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Baltic Journal of Coleopterology*, 24(1), 77-90. [https://doi.org/10.59893/bjc.24\(1\).007](https://doi.org/10.59893/bjc.24(1).007) (**Scopus – 2-й кuartиль**).
3. Brygadyrenko V., Nazimov S. (2015) Trophic relations of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) with leaves of cultivated and uncultivated species of herbaceous plants under laboratory conditions. *ZooKeys*, 481, 57–68. <https://doi.org/10.3897/zookeys.481.7015> (**Scopus – 2-й кuartиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).
4. Nazimov S. (2024) Gregarine *Stylocephalus oblongatus* (Apicomplexa: Eugregarinida: Gregarinidae) from the intestine of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera: Tenebrionidae) in the reclamation areas of Pokrovsky mining

and processing plant: the first report and morphometric variability of gamonts. *Zoodiversity*, 58(4):335-348. <https://doi.org/10.15407/zoo2024.04.335> (**Scopus – 3-й кuartиль**).

5. Brygadyrenko V., Nazimov S. (2014). Nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) when fed on leaves of trees, shrubs and liana plants in the conditions of a laboratory experiment. *Baltic Journal of Coleopterology*, 14(1), 59–72. (**Scopus – 3-й кuartиль**) (особистий внесок: аналітичний огляд, збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

Публікації в інших виданнях

6. Nazimov S., Brygadyrenko V. (2013). Does saprophagy play a significant role in nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae)? *Bulletin of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*, 21(1), 43–50. <https://doi.org/10.15421/011308> (особистий внесок: аналітичний огляд, збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків)

Список публікацій, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації

7. Назімов С. (2024) Вплив таких факторів, як екоморфічна приналежність та розмірні характеристики, на здатність хижаків-генералістів здійснювати контроль піщаного чорнища *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae). Матеріали міжнародної наукової конференції «Актуальні питання біотехнології, екології та природокористування». Харків, 25–26.04.2024 р., 37–37.
8. Назімов С. (2024) The ability of generalist predators to prey on adults of the *Opatrum sabulosum* in natural steep ecosystems and agro cenoses in the Steere Dnipro Region. Матеріали XX Міжнародної наукової конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології», присвяченої 90-річчю від дня народження професора Ореста Демківа. Україна, Львів, 18–20.04.2024 р., 235–236.

9. Назімов С. (2024) New gregarines species (Apicomplexa: Eugregarinida) of darkling beetles in Steepe Dnipro region. Матеріали міжнародної наукової конференції «Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience – 2024». Тернопіль, 18–19.04.2024 р., 126–37.
10. Назімов С. (2023) Трофічні переваги *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) при живленні листям культурних та дикорослих трав'янистих рослин в лабораторних умовах. Матеріали всеукраїнської науково-практичної конференції «X з'їзд Українського ентомологічного товариства». Київ, 2–6.10.2023 р., 105–107.
11. Назімов С. (2023). *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae): current status of distribution in Europe and harmfulness to crops. Всеукраїнська науково-практична конференція «Актуальні проблеми охорони біорізноманіття та наукових досліджень в умовах воєнного та післявоєнного часу», присвячена 100-річчю Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького. Україна, Запоріжжя, 28–29.09.2023 р., 12–14.
12. Назімов С. (2023) The ability of *O. sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) to feed on the leaves of woody and shrubby vegetation. International scientific conference “Natural sciences: history, the present time, the future, EU experience”: conference proceedings. 6–7.09.2023, Wloclawek, the Republic of Poland. Riga, Latvia: «Baltija Publishing», 27–30. DOI <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-344-6-6>
13. Назімов С. (2023) Грегарины паразити піщаного чорнища *O. sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) на території Степового Подніпров'я. Матеріали всеукраїнської науково-практичної online-конференції, присвяченої 110-річчю від дня народження видатних вчених-ентомологів академіка НАН України Вадима Петровича Васильєва і професора Миколи Платоновича Дядечка. Київ, 21.03.2023 р., 65–67.
14. Назімов С., Бригадиренко В. (2013). Значення сапрофагії у живленні *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae). Біорізноманіття та роль

тварин в екосистемах: Матеріали VII Міжнародної наукової конференції “Zoocenosis–2013”. Дніпро, 22–25.10.2013 р., Адверта, 149–150. (особистий внесок: аналітичний огляд, збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

15. Назімов С., Лоза І. (2013). Особливості формування фауни безхребетних на ділянках рекультивації Орджонікідзевського гірничо-збагачувального комбінату. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали VII Міжнародної наукової конференції “Zoocenosis–2013”. Дніпро, 22–25.10.2013 р., Адверта, 150–151. (особистий внесок: аналітичний огляд, збір та обробка експериментальних даних, формулювання висновків).

ВСТУП	13
РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕНОСТІ БІОЛОГО-ЕКОЛОГІЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ <i>OPATRUM SABULOSUM</i> (ЛІТЕРАТУРНИЙ ОГЛЯД)....	20
1.1. Систематичне положення та географічне поширення <i>O. sabulosum</i> . .	20
1.2. Особливості пристосування популяцій <i>O. sabulosum</i> до умов навколишнього середовища.....	24
1.3. Трофічні преференції <i>O. sabulosum</i>	36
1.4. Симбіонти та природні вороги <i>O. sabulosum</i>	41
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	46
2.1. Польові методи.....	46
2.2. Лабораторні методи	49
2.3. Статистичні методи	57
РОЗДІЛ 3. САПРОТРОФНИЙ РЕЖИМ У ЖИВЛЕННІ <i>OPATRUM SABULOSUM</i>	59
3.1. Підходи до оцінки сапротрофного режиму живлення <i>O. sabulosum</i>	59
3.2. Роль фітосапрофагії (детритофагії) в раціоні <i>O. sabulosum</i>	61
3.3. Здатність представників родини Tenebrionidae витримувати умови тривалої нестачі вологи.	67
Висновки по розділу	70
РОЗДІЛ 4. ФІТОФАГІЯ ЯК ТРОФІЧНИЙ РЕЖИМ У ЖИВЛЕННІ <i>OPATRUM SABULOSUM</i>	71
4.1. Здатність живитися листям дикорослих трав'янистих рослин	73
4.2. Здатність живитися листям сільськогосподарських культур.....	76
4.3 Здатність живитися листям деревної, чагарникової рослинності та листям ліан.....	79

4.4. Інтерпретація особливостей споживання кормових ресурсів імаго <i>O. sabulosum</i>	90
Висновки по розділу	95
РОЗДІЛ 5. ЗВ'ЯЗКИ <i>OPATRUM SABULOSUM</i> ІЗ СИМБІОНТАМИ ТА ХИЖАКАМИ.....	96
5.1. Грегарини симбіонти <i>O. sabulosum</i> та деяких інших масових на території Степового Подніпров'я чорнишів	97
5.2. Морфометрична мінливість гамонтів грегарини <i>S. oblongatus</i> асоційованих з <i>O. sabulosum</i>	111
5.3. <i>O. sabulosum</i> як об'єкт живлення хижаків.....	123
Висновки по розділу	131
ВИСНОВКИ.....	133
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	135
ДОДАТОК 1.....	163
ДОДАТОК 2.....	175

Обґрунтування вибору теми дослідження. Вдосконалення засобів відновлення екосистем, що зазнали антропогенних порушень, збереження біорізноманіття природних екосистем, а також формування стратегій сталого розвитку та збільшення площ органічного сільського господарства є важливим напрямком біології та екології [1–4]. Степове Подніпров'я є одним з регіонів України, де навколишнє середовище зазнало найбільшого антропогенного тиску, оскільки саме тут зосереджені значні поклади корисних копалин, що активно розробляються – Криворізький залізнорудний басейн, Покровський марганцевий басейн, Малишівське (Самотканське) прибережно-морське родовище комплексних ільменіт-рутил-цирконових розсипів (пісків) та вугільний район Західний Донбас [5–9]. Заповіданні та ревайлдинг (від англійського «rewilding» – оприроднення, здичавіння) – основні засоби захисту природних екосистем та їх мешканців [10,11]. Для розробки дієвих заходів захисту та відновлення біорізноманіття важливо розуміти природу процесів, що проходять всередині екосистем, а отже значну увагу слід приділити вивченню численних зв'язків між їх ланками, насамперед трофічними, топічними, форичними та ін. [12–15]. Одним із підходів, що дозволяє системно аналізувати такі взаємодії, є концепція, відповідно до якої екосистеми розглядаються як сукупність елементарних функціональних одиниць — консорцій. Консорція формується навколо детермінанта, яким може виступати окрема особина, її орган (мероконсорція), популяція або вид, та включає комплекс пов'язаних із ним автотрофних і гетеротрофних організмів, що взаємодіють із ядром через різні типи екологічних зв'язків.

На сьогодні біолого-екологічні особливості життєдіяльності дрібних і великих ссавців, а також сформовані навколо них гетеротрофно детерміновані консорції, досліджені досить повно. Водночас значний інтерес становить вивчення консортивних зв'язків безхребетних, функціональну роль яких у природних та антропогенно трансформованих екосистемах висвітлено поки

що в недостатньому обсязі. Особливо це стосується масових наземних комах, для яких характерне різноманіття трофічних і просторових взаємодій, а також висока екологічна пластичність, що зумовлює формування складних і багаторівневих консортивних систем. Розуміння повного спектра трофічних зв'язків комах є важливим не лише для збереження природних екосистем, але й для ефективного захисту сільськогосподарських культур від фітофагів [16–18], формування стратегій переходу до органічного землеробства і сталого розвитку сільського господарства [3,19]. У цьому контексті вивчення гетеротрофно детермінованих консорцій комах, зокрема масових видів твердокрилих, є доцільним підходом для аналізу трофічних взаємодій у епігейних угрупованнях і з'ясування їх ролі в екосистемах.

Рід *Opatrum* у світовій фауні представлений більш як 30 видами, проте на території України мешкають лише три [20]. Не зважаючи, на незначну кількість видів роду, на території України ці жуки є масовими [21,22]. Представники роду, переважно мешкають у відкритих ландшафтах, зазвичай – в агроценозах, а також на степових цілинних ділянках з розрідженим рослинним покривом [23]. Різноманіття адаптацій визначає багатство екологічних зв'язків жуків чорнишів роду *Opatrum* Fabricius, 1775, проте консортивні зв'язки представників даного роду досліджено недостатньо.

Із загаданих вище трьох видів роду найбільше господарське значення, практично по всьому своєму ареалу, має піщаний мідляк *O. sabulosum* (Linnaeus, 1761) [24,25]. *O. sabulosum* – транспалеарктичний полізональний польовий вид, найчисленніший серед чорнишів агроценозів та степової цілини [22]. Вид належить до групи евритопних ксерофілів, які надають перевагу сухим ділянкам [26]. Є поліфітофагом та детритофагом [20]. Також, добре освоївся на ріллі та завдає значної шкоди сходам у роки масового розмноження [27]. За інформацією багатьох авторів [23,28–30] *O. sabulosum* шкодить на широкому спектрі сільськогосподарських культур (як просапних, так і суцільного посіву), а також пошкоджує молоді сходи сосни [20]. Вид масово зустрічається на території агроценозів та населених пунктів,

зустрічаючись навіть на ділянках з дуже високим ступенем фрагментації рослинного покриву [31]. У зв'язку з приналежністю до шкідників сходів, піщаний чорниш вивчався, переважно, у фокусі агрономії і його консортивні зв'язки досліджено недостатньо.

O. sabulosum – масовий на цілих степових ділянках та ріллі степової зони України фітофаг [23,32]. Як і будь який інший вид *O. sabulosum* володіє численними трофічними та топічними зв'язками з широким спектром одно- та багатоклітинних організмів, які мешкають в його травному тракті, служать джерелом поживних речовин, або самі полюють на цей вид чорнишів [20]. З огляду на відомості про паразитів та паразитоїдів *O. sabulosum*, актуальності набуває дослідження його зв'язків з паразитичними організмами, а також особливостей живлення імаго піщаного чорниша надземними вегетативними органами рослин, і ролі сапрофагії в раціоні даного виду, в умовах природних та антропогенно трансформованих екосистем Степового Подніпров'я.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами й темами. Дисертаційна робота виконана в 2022–2026 рр. у руслі наукової програми кафедри ботаніки, екології та садово-паркового господарства Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького, як частина державної науково-дослідницької теми: «Біологічне різноманіття як фактор стійкості екосистем Приазовського регіону в умовах глобальних змін клімату та антропогенного впливу» (затверджена на Вченій раді факультету, протокол № 8 від 19.04.2022 р.).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – оцінити роль піщаного мідляка (*O. sabulosum*) як елемента екосистем степової зони України, в межах Степового Подніпров'я.

Для реалізації зазначеної мети передбачається виконання таких завдань:

- оцінити роль імаго *O. sabulosum* як елемента ієрархічно організованих екосистем Степового Подніпров'я, зокрема на рівні трофічних та внутрішніх симбіотичних зв'язків;

- встановити значення фітосапрофагії в раціоні імаго *O. sabulosum*, в природних екосистемах та агроценозах Степового Подніпров'я;
- з'ясувати трофічні пристосування імаго *O. sabulosum* до екосистем Степового Подніпров'я шляхом встановлення зв'язків з кормовими об'єктами рослинного походження;
- визначити трофічні преференції *O. sabulosum* в умовах живлення найпоширенішими дикорослими та основними культурними рослинами (трофічні спеціалізації);
- з'ясувати симбіотичні пристосування піщаного мідляка до екосистем Степового Подніпров'я шляхом виявлення спектра організмів підкласу Gregarinasina (Conoidasida: Apicomplexa), що формують внутрішні симбіотичні зв'язки з імаго *O. sabulosum* та іншими масовими видами родини Tenebrionidae;
- встановити особливості морфологічної мінливості гамонтів грагарин *Stylocephalus oblongatus* – наймасовішого симбіонта *O. sabulosum*;
- з'ясувати трофічні зв'язки *O. sabulosum* з безхребетними хижаками в екосистемах Степового Подніпров'я як прояв його трофічних пристосувань.

Об'єкт дослідження. Ценопопуляції *O. sabulosum* на території Степового Подніпров'я.

Предмет вивчення. Особливості пристосування *O. sabulosum* до умов довкілля (трофічні та симбіотичні).

Методи дослідження. Польові (обстеження та геоботанічний опис пробних ділянок, ґрунтово-зоологічні методи польових досліджень безхребетних) та камеральні (морфометричні методи, методи лабораторного утримання комах, мікробіологічні дослідження вмісту кишківника, статистичні методи та ін.). При вимірювання морфометричних параметрів застосовували програмні пакети TrpDig2 1.1 та TourView 3.7 від TourTek. Статистичну обробку даних здійснювали за допомогою програм Statistica (версії 8.0 та 13.3).

Наукова новизна отриманих результатів.

Вперше:

- з'ясовано особливості трофічних зв'язків *O. sabulosum* з кормовими об'єктами рослинної природи, на території Степового Подніпров'я;
- надано оцінку здатності імаго *O. sabulosum* жититися листям деревної та чагарникової рослинності;
- встановлено видовий склад грегарин-симбіонтів *O. sabulosum* та рівень їх поширеності в популяціях хазяїна, в екосистемах Степового Подніпров'я;
- виявлено 7 видів грегарин, що є симбіонтами масових для степової зони України видів родини Tenebrionidae, 4 з яких вперше фіксуються для нових видів господаря;
- охарактеризовано морфологічну мінливість грегарин *S. oblongatus*, що мешкають в кишківнику *O. sabulosum* на території Степового Подніпров'я.
- визначено коло безхребетних хижаків-генералістів здатних активно полювати на імаго *O. sabulosum* та потенційно здійснювати контроль чисельності популяцій даного виду в природних умовах.

Удосконалено та доповнено:

- уявлення про роль детритофагії (фітосапрофагії) як трофічного режиму в живленні імаго *O. sabulosum*;
- уточнено та розширено відомості про спектр природних і культурних рослин, що поїдаються імаго *O. sabulosum*.

Набула подальшого розвитку:

- теорія консортивних зв'язків Беклемішева-Раменського, шляхом уточнення структури консорцій масових видів комах-фітофагів степових екосистем з урахуванням трофічних та симбіотичних взаємодій.

Практичне значення отриманих результатів. Одержані результати можуть бути застосовані при розробленні методології та практичних заходів охорони природних екосистем на теренах степової зони України, в першу чергу степових цілинних ділянок. Встановлені особливості консортивних зв'язків *O. sabulosum* свідчать про високу екологічну пластичність виду та

його здатність оптимізувати власні біоенергетичні процеси, що має особливе значення в умовах аридизації та дозволяє розглядати його як індикаторний вид. Отримані дані можуть бути використані при оцінці стану біорізноманіття степових екосистем, в рамках екологічного моніторингу та оцінки впливу на довкілля. Виявлені механізми природної регуляції чисельності популяцій *O. sabulosum* за участі хижаків та симбіонтів дають ґрунтовні підстави розглядати цей вид не як шкідника, а як важливу ланку екосистем Степового Подніпров'я. Водночас, одержані результати можуть бути застосовані при вдосконаленні методів інтегрованого захисту сільськогосподарських культур.

Матеріали дисертаційної роботи можуть бути використані в навчальному процесі закладів вищої освіти при викладанні дисциплін «Екологія», «Зоологія», «Ентомологія», «Паразитологія», «Ентомопатологія», «Сільськогосподарська ентомологія» та «Захист рослин», а також для розробки компетентнісно орієнтованих завдань, практикумів і кейсів у природничій освітній галузі на різних рівнях освіти.

Перспективи подальших досліджень пов'язані із з'ясуванням впливу грегарин на життєдіяльність *O. sabulosum* та підтвердженням полювання безхребетних хижаків на імаго цього виду, в природних умовах. Окремий інтерес становить сезонна динаміка зараженості популяцій *O. sabulosum* грегаринами та варіації раціону піщаних мідляків за різних умов середовища.

Особистий внесок здобувача. Автор дисертації провів аналіз вітчизняної та зарубіжної наукової літератури, самостійно здійснив збір польових матеріалів, планування та проведення експериментальної роботи, їх камеральне та статистичне опрацювання, формулювання висновків. Автор брав безпосередню участь у підготовці матеріалів до друку та апробації результатів своєї досліджень. Написання дисертаційної роботи здійснювалось автором особисто.

Апробація результатів дисертації. Основні положення дисертаційної роботи та результати досліджень доповідались і обговорювались на щорічних засіданнях кафедри ботаніки і садово-паркового господарства; на науково-

практичних конференціях професорсько-викладацького складу Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького (Мелітополь, 2022–2026pp.); на VII Міжнародній науковій конференції “Zoocenosis–2013”, м. Дніпро, 22–25 жовтня 2013 р.; на всеукраїнській науково-практичній online-конференції, присвяченій 110-річчю від дня народження видатних вчених-ентомологів академіка НАН України В. Васильєва і професора М. Дядечка, м. Київ, 21 березня 2023 р.; на міжнародній науковій конференції ««Natural sciences: history, the present time, the future, EU experience», м. Влоцлавек, Польща, 6–7 вересня 2023 р.; на всеукраїнській науково-практичній конференції «Актуальні проблеми охорони біорізноманіття та наукових досліджень в умовах воєнного та післявоєнного часу», присвяченій 100-річчю МДПУ ім. Б. Хмельницького, Україна, м. Запоріжжя, 28–29 вересня 2023 р.; на всеукраїнській науково-практичній конференції «X з’їзд Українського ентомологічного товариства», м. Київ, 2–6 жовтня 2023 р.; на XX Міжнародній науковій конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології», присвяченій 90-річчю від дня народження професора Ореста Демківа. Україна, Львів, 18–20 квітня 2024 р.; на міжнародній науковій конференції «Актуальні питання біотехнології, екології та природокористування», м. Харків, 25–26 квітня 2024 р.; на міжнародній науковій конференції «Тернопільські біологічні читання – Ternopil Bioscience – 2024», м. Тернопіль, 18–19 квітня 2024 р.

Публікації. Основні матеріали дисертаційної роботи опубліковані в 15 наукових працях, із них 5 – у виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз Web of Science або Scopus, 1 – у інших виданнях, 9 – матеріали наукових конференцій.

Структура та обсяг роботи. Дисертаційну роботу викладено на 183 сторінках комп’ютерного тексту. Вона складається зі вступу, 5 розділів, висновків, переліку використаних джерел і 2 додатків. Вона містить 14 таблиць і 16 рисунків. Список літературних посилань містить 256 джерел, 221 з яких – англійською мовою.

СТАН ВИВЧЕНОСТІ БІОЛОГО-ЕКОЛОГІЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ

OPATRUM SABULOSUM

(ЛІТЕРАТУРНИЙ ОГЛЯД)

1.1. Систематичне положення та географічне поширення *O. sabulosum*.

Родина Tenebrionidae (укр. чорниші або чорнотілки), нараховує більше 20 000 описаних видів, які поширені на всіх континентах за виключенням Антарктиди [20]. Це третя за кількістю видів родина підряду Polyphaga й п'ята за чисельністю родина серед всіх твердокрилих. Більшість видів родини є мешканцями посушливих екосистем, досягаючи найбільшого різноманіття в аридному та семіаридному кліматі, у той час як у помірному кліматі їх чисельність відносно невисока [33]. Європейська фауна чорнишів налічує 1780 видів, з яких в Україні представлено 102 [21]. Будучи у своїй більшості поліфітофагами чорниші здійснюють вплив на сільське господарство, пошкоджуючи як культурні рослини так і бур'яни [25].

Рід *Opatrum* Fabricius, 1775 (Tenebrionidae, Coleoptera) в світовій фауні представлений більш ніж 40 видами [34], з яких на території України поширені лише три [20]: *O. triste* Steven, 1829 (мешканець Гірського Криму, до висот 300-400 м над рівнем моря), *O. riparium* Scriba 1865 (зустрічається на сухих схилах річок, піщаних дюнах та вологих біотопах в районі Шацьких озер, Волинська область) і *O. sabulosum* (Linnaeus, 1761) (різноманітні біотопи майже по всій території України). Зі вказаних трьох видів роду найбільше господарське значення практично по всьому своєму ареалу має останній [20,35,36]. Ареал інших видів роду включає континентальну Європу, за винятком її північних регіонів, Передню та Центральну Азію, Кавказ, Північну Африку, південь Сибіру та Далекого Сходу, а також Монголію та Східний Китай [34,37,38].

Донедавна рід *Opatrum* як складова триби Opatrini належав до підродини Tenebrioninae, проте в 2021 році Kamiński обґрунтував необхідність перенесення Opatrini до відродженої підродини Vlaprinae [39]. Разом з Opatrini до Vlaprinae було перенесено ще 6 триб, які разом становили близько половини видів Tenebrionidae (понад 4000 видів із 281 родів, серед яких Opatrini – біля 2000 видів) [38,40–43]. Того ж року оновлену класифікацію чорнишів підтримали Patrice Vouchard та інші дослідники [44]. Представники триби відомі вже з нижнього еоцену, найперший відомий рід *Eurachypterus* знайдено в уазькому бурштині (зразки взяті біля водоспаду Уаз) з іпрських відкладень, на теренах Франції [45]. Перші викопані види досить схожі на представників нині існуючого роду *Neopachypterus* [40]. Цікаво, що вимерлий вид *Eurachypterus eocenicus* відрізнявся специфічною будовою очей, гомілок та великих гомілкових шпор [46], що може свідчити про пристосування до мешкання на деревах та кущах, а отже перші Opatrini вірогідно були хорто- та тамнобіонтами, а не педобіонтами, як сучасні види.



Рис. 1.1. Піщаний чорниш *O. sabulosum* (Linnaeus, 1761) в природних умовах мешкання (нижня третина схилу балки Семергейка з природною степовою рослинністю, Новокодацьке лісництво, м. Дніпро)

Піщаний мідляк *O. sabulosum* (Linnaeus, 1761) (рис. 1.1), або ж піщаний чорниш – це невеликий (6,5-10 мм) евритопний ксерофіл та поліфітофаг, що надає перевагу степовим добре прогрітим ділянкам з розрідженим рослинним покривом [23,26]. Цей танспалеарктичний полізональний вид є одним із найчисленніших чорнишів на землях зайнятих сільським господарством, а також є частим мешканцем населених пунктів [31]. Зустрічаючись навіть на ділянках з дуже високим ступенем фрагментації рослинного покриву [23]. У великих кількостях зустрічається на техногенно порушених землях, таких як ділянки рекультивації відпрацьованих кар'єрів [47–49].

Із зоогеографічної точки зору піщаний чорниш належить до європейсько-сибірської фауни [21]. Вид володіє досить обширним ареалом, що простягається від Іспанії та Франції на заході [34,50], до східної частини Центральної Азії та Монголії, на сході [51]. Так, зона розселення *O. sabulosum* включає обширні території Європи [20]. На півдні Європи вид широко поширений на Балканах, особливо у північній і центральній їх частинах [52], а також на західному узбережжі Адріатичного моря [53] та островах Іонічного та Егейського морів [54]. Зустрічається також в Італії, здебільшого в центральній частині і на півночі [55], хоча і не стає там масовим, на рівних конкуруючи з іншими видами роду [31,56]. *O. sabulosum* широко поширений у Франції, особливо на її півдні [37], та в Іспанії, де в роки масового розмноження завдає вагомої економічної шкоди місцевій виноробній промисловості [57]. Водночас в північній частині Центральної Європи даний вид не є масовим [58], однак трапляється в невеликих кількостях в Польщі, Німеччині, Словаччині та інших країнах Центральної Європи [59] і навіть на півдні Великобританії [20]. В Скандинавії ареал піщаного чорниша обмежено півднем Швеції, Норвегії та Фінляндії, проте він ніколи не мешкає на північ від 62 паралелі північної широти [35]. На сході ареал виду включає Центральну Азію, в тому числі середню смугу Сибіру [28], а також степи і напівпустелі Південного Сибіру [60] аж до Байкалу та Монголії [20]. Жук здатен підніматися в гори і зустрічається на Кавказі та гірських пасмах

Середньої Азії [51,61]. На півдні ареал досягає Закавказзя, Нахичевані, іранського Прикаспію [62,63] та західної частини Малої Азії [64]. Слід зазначити, що *O. sabulosum* найвищої чисельності досягає в степовій зоні Східної Європи, де є одним з наймасовіших видів родини Tenebrionidae [21].

Окрім номінативного підвиду *O. s. sabulosum*, який мешкає на більшій частині ареалу виду утворює 3 середземноморські та 1 кавказький підвиди [35]. Так *O. s. sculptum* населяє обширні території Північної Іспанії, Південної Франції, Центральної та Південної Італії, а також острови Середземномор'я, у той час як ареали *O. s. lucifugum* та *O. s. pyrenaicum* обмежені досить незначними територіями, а саме, східною частиною північної Італії і західною Далмації, та Центральними Піренеями, відповідно [37,54]. Кавказький підвид *O. s. amauropterum* піднімається досить високо в гори (до висот 2400 м) [65]. Слід згадати, що раніше виділялися два окремі види *O. reitteri* та *O. tricarinatum*. До *O. reitteri* відносили деякі популяції *O. sabulosum* з Центрального Закавказзя, а саме зі сходу Грузії, західної частини Азербайджану, гір Талишу та прикаспійських областей Ірану [63]. Як *O. tricarinatum* ідентифікувалися окремих особин піщаного чорниша з околиць озера Індер в Західному Казахстані [66]. Зараз обидва ці обидва види вважаються лише абераціями *O. sabulosum* [39].

В Україні піщаний чорниш зустрічається, за малими винятками, практично на всій території, але найчисельніший в степовій зоні, а саме в Запорізькій, Херсонській, Миколаївській та Одеській областях [20]. Поширений і у Лісостепу, але тут він не досягає такої щільності, як на півдні Степу, та не завдає значної шкоди сільському господарству, навіть у роки масового розмноження [25]. В більш північних умовах *O. sabulosum* надає перевагу природним екосистемам, таким як цілинні степові ділянки на схилах балок та ярів, а у лісовій зоні навпаки тяжіє до агроценозів [21]. Проте, в північних регіонах, таких як Сумська та Чернігівська області не є масовим, у зв'язку з несприятливими кліматичними умовами [67].

1.2. Особливості пристосування популяцій *O. sabulosum* до умов навколишнього середовища.

Біологія *O. sabulosum*, зокрема особливості життєвого циклу та впливу температурних факторів, були досить детально вивчені Кабановим [26], Міноранським [68] та Рейхардтом [23]. Значний вклад у виявлення особливостей живлення піщаного чорнища, як шкідника сільськогосподарських культур, внесли Долін, Колобова, Медведєв, Палій, Петруха та Топчієв [20,21,26,28,69]. Основні роботи, присвячені дослідженню особливостей поширення *O. sabulosum*, в країнах Європейського Союзу, належать Fattorini [31,35,70], Soldati [34] та Tălmaciu [71,72].

O. sabulosum живе два-три роки [28], зимуючи в стадії імаго, у верхніх шарах ґрунту (на глибині до 20-30 см) або в підстилці. У квітні відбувається масове парування жуків, а наприкінці квітня – початку травня самиці відкладають яйця [26]. Процес відкладання яєць розтягнутий у часі і може становити від 10 до 40 діб. Строки парування та відкладання яєць можуть різнитися в різних частинах ареалу, проте скрізь вони припадають на квітень-травень [35]. В одній кладці налічується від кількох до десятка яєць. За рік самиця відкладає до 100 яєць [28]. Кладки розташовують на глибині декількох сантиметрів [23]. Інкубаційний період суттєво залежить від температури ґрунту і триває в середньому два-три тижні [26]. Лабораторні дослідження показали, що яйця успішно розвиваються в умовах мінливого зволоження – від 3 до 100% від повної вологості ґрунту [68]. Личинки відроджуються, зазвичай, в травні. Заляльковування переважно спостерігається через 35-40 днів після виходу личинки з яйця, проте цей строк може бути і дещо довшим (50-70 діб), залежно від погодних умов [38]. Оптимальними умовами для личинок є вологість субстрату 10-20% від повної вологості, причому личинки молодших віків є більш чутливими до гігротермічних умов [35]. Лялечки відкриті [36], вільно лежать між агрегатами ґрунту на глибині 3-6 см. Тривалість стадії лялечки 6-8 діб. Особини нового покоління зазвичай виходять в другій половині липня, або на початку серпня [70,73,74].

Динаміка сезонної активності піщаного чорниша залежить від погодних умов, насамперед від температури навколишнього середовища [68]. Імаго пробуджуються навесні, коли верхні шари ґрунту прогріваються до $+12^{\circ}\text{C}$ [67]. Якщо на півночі ареалу це стається в другій половині квітня, то в степовій зоні України і тим більше країнах Південної Європи імаго активні починаючи з першої половини березня [26]. На всій велетенській площі свого ареалу *O. sabulosum* найбільш активні протягом весни [35]. В цю пору року місцями можна спостерігати від кількох десятків до більш ніж сотні особин на один квадратний метр [20]. Це, безперечно, пояснюється тим що, в час, що передує паруванню відбувається інтенсивне живлення дорослих особин з метою накопичення поживних речовин, що і обумовлює їх високу активність [21]. За даними Сумарокова на початку вегетаційного періоду щільність фітофагів в агроценозах забезпечується практично лише імаго *O. sabulosum* (в природних екосистемах піщаних чорниш ділить пальму першості разом з *Lethrus apterus*) [22]. В цей період в одну ґрунтову пастку (пастки Барбера) може потрапити більше чотирьох десятків особин [26]. Протягом червня активність та масовість піщаного чорниша суттєво знижується, і в середині літа зустрічаються лише поодинокі особини [68]. Наступне коливання чисельності імаго спостерігається наприкінці липня – на початку серпня, коли із лялечок виходить молоде покоління піщаних чорнишів, які починають живитися, запасуючи поживні речовини перед зимівлею [25].

Більшість чорнишів в степу ведуть переважно нічний або присмерковий спосіб життя, однак, важливо наголосити на слові «переважно», оскільки абсолютна більшість видів може бути певною мірою активними і в світлу частину доби [33]. Не є виключенням з цього правила і *O. sabulosum* чия добова динаміка активності є досить мінливою та залежить від багатьох факторів, серед яких провідну роль відіграють температура навколишнього середовища, вологість ґрунту та наявність опадів [68]. Зазвичай в день імаго ховаються під грудками землі, в тріщинах та шпаринах ґрунту, під рослинним рештками, камінням та іншими природними сховками, або й просто

зариваються у верхній шар ґрунту [75]. Активність на поверхні ж спостерігається переважно рано вранці та у вечірні сутінкові години, хоча це не є строгим правилом і часто можна побачити дорослу особину *O. sabulosum* яка пересувається у саму спеку [31,35]. Динаміка чергування відрізків часу перебування в укритті та поза ним протягом тривалого часу різниться, однак зазвичай час проведений у сховку співпадає з відрізком найвищих добових температур. Найдовша тривалість перебування у ґрунті зазвичай корелює із ясною та сонячною погодою, і навпаки спостерігається зворотна кореляція з метеорологічними умовами які супроводжуються зниженням середньодобових температур (але за умови відсутності опадів) [26]. Проте, описана вище схема активності піщаного чорниша характерно лише для періоду з травня по вересень [20]. Навесні ж спостерігається діаметрально протилежна ситуація, коли вся фізична активність імаго (міграції, живлення, парування) відбувається саме у світлу добу і жуки активні цілий день, а не короткими відрізками часу [68]. Рано навесні жуки найбільш активні у полудень, а вже в травні ритм їх активності зміщується до ранкових та вечірніх годин [35].

Цікаво, що імаго *O. sabulosum* ховаючись від денної спеки чи опадів часто створюють скупчення по кілька десятків особин, у зв'язку з чим деякі автори вказують на «стадність» цього виду, хоча спеціально це питання, ще не вивчали [23]. Варто однак зазначити, що в таких випадках могло мати місце звичайне скупчення жуків, обумовлене наявністю певних сприятливих умов.

Відомо, що температурні умови є одними із найважливіших факторів, що впливають на життєдіяльність та розвиток комах. Залежність активності личинок піщаного чорниша від температури навколишнього середовища дослідив Кабанов. Личинки *O. sabulosum* впадають в стан холодого заціпеніння за температури 3⁰С, рухатися вони починають вже при 4⁰С (проте більш інтенсивно при 8⁰С), а живляться лише при температурі вище 12⁰С [69]. Нижня летальна температура для цього виду становить -2⁰С. Межі високих летальних температур знаходяться вище 46⁰С, проте теплове зціпеніння відбувається вже при 42⁰С . Оптимальний температурний діапазон для імаго

та личинок даного виду знаходиться в межах 20-30⁰С, хоча імаго активно живлять вже при 17⁰С [35]. Розвиток личинок можливий лише в інтервалі температур від 14⁰С до 40⁰С, а нижній температурний поріг розвитку знаходиться в районі 12⁰С [27].

Імаго *O. sabulosum* здатні мігрувати на відносно значні відстані, досягаючи великої чисельності на ділянках з оптимальним гігротермічним режимом та концентрацією трофічних об'єктів [76]. Як уже зазначалося вище, під впливом численних факторів особини даного виду можуть утворювати скупчення від кількох десятків до більше сотні особин на один квадратний метр [23]. В місцях таких скупчень, на думку деяких авторів, чорниші можуть здійснювати значний тиск на посіви сільськогосподарських культур [25,67].

Як правило, в квітні-травні відбуваються масові міграції імаго *O. sabulosum* на сільськогосподарські угіддя. Жуки із яружно-балочних екосистем, узлісь, лісосмуг та обочин доріг, де вони провели другу половину літа та початок осені, переміщуються на сусідні посіви сільськогосподарських культур [26]. Хоча, зазвичай, піщані чорниші не переміщуються на відстань більше 500-600 м [23], проте інколи вони можуть мігрувати до 2 км і більше. Так, в умовах лісостепової зони, в другій половині квітня, за температури 18-20⁰С і відносної вологості повітря 67-68%, чорниші мігрували на відстань близько 3 км с узлісся лісового масиву по піщаному березі річки на поле де вирощувався цукровий буряк [28].

Зазвичай такі міграції носять переривистий характер – жуки часто зупиняються, живляться вегетативними органами (переважно листям) зустрічних трав'янистих рослин, або тимчасово ховалися в тріщинах ґрунту, під грудками, пучками прілої трави або й просто в тіні рослин [26]. Проте швидкість міграції в агроценози у весняний період вища, ніж в другій половині липня–серпні з посівів до місць зимівлі (хоча частина залишається зимувати прямо на полях) [20,30]. Однак, в умовах степової зони України більшість імаго надають перевагу зимівлі на збережених ділянках степової цілини, узліссях лісосмуг, безпосередньо в лісосмугах та на узбіччях доріг [21].

Цікаво, що крила номінативного підвиду *O. s. sabulosum* слабо розвинені, у той час як у *O. s. sculptum* крила розвинені, проте імаго не літає і здійснює лише піші міграції [35,37].

На відміну від імаго, личинки *O. s. sabulosum* здійснюють у ґрунті переважно вертикальні міграції в пошуках корму та оптимальних гідротермічних умов [68]. Горизонтальні переміщення незначні, тому заляльковування відбувається в тих же місцях де відбувалося відкладання яєць та розвиток личинки. Нездатність до горизонтальних міграцій обумовлює значну небезпеку яку несе личинкам тривале затоплення паводковими водами та внаслідок зрощення [35]. Тривале затоплення водними масами, а також перезволоження ґрунту та часті різкі зміни його вологості негативно впливають на чисельність популяцій *O. s. sabulosum* [21]. У зв'язку з цим піщаний чорниш менш масовий на ділянках зрошуваного землеробства та майже відсутній на полях у заплавах річок. Яйця піщаного чорниша є більш стійкими до затопленням та поливів, оскільки надмірне зволоження призводить до загибелі 10-20% яєць [28]. Досліди Міноранського показали, що короткотривала дія вологи не чинить негативного ефекту на імаго *O. s. sabulosum*, проте затоплення протягом доби, за температури навколишнього середовища 26-30⁰С, призводило до загибелі 100% жуків [68]. І. Є. Подкопай однак вважає, що піщаний чорниш витримує умови підвищеного зволоження, залишаючись небезпечним шкідником сільськогосподарських культур і на землях, які зрошуються [30].

Розвиваючись із сільвантів третинного періоду чорниші протягом своєї еволюції розділилися на три екологічні групи [21]:

- мешканців лісів, які максимально зберегли свою первинну морфологію та ареал мешкання;
- синантропні види, які заселили людське житло, ставши шкідниками запасів сільськогосподарської продукції та зберегли здатність до польоту;

- степові види, які втратили здатність до польоту, докорінно змінили свою морфологічну будову та екологію і пристосувалися до нових умов життя як педобіонти.

O. sabulosum належить саме до третьої групи видів, і якнайкраще пристосувався до степових ксерофільних умов [75]. Представники роду *Opatrum* набули специфічної прямокутної форми тіла: на їх досить широкі плечі спираються потужний проторакс та кутасті краї пронотума (передньоспинки) – така будова забезпечує надійне поєднання передньо- та середньогрудей, що служить надійною опорою для переднього відділу тіла, яке зайняте важкою копальною роботою [20]. Таким чином представники роду здобули здатність відносно швидко самостійно закопатися у навіть важкий за гранулометричним складом субстрат і стали частково незалежними від наявності укриття [61,77]. Цікаво, що нерівна та складна будова покривів *O. sabulosum* сприяє прилипанню часток ґрунту до тіла. Завдяки цьому вся верхня частина тіла піщаних чорнишів цілком вкрита щільним шаром ґрунтової кірки [23]. Вірогідно, що ця адаптація служить захисним механізмом, який сприяє захисту від хижаків, адже згадана кірка так щільно прилягає до покривів жука, що це навряд можна пояснити, без допомоги воскових виділень, крізь пори хітину.

До адаптацій *O. sabulosum* та інших чорнишів до степових умов мешкання можна віднести також їх покриви, специфічного чорного або темно-сірого забарвлення, яке дозволяє накопичувати тепло рано навесні [78] та забезпечують досить низький ступінь випаровування [79], а також розвинене жирове тіло, що допомагає зберігати вологу [75,80], та високу інтенсивність поїдання корму, з метою відновлення запасів води, втраченої внаслідок екскреції [81].

Особливості поширення піщаного чорниша в природних та змінених людиною екосистемах досліджено досить детально. У зв'язку з досить обширним ареалом виду його популяції зустрічається у широкому спектрі оселищ [20,35,37]. Так, на теренах Західної Європи *O. sabulosum* як типовий

ксерофіл, є найбільш масовим на сухих та спекотних піщаних біотопах, де зазвичай концентрується під камінням, прикореневим листям трав'янистої рослинності з широкими листовими пластинками, та серед коріння [82]. Якщо на півдні Великої Британії та Скандинавії піщані чорниші зустрічаються переважно в прибережних регіонах, особливо облюбовавши прибережні піщані дюни [56], то в Південній Європі вони більш пов'язані із внутрішніми регіонами, хоча Marcuzzi фіксує їх і на піщаних ґрунтах морських узбережь на півдні Хорватії (Далмація) [35]. Взагалі, у Західному Середземномор'ї *O. sabulosum* тяжіє до піщаних та кам'янистих субстратів, так на Іберійському півострові, він досить масовий навіть в гірських регіонах, проте здебільшого на низьких та середніх висотах [76]. В Італії також часто зустрічається під камінням, на сухих відкритих ділянках передгір'їв [83]. Досліджуючи видове різноманіття чорнишів центральних Апеннін Luigioni виявив, що *O. sabulosum* є досить масовим видом в передгір'ях біля м. Пескасеролі (регіон Абруцці, Центральна Італія) [70]. Проте на горбистих рівнинах Лаціо, в нижній течії Тибру піщаний чорниш вже не є дуже поширеним, це саме можна сказати про м. Рим, його безпосередні околиці [31]. На півдні Балканського півострова, вид все ще можна назвати таким, що тяжіє до дещо підвищеної поясності, так на горбистих передгір'ях Греції імаго *O. sabulosum* численні під камінням на глинистих ґрунтах [54]. На теренах таких країн центральної Європи як Польща [63] та Словаччина [59,84,85] масовий на піщаних луках та пасовищах, по берегах водойм.

В Східній Європі та зоні Євразійського степу *O. sabulosum* тяжіє до елювіальних (степових) катен [60,61,75]. В природних умовах популяції даного виду є типовими мешканцями цілинних степів і практично ніколи не зустрічаються на лучно-болотних, болотних та подібних їм гігрофільних ділянках [20,23,26], проте можуть бути численними на сухих ділянках, що межують з перезволоженими [30]. Вирішальну вплив на його нерівномірний розподіл в межах ареалу відіграють гідротермічні умови [68,86]. Хоча піщаного чорниша не можна віднести до сільвантів, проте вони досить часто

зустрічаються на узбіччях лісових доріг, в полезахисних лісосмугах, а також на узліссях лісів, перш за все байрачних степових лісів [87]. Перебування в лісовому середовищі може пояснюватися, які вимушеною сезонною міграцією, так і пошуком корму чи схованок для зимівлі [26,81]. Вид явно надає перевагу ділянкам з розрідженим рослинним покривом [23,26], однак ділянки з досить високим ступенем еродованості його не приваблюють [35,37,70]. Як і в країнах Південної та Західної Європи може мешкати на ксеротермних піщаних луках та псамофітних степах по берегам річок [21].

Щодо ґрунтового покриву то піщаний чорниш зустрічається на широкому спектрі ґрунтів, від легких за механічним складом піщаних та супіщаних, до важких суглинкових та глинистих [22,26,28], проте на теренах України тяжіє до останніх. Витримує слабке засолення ґрунту – відмічається на околицях солоних озер, проте на солончаках відсутній [20]. Водночас на заході Казахстану населяє солонці та солончаки, проте не стає на них масовим [88]. На території Степового Подніпров'я *O. sabulosum* найбільш чисельний на чорноземах звичайних та південних, а отже на території агроценозів, [30,89] у зв'язку с надзвичайною розораністю українського степу, і збережених ділянках степової цілини, здебільшого на схилах степової яружно-балочної системи [21,24,87]. На таких ділянках із трав'янистої рослинності зазвичай домінують ксерофітні трави *Stipa ucrainica* P. Smirm., *Stipa capillata* (L.), *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Koeleria cristata* (L.), *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaud., *Festuca rupicola* (Heuff.), а серед довгокореневищних рослин переважають *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel, *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed. і *Galium verum* L. [23].

Сільськогосподарські угіддя, які утворилися на місці типчаково-ковилових степів степового Подніпров'я, розташовані здебільшого на чорноземах звичайних, південних та каштанових (переважно темно-каштанових) ґрунтах [67]. Тривале зрошення частини цих територій в другій половині ХХ століття здійснило негативний вплив на видову різноманітність та чисельність тенебріофауни регіону, оскільки ці твердокрилі позбавлені

крил та не здатні швидко мігрувати до інших екосистем [68]. Численні представники Tenebrionidae не встигли пристосуватися до нових умов існування, тому частина видів цієї родини практично повністю зникли в агроценозах [90]. Так більше не зустрічаються на полях *Dendarus punctatus*, *Probaticus subrugosus*, *Pimelia subglobosa* та ін [21]. Проте деякі види, такі як *O. sabulosum* та *Pedinus femoralis* навпаки зайняли нішу, що звільнилася і стали масовими на таких ділянках, особливо якщо вони межують поруч з степовою цілиною [24,25,35]. На перерозподіл чорнишів також вплинуло використання природних екосистем в ролі пасовищ та сіножатей. Сінокосіння підвищило відсоток злаків у фітоценозах, призвело до зменшення доли ковили, створивши несприятливі для чорнишів умови [82]. Посилене випасання худоби також негативно вплинуло на зникнення зі складу флори таких фітоценозів різних видів ковили, що спровокувало перехід степу у полиново-тоноконогову стадію, яка подекуди витісняють однорічні рудеранти [83]. На цьому етапі з тенебріофауни повністю випадають, відносно великі види чорнишів, такі як представники родів *Blaps*, *Gnaptor* та *Prosodes*, а більш дрібні чорниші – *Gonocephalum*, *Opatrum*, *Pedinus* масово гуртуються біля рослин, якими не живиться худоба (молочаї (Euphorbiaceae), татарник (*Onopordum sp.*), та ін) [21,91].

Хоча *O. sabulosum* є масовим на більшій частині свого ареалу, особливо високої чисельності він в антропогенно порушених оселищах (землі населених пунктів, узбіччя доріг, промислові землі, ділянки гірничо-технічної та біологічної рекультивації кар'єрів) та створених людиною штучних екосистемах (парки, лісосмуги, сільськогосподарські угіддя) [22,31,76,92]. Саме тому піщаний чорниш представляє інтерес, як фітофаг, який потенційно може завдавати школи культурним рослинам та ділянкам рослинності яких відновлюється після негативного людського впливу [20,24,25].

O. sabulosum досягає значної щільності популяції у містах. Так у м. Харків він разом з *Crypticus quisquilis* становить більше 97% всіх чорнишів – по 58,6% та 37,8%, відповідно [93]. Fattorini називає *O. sabulosum* поруч з

кількома іншими видами чорнишів одним із найбільш звичайних представників колеоптерофауни міста Рим [31]. Теж саме говорить Barberis про фауну твердокрилих міст Ангулем, Бордо та Періге (Південно-Західна Франція) [37].

О. В. Пучков відмітив, що серед збідненої фауни урбанізованих територій України найбільш масовими твердокрилими є такі політопні види як *Amara aenea*, *Harpalus rufipes*, *O. sabulosum*, *Pterostichus melanarius* та ін [92].

Результати досліджень фауністичного комплексу твердокрилих агрофітоценозів України, Молдови та Румунії свідчать про те, що *O. sabulosum* за чисельністю, трофічною групою та гігропреферендумом належить до масових видів євритопних фітофагів-ксерофілів [94–96]. Просторовий розподіл *O. sabulosum* в сільськогосподарських угіддях з відмінними ґрунтово-рослинними умовами показав чітку вибірковість піщаного чорнища стосовно різних агроєкосистем [21].

На виноградниках півдня Франції у перший рік посадки культури серед видового різноманіття комах домінують *O. sabulosum* та жуки-ковалики (Elateridae), проте в ході подальшого вирощування, кожен наступний рік їх доля зменшується [76]. Аналогічні дані стосуються і виноградників на Кавказі [97].

На важкосуглинкових ґрунтах у яблуневих садах Центральної Румунії 46% всіх спійманих жуків становили імаго піщаного чорнища (14% епігейної фауни) [71]. Схожі дані спостерігаємо для яблуневих садів в регіоні міст Васлуй та Яси, де вирощуються сорти Айдаред та Голден Делішес – *O. sabulosum* становив 16,36% та 18,45%, серед усіх комах спійманих у ґрунтові пастки, відповідно [72]. Водночас в садах де культивувався волоський горіх доля піщаного чорнища становила всього 1,5% [98]. Подібні дані ми отримуємо з південного краю ареалу *O. sabulosum* – у вишневих та плодових (груша, персик) садах біля Ізміру (Туреччина) фіксуються лише поодинокі особини [64]. Трохи вищою була доля піщаного чорнища у вишневих садах в

районі Маніси – 4% від загальної кількості комах, які потрапляли до пасток Барбера [99].

Завдяки високій екологічній пластичності, *O. sabulosum* є постійним домінантом серед твердокрилих більшості сільськогосподарських угідь відкритого ґрунту [91,100]. В умовах науково-дослідних полів НААНУ (Феофанія, Київська область) *O. sabulosum* був абсолютним домінантом становлячи в різні роки 5-8% серед усіх герпетобіонтів згаданих агроценозів [25]. За даними О. М. Сумарокова, в агроценозах Дніпропетровської області лише три види фітофагів були масовими, а саме *Anisoplia austriaca*, *O. sabulosum* та *Zabrus tenebrioides* [22].

Порівняльний аналіз герпетофауни сільськогосподарських угідь під різними культурами України та Румунії свідчить, що найвищої чисельності *O. sabulosum* досягає на просапних культурах, а найменшої – на культурах суцільного висіву. Так, на полях соняшнику в Румунії піщаний чорниш становив 10,82% від загальної кількості герпетофауни [101]. Схожі дані фіксуються і в Сумській області України, де даний вид входить до п'яти найбільш численних на посівах соняшнику [102]. За численними даними з України та балканських держав, піщаний чорниш становить 8,6-17% епігейної фауни таких агроценозів [94]. Масовим *O. sabulosum* є і на культурі кукурудзи становлячи від 15 до 24% всіх герпетобіонтних комах [24,103,104]. Однак, вид залишається абсолютним домінантом і для деяких культур суцільного посіву, наприклад у східній Румунії, на полях де вирощується органічний ріпак та горох піщані чорниші досягають 22% від усіх спійманих твердокрилих [105,106]. В той же час на полях де вирощується пшениця доля *O. sabulosum* становить в середньому не більше 6,38% від загальної кількості комах, які потрапляють до ґрунтових пасток [107,108]. Однак за даними Державної служби статистики України вид входить до 17 найбільш масових шкідників на території Дніпропетровської, Запорізької та Полтавської областей [67].

Личинки *O. sabulosum*, як правило, найбільш численні на чистих парах елювіальних ділянок, оскільки ґрунт таких територій не перезволожений та

водночас більш придатний для їх розвитку, ніж там, де рослинність вбирає надмірну кількість вологи [35].

Тривала антропогенна дія в агроценозах суттєво впливає на динаміку та структуру популяцій місцевих видів комах. Проте динаміка популяцій піщаного чорнища в умовах різних методів обробітку ґрунту вивчена не достатньо. В умовах колишніх сільськогосподарських угідь на території Щецинського регіонального державного лісництва, Недзвідський лісничий район, Північна Польща (землі виведені із сільськогосподарського користування, під заліснення сосною) було помічено, що *O. sabulosum* був більш чисельним (12,1% від загальної кількості епігейної фауни) за умов не глибокої оранки (глибина 15 см), ніж за умов глибокої оранки (глибина занурення плуга 30 см) де доля жуків даного виду складала 6,5% [84]. На теренах України подібні дослідження не проводилися.

На чисельність популяцій комах у агроценозах також суттєво впливають пестициди. Так, численні дослідження свідчать про значну негативну дію інсектицидів на різні види твердокрилих, зокрема на популяції туруна волосистого *Harpalus rufipes*, масового виду на полях степової зони України [109–111]. До основних традиційних заходів контролю чисельності личинок чорнищів фітофагів (так званих несправжніх дротяників) є не лише організаційно-господарські та агротехнічні заходи, а й своєчасне використання інсектицидів, зокрема застосування отруєних принад. Оскільки імаго тяжіють до скупчення навколо зів'ялої рослинності, рекомендується розміщати у міжряддях купки зірваних культурних рослин оброблених інсектицидом [32,112]. Більшість присутніх на ринку інсектицидних препаратів належить до середньо- та високотоксичних, а рівень смертності комах від них досягає від 30 до 80% [113]. Гербіцидні та фунгіцидні препарати також чинять негативний вплив на чисельність популяцій колеоптерофауни [114]. На сьогодні в літературі не існує чітких спеціалізованих рекомендацій, щодо інсектицидного контролю популяцій *O. sabulosum*, проте для знищення комплексу гризучих жуків фітофагів радять застосовувати препарати на

основні таких діючих речовин, як хлорантраніліпрол, ацетаміпрід, імідаклопрід, тіаметоксам, ципреметрин та ін [115–118]. Дія біоінсектицидів (препаратів на основі об'єктів біологічного походження, які сприяють посиленню механізмів природної саморегуляції комах) на популяції чорнишів фітофагів не вивчалась.

За даними О. М. Сумарокова, в останні роки (2000-2005 рр.) щільність твердокрилих на територіях зайнятих сільськогосподарською діяльністю збільшилася більш ніж у 10 разів, порівняно з 1980-тими роками, у зв'язку зі зменшенням інтенсивності застосування інсектицидів [22].

1.3. Трофічні преференції *O. sabulosum*

Особливості раціону багатьох видів чорнишів фітофагів досліджені досить детально [74,119,120]. Еволюційно чорниші сформували чотири основні трофічні спеціалізації живлення [20]. Міцетофагія є найархаїчнішою стратегією харчових зв'язків представників родини Tenebrionidae [39]. До цієї групи належать такі сільванти дендробіонти яки *Diaperis boleti*, *Platydema dejeani*, *Scaphidema metallicum* та ін [21]. Друга велика група чорнишів живиться деревиною, яка розкладається. Типовими представниками таких фітосапрофагів є *Tenebrio obscurus* та *T. molitor*. З цієї трофічної групи вторинно виділилася синантропна група шкідників харчових запасів [121]. Нечисленною групою, з такою не характерною для родини Tenebrionidae харчовою стратегією як хижацтво, є представники роду *Corticeus*. Представник цього роду *Corticeus pini* сформував трофічний зв'язок за принципом хижак-жертва із жуками родин Bostrichidae та Iridae [122,123]. Домінуючу роль в степових екосистемах Степового Подніпров'я відіграють представники третьої групи – фітофагів, серед яких за харчовою спеціалізацією можна виділити власне фітофагів філофагів, ризофагів та антофагів [21]. Остання група досить нечисленна, до неї відносяться такі види як *Podonta daghestanica* та зрідка *Tentyria nomas* [20,124]. Копрофагія та некрофагія, які інколи є характерними для чорнишів, наприклад випадки

живлення *O. sabulosum* загиблими пуголовками безхвостих земноводних та послідом худоби, є формою сапрофагії [23]. Так само факультативне хижацтво (напад на гусінь та деяких інших комах і молюсків), що інколи трапляється з представниками даної родини є радше формою сапрофагії.

Численні літературні дані характеризують *O. sabulosum* як поліфітофага, детритофага та небезпечного шкідника багатьох сільськогосподарських культур [20,27,30]. Вид належить до числа найбільш масових, потенційно небезпечних видів комах з широким спектром живлення і водночас помірно вивчених в екологічному плані [87,125].

Серед харчових продуктів, що споживаються цим видом в літературі зафіксовано понад 40 видів рослин (переважно трав'янистих) [28,29]. Численні джерела говорять [20,26,35], що в природних умовах імаго *O. sabulosum* живляться степовою, у тому числі злаками, та рудеральною рослинністю, перш за все *Polygonum aviculare* L., *Chenopodium album* L., *Convolvulus arvensis* L., *Atriplex* spp., *Cirsium* spp. та ін. Навесні, на полях саме рудеральна рослинність складає вагомую частку кормової бази піщаного чорнища, а отже він, певною мірою, регулює чисельність популяцій бур'янів [23]. З іншого боку, живлення широким спектром рудеральної та степової рослинності сприяє стабільно високій чисельності даного виду шкідника протягом багатьох років, незважаючи на вживані агротехнічні заходи боротьби з ним [34,70]. Також відомо, що *O. sabulosum* не живиться вегетативними органами видів із гірким молочним соком (як у *Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh. і *Cichorium intybus* L.) чи опушеними листям (як *Agrimonia eupatoria* L. і *Asclepias syriaca* L.), проте ці твердження є уривчастими і потребують підтвердження [23,69]. Окрім того, література містить лише фрагментарні відомості про можливість живлення виду листям деревної та чагарникової рослинності.

Наводяться припущення, що *O. sabulosum* поїдає свіжі надземні органи рослин не лише для отримання поживних речовин, а також для поповнення запасів вологи [28]. Водночас, є дані, що найбільш охоче жуки живляться

зів'ялими органами рослин [26,126]. Ця інформація є суперечливою, оскільки свіже листя з міцним тургором містить більше води і має бути більш привабливим в якості джерела вологи.

За деякими даними *O. sabulosum* – небезпечний шкідник широкого спектру сільськогосподарських культур [25,32,67]. Причому пік його трофічної активності, коли він завдає серйозної шкоди посівам, спостерігається від кінця квітня до середини травня (за іншими даними до червня) [28]. Численні літературні дані наголошують, що піщаний чорниш є дуже небезпечним у роки масового розмноження [68,69,76]. Хоча він завдає шкоди великому числу культурних рослин (як просапних так і суцільного посіву), але найнебезпечнішим є для сходів просапних та розсади овочевих культур та тютюну [29]. Так значну економічну шкоду завдану піщаним чорнишом фіксують на соняшнику, кукурудзі, помідорах, огірках, капусті, капусті, сої, цибулі, цукрових буряках та ін. [20]. Також, серед культур яким він завдає шкоди називають пшеницю, ячмінь, овес, просо, сорго, суданську траву, квасолю, нут, сочевицю, картоплю, сафлор, бавовну, кавуни, фенхель, коноплі, льон, мак, ріпак, гірчицю, шавлію лікарську та ін. [27–29]. Особливої шкоди піщаний чорниш завдає в країнах степової зони Східної Європи [30].

Відчутної шкоди *O. sabulosum* завдає на молодих посівах кукурудзи та соняшнику пошкоджуючи підземну та надземну частину паростків в особливо критичний період вирощування, а саме на початкових етапах розвитку культур – проростання та утворення перших листочків, що веде за собою зрідженість посівів та зменшення врожайності [24]. Фітофаги даного виду можуть призвести до пошкодження 18% насіння та сходів вищезгаданих культур [67].

Є данні, що *O. sabulosum* живиться не лише листям, а також пошкоджує основи стебел, коренів та інших підземних органів рослин (коренеплоди та кореневища), роблячи в них вузькі глибокі ходи [29].

В південних регіонах вид шкодить також виноградникам, деревним насадженням у добре освітлених лісосмугах та навіть пошкоджує молоді соснові насадження [20]. За деякими даними завдають шкоди навіть садам,

вигризаючи сім'ядолі плодових культур [28,127]. У багатьох виданнях довідкового характеру вид вказується також як і сапрофаг [20,28]. Відмічаються випадки живлення *O. sabulosum* рослинними рештками і сухим кінським гноєм [23].

На сьогодні немає консенсусу щодо бачення основних об'єктів живлення личинок піщаного чорниша. Частина авторів вказує, що личинки *O. sabulosum* пошкоджують корені, підземні стебла культурних та дикорослих рослин, а також насіння, яке знаходиться в ґрунті [24,28]. Водночас на думку Allsopp личинки даного виду живляться переважно рослинним рештками, що розкладаються і атакують рослини, лише за умови низької гумусованості ґрунту, або задля отримання вологи, якщо ґрунт сухий та гарячий [74]. Цей автор вважає, що основну шкоду сільськогосподарським культурам завдають саме імаго.

Міноранський вказує, що на поведінку *O. sabulosum* та вибір ним корму значний вплив чинять гідротермічні умови [68]. За його даними, за температури повітря 20⁰С, та температури ґрунту 18⁰С імаго піщаного чорниша живляться переважно зів'ялими вегетативними органами рослин та рослинними рештками, однак при зростанні температури до 27-30⁰С та вологості повітря нижче 50% вони поїдали виключно живі рослини. Ймовірно, за високих температурних умов рослини служать жукам не лише джерелом корму, але й вологи. Цікаво, що зміна температури повітря може чинити вплив на вибір *O. sabulosum* кормових рослин [35]. У дослідях Кабанова жуки, за температури нижче 30⁰С поїдали листя берізки (*Convolvulus sp.*) і майже не торкали лободу (*Atriplex sp.*), а з підвищенням температури до 32-34⁰С значно активніше живилися лободою ніж берізкою [26].

Зі вказаного вище, можна зробити чіткий висновок, чому в різних частинах ареалу характер живлення *O. sabulosum* різний та його господарське значення різниться. На півночі ареалу де літні температури не високі, а вологість повітря підвищена, жуки живляться зів'ялими рослинами та рослинними рештками, не завдаючи значної шкоди культурним рослинам

[30,69]. Проте навіть на півночі ареалу, в роки з теплою та сухою весною, шкода завдана даним видом може бути відчутною [27]. У той же час на півдні ареалу, з високим денними температурами навесні та влітку, піщані чорниші здатні завдати сільськогосподарським культурам більшої шкоди [28]. Слід, також зауважити, що високі температури пригнічують рослини, спряють їх ослабленню, а зів'ялі втративші тургор екземпляри приваблюють імаго *O. sabulosum* та важче відновлюються після пошкоджень [68].

Однак, наявні в літературі дані, щодо шкодочинності *O. sabulosum* є суперечливими. Ряд авторів вважають, що піщаний чорниш взагалі не здатний завдати сільськогосподарським культурам шкоди яка б перевершувала економічний поріг шкодочинності. О. І. Петруха, відмічає, що імаго *O. sabulosum* живляться рослинними рештками, які розкладаються, а здорові сходи цукрового буряку не пошкоджують навіть за високої чисельності (40 екземплярів на 1 квадратний метр) [28,30]. В. Ф. Палій, вказує що на полях де вирощується цукровий буряк чорниші живляться лише зів'ялими рослинами, зрідка пошкоджуючи сходи які відстають в рості [68]. На думку Grandi та Marcuzzi, хоча *O. sabulosum* здатен житися вегетативною масою сходів пшениці та молодих саджанців винограду, на півдні Італії вид не може вважатися шкідником, через своє незначне поширення [35,76].

Контроль чисельності *O. sabulosum* як потенційно небезпечного шкідника основних сільськогосподарських культур неможливий без комплексної оцінки спектра та інтенсивності його живлення культурними та дикорослими трав'янистими рослинами. Водночас, у науковій літературі є лише уривчасті відомості щодо пошкодження імаго даного виду певних видів культурних рослин, без кількісної оцінки спожитого одним жуком корму, що безумовно свідчить про недостатню вивченість особливостей трофічних зв'язків *O. sabulosum*, в особливості на теренах Степового Подніпров'я.

1.4. Симбіонти та природні вороги *O. sabulosum*

На чисельність популяцій *O. sabulosum*, як і будь якого іншого виду чорнишів, та комах в цілому, впливає комплекс біотичних факторів, серед яких суттєвим є вплив симбіонтів та природних ворогів (хижаків, патогенів та паразитоїдів).

Серед патогенних мікроорганізмів, які в природі регулюють чисельність комах, чільну роль відіграють гриби, бактерії та віруси. Значна кількість ентомопатогенів грибної природи належить до гетерогенної поліфілетичної групи *Phycomycetes* (раніше класифікована як клас), також званої як «нижчі гриби» – лат. *Fungi inferior*. Широко поширеними збудниками захворювань комах є представники родів *Empusa* та *Entomophthora* з родини ентомофторових (*Entomophthoraceae*) [32]. Іншою численною групою ентомопатогенних грибів є мускардинові гриби, представник яких біла мускардина (*Beauveria bassiana*) викликають однойменне захворювання широкого спектру комах, насамперед лускокрилих [128]. Зараз, численні штами *Beauveria bassiana* застосовуються у ролі біоінсектицидів в сфері біологічного захисту рослин [129,130].

Традиційно прийнято вважати, що чи не найчисельнішою (ймовірно більше мільйона видів) групою паразитів комах, та чорнишів зокрема, є представники підкласу грегариї (*Gregarinasina*) [131]. Це група відносно маловивчених одноклітинних мікроорганізмів типу *Apicomplexa*, які є облігатними паразитами безхребетних тварин. Як правило, вони є позаклітинними паразитами (але є й винятки) і живуть у травній системі хазяїна, рідше – в порожнинах тіла або статевих органах [132]. Донедавна їх класифікували на три окремі групи (архігегариї, евгегариї та неогегариї), але свіжі молекулярні дослідження свідчать, що слід розрізняти лише дві з них: архігегариї та евгегариї (неогегариї включені до останніх) [133]. Більшість описаних видів належать до останнього таксону [134].

Мало відомо, про особливості впливу грегарин на хазяїна, і чи вони здатні до регулювання його кількості. Хоча багато ентомопатологів і фахівців з інтегрованого захисту рослин цікавляться грегаринами як потенційними агентами біологічного контролю [121,135,136], особливо для комах-шкідників сільськогосподарських культур, ступінь їхнього впливу на хазяїна не до кінця зрозумілий [137,138]. Нечисленні експерименти з вивчення фізіологічних наслідків проживання грегарин в організмі хазяїна дають відносно суперечливі дані. Тому, можливо, доцільніше називати їх ендобіонтами, а не паразитами [139]. Суть взаємодії між грегаринами та хазяїном залишається нез'ясованою, і це є важливою проблемою для майбутніх досліджень.

Численні види грегарин були описані для багатьох груп безхребетних, зокрема для комах [131,140,141], багатоніжок [142], ракоподібних, молюсків [143], аннелід, асцидій та голкошкірих [144]. Серед наземних безхребетних найбільшим різноманіттям грегарин можуть похвалитися багатоніжки (Mugilopoda) та комахи (Insecta) [145–147]. Серед останніх більшість відомих грегарин було описано для прямокрилих [148–150], бабок [151–153] і жуків з рядів Aderphaga і Polyphaga, насамперед турунів [135,136,142] та чорнишів [131,154,155]. Однак, на сьогодні, менше 1% твердокрилих перевірено на їх наявність [156].

Ймовірно, найповнішим і найсучаснішим оглядом грегарин, що локалізуються в травному тракті чорнишів та комах загалом, є робота Desportes та Schrével (2013) [133]. На сьогоднішній день відомо понад 20 родин грегарин, які були описані з Tenebrionidae [133]. Серед них масовим та показовим є рід *Stylocephalus*, до якого належить 37 видів, що відомі переважно з палеарктики (хоча є і мешканці тропіків) та є виключно паразитами чорнишів [134]. Численні види грегарин були описані з чорнишів в США [154,157], Іспанії, Франції, Німеччині, Італії [133], Туреччині [158], Ірані, Індії, Шрі-Ланки, країн Південно-Східній Азії [140], а останнім часом і в Південній Америці [159], але до цього часу такі дослідження здебільшого ігнорували Центральну та Східну Європу. Знання про фауну грегарин Східної

Європи є фрагментарними і стосуються переважно багатоніжок, плоских червів та олігохет Болгарії [131], турунів і ракоподібних Польщі [136,143,156], турунів України [135]. Щодо чорнишів, то існує лише кілька повідомлень з півночі Болгарії [131]. На сьогодні в травному тракті піщаного чорниша зафіксовано лише один вид грегарин – *S. oblongatus* [20,155].

Паразитичні черви пов'язані з комахами є досить численно групою. За характером локалізації в організмі комах вони поділяються на кишкових та порожнинних, а за тривалістю перебування в організмі хазяїна на проміжних та стаціонарних. Значна кількість червів паразитів комах відносяться до типу Nematoda [18,160,161]. Слід зазначити, що кишкові гельмінти менш небезпечні для організму хазяїна ніж порожнинні [162]. Нематоди з першої групи зазвичай пригнічують загальний стан комах, тільки якщо накопичуються в кишківнику у великих кількостях (200-300 особин та більше) [163]. Надзвичайно небезпечними паразитами комах є ентомопатогенні порожнинні нематоди з родів *Heterorhabditis* та *Steinernema* (ряд Rhabditida) – зараження якими закінчується переважно летально [164,165]. Численні дослідження свідчать, що в чорнишах паразитує понад 69 видів представників Nematoda – здебільшого кишкових стаціонарних гельмінтів [20,166].

Природний контроль чисельності популяцій комах безперечно ефективно здійснює, перш за все, широкий спектр хижих безхребетних: багатоніжок, павукоподібних та власне хижих комах. За характером впливу на організм жертв їх можна умовно розділити на власне хижаків та паразитоїдів [16,18]. До останніх належить муха-тахіна *Stomatomyia acuminata*, яка паразитує на личинках родів *Blaps*, *Pedinus*, *Platyscelis* та *Opatrum* [20]. На чорнишів полюють численні хижі безхребетні. Так личинки хижих клопів *Coranus subapterus* з родини Reduviidae висмоктують гемолімфу жуків чорнишів через з'єднувальні еластичні мембрани між склеритами [167]. В степових умовах на дрібних представників родини Tenebrionidae також полюють деякі види ктирів (Asilidae) [168]. В лабораторних умовах встановлено факт 100% знищення яєць та личинок молодшого віку чорниша *O. riparium*

саркоптиформними кліщами (ряд Sarcoptiformes) з родини Acaridae [20]. Цікаво, що за даними Libbrecht такі небезпечні сусіди, як мурахи (Formicidae), вірогідно не є загрозою для імаго *O. sabulosum*, оскільки їх не рідко фіксують у безпосередній близькості до мурашників [35].

Екосистемні послуги, які надають численні види безхребетних хижаків, здійснюючи ефективний контроль популяцій фітофагів та шкідників запасів, давно були помічені людиною, що призвело до їх введення у культуру та використання у сільському господарстві [169]. Особливо широкого поширення застосування ентомофагів набуло в умовах захищеного ґрунту [170].

На сьогодні, біологічний контроль шкідників є ефективною альтернативою застосуванню хімічних препаратів [3,16,19] і дозволяє здійснювати якісний контроль резистентних до пестицидів популяцій, таких небезпечних карантинних шкідників як *Tuta absoluta* [171], *Frankliniella occidentalis* [172], *Trialeurodes vaporariorum* [173] та *Diabrotica virgifera* [174]. Як агенти біологічного контролю шкідників важливу роль відіграють хижаки широкого профілю (хижаки-генералісти) [175]. На ринку засобів захисту рослин широко застосовуються такі біоагенти, як хижі жуки *Atheta coriaria* [176] та кокцинеліди [177–179], клоп-поліфаг *Macrolophus pygmaeus* [180], кліщі *Stratiolaelaps scimitus* [181] і *Amblyseius swirskii* [182], золотоочка *Chrysoperla carnea* [183,184] та ін. Застосовуючись превентивно вони не дозволяють шкідникам досягати рівня економічної шкоди [185]. Не дивлячись на те, що успішне застосування ентомофагів спостерігається переважно в умовах захищеного ґрунту хижаки генералісти можуть допомогти в контролі популяції фітофагів і у відкритих агроландшафтах, як вони це здійснюють у природних екосистемах [186,187]. Так отримано позитивні дані щодо здатності кокцинелід, турунів, клопів набід та павуків вовків допомагати в боротьбі із малиновим жуком (*Oulema melanopus*) [188,189]. Туруни родів *Broscus*, *Pterostichus* та *Harpalus* здатні контролювати слимаків [190] та личинкову стадію деяких двокрилих шкідників [191]. Представники родин

Chrysopidae і Coccinellidae ефективно борються з численними шкідниками, такими як попелиці, щитівки, мідяниці та ін [192][193]. Все це говорить про те, що хижаки-генералісти мають великий потенціал у здійсненні контролю фітофагів у відкритому ґрунті.

Негативний вплив на популяції комах та чорнишів зокрема, здійснює багато хребетних тварин (земноводні, рептилії, птахи, дрібні ссавці), здобиччю яких вони є [20,194]. Для таких груп як птахи та земноводні комахи є основним джерелом корму, однак у зв'язку з тяжіння до ксерофільних умов мешкання *O. sabulosum* має мало шансів до зустрічі з представниками класу Amphibia. Проте в таких екосистемах вона часто стають здобиччю дрібних комахоїдних ссавців та гризунів [78,82]. Водночас, на пасовищах та луках імаго *O. sabulosum*, та чорнишів в цілому, нерідко витоптують копитні, насамперед свійська худоба [21,195].

Аналіз літератури свідчить про брак інформації, щодо особливостей адаптацій *O. sabulosum* до умов природних та антропогенно порушених екосистем, а також його зв'язків з патогенними організмами та хижаками, як в умовах Степового Подніпров'я так і в межах всього ареалу, в цілому.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Польові методи

Об'єктом досліджень були біолого-екологічні особливості популяцій *Opatrum sabulosum* в умовах Степового Подніпров'я. Дослідження консортивних зв'язків *O. sabulosum* проводилися на території п'яти районів Дніпропетровської області (Дніпровський, Кам'янський, Нікопольський, Новомосковський та Павлоградський райони) в 2013-2024 роках. Всього було обстежено 57 різноманітних екосистем: природні цілинні степові ділянки на схилах балок та ярів, прибережні піщані степи, узлісся байрачних лісів, а також антропогенно трансформовані ділянки такі як узбіччя доріг, лісосмуги, міські парки та численні агроценози (табл. Д1, Додаток 1, Додаток 2). Екосистеми, на території яких відбувалося виловлювання безхребетних, диференціювалися за зволоженістю (ксерофільні – 31 екосистема, мезоксерофільні – 9, ксеромезофільні – 2, мезофільні – 8, мезогігрофільна – 1 та гігрофільні – 6), типом фітоценозу (степові – 18, агроценози – 17, штучні лісові насадження – 11, природні лісові ділянки – 4 та луки – 7) і ступенем антропогенного впливу (відсутній – 12, низький – 12, середній – 6, високий – 26 та дуже високий – 1). Збір досліджуваних комах здійснювався за загальноприйнятими методиками ентомологічних досліджень [196–199].

Для з'ясування особливостей сапрофагії та фітофагії, як трофічних режимів у живленні піщаних чорнишів на території Степового Подніпров'я імаго *O. sabulosum* виловлювалися в теплу пору року (з квітня по липень) в 2012-2014 роках. Для збору комах застосовувалися ґрунтові пастки, без застосування фіксуєчих рідин (також відомі, як пастки Барбера), що представляли собою скляні та пластикові (поліпропіленові) ємності об'ємом 0,25 і 0,5 л, та діаметром 75 мм, відповідно (рис. 2.1). В кожену пастку було поміщено певну кількість ґрунту та надземних вегетативних органів рослин,

що давало змогу жукам захиститися від прямих сонячних променів, та служило їжею під час перебування у пастці. Грунтові пастки перевіряли кожен третій день. У пастках не використовували жодних харчових чи феромонних принад. Поряд із ґрунтовими пастками застосовували також метод ручного збору (пошук піщаних чорнишів під грудками землі й рослинним рештками та безпосередній збір із поверхні ґрунту). Особливо ефективним ручний збір був навесні (квітень-перша половина травня) на території агроценозів та інших антропогенно трансформованих ділянок.



Рис. 2.1. Пастка Барбера на степовій ціліні (верхня третина схилу балки Біла, Новокодацьке лісництво, околиці м. Дніпро)

Для виявлення трофічних зв'язків імаго *O. sabulosum* з рослинним кормом листя дикорослих видів природної флори збирали в екосистемах з низьким ступенем гемеробії (які не зазнали інтенсивного антропогенного навантаження). Листя культурних рослин збирали на власній присадибній ділянці в межах м. Дніпро (рослини вирощувалися без застосування пестицидів, стимуляторів зростання, органічних та мінеральних добрив). Листя збиралося з рослин, що знаходилися на піку їх вегетаційного циклу. Після збирання, протягом 12-20 діб листя висушували на відкритому повітрі, на стелажах під навісом до сталої маси. Визначення рослин проводили згідно

Тарасова [200]. Для вирішення питання стосовно ролі сапрофагії у живленні піщаних чорнишів субстрати (лісова підстилка, степовий калдан, верхні шари ґрунту) збирали, як у природніх екосистемах, так і на території агроценозів (в межах м. Дніпро та його околиць).

З метою з'ясування трофічних зв'язків імаго *O. sabulosum* з безхребетними хижаками їх збирали водночас із чорнишами в двох відносно непорушених природних степових цілинних екосистемах (координати 48.4764, 34.8544 та 48.4665, 34.8520) та двох агроценозах (координати 48.3863, 35.0417 та 48.3489, 35.0283), а також на території штучних лісових насаджень – міського парку (координати 48.4320, 35.0389) та двох полезахисних лісосмуг (координати 48.4745, 34.8550 та 48.3865, 35.0409), в межах м. Дніпро, в 2023 році. Ми відбирали певні види ентомофагів спираючись перш за все на їх чисельність в екосистемах де мешкали чорниші. Збір членистоногих здійснювався як за допомогою ґрунтових пасток, так і методами ручного збору.

Для аналізу чорнишів на зараженість грегаринами, спійманих комах поміщали в стерильні пластикові контейнери, індивідуальні для окремих видів та екосистем, для запобігання взаємному зараженню паразитами. Для дослідження морфометричної мінливості гамонтів грегарин *S. oblongatus* в кишківнику імаго *O. sabulosum* жуків (121 особину) збирали з травня по червень 2016 року на ділянках АТ «Покровський ГЗК», що проходили процес біологічної рекультивациі. Всього було закладено 5 пробних площ (скорочено ПП) із наступними координатами: ПП №1 на території Запорізького кар'єру (47.658407, 34.145254), ПП №2 на території Шевченківського кар'єру (47.722191, 34.218112), ПП №3 (47.704914, 34.190030), №4 (47.670440, 34.250973) та №5 (47.664610, 34.239682) на території Північного кар'єру.

Виловлені комахи поміщалися до скляних ємностей об'ємом 0,5 та 1 л і транспортувалися до лабораторії. Визначення комах здійснювалося на кафедрі зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, а також в лабораторії ентомології ТОВ «Науково-виробниче

підприємство Екокультура». Стать жуків не визначали. Визначення ґрунтів обстежених земельних ділянок відбувалося в польових умовах, шляхом опису ґрунтового профілю, та за допомогою картографічних матеріалів відділу оцінки земель Державного підприємства «Дніпровський науково-дослідний та проектний інститут землеустрою», до яких було надано повний доступ. Координати місцевості де проводився збір комах комах визначали за допомогою безкоштовного картографічного веб-сервісу Google Maps від компанії Google.

2.2. Лабораторні методи

Для з'ясування особливостей трофічних та симбіотичних пристосувань піщаних чорнишів до екосистем Степового Подніпров'я застосовувалися серії експериментів в лабораторних умовах. Всі досліді, проводилися в лабораторії біомоніторингу кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара, та в лабораторії ентомології ТОВ «Науково-виробниче підприємство Екокультура». Жуки утримувалися в спеціальних садках, які представляли собою пластикові контейнери габаритами $8 \times 12 \times 10$ см. Контейнери з імаго піщаного чорниша були відповідним чином пронумеровані та розміщувалися у випадковому порядку на столах так, щоб бути захищеними від потрапляння прямого сонячного проміння. У лабораторії підтримували температуру в межах від $+25$ °C до $+28$ °C. Маса особин імаго *O. sabulosum*, їх екскрементів, спожитого корму та висушеного листя рослин визначали на аналітичних вагах JD-100 (точність – 1 мг). Зважування відбувалося щодоби. Висушене листя дикорослих та культурних рослин протягом доби листя досушувалося в сушильній шафі при $+60$ °C.

Для з'ясування ролі сапротрофного режиму в живленні *O. sabulosum* проводили серію експериментів у 6-кратній повторності (по 8 особин імаго *O. sabulosum* на один пластиковий контейнер), за рівного співвідношення самців

і самиць. Жуків поміщали на різні субстрати (грунти, степова повсть та лісова підстилка), зібрані в природних екосистемах та агроценозах. При цьому протягом досліду комахи не мали доступу до будь-якої рослинної або тваринної їжі. Контрольна група перебувала в пластикових контейнерах без будь-якого субстрату. В усіх варіантах експерименту доступу до води у комах не було, а субстрат в садках, не зволожувався протягом усього досліду. Вологість повітря складала 39-53%. Експеримент тривав 15 діб. Всього в досліді взяло участь 720 екземплярів імаго піщаного чорниша.



Рис. 2.2.1. Контейнер з кормом, в якому утримувалися імаго *O. sabulosum* в лабораторних умовах, перед проведенням експериментів

З метою виявлення особливостей фітофагії як режиму живлення імаго *O. sabulosum* та оцінки впливу різних видів рослинного корму на показники їхнього метаболізму було проведено серію лабораторних експериментів. Дослідження було спрямоване на порівняльний аналіз споживання корму, утворення екскрементів і змін маси тіла жуків за живлення висушеними надземними органами рослин. За літературними даними піщаний чорниш

поїдає свіжі надземні органи рослин не тільки для отримання поживних речовин, а також для поповнення запасів вологи [23,68]. Таким чином вплив на метаболізм даного виду чорнишів певного виду рослин може бути досліджений не тільки за допомогою свіжих надземних органів рослин, а і висушених до сталої маси. Перед початком досліджу імаго *O. sabulosum* (3808 екземплярів) утримували протягом 10 діб на оптимальному для виду раціоні, що складався зі свіжого листя салату, капусти та винограду (рис. 2.2.1, Додаток 2). В садках було встановлено поїлки з водою, таким чином жуки не відчували нестачі вологи. В експерименті з кожним окремим видом рослин брало участь по 32 екземпляри імаго *O. sabulosum*. У кожен з восьми прозорих пластикових контейнерах, без будь якого субстрату поміщали по 4 особини піщаного чорниша (2 самця і 2 самиці). Їх доступ до будь-якого корму, за винятком того, що пропонувався експериментаторами, було повністю обмежено. Контрольну групу (8 садків по 4 екземпляри *O. sabulosum*) утримували в контейнерах без будь-якого субстрату та їжі. Всі експерименти з оцінки здатності піщаного чорниша жити висушеним листям рослин проводили одночасно, в однакових умовах освітлення, температури та вологості. Відносна вологість повітря коливалася в межах 60-80%. Дослід тривав 5 діб.

Піддослідні особини, також, не мали доступу до води, а висушене листя в контейнерах протягом експерименту не зволожували. Такі умови були необхідним заходом захисту, оскільки за результатами наших попередніх експериментів, навіть незначне зволоження їжі або поява крапель води на тілі жуків може викликати їх швидку загибель, в лабораторних умовах, від бактерій або грибкових інфекцій. У природних умовах відносно високий рівень смертності чорнишів зазвичай спостерігається після інтенсивних атмосферних опадів. Проте в лабораторії навіть мінімальна смертність неприпустима, оскільки загибель піддослідних призводить до спотворення результату.

При визначенні маси спожитого корму враховували розкладання наважки листя під впливом мікроорганізмів. Для цього одночасно з дослідом в таких же садках ($n = 8$) без жуків поміщали наважку листя, яку так само щодоби зважували. Споживання корму імаго *O. sabulosum* розраховували за оптимізованою формулою, запропонованою David (1998). Коефіцієнт D – зміна маси висушеного листя в контролі, розраховували за формулою:

$$D = (M'_0 - M'_n) / M'_0,$$

де M'_0 і M'_n – початкова та кінцева маса корму у контролі, який не піддавався дії жуків.

Споживання корму жуком для кожного варіанту дослідів розраховували за оптимізованою формулою, запропонованою David (1998):

$$\tilde{N} = (M_0 - M_0D - M_n) / (1 - D)^{0,5},$$

де \tilde{N} – споживання корму жуком, M_0 і M_n – початкова та кінцева маси зваженої наважки корму в умовах експерименту.

Для визначення метаболічної цінності ми запропонували застосування номінального значення кожного з досліджуваних параметрів. З цією метою доречно застосувати стандартну процедуру рейтингу: від конкретного значення медіани характеристики віднімається її середнє значення та ділиться на стандартну помилку. У цьому випадку середнє значення кожної характеристики дорівнює нулю, тоді як стандартна похибка для кожного зі стовпців дорівнює 1. Метаболічна цінність для *O. sabulosum* кожного виду корму розраховувалася за трьома нормалізованими медіанами (споживання корму, утворення екскрементів і зміни маси тіла).

З метою виявлення симбіотичних пристосувань *O. sabulosum* до екосистем Степового Подніпров'я здійснено виділення та ідентифікацію грегариин-симбіонтів з травного тракту комах, із використанням світлової мікроскопії. Імаго жуків утримували у пластикових контейнерах, об'ємом 500 мл. Під час перебування в лабораторії їх не годували, а роль субстрату відігравав слабо змочений папір. Комах декапітували і видаляли травну систему, яку переносили на предметне скло, розтинали скальпелем і поміщали

в стандартний розчин Рінгера для інфузій (100 мл розчину містить 0,86 г натрію хлориду, 0,048 г кальцію хлориду дигідрату, 0,03 г калію хлориду). Ізотонічний фізіологічний розчин застосовувався задля уникнення осмотичного порушення морфологічної будови грегарин [154]. Отримані препарати вивчали шляхом прямої світлової мікроскопії за допомогою апохроматичного мікроскопа, використовуючи збільшення 5, 10 та 40-кратне збільшення. Клітини ендобіонтів фотографували за допомогою цифрової камери з роздільною здатністю в 5 Мп. Вимірювання отриманих цифрових фотографій здійснювали за допомогою програмних пакетів TpsDig2 1.1 та TourView 3.7 від TourTek [201].

З метою видової ідентифікації грегарин та оцінки морфометричної мінливості їхніх популяцій у кишківнику імаго твердокрилих було проведено комплекс морфометричних вимірювань трофозоїтів і гамонтів із подальшим статистичним аналізом отриманих показників. При вимірюванні трофозоїтів та гамонтів грегарин використовували стандартний набір морфометричних параметрів та індексів, а саме TL - загальна довжина гамонта; PL - загальна довжина протомерита; PWM - ширина протомерита в найширшому місці; DL - загальна довжина дейтомерита; DWM - ширина дейтомерита в найширшому місці; NL - діаметр ядра; TL:PL - відношення загальної довжини гамонта до довжини протомерита; DWM:PWM - відношення ширини дейтомерита в найширшому місці до ширини протомерита в найширшому місці. Грегарини були ідентифіковані за Geus [132], Clopton [134], Desportes & Schrével [133]. Індокси запропоновані Клоптоном (рис. 2.2.2) дозволяють визначити вид грегарин з високою точністю [154].

Отримані дані аналізували з використанням стандартних методів варіаційної статистики. Розраховували середнє (\bar{X}), мінімальне (Min) і максимальне (Max) значення, стандартне відхилення ($\pm SD$), медіану (Mediane), коефіцієнт варіації (CV), асиметрію (As) і ексцес (Ex).

Для дослідження популяційної морфометричної мінливості грегарини *S. oblongatus* в кишківнику *O. sabulosum* імаго утримували у пластикових садках,

об'ємом 250 мл, по 10 особин в кожному. Дослідження вмісту травної системи комах, на предмет наявності кишкових паразитів тривало 3 доби. Всього досліджено 121 особину *O. sabulosum* та 143 грегарини (72 трофозоїти та 71 гамонт). Було виміряно 71 зрілий гамонт *S. oblongatus*. Вимірювання проводили згідно методик запропонованих Клоптоном [157]. Ця методика в цілому відповідає баченню Філіппоні анатомії паразита роду *Stylocephalus*. Вимірювалися такі 15 лінійних характеристик (рис. 2.2.3) (1 загальна, 6 для протомерита і 8 для дейтомерита): загальна довжина гамонта – TL; довжину протомерита – PL; ширина перегородки між протомеритом та дейтомеритом – PDSW; ширина протомерита по екваторіальній вісі – PWE; максимальна ширина протомерита – PWM; відстань від переднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини – PLAM; відстань від заднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини – PLPM; довжина дейтомерита – DL; відстань від перегородки між протомеритом та дейтомеритом до ядра – NDS; ширина клітинного ядра – NW; довжина клітинного ядра – NL; ширина дейтомерита по екваторіальній вісі – DWE; максимальна ширина дейтомерита – DWM; відстань від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини – DLAM; відстань від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини – DLPM. Також було визначено показники співвідношень наступних морфометричних параметрів: PL/PWE, PL/PWM, PL/PDSW, PLAM/PL, PLAM/PLPM, PWM/PWE, DL/DWE, DL/DWM, DLAM/DL, DLAM/DLPM, DWM/DWE, NL/NW, DL/PL, DWM/PWM, TL/DL, TL/PL, NDS/NL та DL/NDS.

Всього було проведено вимірювання 33 лінійних характеристик. Нижче наводимо схематичне графічне зображення набору морфометричних характеристик гамонта грегарини *S. oblongatus*, яке є модифікацією зображення, розробленого Клоптоном для грегарин роду *Xiphoccephalus* у 2006 році.

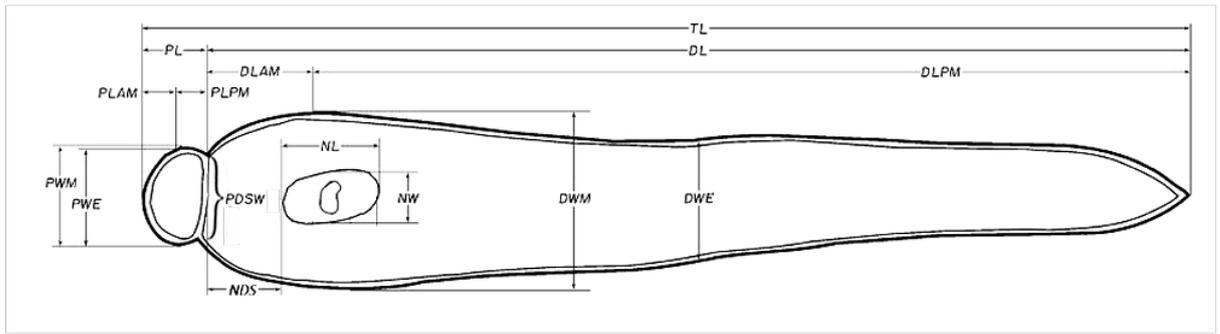


Рис. 2.2.2. Вимірні морфометричні характеристики гамонта *Stylocephalus oblongatus*: TL – загальна довжина гамонта; PL – довжина протомерит; PDSW – ширина перегородки між протомеритом та дейтомеритом; PWE – ширина протомерита по екваторіальній вісі; PWM – максимальна ширина протомериту; PLAM – відстань від переднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини; PLPM – відстань від заднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини; DL – довжина дейтомерита; NDS – відстань від перегородки між протомеритом та дейтомеритом до ядра; NW – ширина клітинного ядра; NL – довжина клітинного ядра; DWE – ширина дейтомерита по екваторіальній вісі; DWM – максимальна ширина дейтомериту; DLAM – відстань від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини; DLPM – відстань від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини

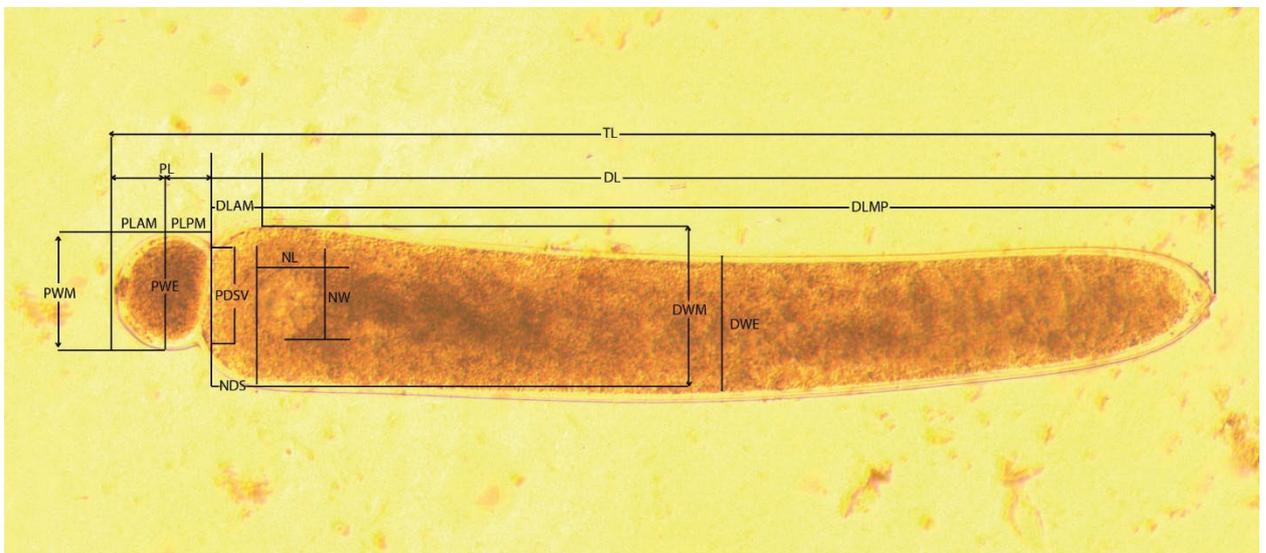


Рис. 2.2.3. Виміряні морфометричні характеристики гамонта *Stylocephalus oblongatus* позначені на фотографії живого препарату даного виду, під 10-кратним збільшенням: TL – загальна довжина гамонта; PL – довжина протомерит; PDSW – ширина перегородки між протомеритом та дейтомеритом; PWE – ширина протомерита по екваторіальній вісі; PWM – максимальна ширина протомериту; PLAM – відстань від переднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини; PLPM – відстань від заднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини; DL – довжина дейтомерита; NDS – відстань від перегородки між протомеритом та дейтомеритом до ядра; NW – ширина клітинного ядра; NL – довжина клітинного ядра; DWE – ширина дейтомерита по екваторіальній вісі; DWM – максимальна ширина дейтомериту; DLAM – відстань від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини; DLPM – відстань від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини

Для з'ясування особливостей трофічних зв'язків піщаних чорнишів з безхребетними хижаками, в умовах Степового Подніпров'я було проведено серію 15-кратних експериментів в лабораторних умовах. Дорослі особини *O. sabulosum* утримувалися в пластикових контейнерах об'ємом 0,8 л та годувалися свіжим листям салату (*Lactuca sativa*) сортів Лолло Россо та Лолло Блондо. Кожен третій день листя замінювалося, щоб убезпечитися жуків від перезволоження та гниття, яке могло спричинити масову загибель комах ксерофілів. Хижаки широкого профілю утримувалися як спільно, так і в індивідуальних контейнерах (в контейнерах об'ємом 0,4 л), в залежності від їх схильності до канібалізму [202]. Їх також годували спеціальним кормом (дошові черв'яки та личинки двокрилих), проте переставали годівлю за добу до початку експерименту, щоб забезпечити мотивацію до полювання, і щоб водночас вони не були занадто голодними, й не полювали на будь яку живу здобич [193,203,204].

В ході дослідження хижацької активності імаго *O. sabulosum* були запропоновано 17 видам хижаків. В кожному окремому досліді хижим членистоногим було надано можливість полювати на фітофагів в межах певної лабораторної арени, що є класичним та широко поширеним методом при

вивченні спектра живлення ентомофагів [189,205][206]. В ході експерименту 1 особині ентомофага пропонувалося 5 особин чорнишів. Кожен із серії дослідів проводився у 15 повторностях. Було прийнято вважати, що хижацтво відбулося не лише, коли ентомофаги пронизували покриви жертви своїм ротовим апаратом, а коли вони активно жилися здобиччю [207]. Якщо протягом години хижацтва не відбувалося, ми залишали піддослідних разом, ще на 6 годин, щоб остаточно впевнитися, що здобич була проігнорована. У випадку коли здобич не приймалася ми згодовували хижакам звичний корм, щоб впевнитися, що чорнишів не було відхилено з інших причин, не пов'язаних зі станом голоду [208,209]. Роль лабораторної арени відігравав пластиковий контейнер габаритами 9×15×10 см. Особини *O. sabulosum*, які не були з'їдені використовувалися у наступних дослідах. Серія експериментів проводилася за однакової вологості повітря та температури в межах 24-26 °С.

Піддослідні хижаки класифікувалися на основі таких біолого-екологічних характеристик, як таксономічна та ценоморфічна приналежність виду, поширеність в антропогенно трансформованих ценозах (насамперед агроценозах) та середні показники розмірів тіла. Джерелами вищезазначеної інформації були праці Бельгарда [210], Жукова [81], Сумарокова [22] та Пучкова [211].

2.3. Статистичні методи

Отримані дані, щодо особливостей трофічної активності імаго *O. sabulosum*, а також морфометричних характеристик та індексів гамонтів греграин було проаналізовано стандартними методами варіаційної статистики. Розраховували середнє (\bar{x}), мінімальне (*Min*) та максимальне (*Max*) значення, стандартне відхилення ($\pm SD$), медіану (*Mediane*), коефіцієнт варіації (*CV*), діапазон варіювання (*D*), асиметрію (*As*) та ексцес (*Ex*). В дослідженнях метаболічного значення трофічних об'єктів для безхребетних найбільш показовою характеристикою є $\bar{x} \pm SD$. Проте, оскільки у більшості випадків

розподіл лінійних характеристик та індексів відрізнявся від нормального, необхідно було враховувати медіану даних (нормального розподілу характеристик не спостерігалось, оскільки жуки жилися не щодня, а порціями, що значно різнилися за масою). На діаграмах відображені медіана, верхній та нижній квантілі та діапазон коливань. Відмінності між вибірками вважали достовірними при $p < 0,05$ – оцінено за допомогою однофакторного дисперсійного аналізу (ANOVA) [212]. Для множинного порівняння вибірок використовували тест адитивності Тьюкі. Він застосовувався у поєднанні з ANOVA, з метою виявлення середніх значень, які значно відрізняються одне від одного.

При дослідженні морфометричної мінливості грегегарин *S. oblongatus* додатково застосовували аналіз головних компонент (PCA) для виокремлення першого головного компонента (PC 1), що є показником розміру тіла (кількісний показник), а також інших головних компонент, що найбільше впливають на мінливість клітин грегегарин [213]. В подальшому аналізі даних мінливість розміру відокремили від мінливості форми. Це було здійснено шляхом регресії показників від скорес першої головної компоненти, яка відображає розміри [214]. Залишки регресійних моделей були використані у кластерному аналізі. Змістовну інтерпретацію одержаних кластерів та визначення ваги морфометричних параметрів у їх диференціації було виконано за допомогою дискримінантного аналізу [215].

Статистичні розрахунки проведено за допомогою програмних пакетів Statistica 8.0 та Statistica 13.3 від StatSoft.

САПРОТРОФНИЙ РЕЖИМ У ЖИВЛЕННІ *OPATRUM SABULOSUM*3.1. Підходи до оцінки сапротрофного режиму живлення *O. sabulosum*

Просторова структура популяцій чорнишів визначається комплексним впливом гігротермічного режиму і рослинного покриву конкретної ділянки [216–219]. Окрім того, значна кількість представників цієї родини характеризуються прихованим способом життя та сутінковою або нічною активністю, що додатково ускладнює пряме спостереження за процесом живлення в природних умовах, у зв'язку з чим дослідження раціону живлення окремого виду в польових умовах неможливе [220]. Проте особливості харчового раціону численних видів чорнишів досліджено досить детально.

Традиційно вважається, що за умов нестачі їжі імаго і личинки більшості видів Tenebrionidae, будучи факультативними сапрофагами, здатні живитися відмерлими рослинними тканинами [221,222]. Водночас ступінь реалізації такої трофічної стратегії може істотно варіювати залежно від виду, стадії розвитку та конкретних умов мешкання в певних локальних екосистемах. Попри наявність численної групи фітофагів, відсоток сапрофагів в даній родині збільшується рухаючись від помірної зони до аридної зони субтропіків [70,80,223,224]. Однак навіть у межах аридних регіонів співвідношення фітофагії та сапрофагії у раціоні окремих видів чорнишів залишається недостатньо з'ясованим.

Слід також враховувати, що значна кількість відомостей щодо сапрофагії представників родини Tenebrionidae базується переважно на непрямих спостереженнях або лабораторних експериментах, проведених у специфічних умовах, які не завжди відображають реальну структуру раціону в природних екосистемах. У багатьох випадках здатність чорнишів споживати відмерлі рослинні рештки інтерпретується як доказ їхньої детритофагії, хоча сама наявність такої здатності не обов'язково свідчить про її екологічну

значущість у природних умовах. Додатково, варто зазначити, що для степових екосистем характерна висока сезонна та міжрічна мінливість доступності рослинних ресурсів, зокрема як живої, так і відмерлої фітомаси. За таких умов потенційна здатність комах до використання рослинних решток може розглядатися не як основний тип живлення, а як факультативна стратегія, що реалізується лише за певних кліматичних обставин. Це особливо актуально для видів з високою екологічною пластичністю, до яких належить *Opatrum sabulosum*.

Щодо спектру живлення субтропічних видів чорнишів, то інформація фрагментарна і не дозволяє оцінити реальне співвідношення долі фіто- та детритофагії (фітосапрофагії) в їх раціоні [126,225]. Це пов'язано як з обмеженою кількістю цілеспрямованих експериментальних досліджень з цієї тематики, так і з застосуванням різних методичних підходів до оцінки живлення чорнишів. Недостатньо вивченим це питання лишається і для тенебріофауни Степового Подніпров'я та України, в цілому. Це особливо стосується кількісної оцінки ролі різних кормових компонентів рослинного походження в раціоні імаго масових видів чорнишів. Зустрічаються лише уривчасті згадки про властиву *O. sabulosum* сапрофагію. При цьому відсутня достатня кількість експериментальних даних, які б дозволяли оцінити, чи фітосапрофагія (детритофагія), як режим живлення здатна забезпечувати належну підтримку маси тіла та життєздатності імаго.

Крім того, оцінка ролі фітосапрофагії у живленні чорнишів ускладнюється фізіологічними особливостями цих комах, зокрема їхньою здатністю тривалий час витримувати дефіцит вологи та поживних речовин без істотного зниження життєздатності. У таких умовах зменшення маси тіла або виживання імаго не завжди може бути однозначно інтерпретоване як наслідок живлення вдімерними рослинними рештками, що вимагає чітко контрольованих експериментальних підходів. Таким чином, наявні літературні дані не дозволяють однозначно оцінити роль фітосапрофагії (детритофагії) в раціоні імаго *O. sabulosum* в умовах степових екосистем. Тож

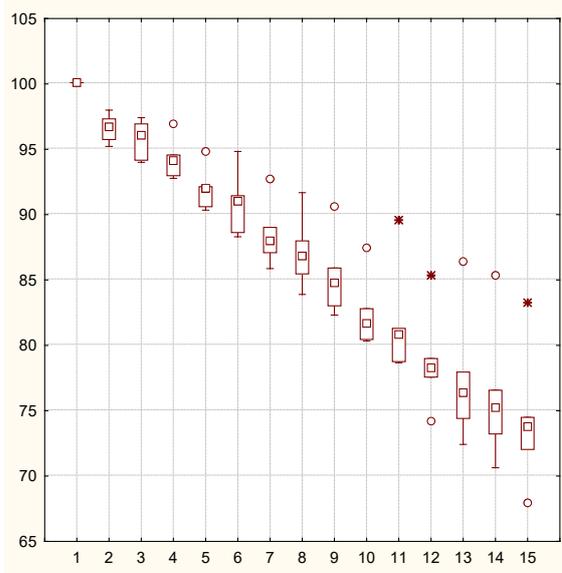
оцінка можливості виживання піщаного чорниша в умовах живлення різними типами рослинних решток з поверхні та верхніх шарів ґрунту є актуальним завданням нашого дослідження.

3.2. Роль фітосапрофагії (детритофагії) в раціоні *O. sabulosum*

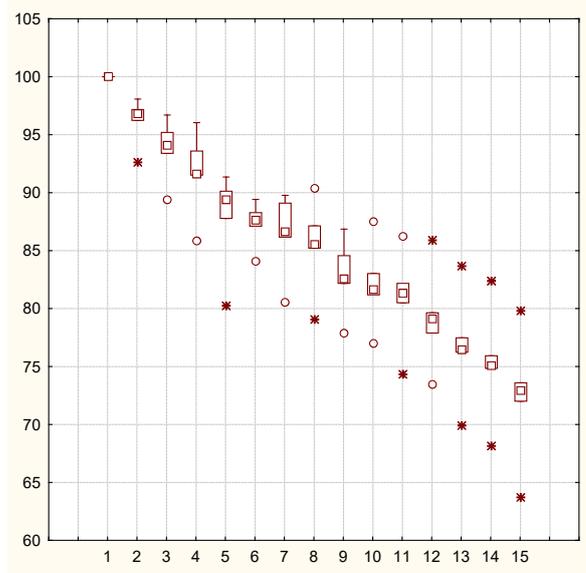
З метою виявлення якісних показників ролі фітосапрофагії (детритофагії) в дієті піщаного чорниша ми провели серію дослідів, кожен з яких проходив у 6-кратній повторності, і яка тривали 15 діб. В ході експерименту імаго *O. sabulosum* утримувалися в пластикових контейнерах на широкому спектрі субстратів (рис. 3.2.1-3.2.3) взятих із 14 природних відносно не порушених людиною екосистем та антропогенно трансформованих ділянок (агроценози та полезахисні лісосмуги). Контролем були імаго жуків які утримувалися без будь якого субстрату. Протягом всього часу дослідження комахи не мали доступу до їжі та води.

У контрольному варіанті (за відсутності корму та субстрату) спостерігається практично лінійне зменшення маси тіла імаго піщаного чорниша (на п'ятнадцяту добу до 73,9% від початкової маси). Водночас, утримання особин *O. sabulosum* у контейнері з піщаними алювіальними відкладами, призводить до нелінійного зменшення маси їх тіл (до 73,4% початкової маси на п'ятнадцяту добу експерименту). Для жуків, що утримувалися в контейнерах, де роль субстрату відігравали чорнозем звичайний легкоглинистий слабозмитий, чорнозем звичайний легкоглинистий середньозмитий і лучно-чорноземний легкосуглинковий ґрунт достовірних відмінностей ($p < 0,001$) в динаміці втрати маси тіла, в порівнянні з контрольним варіантом (без субстрату) не виявлено (рис. 3.2.1). Для цих випадків, на 15-ту добу втрати маси тіла становить до 75,1%, 73,0% і 72,4% від початкової, відповідно. Отримані результати однозначно свідчать ($p > 0,05$; $F = 1,06$ при $F_{0,05} = 2,76$) про відсутність живлення *O. sabulosum* елементами субстрату, як на бідних на органічні рештки піщаних, так і на багатих на них – чорноземних і чорноземно-лучних ґрунтах, взятих з природних екосистем.

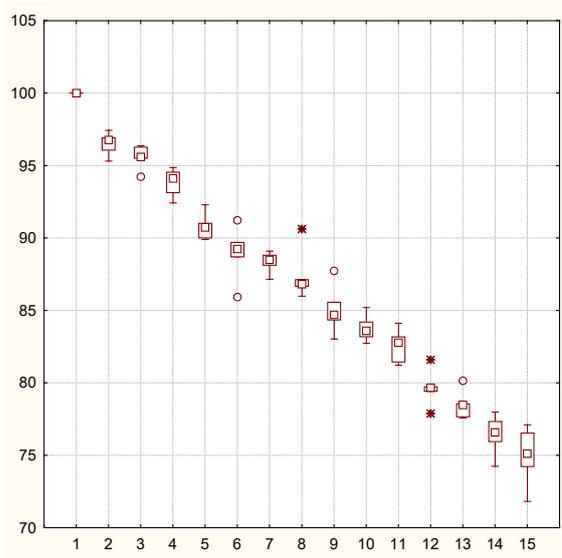
a



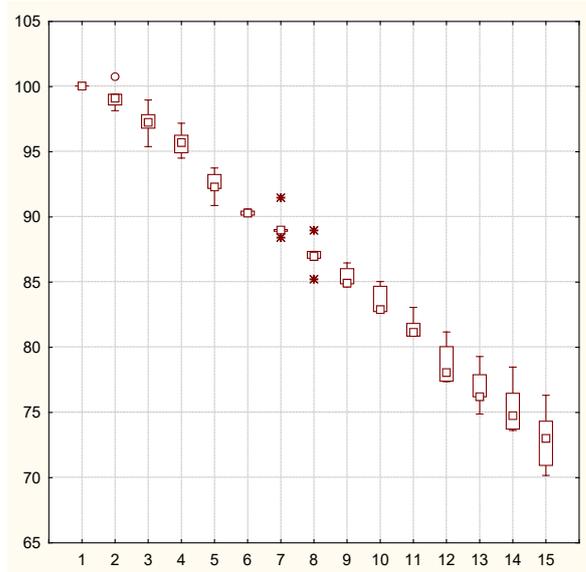
б



в



г



д

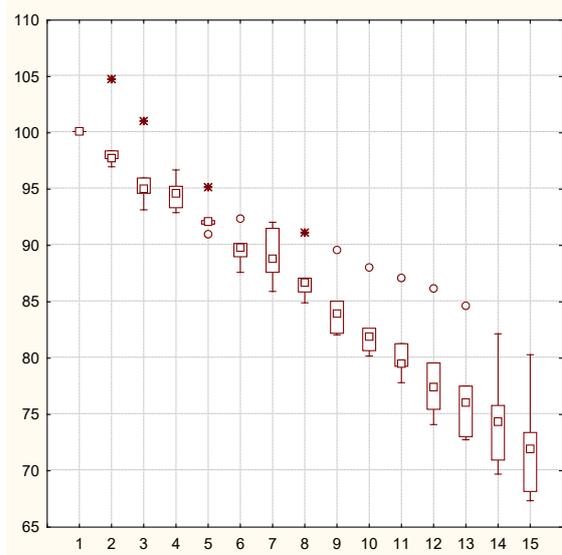


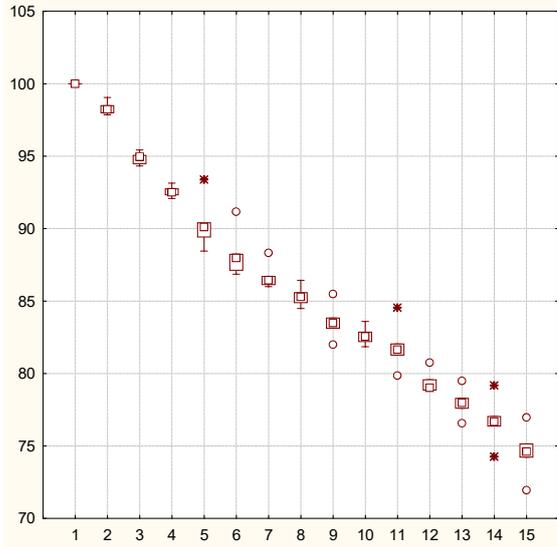
Рис. 3.2.1. Динаміка змін маси тіла *O. sabulosum* при утриманні в лабораторних садках без субстрату (а) і садках з ґрунтами взятими із природних екосистем (б – алювіальні піщані відклади правого берегу річки, в – чорнозем звичайний легкоглинистий слабозмитий зі штучного лісового насадження (полезахисна лісосмуга), г – чорнозем звичайний легкоглинистий сильнозмитий зі штучного лісового насадження (полезахисна лісосмуга), д – лучно-чорноземний ґрунт тальвегу балки): по осі абсцис – тривалість експерименту (днів), по осі ординат – зміни маси тіла особин (у % від початкової маси тіла)

Також, на п'ятнадцяту добу експерименту маса імаго, що утримувалися на ґрунтах взятих з під посівів соняшника *Helianthus annuus* (L.) становить 74,9% від початкової, кукурудзи *Zea mays* (L.) – 70,8%, пшениці *Triticum durum* (Dest.) – 73,2%, ріпаку *Brassica napus* (L.) – 74,1%. Отже, достовірних даних, щодо зміни маси тіла ($p > 0,05$; $F = 0,86$ при $F_{0,05} = 2,76$) *O. sabulosum* при утриманні в контейнерах на ґрунтах взятих з полів де вирощувалися соняшник, пшениця, кукурудза та ріпак в порівнянні з контролем не виявлено (рис. 3.2.2).

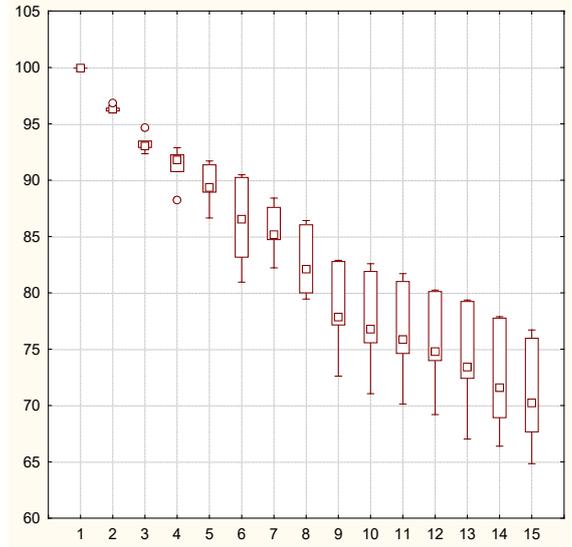
Утримання жуків на ґрунтах взятих з під посівів гречки та цукрового буряку веде за собою зниження їх маси тіла, у порівнянні з контролем, на 5,86% і 8,02% відповідно ($p < 0,05$; $F = 7,04$ і $8,50$ при $F_{0,05} = 4,96$).

Зменшення маси тіла імаго *O. sabulosum*, при їх утриманні на ґрунтах з полів де культивувалася гречка та буряк призводить до більшого зниження маси тіла, в порівнянні з контрольним варіантом дослідження, ймовірно, внаслідок дії залишків пестицидів, якими з високою вірогідністю застосовувалися на полях де вирощувалися згадані сільськогосподарські культури.

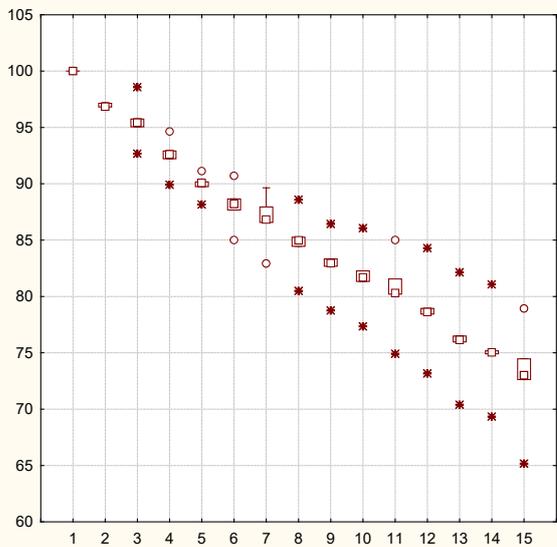
а



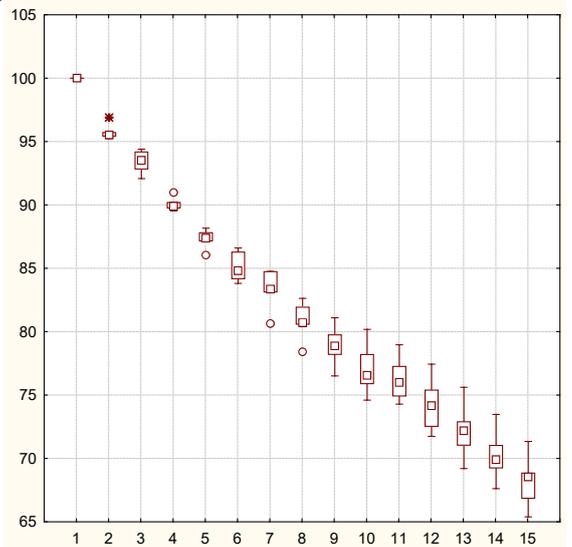
б



в



г



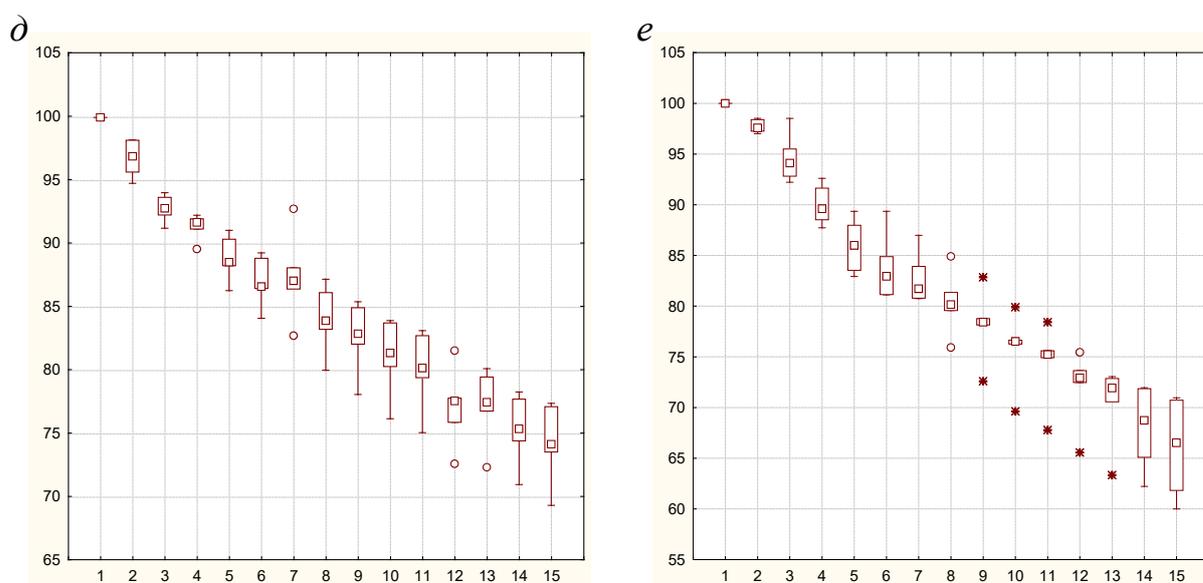


Рис. 3.2.2. Динаміка зміни маси тіла *O. sabulosum* при утриманні в лабораторних садках з ґрунтами взятими із агроценозів: а – ґрунт під посівами соняшнику *Helianthus annuus* (L.), б – *Zea mays* (L.), в – пшениці *Triticum durum* (Dest.), г – гречки *Fagopyrum esculentum* (Gilib.), д – ріпаку *Brassica napus* (L.), е – цукрового буряку *Beta vulgaris* (L.); по осі абсцис – загальна тривалість експерименту (діб), по осі ординат – зміни маси тіла особин *O. sabulosum* (% від початкової маси тіла)

У випадку з використанням у ролі субстрату підстилки штучного лісового насадження (полезахисної лісосмуги), степового калдану (верхня третина схилу балки) та відмерлих рослинних решток лучного фітоценозу (з тальвегу балки) достовірних змін маси тіла особин *O. sabulosum* не спостерігалася ($p > 0,05$; $F = 0,62$ при $F_{0,05} = 3,10$) (рис. 3.2.3). Особини, що перебували в садках з ліською підстилкою (фрагменти трав'янистих рослин, хвої *Pinus spp.* і листя *Populus alba* L. та *Populus nigra* L.), утвореної на піщаних алювіальних відкладах (рис 3.1.3) зменшили масу тіл на 6,28% порівняно з контрольною групою ($p < 0,05$; $F = 8,66$ при $F_{0,05} = 4,96$). Таким чином, збільшення маси тіла особин *O. sabulosum* при їх утриманні, в садках з рослинними залишками чотирьох обстежених природних екосистем не було виявлено.

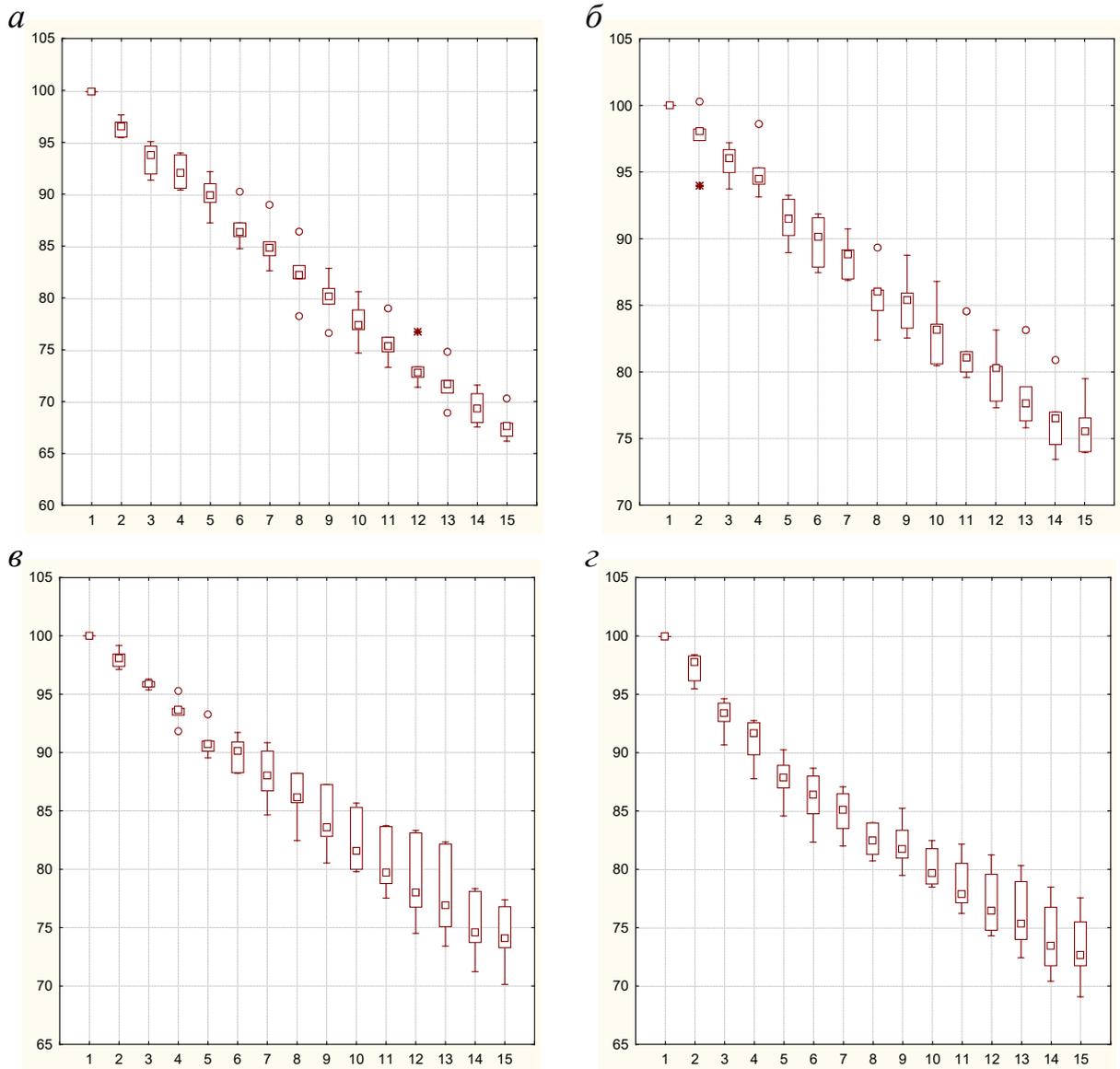


Рис. 3.2.3. Динаміка зміни маси тіла *O. sabulosum* при утриманні в лабораторних садках з підстилкою з природних екосистем: а – підстилка з поверхні піщаних алювіальних відкладів, б – підстилка зі штучного лісового насадження, в – степовий калдан (фрагменти відмерлої степової рослинності), г – відмерлі рослинні решти з лучного фітоценозу в тальвегу балки. По осі абсцис – тривалість експерименту (діб), по осі ординат – зміни маси тіла особин (% від початкової маси тіла)

Можемо констатувати, що в жодному із варіантів експериментів, як із субстратами взятими з антропогенно трансформованих ділянок (агроценози, ползахисні лісосмуги) так і з широкого спектру природних екосистем не

спостерігалось збільшення маси піддослідних імаго *O. sabulosum*. Також, слід зазначити, що в деяких варіантах дослідів (грунти з посівів гречки та цукрового буряку, і лісова підстилка мішаного лісу на піщаних алювіальних відкладах, деревостан якого був представлений здебільшого тополею чорною та сосною) імаго піщаного чорниша втратили свою масу в середньому більше ніж у контрольному варіанті.

Це однозначно свідчить про те, що для *O. sabulosum* детритофагія (фітосапрофагія), як тип живлення, не характерна, або принаймні не відіграє значної ролі у дієті даного виду чорнишів, та її роль досить перебільшена.

3.3. Здатність представників родини Tenebrionidae витримувати умови тривалої нестачі вологи.

Результати досліджень ролі сапрофагії у раціоні піщаного чорниша узгоджуються між собою не тільки за інтенсивністю втрати маси тіла, але і за динамікою даного процесу. За нашими спостереженнями в лабораторії, втрата маси ймовірно тривала б й надалі (протягом більш тривалого часу), проте продовження експерименту могло призвести до масової загибелі піддослідних. Посухи тривалістю 2-4 тижні – звичайне явище для українських степів [21]. Загибелі жуків в природних екосистемах та агроценозах в цей час не відбувається, оскільки вони живляться живими рослинами, які відіграють водночас роль, які джерела їжі так і вологи [68].

Пристосувавшись до життя в аридних умовах представники родини Tenebrionidae набули кількох ключових адаптацій для мешкання в умовах підвищених температур, інсоляції та дефіциту вологи [80,91]. Так, типове для абсолютної більшості видів родини чорне, або принаймні темне, забарвлення покривів тіла, яке забезпечується за рахунок пігменту меланіну, дозволяє зберігати стабільну температуру тіла, без втрати вологи, за рахунок випаровування [223,226]. Таке забарвлення дозволяє акумулювати тепло рано навесні та восени, коли його недостатньо [223], а в літню спеку надлишок

тепла регулюється завдяки присутності в кутикулі порожнин де відбувається циркуляція, конденсація та випаровування газів [33].

Адаптованість *O. sabulosum* до умов мешкання добре характеризує співвідношення екскретованої маси до спожитої. Так, за даними Мордковича [61] для піщаних чорнишів Північного Казахстану відсоток екскреції становить 18,2% від спожитого корму. Високий відсоток екскрементів, вочевидь, компенсується *O. sabulosum* більшою кількістю спожитої їжі [81]. Водночас більш пристосовані до життя в сухостепових катенах види чорнишів, такі як *Anatolica lata*, *Blaps halophila*, *Oodescelis polita* та *Platyscelis picipes* відрізняються меншим рівнем екскреції, що дозволяє їм по перше зменшити рівень споживання корму та більш повно засвоювати поживні речовини [82]. До подібних адаптацій чорнишів також можна віднести досить розвинене жирове тіло, яке слугує, як запасом поживних речовин та і метаболічної води [79].

Для чорнишів герпетобію також характерною є наявність добре розвиненої субелітальної порожнини, утвореної щільно стиснутими надкрилами – елітрами. У деяких сухостепових та пустельних видів вона може досягати до 50% об'єму тіла [33]. Повітря цього утворення відзначається значним насиченням пароподібною вологою, досить прохолодне та є оптимальним для дихання [75].

Фізіологічні аспекти недостатнього рівня забезпеченості вологою у представників родини Tenebrionidae вивчені досить детально [227]. За науковими даними зневоднення протягом 6 діб при +26 °C чорниша *Stips stali* Naag, призвело до втрати загальної маси тіла на 7%, у тому числі до зменшення маси гемолімфи на 33%! [228]. Концентрація аніонів і катіонів у гемолімфі цих комах підвищувалася при дегідратації і знижувалася при поновленні нормального доступу до води. Отримані нами дані втрати маси тіла імаго *O. sabulosum*, для того ж температурного діапазону, узгоджуються з темпами втрати маси тіла чорнишів у досліджах Naidu і Hattingh (у нашому експерименті

протягом перших 6 діб дослідження вона склала 8,2%, за відсутності доступу до корму і вологи) [228].

Дослідження особливостей виживання марокканських чорнишів в умовах високогір'я, проведені Gehrken і Sømme, встановили, що *O. rhaticus* Antoine, 1936 переносив в живому стані зневоднення більш ніж на 50% від початкової маси тіла [229]. Інтенсивність фізіологічних процесів даного виду в нічний час була на більш високому рівні для особин, спійманих в Атлаських горах на висоті 3100 м, порівняно з екземплярами, зібраними на висоті 2600 м. У досліджених даними авторами чорнотілок смертність від втрати води була мінімальною в порівнянні з аналогічними дослідженнями проведеними для видів родин довгоносиків (Curculionidae), листоїдів (Chrysomelidae) і турунів (Carabidae), спійманих у тих же біотопах.

Щодо факту зменшення маси тіла жуків у садках з опалою хвоєю, навіть більш стрімко ніж у контролі – ймовірно це було викликано сполуками, що містяться в хвої сосни (*Pinus sp.*). Аналогічні дані наводяться щодо *Rossiulus kessleri* (Lohm.) (Diploroda), який протягом 10-добового живлення хвоєю сосни в лабораторному досліді зменшив масу тіла на 7,5% [230]. Таким чином, наше дослідження дозволило встановити втрати маси тіла імаго *O. sabulosum* внаслідок тривалого перебування в умовах відсутності води та можливості живлення тканинами живих рослин.

Узагальнюючи отримані результати, можна дійти висновку, що зниження маси тіла імаго *O. sabulosum* за повної відсутності доступу води є наслідком переважно фізіологічних процесів дегідратації, а не реалізації сапротрофного режиму живлення. Висока витривалість більшості представників родини Tenebrionidae до дефіциту вологи дозволяє їм тривалий час підтримувати життєздатність навіть за повної відсутності корму, що ускладнює інтерпретацію втрат маси тіла як прямого показника живлення детритом. За таких умов використання рослинних решток, які розкладаються, якщо воно й відбувається, імовірно має допоміжний характер і не забезпечує повною мірою енергетичних потреб організму. Що в свою чергу свідчить про доцільність розгляду

сапрофагії в раціоні піщаного чорниша не як основного типу живлення, а як факультативної стратегії, яка працює лише за специфічних екологічних умов.

Висновки по розділу

1. Голодуючі особини піщаного чорниша, за відсутності доступу до води щодоби втрачали 1,74 % маси тіла. Такий рівень втрати маси забезпечує виживання *O. sabulosum* за несприятливих умов протягом певного часу, зокрема під час тривалих посух.
2. На переважній більшості запропонованих субстратів особини *O. sabulosum* не показали чітких відмінностей в динаміці втрати маси тіла порівняно з контрольними варіантами, а отже можемо стверджувати, що для даного виду сапрофагія не є основним способом живлення, а відіграє лише допоміжну роль у підтриманні життєдіяльності.
3. Сполуки, що містяться в хвої сосни чи листі тополі, ймовірно є токсичними для піщаного чорниша, оскільки екземпляри, що утримувалися в контейнері, де за підстилку слугували піщані алювіальні відклади, з фрагментами хвої сосни, а також листя тополі чорної і відмерлі залишки трав'янистих рослин, достовірно знизили масу тіла на 6,28%, порівняно з контролем.
4. Залишки пестицидів вірогідно теж здійснюють негативний вплив на здатність *O. sabulosum* витримувати нестачу вологи, оскільки жуки, яких утримували на субстратах взятих із кількох агроценозів (ділянки під гречкою та цукровим буряком) зменшили свою масу тіла, в середньому, на 5,86% і 8,02% порівняно з контролем.

ФІТОФАГІЯ ЯК ТРОФІЧНИЙ РЕЖИМ У ЖИВЛЕННІ *OPATRUM*
SABULOSUM

Живлення листям та пагонами рослин для багатьох фітофагів є ключовим аспектом їх негативного впливу, як на сільське господарство, так і на фітоценози природних екосистем. Якщо конкретний вид комахи живиться певним видом рослин – контролювати його чисельність в умовах сільськогосподарських ландшафтів досить легко [31,36]. Складніша ситуація з поліфагами, потенційно здатними житися широким спектром сільськогосподарських культур [120,219,222,225].

Багато рослиноїдних комах відзначаються широким діапазоном продуктів живлення, що дозволяє їм поширювати трофічні навантаження на інші види, коли запаси якогось конкретного компонента їх раціону знижуються. Вивчення особливостей живлення поліфітофагів в природних умовах становить практичний інтерес для обмеження їх негативного впливу на господарську діяльність людини, але також важливо з точки зору фундаментальної екології [33,70,74,126]. У зв'язку з цим дослідження конкретних видів фітофагів включає в себе три послідовні стадії: (1) визначення ширини його потенційної трофічної ніші (максимально широкий перелік можливих продуктів живлення), (2) виявлення впливу певного корму на метаболізм організму досліджуваного виду і (3) оцінка зайнятої трофічної ніші [231]. Вплив певного типу їжі на інтенсивність метаболізму виду в природних умовах не може бути визначений навіть з використанням найсучасніших комп'ютерних технологій через вплив численних непередбачуваних факторів [73,89,216–219,222,229].

Контроль чисельності *Opatrum sabulosum* як потенційно небезпечного шкідника багатьох сільськогосподарських культур неможливий без кількісної оцінки спектра його живлення. В науковій літературі зустрічаються лише уривчасті відомості щодо пошкодження ним певних видів культурних рослин

та видів природної флори, без кількісної оцінки споживаного корму однією особою експериментах. На сьогодні, досі не було проведено досліджень здатності піщаного чорниша жити на листях деревної та чагарникової рослинності. Крім того, більшість публікацій присвячених трофічним зв'язкам *O. sabulosum* зосереджені на шкоді, яка була завдана рослинами, а не на користі, що отримали комахи від живлення.

Основні метаболіти/первинні метаболіти (наприклад, глюкоза та похідні від неї - крохмаль, целюлоза й пектинові сполуки) мають слабкий вплив на метаболізм *O. sabulosum*. Хімічний склад рослин змінюється відповідно до перебігу ростових процесів, а отже синхронно порам року. Беручи це до уваги, доцільно оцінювати метаболічного значення для піщаного чорниша різних видів зелених рослин, отриманих на піку їх вегетаційного циклу. Як наслідок, важливо дослідити потенційну можливість споживання *O. sabulosum* вторинних метаболітів, що містяться в сухому листі, що може бути досягнуто лише шляхом лабораторних експериментів [119,220,231,232].

У зв'язку з цим, значний інтерес становить відповідь на наступні питання: (1) чи живиться *O. sabulosum* листям отруйних для худоби рослин, (2) рослинами зі значним опушенням надземних органів, (3) листям деревної та чагарникової рослинності, (4) жуки даного виду надають перевагу представникам природної флори чи культурним рослинам. Цей інтерес посилюється, у зв'язку із суперечливістю наявних в літературі даних, щодо потенціалу шкодочинності імаго даного виду. Отже важливо оцінити, в лабораторних умовах, потенційні трофічні зв'язки *O. sabulosum* з надземними вегетативними органами широкого спектру сільськогосподарських культур та рослин природної флори, що належать до різних таксономічних груп.

Для реалізації поставлених цілей нами було проведено ряд досліджень у умовах серії лабораторних експериментів, задля встановлення трофічних зв'язків імаго *O. sabulosum* із 66 видами дикорослих та 22 видами культурних рослин, серед яких було 55 видів трав'янистих видів, 31 вид дерево-чагарникової рослинності та 2 види ліан. В ході дослідження імаго даного виду

було запропоновано протягом 5 діб жититися певним видом рослинного корму. З ціллю визначення метаболічної цінності для піщаного чорнища листя кожного окремо взятого виду кормових рослин розраховували нормалізовані медіани таких параметрів як споживання запропонованого корму, масу виділених жуками екскрементів та динаміку зміни маси тіла комах.

4.1. Здатність жититися листям дикорослих трав'янистих рослин

З дикорослих видів трав'янистих рослин імаго *O. sabulosum* надають перевагу живленню надземними вегетативними органами *Scabiosa ucranica* (5.21 мг/особину, на добу), *Euphorbia virgata* (3.45), *Solanum nigrum* (3.32), *Centaurea scabiosa* (2.47), *Lamium album* (2.41), *Aristolochia clematitidis* (1.76), *Chenopodium album* (1.73), *Arctium lappa* (1.51) та *Asperula odorata* (1.20). Для решти видів рослин інтенсивність споживання корму не перевищує 1 мг/особину, за добу (табл. 4.1.1). Серед перерахованих видів присутні, як їстівні для худоби рослини (*Chenopodium album* і *Centaurea scabiosa*) так і такі, що не поїдаються більшістю фітофагів (*Aristolochia clematitidis*, *Euphorbia virgata* та *Solanum nigrum*).

В окремих садках максимальна інтенсивність споживання корму значно перевищує середні для вибірки значення, що найімовірніше пов'язано з триванням у окремих жуків періоду розмноження і викликаним цим інтенсивним споживанням корму, у зв'язку з необхідністю в поживних речовинах для розвитку яєць.

Особини *O. sabulosum* практично не поїдають листя таких видів як *Cirsium vulgare* (0.88 мг/особину, на добу), *Euphorbia stepposa* (0.74), *Hypericum perforatum* (0.60), *Salvia nemorosa* (0.60), *Astragalus borysthenticus* (0.55), *Chelidonium majus* (0.55), *Convallaria majalis* (0.54), *Artemisia absinthium* (0.40), *Vinca minor* (0.40), *Viola tricolor* (0.36), *Potentilla argentea* (0.35), *Arctium tomentosum* (0.21), *Aegopodium podagraria* (0.20), *Asclepias syriaca* (0.18), *Senecio vernalis* (0.16), *Fragaria vesca* (0.15) і *Agrimonia eupatoria* (0.08)

(максимальні значення інтенсивності поїдання корму, навіть для окремих садків не перевищували 1,2 мг/особину, за добу).

Зменшення маси тіла жуків в експерименті (табл. 4.1.2) пов'язано в першу чергу зі втратою вологи (адже протягом усього експерименту імаго *O. sabulosum* не мали доступу до води). При повній відсутності доступу до корму в контрольній групі жуки знижували масу тіла на $1,02 \pm 0,27$ мг/особину за добу (2.05% від маси тіла за добу). Більше, порівняно з контрольною групою, зниження маси тіла імаго *O. sabulosum* може бути пов'язано з проносною дією сполук, що містяться в рослині, на кишківник жуків, інтоксикацією їх організму, або порушенням цілісності стінки кишківника. Такий ефект спостерігається для *Vinca minor* (-1.85 мг/особину, за добу), *Cichorium intybus* (-1.60), *Asperula odorata* (-1.44), *Solanum nigrum* (-1.44), *Salvia nemorosa* (-1.35), *Cirsium vulgare* (-1.20), *Potentilla argentea* (-1.20), *Euphorbia stepposa* (-1.19), *E. virgata* (-1.14), *Artemisia absinthium* (-1.14).

Таблиця 4.1.1. Споживання листя (мг/особину на добу) різних видів дикорослих трав'янистих рослин імаго *O. sabulosum* в лабораторних умовах ($n = 32$)

Родина	Вид	Медіана	$x \pm S_x$	Min–Max
Apiaceae	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	0.20	0.21 ± 0.11	0.04–0.35
Aprocynaceae	<i>Vinca minor</i> L.	0.40	0.39 ± 0.27	0.04–0.77
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia clematidis</i> L.	1.76	1.76 ± 0.75	0.65–3.00
Asclepiadaceae	<i>Asclepias syriaca</i> L.	0.18	0.18 ± 0.10	0.05–0.35
Asteraceae	<i>Arctium lappa</i> L.	1.51	1.42 ± 0.59	0.00–2.13
–“–	<i>A. tomentosum</i> Mill.	0.21	0.25 ± 0.20	0.00–0.71
–“–	<i>Artemisia absinthium</i> L.	0.40	0.36 ± 0.22	0.00–0.65
–“–	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	0.88	0.79 ± 0.31	0.00–1.03
–“–	<i>Cichorium intybus</i> L.	0.60	0.64 ± 0.77	0.10–2.55
–“–	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	2.47	2.47 ± 0.84	1.50–4.30
–“–	<i>Hieracium pilosella</i> L.	0.85	0.86 ± 0.58	0.15–2.15
–“–	<i>Senecio vernalis</i> Waldst. & Kit.	0.16	0.16 ± 0.09	0.00–0.25
Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i> L.	0.58	0.72 ± 0.56	0.00–1.63
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium album</i> L.	1.73	2.03 ± 1.74	0.00–5.52
Convallariaceae	<i>Convallaria majalis</i> L.	0.54	0.44 ± 0.39	0.00–1.08
Dipsacaceae	<i>Scabiosa ucranica</i> L.	5.21	5.21 ± 1.31	3.10–7.45
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia stepposa</i> Zoz ex Prokh.	0.74	0.74 ± 0.21	0.40–1.15
–“–	<i>E. virgata</i> W.K.	3.45	3.86 ± 1.76	2.50–8.30
Fabaceae	<i>Astragalus borysthenticus</i> Klokov.	0.55	0.55 ± 0.27	0.00–0.94
–“–	<i>Medicago romanica</i> Prodan.	0.95	1.11 ± 0.56	0.40–2.05
Hypericaceae	<i>Hypericum perforatum</i> L.	0.60	0.60 ± 0.30	0.00–1.15

Lamiaceae	<i>Ajuga genevensis</i> L.	0.25	0.62 ± 0.73	0.15–2.40
–“–	<i>Lamium album</i> L.	2.41	2.49 ± 1.36	0.00–5.31
–“–	<i>Salvia nemorosa</i> L.	0.60	0.58 ± 0.34	0.00–1.05
–“–	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	0.65	1.02 ± 1.25	0.15–4.25
Papaveraceae	<i>Chelidonium majus</i> L.	0.55	0.55 ± 0.30	0.16–1.04
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i> L.	0.70	0.87 ± 0.78	0.00–2.31
Rosaceae	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	0.08	0.08 ± 0.05	0.00–0.15
–“–	<i>Fragaria vesca</i> L.	0.15	0.17 ± 0.10	0.00–0.35
–“–	<i>Potentilla argentea</i> L.	0.35	0.35 ± 0.20	0.10–0.60
Rubiaceae	<i>Asperula odorata</i> L.	1.20	0.89 ± 0.65	0.00–1.60
Solanaceae	<i>Solanum nigrum</i> L.	3.32	3.15 ± 1.67	0.00–5.14
Violaceae	<i>Viola tricolor</i> L.	0.36	0.38 ± 0.31	0.00–0.97

Мінімальна втрата маси тіла *O. sabulosum*, відносно до початкової, відзначається для *Astragalus borysthenticus* (-0.25 мг/особину, за добу), *Aegopodium podagraria* (-0.33), *Scabiosa ucranica* (-0.53), *Centaurea scabiosa* (-0.55), *Aristolochia clematitidis* (-0.65), *Chenopodium album* (-0.65), *Hypericum perforatum* (-0.65), *Viola tricolor* (-0.66), *Arctium tomentosum* (-0.67), *Fragaria vesca* (-0.68), *Lamium album* (-0.79), *Medicago romanica*, (-0.80), *Convallaria majalis* (-0.80) і *Arctium lappa* (-0.80).

Максимальна інтенсивність утворення екскрементів жуками спостерігається у випадку живлення *Polygonum aviculare* (0.73) і *Solanum nigrum* (0.70), мінімальна (рівна 0 мг/особину, за добу у всіх 8 експериментальних садках) – для *Convallaria majalis* і *Vinca minor*. Для інших досліджуваних видів дикорослих трав'янистих рослин інтенсивність утворення екскрементів має середні значення.

Таблиця 4.1.2. Зміна маси тіла (мг/особину на добу) імаго *O. sabulosum* на дієті із сухого листа різних видів дикорослих трав'янистих рослин в лабораторних умовах ($n = 32$)

Родина	Вид	Медіана	$x \pm S_x$	Min–Max
Apiaceae	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	-0.33	-0.33 ± 0.31*	-1.00–+0.15
Apocynaceae	<i>Vinca minor</i> L.	-1.85	-2.41 ± 2.09*	-6.25–0.50
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia clematitidis</i> L.	-0.65	-0.69 ± 0.25*	-1.20–0.35
Asclepiadaceae	<i>Asclepias syriaca</i> L.	-0.95	-0.89 ± 0.12	-1.05–0.65
Asteraceae	<i>Arctium lappa</i> L.	-0.80	-0.73 ± 0.18*	-1.05–0.40
–“–	<i>A. tomentosum</i> Mill.	-0.67	-0.67 ± 0.19*	-0.95–0.40
–“–	<i>Artemisia absinthium</i> L.	-1.14	-1.14 ± 0.30	-1.45–0.55
–“–	<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten.	-1.20	-1.14 ± 0.14*	-1.35–0.85
–“–	<i>Cichorium intybus</i> L.	-1.60	-1.66 ± 1.19*	-4.15–+0.25

–“–	<i>Centaurea scabiosa</i> L.	-0.55	-0.60 ± 0.14*	-0.80—0.45
–“–	<i>Hieracium pilosella</i> L.	-0.95	-0.95 ± 0.24	-1.35—0.65
–“–	<i>Senecio vernalis</i> Waldst. & Kit.	-0.90	-0.94 ± 0.29	-1.60—0.65
Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i> L.	-1.05	-0.94 ± 0.29	-1.20—0.40
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium album</i> L.	-0.65	-0.71 ± 0.27*	-1.25—0.40
Convallariaceae	<i>Convallaria majalis</i> L.	-0.80	-0.72 ± 0.36*	-1.20—0.15
Dipsacaceae	<i>Scabiosa ucranica</i> L.	-0.53	-0.53 ± 0.24*	-0.95—0.25
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia stepposa</i> Zoz ex Prokh.	-1.19	-1.19 ± 0.40*	-2.00—0.75
–“–	<i>E. virgata</i> W.K.	-1.14	-1.14 ± 0.40	-1.75—0.65
Fabaceae	<i>Astragalus borysthenticus</i> Klokov.	-0.25	-0.21 ± 0.25*	-0.55—+0.25
–“–	<i>Medicago romanica</i> Prodan.	-0.80	-0.77 ± 0.19*	-0.95—0.40
Hypericaceae	<i>Hypericum perforatum</i> L.	-0.65	-0.48 ± 0.55*	-0.80—+0.95
Lamiaceae	<i>Ajuga genevensis</i> L.	-0.95	-0.88 ± 0.44	-1.45—+0.15
–“–	<i>Lamium album</i> L.	-0.79	-0.79 ± 0.19*	-1.20—0.55
–“–	<i>Salvia nemorosa</i> L.	-1.35	-1.47 ± 0.47*	-2.15—0.95
–“–	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	-1.05	-1.05 ± 0.42	-1.70—0.40
Papaveraceae	<i>Chelidonium majus</i> L.	-0.90	-1.06 ± 0.49	-2.20—0.55
Polygonaceae	<i>Polygonum aviculare</i> L.	-0.86	-0.86 ± 0.27*	-1.20—0.40
Rosaceae	<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	-1.06	-1.06 ± 0.35	-1.55—0.55
–“–	<i>Fragaria vesca</i> L.	-0.68	-0.68 ± 0.16*	-0.95—0.40
–“–	<i>Potentilla argentea</i> L.	-1.20	-1.14 ± 0.34	-1.60—0.55
Rubiaceae	<i>Asperula odorata</i> L.	-1.44	-1.44 ± 0.41*	-2.15—0.75
Solanaceae	<i>Solanum nigrum</i> L.	-1.44	-1.44 ± 0.41*	-2.15—0.75
Violaceae	<i>Viola tricolor</i> L.	-0.66	-0.66 ± 0.22*	-1.05—0.40

Примітка: *– втрата маси тіла, що спостерігалася наприкінці експерименту, вважалася достовірною при $p < 0,05$ різниці від маси тіла жуків у контролі, що не мали доступу до їжі ($1,02 \pm 0,27$ мг/особину, за добу); середня маса тіла жуків на початку досліду $-49,61 \pm 7,86$ мг)

Цікаво, що для *Aegopodium podagraria* характерні мінімальні темпи поїдання корму (0.20 мг/особину, за добу), одна з максимальних змін маси тіла в порівнянні з контролем (-0.33 мг/особину, за добу в порівнянні з -1.02 для жуків, що не мали доступу до їжі) і мінімальні темпи екскреції (0.10 м/особину, за добу). Тобто з 0.20 мг корму, з'їденого за одну добу, утворюється 0.10 мг екскрементів.

4.2. Здатність жититися листям сільськогосподарських культур

Листя культурних видів трав'янистих рослин споживається *O. sabulosum* в середньому з тією ж інтенсивністю, що і листя видів природної флори (табл. 4.2.1). Темпи поїдання листя є вищими для *Perilla nankinensis* (5.05 мг/особину, за добу), *Lycopersicon esculentum* (3.75), *Tropaeolum majus* (3.29),

Nicotiana tabacum (2.66), *Rumex acetosa* (1.96), *Beta vulgaris* (1.27). Найменш інтенсивно імаго *O. sabulosum* живиться листям таких видів, як *Oenothera biennis* (0.73), *Aquilegia vulgaris* (0.68), *Citrullus lanatus* (0.61), *Matricaria recutita* (0.54), *Phytolacca americana* (0.49), *Phlox paniculata* (0.44), *Cucurbita pepo* (0.37), *Helianthus tuberosus* (0.32), *Echinacea purpurea* (0.29), *Fragaria moschata* (0.24), *Zea mays* (0.17). Цікаво, що з усіх досліджуваних видів культурних рослин мінімальну кількість висушеного листа було спожито у випадку з кукурудзою, не зважаючи на те, що це одна тих сільськогосподарських культур, яким *O. sabulosum* завдає найбільшої шкоди. Необхідно підсумувати, що фітофагами поїдається свіже або зів'яле листя даного виду, але практично ніколи – сухе.

Таблиця 4.2.1. Споживання листа (мг/особину на добу) різних видів культурних трав'янистих рослин імаго *O. sabulosum* в лабораторних умовах ($n = 32$)

Родина	Вид	Медіана	$x \pm S_x$	Min–Max
Ariaceae	<i>Daucus carota</i> L.	0.80	0.80 ± 0.47	0.00–1.74
Asteraceae	<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench.	0.29	0.49 ± 0.61	0.00–2.04
–“–	<i>Matricaria recutita</i> L.	0.54	0.65 ± 0.50	0.00–1.54
–“–	<i>Helianthus annuus</i> L.	1.05	1.05 ± 0.26	0.77–1.55
–“–	<i>H. tuberosus</i> L.	0.32	0.36 ± 0.26	0.00–0.77
Boraginaceae	<i>Borago officinalis</i> L.	0.86	1.05 ± 1.13	0.00–2.97
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i> L.	1.27	1.49 ± 0.73	0.58–2.82
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. & Nakai.	0.61	0.76 ± 0.68	0.00–1.89
–“–	<i>Cucurbita pepo</i> L.	0.37	0.37 ± 0.25	0.00–0.76
Lamiaceae	<i>Perilla nankinensis</i> (Lour.) Decne.	5.05	4.60 ± 1.75	0.00–5.66
Malvaceae	<i>Malva erecta</i> J. Presl & C. Presl	1.13	1.13 ± 0.51	0.32–1.74
Onagraceae	<i>Oenothera biennis</i> L.	0.73	0.96 ± 0.77	0.23–2.82
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca americana</i> L.	0.49	0.57 ± 0.47	0.03–1.23
Poaceae	<i>Zea mays</i> L.	0.17	0.17 ± 0.08	0.02–0.31
Polemoniaceae	<i>Phlox paniculata</i> L.	0.44	0.44 ± 0.13	0.26–0.56
Polygonaceae	<i>Rumex acetosa</i> L.	1.96	2.00 ± 1.52	0.00–4.36
Ranunculaceae	<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	0.68	0.63 ± 0.38	0.05–1.03
Rosaceae	<i>Fragaria moschata</i> (Duchesne) Weston.	0.24	0.87 ± 1.71	0.00–5.38
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L.	1.10	1.25 ± 0.40	0.82–2.04
–“–	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	3.75	3.74 ± 2.66	0.00–8.20
–“–	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	2.66	3.05 ± 2.72	0.00–9.08
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum majus</i> L.	3.29	3.10 ± 2.23	0.00–6.54

У порівнянні з контролем (без доступу до будь-якої їжі, де спостерігається зменшення маси на $1,02 \pm 0,27$ мг/особину, за добу), живлення

багатьма культурними видами трав'янистих рослин (табл. 4.2.2) сприяє збереженню початкової маси тіла: *Daucus carota* (-0.80 мг/особину, за добу), *Nicotiana tabacum* (-0.80), *Phlox paniculata* (-0.80), *Capsicum annuum* (-0.76), *Phytolacca americana* (-0.75), *Helianthus tuberosus* (-0.74), *Malva erecta* (-0.74), *Oenothera biennis* (-0.70), *Rumex acetosa* (-0.67), *Lycopersicon esculentum* (-0.65), *Fragaria moschata* (-0.64), *Helianthus annuus* (-0.58), *Matricaria recutita* (-0.55), *Zea mays* (-0.55), *Citrullus lanatus* (-0.53), *Aquilegia vulgaris* (-0.49), *Tropaeolum majus* (-0.40), *Cucurbita pepo* (-0.25), *Borago officinalis* (-0.20). Результати наших дослідів свідчать, що живлення сухим листям *Beta vulgaris* не призводить до достовірного збільшення маси тіла жуків, у порівнянні з контролем (-1.08 та -1.02 мг/добу відповідно).

Таблиця 4.2.2. Зміна маси тіла (мг/особину на добу) імаго *O. sabulosum* на дієті із сухого листа різних видів культурних трав'янистих рослин в лабораторних умовах ($n = 32$)

Родина	Вид	Медіана	$x \pm S_x$	Min–Max
Ariaceae	<i>Daucus carota</i> L.	-0.80	$-0.87 \pm 0.40^*$	-1.60—0.40
Asteraceae	<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench.	-0.95	-0.95 ± 0.39	-1.85—0.40
—“—	<i>Matricaria recutita</i> L.	-0.55	$-0.66 \pm 0.23^*$	-1.20—0.40
—“—	<i>Helianthus annuus</i> L.	-0.58	$-0.58 \pm 0.21^*$	-0.80—0.15
—“—	<i>H. tuberosus</i> L.	-0.74	$-0.74 \pm 0.36^*$	-1.35—0.25
Boraginaceae	<i>Borago officinalis</i> L.	-0.20	$-0.22 \pm 0.28^*$	-0.80— +0.15
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i> L.	-1.08	-1.08 ± 0.30	-1.65—0.55
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb.) Matsum. & Nakai.	-0.53	$-0.53 \pm 0.15^*$	-0.80—0.40
—“—	<i>Cucurbita pepo</i> L.	-0.25	$-0.34 \pm 0.19^*$	-0.65—0.15
Lamiaceae	<i>Perilla nankinensis</i> (Lour.) Decne.	-0.95	-0.96 ± 0.32	-1.45—0.55
Malvaceae	<i>Malva erecta</i> J. Presl & C. Presl.	-0.74	$-0.74 \pm 0.20^*$	-1.05—0.40
Onagraceae	<i>Oenothera biennis</i> L.	-0.70	$-0.70 \pm 0.40^*$	-1.45—0.15
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca americana</i> L.	-0.75	$-0.74 \pm 0.20^*$	-1.05—0.40
Poaceae	<i>Zea mays</i> L.	-0.55	$-0.54 \pm 0.18^*$	-0.80—0.20
Polemoniaceae	<i>Phlox paniculata</i> L.	-0.80	$-0.96 \pm 0.43^*$	-2.00—0.40
Polygonaceae	<i>Rumex acetosa</i> L.	-0.67	$-0.67 \pm 0.27^*$	-1.05—0.20
Ranunculaceae	<i>Aquilegia vulgaris</i> L.	-0.49	$-0.49 \pm 0.46^*$	-1.05— +0.55
Rosaceae	<i>Fragaria moschata</i> (Duchesne) Weston.	-0.64	$-0.64 \pm 0.33^*$	-1.35—0.25
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i> L.	-0.76	$-0.76 \pm 0.22^*$	-1.20—0.55
—“—	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	-0.65	$-0.65 \pm 0.14^*$	-0.80—0.40
—“—	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	-0.80	$-0.72 \pm 0.16^*$	-0.95—0.40
Tropaeolaceae	<i>Tropaeolum majus</i> L.	-0.40	$-0.43 \pm 0.31^*$	-0.80— +0.25

Примітка: *– втрата маси тіла, що спостерігалася наприкінці експерименту, вважалася достовірною при $p < 0,05$ різниці від маси тіла жуків у контролі, що не мали доступу до їжі ($1,02 \pm 0,27$ мг/особину, за добу); середня маса тіла жуків на початку дослідів $-49,61 \pm 7,86$ мг).

Максимальна інтенсивність утворення екскрементів жуками *O. sabulosum* характерна для раціонів із сухого листа *Daucus carota* (1.03 мг/особину, за добу), *Lycopersicon esculentum* (0.65), *Fragaria moschata* (0.55), *Perilla nankinensis* (0.55), *Citrullus lanatus* (0.53), *Rumex acetosa* (0.45), *Nicotiana tabacum* (0.41), *Zea mays* (0.41), *Capsicum annuum* (0.30), *Cucurbita pepo* (0.30) та *Helianthus annuus* (0.30).

4.3 Здатність живитися листям деревної, чагарникової рослинності та листям ліан

З метою з'ясування потенційної можливості живлення дорослих особин піщаного чорнища вегетативною масою дерев, чагарників та ліан було проведено серію експериментів із листям таких рослин, аналогічних попереднім дослідом із культурною та дикорослою трав'янистою рослинністю.

Середні значення для повної серії експериментів. Середня добова норма корму, яку з'їдає один особина імаго *O. sabulosum* для всієї серії експериментів є досить низькою ($0,20 \pm 1,20$ мг/добу), що значно відрізняється ($df1 = 32, df2 = 259, F = 3,75, F_{0.05} = 1,49, P = 1,49 * 10^{-9}$) для окремих видів дерев і чагарників (табл. 4.3.1). В середньому, для всіх варіантів дослідів з раціонами із різних видів листя деревної, чагарникової рослинності та листя багаторічних ліан, маса тіла імаго *O. sabulosum* щодоби знижувалася на $0,81 \pm 0,51$ мг ($df1 = 32, df2 = 263, F = 2.41, F_{0.05} = 1,49, P = 8,01 * 10^{-5}$). Це є підтвердженням того факту, що живлення сухим листям лісової та чагарникової рослинності в

природних умовах не характерно для даного виду. В умовах контрольного експерименту, за повної відсутності корму протягом п'яти днів, середньодобова втрати живої маси тіла для кожного зразка склала $1,02 \pm 0,27$ мг (табл. 4.3.2).

Середньодобова маса виділених фекалій (табл. 4.3.3) становить $0,39 \pm 0,44$ мг/особину ($df1 = 32, df2 = 231, F = 5.33, F_{0.05} = 1,49, P = 1,03 \cdot 10^{-14}$), але в деяких варіантах експерименту з достатньою кількістю повторів (32 особини імаго *O. sabulosum* перебували на дієті протягом 5 діб) фекалій не було отримано взагалі.

Отримані в ході експерименту дані відносного розподілу характеристик представляють інтерес (рис. 4.3.1). Маса тіла жуків відзначається нормальним розподілом ($As = 0,16 \pm 0,15, Ex = -0,19 \pm 0,30; P > 0,05$). Споживання імаго продуктів живлення ($As = 2,35 \pm 0,15, Ex = 10,37 \pm 0,30; P < 0,001$) і ступінь виділення екскрементів ($As = 1,79 \pm 0,15, Ex = 5,44 \pm 0,30; P < 0,001$) проявляють статистично значущі відмінності від нормального розподілу й високу асиметрію. Зміни маси тіла жуків в ході експерименту ($As = 0,14 \pm 0,15, Ex = 5,37 \pm 0,30; P < 0,001$) суттєво відрізняються в розподілі від нормального високого значення ексцесу.

Таблиця 4.3.1. Споживання висушеного листя (мг/особину на добу) дерев, чагарників та ліан імаго *O. sabulosum* в лабораторних умовах ($n = 8$)

Родина	Вид	Медіана	$\bar{x} \pm S_x$	Min – Max	Тест Тьюкі
Vitaceae	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	0.99	2.31 ± 2.81	0.00 – 6.50	a
Ulmaceae	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	1.11	1.55 ± 1.73	0.31 – 5.51	b
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	0.33	1.28 ± 1.80	0.00 – 5.14	b
Viburnaceae	<i>Viburnum opulus</i> L.	1.26	1.15 ± 0.45	0.00 – 1.55	b
Rosaceae	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	0.96	0.96 ± 0.57	0.00 – 1.66	c
Moraceae	<i>Morus nigra</i> L.	0.75	0.85 ± 0.34	0.46 – 1.38	c
Sambucaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.	0.64	0.82 ± 0.49	0.00 – 1.66	c
Fagaceae	<i>Quercus robur</i> L.	0.63	0.73 ± 0.62	0.00 – 1.49	c
Cornaceae	<i>Cornus mas</i> L.	0.73	0.67 ± 0.47	0.00 – 1.32	c
Rosaceae	<i>Prunus spinosa</i> L.	0.60	0.65 ± 0.35	0.10 – 1.35	c

<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	0.55	0.64 ± 0.50	0.00 – 1.56	c
<i>Rhamnaceae</i>	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	0.55	0.55 ± 0.37	0.00 – 1.13	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	0.49	0.52 ± 0.39	0.00 – 1.37	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Padus avium</i> Mill.	0.47	0.47 ± 0.26	0.00 – 0.89	c
<i>Aceraceae</i>	<i>Acer platanoides</i> L.	0.35	0.45 ± 0.51	0.00 – 1.76	c
<i>Fagaceae</i>	<i>Caragana arborescens</i> Lam.	0.43	0.43 ± 0.32	0.00 – 1.00	c
<i>Paeoniaceae</i>	<i>Paeonia suffruticosa</i> Andrews.	0.44	0.43 ± 0.16	0.12 – 0.66	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	0.31	0.34 ± 0.39	0.00 – 1.29	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Rubus idaeus</i> L.	0.38	0.34 ± 0.18	0.00 – 0.52	c
<i>Grossulariaceae</i>	<i>Ribes nigrum</i> L.	0.27	0.32 ± 0.22	0.07 – 0.77	c
<i>Elaeagnaceae</i>	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	0.29	0.31 ± 0.32	0.00 – 1.03	c
<i>Ulmaceae</i>	<i>Ulmus minor</i> Mill.	0.33	0.31 ± 0.13	0.00 – 0.45	c
<i>Tiliaceae</i>	<i>Tilia cordata</i> Mill.	0.26	0.26 ± 0.18	0.05 – 0.65	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	0.25	0.25 ± 0.14	0.08 – 0.44	c
<i>Juglandaceae</i>	<i>Juglans regia</i> L.	0.28	0.25 ± 0.13	0.00 – 0.44	c
<i>Aceraceae</i>	<i>Acer negundo</i> L.	0.09	0.22 ± 0.37	0.00 – 1.20	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	0.17	0.21 ± 0.24	0.00 – 0.77	c
<i>Moraceae</i>	<i>Morus alba</i> L.	0.21	0.21 ± 0.11	0.00 – 0.35	c
<i>Fabaceae</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	0.15	0.18 ± 0.14	0.00 – 0.47	c
<i>Hydrangeaceae</i>	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	0.17	0.17 ± 0.16	0.00 – 0.51	c
<i>Salicaceae</i>	<i>Populus nigra</i> L.	0.12	0.12 ± 0.07	0.00 – 0.24	c
<i>Salicaceae</i>	<i>Populus alba</i> L.	0.11	0.10 ± 0.06	0.00 – 0.19	c
<i>Salicaceae</i>	<i>Salix alba</i> L.	0.08	0.18 ± 0.21	0.00 – 0.59	c
Without food resources		0.00	0.00 ± 0.00	0.00 – 0.00	c

Примітка: літери в останньому стовпчику означають статистично значущі відмінності середніх (тест Тьюкі, $p < 0,05$)

Кількісні показники споживання листя окремих видів дерев і чагарників. Найвищі показники поїдання сухого листя (медіана дорівнює 0.60-1.26 мг/особину або 1.21-2.53% від маси тіла, на добу) серед усіх досліджуваних видів деревної та чагарникової рослинності реєструється за *V. opulus*, *U. laevis*, *P. quinquefolia*, *A. vulgaris*, *M. nigra*, *C. mas*, *S. nigra*, *Q. robur*, та *P. spinosa*, особливо для *S. nigra* і *V. opulus*. Ці види спорадично зустрічаються у всіх типах штучних лісових насаджень, в більшій частині ареалу *O. sabulosum*, хоча і не є масовими видами, й на них не припадає вагома частка деревостану (табл. 4.3.1).

Низький рівень поїдання листя (в середньому - 0.43-0.55 мг/особину або 0.86-1.11% від маси тіла, за добу) характерний для *P. cerasifera*, *R. cathartica*,

C. vulgaris, *P. avium*, *P. suffruticosa*, *C. arborescens*. Ці види також систематично зустрічається в штучних лісових насаджень (за винятком *P. suffruticosa*).

Мінімальне поїдання листя (медіана - 0.21-0.38 мг / екземпляр на добу або 0.42-0.76% від маси тіла за добу) спостерігається для *R. idaeus*, *A. platanoides*, *U. minor*, *V. vinifera*, *A. vulgaris*, *E. angustifolia*, *J. regia*, *R. nigrum*, *T. cordata*, *M. domestica*, *M. alba*. Ця група включає в себе *J. regia*, токсичну для більшості видів комах рослину, та *E. angustifolia* – надзвичайно поширеного на степових схилах Подніпров'я чагарника.

Таблиця 4.3.2. Зміна маси тіла (мг/особину, за добу) імаго *O. sabulosum* на дієті із сухого листя дерев, чагарників та ліан в лабораторних умовах ($n = 8$, середня маса тіла особини – 49.77 ± 7.57 мг)

Родина	Вид	Медіана	$x \pm S_x$	Min – Max	Тест Тьюкі
Salicaceae	<i>Populus nigra</i> L.	-0.23	-0.23 ± 0.46	-1.0 – +0.4	a
Fabaceae	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	-0.40	-0.38 ± 0.26	-0.9 – +0.2	b
Moraceae	<i>Morus nigra</i> L.	-0.48	-0.48 ± 0.27	-0.9 – +0.0	b
Paeoniaceae	<i>Paeonia suffruticosa</i> Andrews.	-0.80	-0.54 ± 0.70	-1.1 – +1.2	c
Moraceae	<i>Morus alba</i> L.	-0.55	-0.55 ± 0.30	-0.8 – +0.2	c
Tiliaceae	<i>Tilia cordata</i> Mill.	-0.65	-0.56 ± 0.58	-1.4 – +0.7	c
Aceraceae	<i>Acer platanoides</i> L.	-0.58	-0.58 ± 0.32	-1.2 – -0.2	c
Aceraceae	<i>Acer negundo</i> L.	-0.65	-0.60 ± 0.24	-1.0 – -0.2	c
Rosaceae	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	-0.63	-0.63 ± 0.31	-1.2 – -0.3	c
Rosaceae	<i>Malus domestica</i> Borkh.	-0.67	-0.67 ± 0.47	-1.4 – +0.4	c
Hydrangeaceae	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	-0.77	-0.77 ± 0.41	-1.5 – -0.2	c
Salicaceae	<i>Salix alba</i> L.	-0.78	-0.78 ± 0.09	-1.0 – -0.7	c
Cornaceae	<i>Cornus mas</i> L.	-0.80	-0.78 ± 0.17	-1.0 – -0.6	c
Grossulariaceae	<i>Ribes nigrum</i> L.	-0.80	-0.79 ± 0.23	-1.2 – -0.4	c
Fagaceae	<i>Quercus robur</i> L.	-0.80	-0.80 ± 0.21	-1.2 – -0.6	c
Vitaceae	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	-0.80	-0.81 ± 0.31	-1.3 – -0.4	c
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	-0.84	-0.82 ± 0.21	-1.1 – -0.6	c
Rosaceae	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	-0.80	-0.82 ± 0.25	-1.2 – -0.4	c
Rhamnaceae	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	-0.70	-0.82 ± 0.39	-1.8 – -0.5	c
Salicaceae	<i>Populus alba</i> L.	-0.80	-0.84 ± 0.35	-1.5 – -0.4	c
Ulmaceae	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	-0.87	-0.87 ± 0.51	-1.6 – -0.2	c
Rosaceae	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	-0.80	-0.88 ± 0.43	-1.9 – -0.4	c
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	-0.88	-0.88 ± 1.21	-3.2 – +1.5	c

<i>Fabaceae</i>	<i>Caragana arborescens</i> Lam.	-0.80	-0.89 ± 0.52	-2.2 -- -0.3	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus spinosa</i> L.	-0.95	-0.91 ± 0.23	-1.2 -- -0.4	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Padus avium</i> Mill.	-0.95	-0.92 ± 0.22	-1.2 -- -0.6	c
<i>Ulmaceae</i>	<i>Ulmus minor</i> Mill.	-0.95	-0.94 ± 0.36	-1.6 -- -0.3	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Rubus idaeus</i> L.	-0.96	-0.96 ± 0.37	-1.6 -- -0.4	c
<i>Sambucaceae</i>	<i>Sambucus nigra</i> L.	-0.98	-0.98 ± 0.24	-1.4 -- -0.7	c
Without food resources		-1.00	-1.02 ± 0.27	-1.6 -- -0.4	c
<i>Rosaceae</i>	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	-1.00	-1.11 ± 0.44	-2.0 -- -0.6	c
<i>Juglandaceae</i>	<i>Juglans regia</i> L.	-1.20	-1.17 ± 0.34	-1.8 -- -0.6	c
<i>Viburnaceae</i>	<i>Viburnum opulus</i> L.	-1.26	-1.26 ± 0.50	-2.0 -- -0.4	d
<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	-0.95	-1.49 ± 1.37	-5.1 -- -0.7	e

Примітка: літери в останньому стовпчику означають статистично значущі відмінності середніх (тест Тьюкі, $p < 0,05$)

Споживання листя деревних і чагарникових порід, таких як *C. monogyna*, *Ph. coronarius*, *R. pseudoacacia*, *P. nigra*, *P. alba*, *A. negundo*, *S. alba* (в середньому – 0.08-0.17 мг/особину або 0.16-0.34 % від маси тіла, за добу) істотно не відрізняється від контролю (у більшості контейнерів корм практично не вживався).

Ранжування переліку видів деревної та чагарникової рослинності для більшості продуктів живлення *O. sabulosum* за медіаною відповідає їх розподілу на групи залежно від середніх значень. Тільки у випадку з *P. quinquefolia* і *V. vinifera* спостерігаються істотні відмінності між медіаною і середнім значенням споживання продуктів живлення. Це пов'язано з різким збільшенням поїдання листя (до 5,14 і навіть 6,50 мг/особину на добу) в деяких садках. Подібне «викидання» максимальних значень також фіксується для *U. laevis* (до 5,51 мг/особину на добу). Варто відзначити значний розрив у споживанні висушеного листя *M. nigra* та *M. alba* (значення медіани – 0,75 і 0,21 мг/особину, за добу). Випадки повної відмови від споживання корму протягом усіх п'яти діб експерименту мають місце практично для всіх досліджуваних видів рослин (крім *M. nigra*, *U. laevis* та деяких інших) (див. значення Min в останньому стовпці табл. 4.3.1). Інтенсивність споживання корму жуками не залежало від їх ваги до початку експерименту (рис. 4.3.2).

Таблиця 4.3.3. Інтенсивність утворення фекалій (мг/особину, за добу) імаго *O. sabulosum* на дієті із сухого листя дерев, чагарників та ліан в лабораторних умовах ($n = 8$ для кожного виду рослин і контролю)

Родина	Вид	Медіана	$\bar{x} \pm S_x$	Min – Max	Тест Тьюкі
Without food resources		0.00	0.00 ± 0.00	0.00 – 0.00	a
Salicaceae	<i>Populus alba</i> L.	0.00	0.00 ± 0.00	0.00 – 0.00	a
Vitaceae	<i>Vitis vinifera</i> L.	0.00	0.00 ± 0.00	0.00 – 0.00	a
Moraceae	<i>Morus alba</i> L.	0.00	0.00 ± 0.00	0.00 – 0.00	a
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	0.00	0.00 ± 0.00	0.00 – 0.00	a
Vitaceae	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	0.00	0.03 ± 0.07	0.00 – 0.20	a
Ulmaceae	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	0.00	0.04 ± 0.05	0.00 – 0.15	b
Salicaceae	<i>Populus nigra</i> L.	0.06	0.06 ± 0.06	0.00 – 0.15	c
Fabaceae	<i>Caragana arborescens</i> Lam.	0.00	0.08 ± 0.20	0.00 – 0.60	d
Rhamnaceae	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	0.10	0.13 ± 0.14	0.00 – 0.45	d
Rosaceae	<i>Rubus idaeus</i> L.	0.15	0.17 ± 0.16	0.00 – 0.45	e
Fabaceae	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	0.10	0.19 ± 0.29	0.00 – 0.90	e
Sambucaceae	<i>Sambucus nigra</i> L.	0.14	0.24 ± 0.27	0.00 – 0.80	e
Salicaceae	<i>Salix alba</i> L.	0.20	0.26 ± 0.39	0.00 – 1.20	f
Rosaceae	<i>Malus domestica</i> Borkh.	0.20	0.33 ± 0.30	0.05 – 0.95	f
Aceraceae	<i>Acer platanoides</i> L.	0.35	0.35 ± 0.27	0.00 – 0.80	f
Rosaceae	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	0.20	0.39 ± 0.44	0.00 – 1.15	g
Paeoniaceae	<i>Paeonia suffruticosa</i> Andrews.	0.20	0.42 ± 0.46	0.00 – 1.10	g
Cornaceae	<i>Cornus mas</i> L.	0.40	0.43 ± 0.14	0.20 – 0.60	g
Juglandaceae	<i>Juglans regia</i> L.	0.43	0.43 ± 0.17	0.20 – 0.70	g
Aceraceae	<i>Acer negundo</i> L.	0.45	0.45 ± 0.19	0.25 – 0.75	g
Rosaceae	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	0.40	0.46 ± 0.27	0.10 – 1.00	g
Rosaceae	<i>Padus avium</i> Mill.	0.65	0.56 ± 0.34	0.00 – 0.95	g
Viburnaceae	<i>Viburnum opulus</i> L.	0.56	0.56 ± 0.44	0.15 – 1.60	h
Rosaceae	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	0.60	0.58 ± 0.34	0.15 – 1.10	i
Rosaceae	<i>Prunus spinosa</i> L.	0.60	0.58 ± 0.44	0.00 – 1.25	i
Ulmaceae	<i>Ulmus minor</i> Mill.	0.62	0.62 ± 0.39	0.20 – 1.10	i
Hydrangeaceae	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	0.60	0.63 ± 0.20	0.45 – 1.05	i
Fagaceae	<i>Quercus robur</i> L.	0.64	0.64 ± 0.60	0.10 – 1.85	i
Rosaceae	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	0.60	0.75 ± 0.54	0.20 – 2.00	j
Grossulariaceae	<i>Ribes nigrum</i> L.	0.70	0.77 ± 0.44	0.20 – 1.45	k
Tiliaceae	<i>Tilia cordata</i> Mill.	0.85	0.84 ± 0.24	0.40 – 1.20	l
Rosaceae	<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	0.95	0.92 ± 0.43	0.00 – 1.40	m
Moraceae	<i>Morus nigra</i> L.	0.65	1.06 ± 0.99	0.20 – 3.05	n

Примітка: різні літери в останньому стовпчику означають статистично значущі відмінності середніх (тест Тьюкі, $p < 0.05$)

Динаміка змін маси тіла *O. sabulosum* при живленні листям різних видів дерев та чагарників. За результатами одностороннього дисперсійного аналізу, маса тіла *O. sabulosum* (табл. 4.3.2) знизилася в незначній мірі порівняно з контролем (в середньому на 1,02 мг/добу), у випадку утримання жуків на дієті з висушеного листя *P. alba*, *R. nigrum*, *P. suffruticosa*, *C. mas*, *C. arborescens*, *Q. robur*, *C. monogyna*, *P. quinquefolia*, *A. vulgaris*, *E. angustifolia*, *V. vinifera*, *P. avium*, *P. spinosa*, *U. minor*, *P. cerasifera*, *R. idaeus*, *S. nigra* та *C. vulgaris* (від -0,80 до -1,00 мг або 1.61-2.01% від маси тіла, на добу).

Збільшення маси тіла *O. sabulosum* в порівнянні з контролем сприяє їх годуванню висушеним листям *A. vulgaris*, *T. cordata*, *A. negundo*, *M. domestica*, *R. cathartica*, *Ph. coronarius* та *S. alba* (середня зміна маси тіла варіюється в діапазоні від -0,63 до -0,78 мг/ або 1.27-1.57%/ від маси тіла, на добу). Втрата маси імаго була обернено пропорційна їх початковій масі – чим вона більша на початку дослідження, тим менше жук втрачав (рис. 4.3.2). Відсутня будь яка залежність зміни ваги від корму, що споживався у ході експерименту.

Таблиця 4.3.4. Оцінка метаболічної цінності сухого листя дерев, чагарників та ліан для імаго *O. sabulosum*, в лабораторних умовах

Родина	Вид	Споживання корму*	Зміна маси тіла*	Виділення екскрементів*	Метаболічна цінність, $x \pm S_x$
<i>Moraceae</i>	<i>Morus nigra</i> L.	1.00	1.50	1.06	1.19 ± 0.27
<i>Ulmaceae</i>	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	2.18	-0.39	0.96	0.92 ± 1.29
<i>Tiliaceae</i>	<i>Tilia cordata</i> Mill.	-0.62	0.68	1.76	0.61 ± 1.19
<i>Rosaceae</i>	<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	1.69	-0.05	0.19	0.61 ± 0.94
<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.	0.34	-0.77	2.11	0.56 ± 1.45
<i>Fagaceae</i>	<i>Quercus robur</i> L.	0.60	-0.05	1.03	0.53 ± 0.54
<i>Cornaceae</i>	<i>Cornus mas</i> L.	0.93	-0.05	0.19	0.36 ± 0.51
<i>Aceraceae</i>	<i>Acer platanoides</i> L.	-0.32	1.02	0.02	0.24 ± 0.70
<i>Salicaceae</i>	<i>Populus nigra</i> L.	-1.08	2.71	-1.00	0.21 ± 2.16
<i>Rosaceae</i>	<i>Prunus spinosa</i> L.	0.50	-0.77	0.89	0.21 ± 0.87
<i>Grossulariaceae</i>	<i>Ribes nigrum</i> L.	-0.58	-0.05	1.24	0.20 ± 0.94
<i>Vitaceae</i>	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.	1.79	-0.05	-1.21	0.18 ± 1.51

<i>Rosaceae</i>	<i>Padus avium</i> Mill.	0.08	-0.77	1.06	0.12 ± 0.92
<i>Fabaceae</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	-0.98	1.89	-0.86	0.02 ± 1.62
<i>Hydrangeaceae</i>	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	-0.91	0.10	0.89	0.02 ± 0.90
<i>Rosaceae</i>	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	0.14	-1.01	0.89	0.01 ± 0.96
<i>Vitaceae</i>	<i>Vitis vinifera</i> L.	-0.39	-0.43	0.75	-0.02 ± 0.67
<i>Rosaceae</i>	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq.	-0.91	-0.05	0.89	-0.02 ± 0.90
<i>Rhamnaceae</i>	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	0.34	0.44	-0.86	-0.03 ± 0.72
<i>Aceraceae</i>	<i>Acer negundo</i> L.	-1.18	0.68	0.37	-0.04 ± 0.99
<i>Rosaceae</i>	<i>Persica vulgaris</i> Mill.	-0.45	0.77	-0.51	-0.06 ± 0.72
<i>Paeoniaceae</i>	<i>Paeonia suffruticosa</i> Andrews.	-0.02	-0.05	-0.51	-0.19 ± 0.27
<i>Rosaceae</i>	<i>Malus domestica</i> Borkh.	-0.65	0.58	-0.51	-0.19 ± 0.67
<i>Viburnaceae</i>	<i>Viburnum opulus</i> L.	2.68	-2.27	-1.21	-0.27 ± 2.61
<i>Moraceae</i>	<i>Morus alba</i> L.	-0.78	1.16	-1.21	-0.28 ± 1.26
<i>Sambucaceae</i>	<i>Sambucus nigra</i> L.	0.64	-0.92	-0.72	-0.33 ± 0.84
<i>Fabaceae</i>	<i>Caragana arborescens</i> Lam.	-0.06	-0.05	-1.21	-0.44 ± 0.67
<i>Salicaceae</i>	<i>Salix alba</i> L.	-1.21	0.05	-0.51	-0.56 ± 0.63
<i>Rosaceae</i>	<i>Rubus idaeus</i> L.	-0.22	-0.82	-0.68	-0.57 ± 0.31
<i>Elaeagnaceae</i>	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	-0.52	-0.24	-1.21	-0.65 ± 0.50
<i>Juglandaceae</i>	<i>Juglans regia</i> L.	-0.55	-1.98	0.30	-0.75 ± 1.15
<i>Ulmaceae</i>	<i>Ulmus minor</i> Mill.	-0.39	-0.77	-1.21	-0.79 ± 0.41
<i>Salicaceae</i>	<i>Populus alba</i> L.	-1.11	-0.05	-1.21	-0.79 ± 0.64
$x \pm S_x$		0.00 ± 1.00	0.00 ± 1.00	0.00 ± 1.00	0.00 ± 0.48

Примітка: * – Номінальне значення $x \pm S_x$, з відповідних стовпців таблиць 1–3

Інтенсивність формування екскрементів при живленні *O. sabulosum* листям дерев та чагарників. Маса виділених екскрементів може бути пов'язана, з одного боку, з посиленням моторики кишківника і випуску неперетравленої їжі, спожитої до початку експерименту (в результаті проносної дії сполук, що містяться в листі або активності мікроорганізмів), а з іншого боку - зі споживанням і перетравленням їжі в ході самого експерименту.

Для варіантів досліду, яким було запропоновано у якості корму листя *U. minor*, *P. quinquefolia*, *C. arborescens*, *V. opulus*, *E. angustifolia*, *P. alba* та *M. alba*, медіана маси виділених фекалій дорівнює нулю. Для варіантів досліду з

S. alba, *A. vulgaris*, *P. suffruticosa*, *M. domestica*, *R. idaeus*, *S. nigra*, *R. cathartica*, *R. pseudoacacia* та *P. nigra* кількість виділених фекалій є мінімальною (0.06-0.20 мг/добу). Для варіантів з *C. vulgaris*, *C. monogyna*, *Ph. coronarius*, *P. spinosa*, *V. vinifera*, *A. negundo*, *J. regia*, *A. vulgaris*, *C. Mas* та *A. platanoides* видільна діяльність *O. sabulosum* досягає середніх показників (0.35-0.60 мг/добу). Максимальні значення інтенсивності виділення фекалій спостерігаються для таких видів як *P. cerasifera*, *T. cordata*, *R. nigrum*, *P. avium*, *M. nigra*, *Q. robur* і *U. laevis* (0.62-0.95 мг/добу).

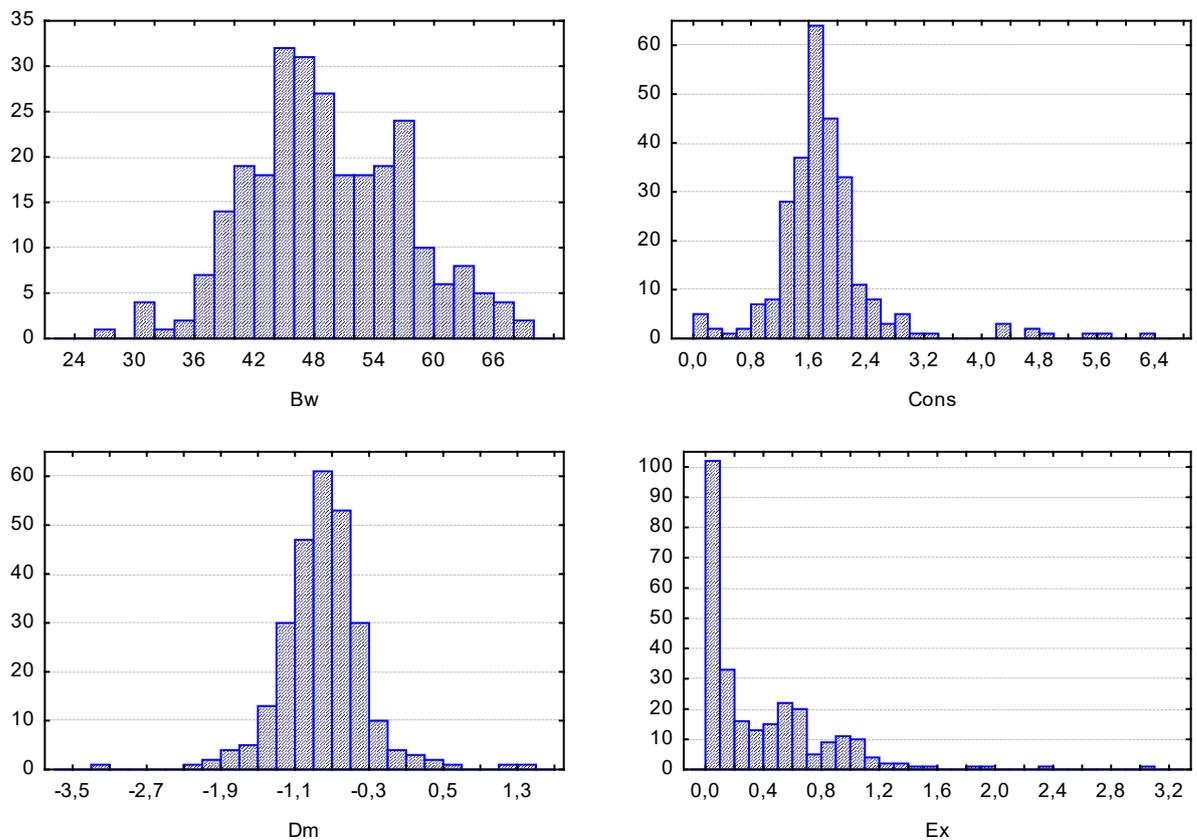


Рис. 4.3.1. Характеристики розподілу маси тіла (Bw, мг живої маси), споживання корму (Cons, мг сухої маси), зміни маси тіла (Dm, мг живої маси за 24 години) та формування фекалій (Ex, мг сухої маси): вісь ординат – кількість спостережень

Таким чином, видільна діяльність *O. sabulosum* при годуванні сухим листям різних видів деревної, чагарникової рослинності та ліан варіюється в широких межах: від 0 мг/добу в кожному з 8 експериментальних контейнерів з жуками, для *M. alba*, *P. alba*, *E. angustifolia*, *P. quinquefolia*, до 0,95 мг/добу для *P. cerasifera*. У деяких контейнерах спостерігаються досить значні

коливання в масі виділених фекалій: для *M. nigrum* - 3,05 мг/добу, для *C. monogyna* - до 2,00, для *Q. robur* - до 1,85, для *B. vinifera* - до 1,60, для *P. nigrum* - до 1,45, та для *P. cerasifera* - 1,40 мг/добу. Формування екскрементів істотно не змінюється по відношенню до швидкості споживання їжі (рис. 4.3.3).

Метаболічна значущість для імаго *O. sabulosum* листя досліджених видів дерев та чагарників. Максимальною метаболічною значимістю листя для *O. sabulosum* (табл. 4.3.4) характеризуються *M. nigra* (1.19), *U. laevis* (0.92), *A. vulgaris* (0.61), *T. cordata* (0.61), *P. cerasifera* (0.56) та *Q. robur* (0.52). Дещо меншою є метаболічна значимість таких видів, як *C. mas* (0.36), *A. platanoides* (0.24), *P. nigra* (0.21), *P. spinosa* (0.21) та *R. nigrum* (0.20).

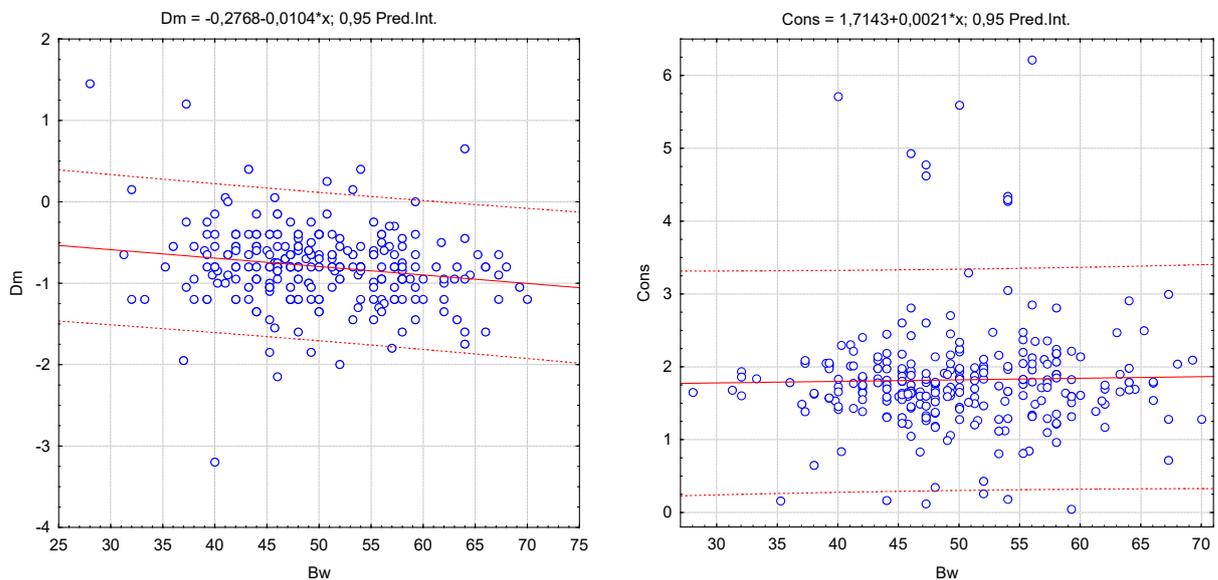


Рис. 4.3.2. Залежність зміни маси тіла (Dm , мг живої маси за 24 години) та споживання корму ($Cons$, мг сухої маси) від маси тіла жуків у досліді (Bw , мг живої маси)

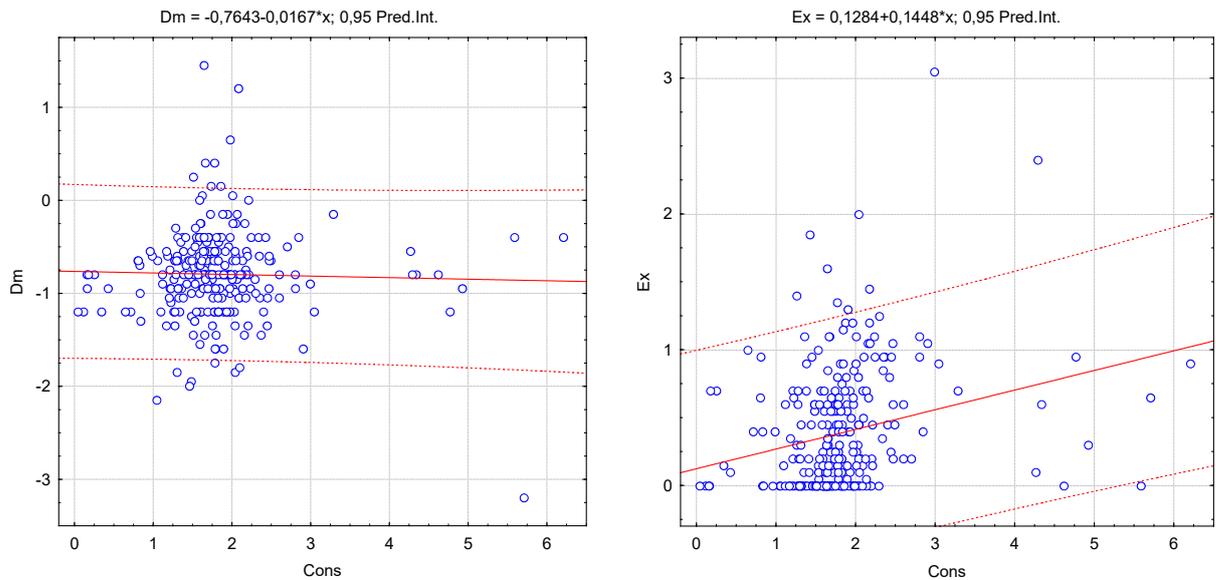


Рис. 4.3.3. Залежність зміни маси тіла (Dm, мг живої маси за 24 години) та утворення фекалій (Ex, мг сухої маси) від споживання їжі (Cons, мг сухої маси)

Водночас листя *V. vinifera* (−0.02), *C. monogyna* (−0.02), *R. cathartica* (−0.03), *A. negundo* (−0.04) і *A. vulgaris* (−0.06) була середньою. *M. domestica* (−0.19), *P. suffruticosa* (−0.19), *V. opulus* (−0.27), *M. alba* (−0.28), *S. nigra* (−0.33), *C. arborescens* (−0.44), *S. alba* (−0.56), *R. idaeus* (−0.57), *E. angustifolia* (−0.66), *J. regia* (−0.75), *P. alba* (−0.79) та *U. minor* (−0.79) практично не має метаболічного значення для *O. sabulosum*.

Максимальні відмінності досліджуваних характеристик (значення стандартних помилок в останньому стовпці табл. 4.3.4) відмічаються для *V. opulus* (2.61), *P. nigra* (2.16), *R. pseudoacacia* (1.62), *P. quinquefolia* (1.51), *P. cerasifera* (1.45), *U. laevis* (1.29) та *M. alba* (1.26). Розбіжності між споживанням їжі, збільшенням маси тіла й кількістю виділених фекалій (підвищення або навпаки затримка дефекації), відображаються в більшій чи меншій мірі, для половини досліджених видів деревної та чагарникової рослинності.

Отримані дані говорять про суттєву неоднорідність трофічної цінності листя різних деревних і чагарникових рослин для імаго *O. sabulosum*, що свідчить про значну трофічну пластичність виду та його здатність використовувати широкий спектр кормових ресурсів за різних умов.

4.4. Інтерпретація особливостей споживання кормових ресурсів імаго *O. sabulosum*

Дослідження показали, що листя 16 із 33 дикорослих та 21 із 22 культурних видів трав'янистих рослин, що брали участь у досліді, призвело до достовірної втрати маси тіла імаго *O. sabulosum* (див. табл. 4.1.2 та 4.2.2). Загалом, піщаний чорниш здатен житися листям 95,5% досліджених культурних і 48,5% дикорослих трав'янистих рослин. З 11 видів родини Asteraceae поїдає 8 видів, з 5 видів Lamiaceae – 4, з 4 видів Rosaceae і Solanaceae – по одному виду. Зовсім не вживалися в їжу представники родин Arosynaceae, Asclepiadaceae, Convallariaceae, Hypericaceae, Papaveraceae та Violaceae.

За літературними даними [23,26] *O. sabulosum* поїдає коріння і листя степових бур'янів, таких як *Atriplex hortensis* L., *Chenopodium album* L., *Convolvulus arvensis* L. і *Polygonum aviculare* L. Наші експерименти встановили, що імаго піщаного чорниша дійсно живляться видами, що належать до рудерантів, проте не надають їй явної переваги, в порівнянні з культурними рослинами. Найменше зниження початкової маси тіла спостерігалось при живленні жуків культурними рослин, такими як *Zea mays*, *Daucus carota*, *Cucurbita pepo*, *Helianthus annuus*, *Helianthus tuberosus*, *Borago officinalis* та *Nicotiana tabacum*. У той же час бур'яни також сприяють збереженню початкової маси. За результатами наших досліджень можна стверджувати, що *O. sabulosum* пошкоджує практично в рівній мірі культурні рослини та рудеранти.

Цікаво, що піщаний чорниш проявляє здатність житися рослинами зі значною опушеністю листя і гірким молочним соком. Так, жуки майже не втрачали масу при живленні гірким листям *Astragalus borysthenticus* і *Aristolochia clematidis*, а також виявляли незначне зниження маси у варіантах досліді з видами, що володіють опушеними надземними органами, такими як *Scabiosa ucranica* і *Centaurea scabiosa*. Отже, можна стверджувати, що даний

вид чорнишів в своєму жвиленні використовує досить широкий спектр «гірких» видів, що не поїдаються більшістю сільськогосподарських тварин.

Таким чином, *O. sabulosum* здатен інтенсивно житися як дикорослими так і культурними видами рослин навіть поза репродукційним періодом. За літературними даними [216–218], у раціоні різних видів чорнишів спостерігаються значні сезонні зміни [221]: це пов'язано як з періодами проходження певних фенологічних фаз розвитку трав'янистими рослинами (сходи, формування прикореневої розетки), так і з періодом весняного розмноження у самих жуків. Однак, в період зниження трофічної активності в другій половині літа (експеримент проводили в кінці липня – на початку серпня) трофічна активність імаго *O. sabulosum* перебувала на досить високому рівні.

Для будь-якого виду комах абсолютна кількість спожитого корму є менш значимою, ніж зміна маси тіла у відповідь на споживання певного продукту живлення. Під час дослідження здатності імаго *O. sabulosum* житися висушеним листям деревних рослин та чагарників, у кожному випадку спостерігалось зменшення маси тіла. Швидше за все, це пов'язано з повною відсутністю доступу до води [228]. Однак, це було необхідним обмеженням, задля уникнення масової загибелі лабораторних комах під впливом паразитів і хвороб, які стрімко поширюються серед даного виду чорнотілок, в лабораторній культурі, після їх контакту з водою. Надлишок кожного з досліджених продуктів живлення в наших експериментах дозволяє говорити, що кількість елемента живлення чинить менший вплив на масу тіла лабораторних комах ніж його якість. За відсутності доступу до будь-якого корму, маса тіла особин *O. sabulosum* знижувалася на $1,02 \pm 0,27$ мг/добу (2,05%/добу). Утримування жуків в садках з *J. regia* і *V. opulus* призвело до більш значної втрати маси тіла (-1,20 і -1,26 мг/добу або 2,41 і 2,53%/добу, відповідно). Напевно, листя цих рослин містить речовини, що викликають інтоксикацію організму жуків.

При живленні листям дерев та чагарників, максимальному степеню збереження початкової ваги тіла сприяє живлення *P. nigra*, *R. pseudoacacia*, *M. nigra*, *M. alba* and *A. platanoides* (в середньому маса тіла змінилася на -0,23 - 0,58 мг/добу, або 0.46-1.17%/добу). Опале листя з цих деревних порід у складі підстилки полезахисних лісосмуг (крім *P. nigra*) може сприяти збереженню популяції *O. sabulosum* під час літньої посухи. У деяких контейнерах жуки збільшили свою масу тіла, навіть без доступу вологи (див. Макс. в останньому стовпці таблиці 4.3.2): до 1,5 мг при утриманні на *V. vinifera*, 1,2 мг – на *P. suffruticosa*, 0,4 мг – на *P. nigra* та *M. domestica*, та до 0,2 – *R. pseudoacacia* і *M. alba*.

Затримка дефекації спостерігалася при згодовуванні листя *P. quinquefolia*, *V. opulus*, *R. pseudoacacia*, *P. nigra* та *M. alba*. Перші два види поїдалися жуками досить активно, а інші навпаки, показали низькі показники споживання. Причому, живлення *V. opulus* викликало помітне зниження маси тіла жуків, тоді як особини, що утримувалися в садках з листям *R. pseudoacacia* та *P. nigra* значно збільшили свою масу. Виробництво екскрементів значно відрізняється від нормального розподілу, можливо, через фізіологічні особливості травного процесу у даного виду в періоди недостатнього зволоження корму і, як наслідок, затримки дефекації. Статистично значимі відмінності від нормального розподілу споживання продуктів живлення пов'язане з високим позитивним асиметричним розподілом можна пояснити повною відсутністю факту живлення жуків в деяких контейнерах. Відсутність статистично значущої асиметрії в розподіл початкової маси тіла і її зміни під час експерименту свідчать про те, що умови, створені в експерименті, відповідають нормальним умовам виживання для цього виду. Посилене утворення екскрементів реєструвалося як при високих нормах споживання корму (*U. laevis*), так і при досить низьких (*T. cordata* і *R. nigrum*). В обох випадках спостерігалася середня зміна маси тіла комах, а також цифри більші або менші, порівняно з середнім значенням для всієї серії дослідів.

Важко зробити апріорне визначення оптимального метаболічного значення для будь-якої особини *O. sabulosum*. Щоб вага імаго підтримувалося на постійному рівні метаболічна цінність має становити нуль, або бути близькою до нуля. Позитивне метаболічне значення для жука на стадії розвитку імаго або личинки відповідало б домінуванню анаболічних процесів. Наприклад, на личинкової стадії розвитку головною біологічною метою є якомога швидше збільшення маси. Негативне значення метаболізму відповідає домінуванню катаболічних процесів на стадії яйця і лялечки в життєвому циклі комахи. У цьому випадку, на стадії лялечки і яйця, маса знижується, їжа не вживається, і має місце прискорення окислення органічних речовин. Особини *O. sabulosum* зібрані для експерименту в основному перебували на другому році життя, а отже їх маса була постійною. Таким чином, для оптимального виживання жуків метаболічне значення більшості трофічних об'єктів має бути близьким до нуля.

Для оцінки метаболічної цінності ми застосували середні нормовані характеристики 33 видів рослин, що брали участь в експерименті, за трьома параметрами: споживання їжі, зміна маси тіла і формування екскрементів. Варіація за трьома параметрами для різних видів рослин, наприклад *V. opulus* (2,68, -2,27 і -1,21) або *T. cordata* (-0,62, 0,68 і 1,76), не дозволяє надійно розділити загальну сукупність даних на різні групи за допомогою тесту Тьюкі.

Важко передбачити, який саме з досліджених нами видів рослин може зіграти найважливішу роль у підтриманні популяції *O. sabulosum* в різних частини його ареалу та різних типах екосистем [70,89]. Наразі існує значний розрив між рівнем знань про метаболічне значення різних трофічних елементів для видів, які зазвичай використовується в експериментах і тих, які не мають широкої практики утримання в лабораторних умовах, таких як *O. sabulosum* [20,28]. Піщаний чорниш досить чутливий до змін вологості, температура повітря та характеристик ґрунту [26,29]. Упродовж експерименту з годування імаго *O. sabulosum* різними видами опалого листя втрата жуками маси тіла була не однорідною [232]. Спостерігаються істотні відмінності у споживанні

висушеного листя різних видів. Вважаємо, що метод рейтингування різних характеристик, що стосуються особливостей трофіки лабораторних комах, застосований нами в дослідженнях, є достатньо ефективним і пропонуємо його використання задля оцінки потенціалу трофічної ніші інших безхребетних.

Наші спостереження [233,234] свідчать, що споживання зелених частин рослин (навіть у висушеному вигляді), які містять повний асортимент низько- та високомолекулярних харчових сполук, дозволяє ідентифікувати в певних межах ступені надання переваги жуком живленню різними видами рослин. Помічено, що імаго *O. sabulosum* здатні підніматися по стеблам в пошуках їжі на значну висоту – до 1 метра. Це дозволяє їм житися листям молодих дерев і чагарників. В літературі зазначається [28], що піщані чорниші можуть використовувати рослинні рештки, як джерело вологи, проте наші експерименти показали протилежні результати. Враховуючи типову флору екосистем яким надає перевагу *O. sabulosum* очевидно, що листя дерев та чагарників становить для нього меншу метаболічну цінність, аніж листя природної трав'янистої рослинності. Однак, цей слабший аспект не є геть незначним і до цього часу був недостатньо дослідженим. Нашою метою було показати більш реалістичний спектр трофічних зв'язків піщаного чорниша, у тому числі з деревною та чагарниковою рослинністю.

У випадку з поліфагами, їх годування певним кормом призводить до зростання маси тіла (збільшення анаболізму), при живленні іншими, навпаки, сприяє її зменшенню (стимулює катаболізм). При правильно обраній програмі дослідів і усунення сторонніх впливів навколишнього середовища, вдається визначити особливості як потенційних, так і реально працюючих трофічних ніш, для окремих екосистем і видів безхребетних, що їх населяють.

Отримані дані свідчать, що оцінка трофічної цінності корму для комах має ґрунтуватися на комплексному аналізі споживання їжі, змін маси тіла та інтенсивності екскреції, що дозволяє виявляти приховані фізіологічні ефекти кормових об'єктів і створює методичне підґрунтя для подальших досліджень трофічної екології комах-поліфітофагів.

Висновки по розділу

1. Дослідження кормових уподобань *O. sabulosum* показали, що імаго даного виду здатні живитися 21 з 22 культурних і 16 з 33 дикорослих трав'янистих рослин, що були запропоновані в ході експерименту (95,5% та 48,5% від загальної кількості, відповідно). Імаго піщаного чорнища живилися листям трав'янистих рослин, які належать до 4 родин, у той час як види з 6 інших родин не поїдалися.
2. *O. sabulosum* дійсно здатен живитися вегетативними органами культурних рослин, але не надає їм очевидної переваги, порівняно з природною рослинністю, зокрема рудерантами.
3. Встановлено, що вид здатен живитися рослинами листя яких відзначається значною опушеністю, які містять гіркий молочний сік і є отруйними для сільськогосподарських тварин.
4. Навіть в період зниження трофічної активності імагінальної стадії комах в другій половині літа трофічна активність *O. sabulosum* перебуває на досить високому рівні.
5. *O. sabulosum* поїдає листя деревної та чагарникової рослинності. Максимальний метаболізм для жуків даного виду забезпечує листя *M. nigra*, *U. laevis*, *A. vulgaris*, *T. cordata*, *P. cerasifera* і *Q. robur*. Також, маса близька до початкової спостерігається при живленні жуків листям *R. pseudoacacia*, *M. alba* and *A. platanoides* – їх листяний опад в полезахисних лісосмугах може сприяти виживанню популяції *O. sabulosum* під час літніх посух.

ЗВ'ЯЗКИ *OPATRUM SABULOSUM* ІЗ СИМБІОНТАМИ ТА ХИЖАКАМИ

Природні вороги комах, такі як хижаки і паразити, а також симбіотичні організми відіграють критично важливу роль у регуляції чисельності безхребетних, у тому числі комах [18]. Ці організми здійснюють прямий або опосередкований контроль чисельності популяцій комах-фітофагів, зменшуючи шкоду, яку вони завдають рослинним угрупованням [16]. Серед численних груп ендосимбіонтів комах чи не наймасовішими є грегарини [133]. Ці найпростіші мікроорганізми зазвичай є мешканцями травного тракту та, вірогідно, можуть здійснювати певний негативний вплив на життєздатність господаря [136]. Щоправда, в останні роки погляди на роль грегарин у життєдіяльності комах зазнають перегляду: поряд із традиційним трактуванням їх як паразитів, дедалі частіше обговорюється можливість їхнього функціонування у форматі коменсалізму. Наразі вплив грегарин на фізіологічний стан хазяїна залишається недостатньо з'ясованим і, ймовірно, залежить від інтенсивності інвазії та загального стану організму комах.

Втім, незважаючи на їх значне поширення та високе видове різноманіття, інформація про грегарин чорнишів на території Степового Подніпров'я та України в цілому є фрагментарною та потребує подальшого доповнення. Ще менше відомо про хижих безхребетних, які природним чином обмежують ріст популяцій *Opatrum sabulosum*. Чітке розуміння ролі хижаків і паразитів у регуляції популяцій цього фітофага є важливим для розробки стійких методів їх біологічного контролю, що допоможе зменшити використання хімічних засобів захисту рослин. Отже, дослідження даного питання є важливим для заповнення існуючих прогалин у знаннях про взаємодію *O. sabulosum* із симбіонтами та природними ворогами, і не тільки поглибить наше розуміння особливостей їх пристосувань до екосистем Степового Подніпров'я, але й потенційно дозволить сформулювати практичні рішення для управління популяціями фітофагів у сільському господарстві.

5.1. Грегарини симбіонти *O. sabulosum* та деяких інших масових на території Степового Подніпров'я чорнишів

Оскільки грегарини є звичайними мешканцями травної системи більшості комах, у тому числі твердокрилих, на сьогодні відомо понад 20 родин грегарин, які були описані з чорнишів (Tenebrionidae), проте, більшість таких повідомлень надходять з-за меж Східної Європи. Досі в Україні не проводилося систематичних досліджень грегарин, що локалізуються в травному тракті твердокрилих, а будь яка інформація про грегарин, виявлених в чорнишах відсутня. Численні дослідники з Іспанії, Франції та Німеччини фіксували в кишківнику *O. sabulosum* грегарину *S. oblongatus* [132–134], однак для України таких даних немає. Відомо, що один і той самий вид грегарин може мешкати в травному тракті комах із різних таксономічних груп (види, роди, триби) [135,139,142]. Така висока ступінь екологічної пластичності цих ендобіонтів робить їх популяції надзвичайно стійкими. Зокрема, відомо, що грегарина *S. oblongatus* зареєстрована в імаго *O. sabulosum* та ще 18 інших господарів, що належать до 3 триб родини Tenebrionide [133].

Важливим завданням нашого дослідження було виявити вищезгаданий вид грегарин у піщаному чорниші на території України, а також зафіксувати інші види грегарин у травному *O. sabulosum* на теренах Степового Подніпров'я. Також, наші дослідження включали ідентифікацію грегарин-ендобіонтів інших масових видах чорнишів Степового Подніпров'я, адже розуміння того, які види цих організмів є спільними для різних видів хазяїна, допоможе краще зрозуміти екологічні та еволюційні механізми, що регулюють їх взаємодію. Додатковою метою було розширити наші знання про біорізноманіття грегаринофауни чорнишів регіону.

8 найпоширеніших у Степовому Подніпров'ї видів чорнишів, що належать до 6 триб, було проаналізовано на наявність грегарин у їх травному тракті. Описано та ідентифіковано 7 видів грегарин, що належать до трьох великих родин Actinosephalidae, Gregarinidae та Stylocephalidae. Ми дотримувалися номенклатури і запропонованої таксономії чорнишів,

запропонованої Л. С. Черней [20], а також таксономії грегарин, запропонованої Clopton [134] та Desportes & Schrével [133]. Перелік досліджуваних представників родини Tenebrionidae та грегарин, які зафіксовану в їх травному тракті наведено в таблиці 5.1.1.

Таблиця 5.1.1. Перелік видів чорнишів (Tenebrionidae) перевірених на зараженість грегаринами

Вид чорнишів	Локалізація знахідки, координати та дата	Вид грегарин
Asidini		
<i>Asida lutosa</i> Solier, 1836	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 18.06.2016 Дніпро, 48.3768, 35.0865, 28.06.2016 Дніпро, 48.3768, 35.0865, 24.07.2017 Карабинівка (Дніпропетровська область), 48.5949, 35.5711, 17.06.2015	<i>Gregarina ovoidea</i> Wellmer, 1911 <i>Stylocephalus gigas</i> Filipponi, 1949 <i>Stylocephalus oblongatus</i> (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916
Blaptini		
<i>Blaps lethifera</i> Marsham, 1802	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 28.06.2016 Дніпро, 48.3768, 35.0865, 24.07.2017	<i>Stylocephalus gigas</i> Filipponi, 1949
<i>Gnaptor spinimanus</i> (Pallas, 1781)	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 28.06.2016 Дніпро, 48.4762, 34.8544, 08.08.2017	<i>Stylocephalus longicollis</i> (Stein, 1848) Watson, 1916
Diaperini		

<i>Diaperis boleti</i> (Linnaeus, 1758)	Дніпро, 48.4837, 34.8538, 03.07.2015 Дніпро, 48.4329, 35.0415, 01.06.2017	<i>Steinina diaperis</i> Foerster, 1938
Opatrini		
<i>Gonocephalum pusillum</i> (Fabricius, 1791)	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 18.06.2016 Дніпро, 48.4762, 34.8544, 08.08.2017 Покров (Дніпропетровська область), 47.6504, 34.1462, 24.05.2016	<i>Gregarina ormierei</i> Théodoridès, 1955 <i>Sphaerorhynchus cf. hamoni</i> Tuzet & Théodoridès, 1951
<i>Opatrum sabulosum</i> (Linnaeus, 1760)	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 16.07.2015 Дніпро, 48.4762, 34.8544, 18.06.2016 Дніпро, 48.4762, 34.8544, 08.08.2017 Дніпро, 48.3768, 35.0865, 28.06.2016 Дніпро, 48.3768, 35.0865, 24.07.2017 Покров (Дніпропетровська область), 47.6504, 34.1462, 24.05.2016 Покров (Дніпропетровська область), 47.6504, 34.1462, 08.06.2016 Слобожанське (Дніпропетровська область), 48.5392, 35.0331, 02.06.2016 Карабинівка (Дніпропетровська	<i>Stylocephalus gigas</i> Filipponi, 1949 <i>Stylocephalus oblongatus</i> (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916

	область), 48.5949, 35.5711, 17.06.2015	
Platyscelidini		
<i>Oodescelis melas</i> (Fischer-Waldheim, 1823)	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 18.06.2016 Дніпро, 48.4762, 34.8544, 08.08.2017 Покров (Дніпропетровська область), 47.6504, 34.1462, 24.05.2016 Слобожанське (Дніпропетровська область), 48.5392, 35.0331, 02.06.2016	<i>Stylocephalus oblongatus</i> (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916
Pimeliini		
<i>Pimelia subglobosa</i> (Pallas, 1781)	Дніпро, 48.4762, 34.8544, 18.06.2016 Дніпро, 48.4762, 34.8544, 08.08.2017	<i>Stylocephalus oblongatus</i> (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916

Нижче надано перелік зафіксованих нами видів грегарин, з наданням інформації щодо їх таксономічного положення, хазяїна та локалізації в його організмі, загальних морфологічних ознак, поширення та згадок в науковій літературі.

Родина Actinosephalidae Léger, 1892

Рід *Steinina* Léger & Duboscq, 1904

Steinina diaperis Foerster, 1938 (рис. 5.1, Додаток 2)

Господар: *Diaperis boleti* (L., 1758).

Локалізація: кишківник.

Опис: Епімерит короткий, у молодих трофозоїтів рухливий, пізніше сплющується. Протомерит конічної форми. Співвідношення довжини протомерита до загальної довжини гамонта становить приблизно 1:6.

Дейтомерит еліпсоїдний, ядро сферичне і містить одну велику каріосому. Морфометричні характеристики гамонтів представлені в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії: Середня екстенсивність інвазії *D. boleti* даним видом грегарин становила 20,2%. Максимальна загальна кількість гамонтів *S. diaperis* в організмі однієї особини *D. boleti* становила 11.

Літературні дані: Опис морфометричних особливостей грегарин даного виду та їх життєвого циклу детально досліджено Foerster (1938). На сьогодні грегарина *S. diaperis* зареєстрована лише в одному виді чорнишів – *D. boleti*.

Загальне поширення: Польща, Німеччина [132,133].

Родина Gregarinidae Labbé, 1899

Рід *Gregarina* Dufour, 1828

***Gregarina ormierei* Théodoridès, 1955** (рис. 5.1)

Господар: *Gonocephalum pusillum* (Fabricius, 1791).

Локалізація: кишківник.

Опис: Гамонт біоасоціативний. Його загальна довжина може досягати понад 1200 мкм. Форма протомерита нагадує злегка сплющений еліпс. Дейтомерит довгий, циліндричний, заокруглений на кінці. Ядро сферичне і містить одну каріосому. Морфометричні характеристики гамонтів представлені в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність зараження: Середня екстенсивність інвазії *G. pusillum* даним видом грегарин становила 19,3%. Максимальна загальна кількість гамонтів цього виду в травному тракті однієї особини *G. pusillum* – 9 екземплярів.

Літературні дані: Особливості морфології цього виду детально описані Théodoridès (1955a, 1958), Tuzet та Ormières (1956). Вид зареєстрований у *G. rusticum*, *G. controversum*, *G. prolixum*, *G. simplex*, *G. moluccanum*, *G. patrulele*, *Mesomorphus setosus*, *Tentyria taurica* та *Taraxides laevigatus*.

Загальне поширення: Франція, Туреччина, Ефіопія, Судан, Габон та Кабо Верде [133].

***Gregarina ovoidea* Wellmer, 1911** (рис. 5.1, Додаток 2)

Господар: *Asida lutosa* Solier, 1836.

Локалізація: кишківник.

Опис: Гамонт біоасоціативний. Протомерит сплющений, дейтомерит овальний, округлий або злегка витягнутий. Ядро невелике, кулясте та містить 1 каріосому. Співвідношення довжини протомерита до загальної довжини гамонта становить приблизно 1:4-1:5. Морфометричні характеристики гамонтів представлені в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії: Середня екстенсивність зараження *A. lutosa* даним видом грегарин становила 30,7%. Максимальна загальна кількість гамонтів *G. ovoidea* в кишківнику однієї особини імаго *A. lutosa* становила 16 екземплярів.

Літературні дані: Морфологія цього виду детально описана Wellmer (1911). *G. ovoidea* зареєстровано в *Adesmia metallica*, *Crypticus quisquilius*, *Uloma latimanus* та *Taraxides laevigatus*.

Загальне поширення: Франція, Німеччина, Заїр, Габон та Японія [132,133].

Родина Stylocephalidae Ellis, 1912

Рід *Sphaerorhynchus* Labbé, 1899 (= *Sphaerocephalus* Schneider, 1886)

Sphaerorhynchus cf. *hamoni* Tuzet & Théodoridès, 1951 (рис. 5.1, Додаток 2)

Господар: *Gonocephalum pusillum* (Fabricius, 1791).

Локалізація: кишківник.

У кількох екземплярах *G. pusillum* було знайдено низку трофозоїтів та гамонтів, подібних до *Sphaerorhynchus hamoni*. Водночас вони можуть належати до абсолютно нового, ще не описаного виду грегарин.

Опис: Епімерит довгий, тонкий, зі специфічним, характерним для даного виду грегарин, сосочком на кінці. Ніжка епімерита звужується до переднього кінця. Протомерит невеликий, кулястої форми. Дейтомерит видовжений та червоподібний. Ядро еліпсоїдне, містить 1 велику каріосому. Морфометричні характеристики гамонтів представлені в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії: Середня екстенсивність інвазії *G. pusillum* даним видом грегарин становила 18,2%. Максимальна загальна кількість гамонтів цього виду в тілі однієї особини *G. pusillum* становила 8 екземплярів.

Літературні дані: Морфологічні особливості даного виду грегарин описані Schneider (1886) та Théodoridès (1961). Вид відомий з *Akis punctata*.

Загальне поширення: Франція, Корсика та Іран [235].

Рід *Stylocephalus* Ellis, 1912

***Stylocephalus gigas* Filipponi, 1949** (рис. 5.1, Додаток 2)

Господар: *Blaps lethifera* Marsham, 1802; *Asida lutosa* Solier, 1836; *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1760).

Локалізація: кишківник.

Опис: Протомерит округлий, злегка сплюснутий. Дейтомерит подовжений, найширший у місці поєднання з протомеритом, та закінчується тупим конусом. Ядро еліпсоїдне та містить декілька відносно невеликих каріосом. Співвідношення довжини протомерита та загальної довжини гамонта може варіювати від 1:9 до 1:18 і більше. Морфометричні характеристики гамонтів представлені в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії: Середня екстенсивність зараження даним видом грегарин становила 26,4% для *A. lutosa*, 18,5% для *B. lethifera* та 7,4% для *O. sabulosum*. Максимальна кількість гамонтів на одну особину господаря становила 13 для *B. lethifera*, 2 для *A. lutosa* та 2 для *O. sabulosum*.

Літературні дані: Морфологічні особливості грегарин даного виду описані у працях Filipponi (1949) та Corbel (1971), де наведено основні діагностичні ознаки гамонтів і особливості їхньої будови. Згідно з літературними даними, цей вид грегарин зареєстровано в *Blaps gigas*, *B. similis*, *B. lethifera* та *B. mucronate*, що свідчить про його відносно широку спеціалізацію в межах даного роду чорнишів.

Загальне поширення: Італія, Франція [132,133].

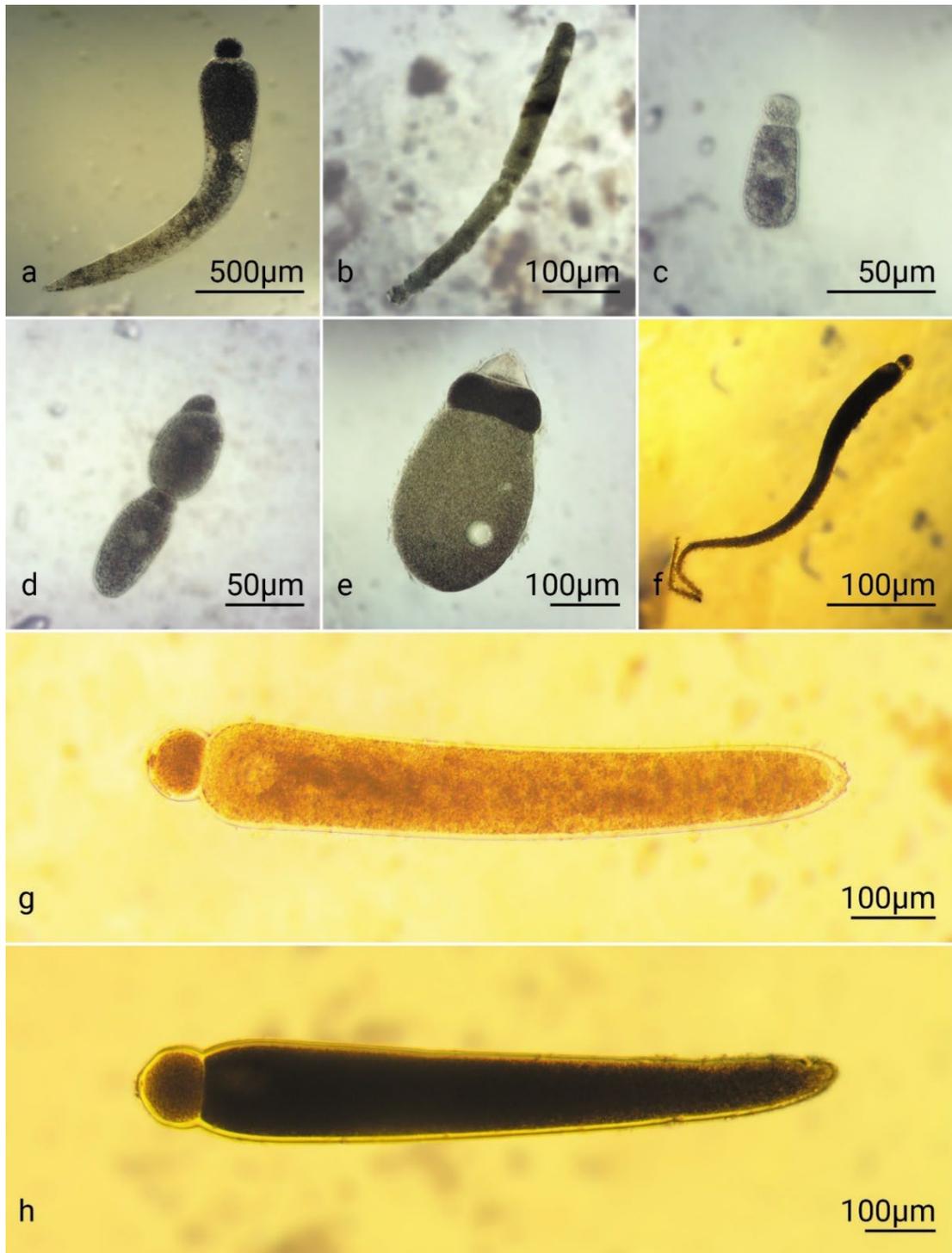


Рис. 5.1. Екземпляри гамонтів грегарин знайдені в шлунково-кишковому тракті масових на теренах Степового Подніпров'я видів чорнишів: а – гамонт *Stylocephalus gigas*; б – асоціація дорослих гамонтів *Gregarina ormieri*; с – поодинокий трофозоїт *Gregarina ormieri*; д – асоціація дорослих гамонтів *G. ovoidea*; е – гамонт *Steinina diaperis*; ф – гамонт *Sphaerorhynchus cf. hamoni*; г – гамонт *S. oblongatus*; h – гамонт *S. longicollis*

***Stylocephalus longicollis* (Stein, 1848) Watson, 1916** (рис. 5.1)

Господар: *Gnaptor spinimanus* (Pallas, 1781).

Локалізація: кишківник.

Опис: Епімерит може бути довшим за 150 мкм. Протомерит короткий, конічний, найширший біля основи і звужується до апікального кінця. Дейтомерит довгий, найширший у місці контакту з протомеритом. Закінчується злегка загостреним конусом. Ядро еліпсоїдної форми і містить пару відносно великих каріосом. Відношення довжини протомерита до загальної довжини гамонта коливається від 1:11, до 1:13. Морфометричні характеристики гамонтів представлено в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії: Середня екстенсивність заселення *G. spinimanus* даним видом грегарин становила 19,8%. Максимальна загальна кількість гамонтів *S. longicollis* в травному тракті однієї особини *G. spinimanus* становила 9 екземплярів.

Літературні дані: Хоча цей вид надзвичайно поширений серед європейських видів роду *Blaps*, багатий матеріал був зібраний Théodoridès в Ірані (близько 120 екземплярів), що дозволило уточнити морфологічні ознаки деяких його стадій, зокрема, цефалонтів. Вид детально описаний Schneider, Corbel, Watson та Théodoridès. Зафіксований в *Adesmia metallica*, *Blaps bifurcata*, *B. gibba*, *B. gigas*, *B. lusitanica*, *B. mortisaga*, *B. mucronata*, *B. persica*, *B. sulcata*, *Crypticus quisquilius*, *Pimelia rugosa*, *Prionychus ater* та *Scaurus tristis*.

Загальне поширення: Німеччина, Франція, Ізраїль, Італія, Марокко, Туніс, Єгипет та Іран [132–134].

***Stylocephalus oblongatus* (Hammerschmidt, 1838) Watson, 1916** (рис. 5.1, Додаток 2)

Господар: *Asida lutosa* Solier, 1836; *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1760); *Oodescelis melas* (Fischer-Waldheim, 1823); *Pimelia subglobosa* (Pallas, 1781).

Локалізація: кишківник.

Опис: Епімерит трохи сплюснутий, ніжка відносно широка, сосочки на кінці конічні. Протомерит кулястий, проте може бути дещо сплюсненим.

Дейтомерит видовжений та звужується до кінця. Ядро еліпсоїдне, з парою каріосом. Відношення довжини протомерита до загальної довжини гамонта коливається від 1:10 до 1:12. Морфометричні характеристики гамонтів представлені в таблиці 5.1.2.

Екстенсивність та інтенсивність інвазії: середня екстенсивність інвазії - 11,2% для *P. subglobosa*, 9,5% для *A. lutosa*, 8,4% для *O. melas* та 7,3% для *O. sabulosum*. Максимальна інтенсивність інвазії - 19 грегарин на одну особину господаря для *O. melas*, 11 для *O. sabulosum*, 10 для *A. lutosa* та 9 для *P. subglobosa*.

Літературні дані: Морфологічні ознаки виду детально описані Théodoridès (1955), Watson (1916) та Corbel (1971). Зареєстрований в *Asida dejeanii*, *A. grisea*, *A. sericea*, *Dendarus messenius*, *Heliopathes littoralis*, *H. propinquus*, *Imatismus villosus*, *Micrositus semicostatus*, *Opatrum alternatum*, *O. sabulosum*, *Pedinus quadratus*, *Phylan abbreviatus*, *P. gibbus*, *P. interjecta*, *Pseudoblaps javana*, *Scleron orientale*, *Setenis semisulcata* та *Dendarus piceus*.

Загальне поширення: Франція, Іспанія, Греція, Німеччина, Ізраїль, Судан та Лаос [132–134].

Таблиця 5.1.2. Морфологічні характеристики гамонтів грегарин (в μm). Пояснення: n – кількість вимірних гамонтів грегарин; TL – загальна довжина гамонта; PL – довжина протомерита; DL – довжина дейтомерита; NL – діаметр ядра; PWM – макисмальна ширина протомерита; DWM – максимальна ширина дейтомерита; $\bar{x} \pm \text{SD}$ – середнє значення \pm стандартне відхилення; CV – коефіцієнт варіації; Min – найменше значення; Max – найбільше значення

<i>Steinina diaperis</i> (гамонти, n=29)					
Морфометричні характеристики	$\bar{x} \pm \text{SD}$	Медіана	CV	Min	Max
TL	724.3 \pm 79.6	712.5	11.0	628.0	855.0
PL	111.7 \pm 19.2	108.5	17.2	96.0	149.0
PWM	237.7 \pm 74.9	231.5	31.5	166.0	312.0
DL	553.7 \pm 82.7	548.0	14.9	458.0	672.0

DWM	298.7±9.2	275.5	3.1	216.0	415.0
NL	80.8±0.6	82.5	0.8	68.0	92.0
TL:PL	6.6±0.6	6.5	9.9	5.7	7.5
DWM:PWM	1.3±0.1	1.2	7.6	1.2	1.4
<i>Gregarina ormiri</i> (гамонти, n=15)					
Морфометричні характеристики	x±SD	Медіана	CV	Min	Max
TL приміт	786.6±44.9	785.0	5.7	730.0	850.7
TL сателіт	659.0±62.0	655.2	9.4	566.0	739.4
PL приміт	81.6±3.3	80.5	4.1	72.0	96.0
PL сателіт	64.1±9.1	64.5	14.1	59.0	68.6
PWM приміт	99.2±10.9	98.0	11.0	88.0	113.0
PWM сателіт	89.0±39.0	87.7	43.8	77.0	108.0
DL приміт	705.1±39.0	698.0	5.5	658.0	764.4
DL сателіт	594.7±59.2	591.7	10.0	507.0	670.8
DWM приміт	97.2±8.6	98.0	8.8	85.0	110.0
DWM сателіт	120.1±9.4	118.0	7.8	110.9	135.0
NL приміт	48.0±3.8	47.0	7.8	44.2	54.0
NL сателіт	47.6±2.5	47.0	5.3	44.2	51.0
TL:PL приміт	9.6±0.7	9.9	7.5	8.3	10.1
TL:PL сателіт	10.4±0.5	10.8	5.1	9.6	10.8
DWM:PWM приміт	1.0±0.1	1.0	4.6	1.0	1.1
DWM:PWM сателіт	1.3±0.1	1.4	5.6	1.2	1.4
<i>Gregarina ovoidea</i> (гамонти, n=32)					
Морфометричні характеристики	x±SD	Медіана	CV	Min	Max
TL приміт	198.6±7.8	201.5	3.9	187.4	207.7
TL сателіт	210.6±7.6	213.0	3.6	199.9	219.5
PL приміт	38.5±2.5	38.9	6.5	35.4	41.3
PL сателіт	44.8±2.0	44.8	4.4	42.5	48.4
PWM приміт	60.8±2.1	60.5	3.5	57.8	63.2
PWM сателіт	67.3±5.4	67.3	8.1	64.6	70.0

DL приміт	160.1±5.4	161.4	3.4	152.0	166.4
DL сателіт	165.8±5.3	168.2	3.2	157.4	171.1
DWM приміт	99.6±7.0	101.5	7.1	89.7	107.4
DWM сателіт	106.0±5.4	107.4	5.1	96.8	110.9
NL приміт	21.8±2.4	21.5	11.0	18.8	24.2
NL сателіт	22.6±2.6	22.9	11.4	18.8	25.6
TL:PL приміт	5.2±0.1	5.2	2.7	5.0	5.3
TL:PL сателіт	4.7±0.1	4.7	2.5	4.5	4.9
DWM:PWM приміт	1.6±0.2	1.7	9.7	1.4	1.8
DWM:PWM сателіт	1.6±0.1	1.6	7.2	1.4	1.7
<i>Sphaerorhynchus cf. hamoni</i> (гамонти, n=17)					
Морфометричні характеристики	x±SD	Медіана	CV	Min	Max
TL	564.9±84.8	580.0	15.0	462.0	711.0
PL	34.3±2.5	34.0	7.3	31.0	39.0
PWM	38.9±82.7	38.0	212.8	36.0	44.0
DL	530.6±4.5	547.0	0.8	431.0	672.0
DWM	55.1±2.5	56.0	4.5	48.0	61.0
NL	34.1±1.6	34.0	4.5	30.0	37.0
TL:PL	16.4±1.6	16.9	9.4	14.5	18.2
DWM:PWM	1.4±0.1	1.4	5.8	1.3	1.5
<i>Stylocephalus gigas</i> (гамонти, n=24)					
Морфометричні характеристики	x±SD	Медіана	CV	Min	Max
TL	2280.3±315.7	2291.8	13.8	1801.4	2741.0
PL	124.0±10.1	128.5	8.1	103.7	136.1
PWM	174.7±308.0	178.2	176.3	155.5	207.4
DL	2156.3±28.9	2161.1	1.3	1689.1	2613.6
DWM	256.5±17.4	252.7	6.8	220.3	298.1
NL	96.3±1.7	94.5	1.8	75.6	121.0
TL:PL	18.4±1.7	17.9	9.2	16.0	21.5
DWM:PWM	1.5±0.1	1.5	8.1	1.3	1.6

<i>Stylocephalus longicollis</i> (гамонти, n=18)					
Морфометричні характеристики	x±SD	Медіана	CV	Min	Max
TL	865.1±77.0	878.5	8.9	695.5	954.4
PL	73.7±8.4	72.8	11.4	61.0	85.6
PWM	83.4±69.9	82.9	83.8	71.7	93.1
DL	791.4±10.0	805.7	1.3	634.5	868.8
DWM	108.8±12.8	109.1	11.7	95.2	127.3
NL	99.0±0.7	95.5	0.7	86.0	121.0
TL:PL	11.8±0.7	11.5	6.2	11.1	13.4
DWM:PWM	1.3±0.1	1.3	5.5	1.2	1.5
<i>Stylocephalus oblongatus</i> (гамонти, n=135)					
Морфометричні характеристики	x±SD	Медіана	CV	Min	Max
TL	770.0±103.2	796.3	13.4	709.7	1096.2
PL	64.8±16.7	58.3	25.7	37.1	107.1
PWM	85.3±16.7	81.4	19.6	63.4	121.5
DL	767.2±91.9	742.5	12.0	644.4	989.1
DWM	136.6±32.7	134.9	23.9	89.2	203.6
NL	47.1±15.1	42.4	32.1	15.9	78.8
TL:PL	13.3±2.5	14.2	18.7	9.4	20.3
DWM:PWM	1.6±0.2	1.5	15.2	1.3	2.0

Серед наземних безхребетних найбільшим різноманіттям грегариин можуть похвалитися багатоніжки (Myriapoda) [142] та комахи (Insecta) [141]. Серед останніх більшість відомих грегариин були описані з прямокрилих [148–150], бабок [152,153] і твердокрилих з підрядів Aderphaga і Polyphaga [134–136]. Ймовірно, найповнішим і найсучаснішим оглядом грегариин, що зафіксовані в чорнишах, і комах загалом, є відносно свіжа робота Desportes & Schrével (2013) [133].

Знання про грегариин на схід від Альп та річки Одер є фрагментарними і стосуються переважно багатоніжок, плоских червів та олігохет з Болгарії [131] і турунів та ракоподібних з Польщі [136,143,156]. Лише з Болгарії ми маємо

низку повідомлень про виявлення грегарин у представників родини Tenebrionidae [131]. Таким чином, наша робота є одним з перших повідомлень про грегарин паразитів чорнишів у Східній Європі і розширює список найпростіших фауни України.

В ході дослідження нам вдалося вперше підтвердити факти локалізації вже відомих науці видів грегарин в нових видах хазяїна. Так, вперше *G. ovoidea*, *S. gigas* і *S. oblongatus* були виявлені в кишечнику *A. lutosus*, *S. longicollis* - у *G. spinimanus*, *S. gigas* - у *O. sabulosum*, а *S. oblongatus* - в травному тракті *O. melas* і *P. subglobosa*. Це корелює з тим фактом, що грегарини, зазвичай, можуть жити в кількох видах хазяїна, які можуть належати до різних родів і навіть вищих таксонів (триб, тощо). Наприклад, наразі відомо, що *S. oblongatus* паразитує в 19 видах чорнишів з 7 триб [133]. Однак є й винятки, наприклад, у *D. boleti* поки що зафіксовано лише один вид грегарин – *S. diaperis*, який, у свою чергу, поки не був знайдений в травному тракті інших комах.

Не виключено, що в кишківнику *G. pusillum* нам вдалося виявити грегарину *S. hamoni*. Виявлені нами гамонти і трофозоїти повністю відповідали діагнозу Schneider (1886) і Théodoridès (1961) [235]. Довжина зрілого гамонта зафіксованих нами грегарин досягає в середньому 564 мкм, тоді як трофозоїт Théodoridès – 575 мкм. Хоча мінливість розмірів притаманна деяким видам грегарин, питання про видову приналежність цих екземплярів залишається відкритим. Не виключено, що ми маємо справу зі ще неописаним видом *Sphaerorhynchus* sp.

Оскільки в нашому дослідженні ми торкнулися лише кількох найпоширеніших видів чорнишів, то, безумовно, в майбутньому слід очікувати значної кількості нових знахідок грегарин, які є паразитами жуків з родини Tenebrionidae, і Coleoptera загалом.

5.2. Морфометрична мінливість гамонтів грегарини *S. oblongatus* асоційованих з *O. sabulosum*

Richard Clopton стверджує, що при проведенні видової ідентифікації грегарин вибірка їх гамонтів має становити не менше як 30 екземплярів [146,154]. На сьогодні, морфологічна мінливість *S. oblongatus*, як і більшості інших відомих науці видів грегарин, відома лише у невеликих вибірках, що наводять середні, або й випадкові дані. Отже, значний інтерес викликає аналіз морфометричних показників у вибірці не менш, ніж удвічі вищій, ніж наводиться Geus [132], чи запропонована Clopton, задля оцінки загальної мінливості *S. oblongatus* та визначення меж нормальної мінливості цього виду.

Для виявлення особливостей мінливості морфометричних параметрів грегарин даного виду, ми зосередилися на дослідженні окремої популяції, в межах 5 пробних площ, на території ділянок біологічної рекультивації Запорізького, Північного та Швеченківського кар'єрів Покровського гірничо-збагачувального комбінату (Нікопольський район, Дніпропетровська область). Ці пробні площі, оточені діючими кар'єрами та міською забудовою, розташовані одна від одної на відстані крайніх меж здатності імаго піщаного чорнища до міграцій, а отже жуки могли вільно обмінюватися грегаринами, утворюючи їх більш менш стабільну популяцію.

В травній системі імаго *O. sabulosum* виловлених на згаданих пробних площах зафіксовано лише один вид грегарин – *Stylocephalus oblongatus*. Ступінь зараження популяцій піщаного чорнища низький – з 121 імаго зараженими виявилися лише 9 особин (коефіцієнт зараження 7,44%). Всього було знайдено 143 грегарин: 72 трофозоїти та 71 гамонт.

Аналіз гістограм морфометричних ознак гамонтів *S. oblongatus* свідчить про те, що їм притаманний нормальний розподіл (рис. 5.2.1). При цьому гамонти відзначалися значною мінливістю (табл. 5.2.1).

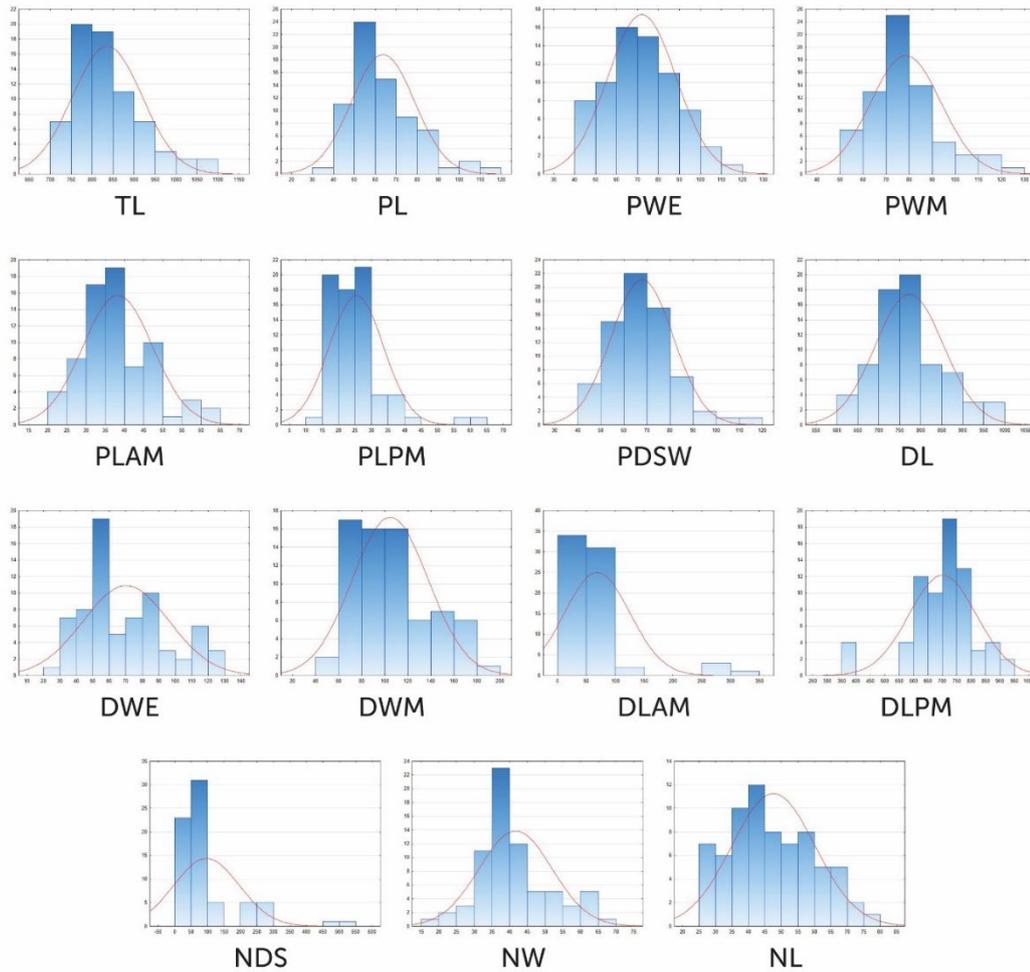


Рис. 5.2.1. Гістограми мінливості морфометричних характеристик гамонтів *S. oblongatus*

Таблиця 5.2.1. Описові статистики морфометричних ознак гамонтів *S. oblongatus*.

Показники та індекси	$X \pm SD$	Медіана	CV	Min	Max	D	Ex	As
Морфометричні показники								
TL	770,0±83,2	821,2	10,8	703,2	1096,2	392,9	0,9	0,9
PL	63,4±15,0	59,9	23,7	37,1	111,3	74,1	1,3	1,1
PDSW	67,7±13,4	65,6	19,8	44,2	111,6	67,4	1,1	0,8
PWE	71,8±16,3	72,2	22,7	41,9	113,3	71,5	-0,5	0,3
PWM	78,3±15,2	77,2	19,4	51,9	121,5	69,7	0,6	0,7
PLAM	38,1±9,0	36,7	23,6	22,3	64,1	41,8	0,3	0,7

PLPM	25,2±8,2	24,4	32,6	13,7	62,8	49,1	7,7	2,3
DL	771,9±81,3	763,4	10,5	623,1	989,1	366,0	0,3	0,7
NDS	96,0±98,6	58,6	102,7	18,6	503,8	485,2	5,4	2,3
NW	41,5±10,2	38,2	24,6	19,8	66,0	46,2	0,0	0,7
NL	47,4±12,6	45,1	26,5	28,2	75,6	47,4	-0,9	0,3
DWE	69,9±26,0	60,4	37,2	27,5	127,1	99,6	-0,6	0,6
DWM	104,3±32,8	100,4	31,5	42,9	180,3	137,4	-0,3	0,6
DLAM	68,1±56,8	51,7	83,3	32,9	305,2	272,3	11,2	3,4
DLPM	698,5±116,5	709,0	16,7	350,3	934,6	584,3	2,4	-1,0
Морфометричні індекси								
PL/PWE	0,9±0,2	0,9	24,0	0,5	1,6	1,1	1,2	1,1
PL/PWM	0,8±0,2	0,8	22,5	0,5	1,5	1,0	3,3	1,6
PL/PDSW	1,0±0,2	0,9	21,4	0,5	1,7	1,2	2,0	0,9
PLAM/PL	0,6±0,1	0,6	9,7	0,4	0,7	0,3	0,5	-0,5
PLAM/PLPM	1,6±0,4	1,5	22,4	0,8	2,3	1,6	-0,4	0,1
PWM/PWE	1,1±0,1	1,1	10,2	0,9	1,4	0,6	1,1	0,9
DL/DWE	12,7±5,3	12,6	41,8	6,0	30,0	24,0	1,2	1,2
DL/DWM	8,1±2,6	7,4	32,4	4,4	15,9	11,4	-0,2	0,6
DLAM/DL	0,1±0,1	0,1	86,8	0,0	0,4	0,4	11,2	3,4
DLAM/DLPM	0,1±0,2	0,1	143,5	0,0	0,8	0,8	13,0	3,8
DWM/DWE	1,6±0,4	1,5	24,6	0,8	2,8	2,0	0,9	1,0
NL/NW	1,2±0,4	1,2	36,8	0,6	2,9	2,3	1,9	1,3
DL/PL	12,8±3,2	12,2	25,3	7,3	22,1	14,8	0,1	0,6
DWM/PWM	1,3±0,3	1,3	21,1	0,8	2,0	1,2	0,9	0,8
TL/DL	1,1±0,0	1,1	2,0	1,0	1,1	0,1	-0,1	0,4
TL/PL	13,8±3,2	13,2	23,5	8,3	23,1	14,8	0,1	0,6
NDS/NL	1,9±1,7	1,4	88,1	0,4	7,8	7,4	3,2	2,0
DL/NDS	14,4±9,3	12,6	64,3	1,7	37,7	36,0	0,1	0,8

Примітка: \bar{x} – середнє значення, SD – стандартне відхилення, CV – коефіцієнт варіації (%), $Min-Max$ – мінімальне та максимальне значення; D – діапазон варіювання, Ex – ексцес, As – асиметрія.

Коефіцієнт варіації для більшості лінійних параметрів становить, в середньому 32,4%. Найвищим він є для відстані від перегородки між протомеритом та дейтомеритом (септум) до ядра (NDS, 102,7%), та для відстані від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини (DLAM, 83,3%).

Найнижчими значеннями коефіцієнту варіації відзначаються довжина дейтомерита (DL, 10,5%) та загальна довжина гамонта (TL, 10,8%). Щодо мінливості лінійних характеристик ядра, то вони варіюють в межах середніх значень (NW, 24,6% та NL 26,5%).

Для більшості морфометричних параметрів гамонтів характерні значні асиметрія та ексцес. Незначна негативна асиметрія спостерігається для відстані від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини (DLPM). Найвище значення позитивної асиметрії притаманне відстані від перегородки між протомеритом та дейтомеритом до ядра (NDS), відстані від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини (DLAM) та відстані від заднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини (PLPM). Негативний ексцес характерний для лінійних параметрів NL, PWE, PWM та DWE. Найвищим значенням позитивного ексцесу відзначається відстань від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини (DLAM). Також відносно високі значення ексцесу характерні для PLPM та NDS.

Для індексів лінійних параметрів гамонтів середній коефіцієнт варіації становить 38,9%. Його значення є найвищим для індексів DLAM/DLPM (143,5%), NDS/NL (88,1%) та DLAM/DL. Найнижче значення згаданого коефіцієнта спостерігається для співвідношення загальної довжини гамонта до довжини дейтомерита (TL/DL, 2%). Поруч зі значеннями TL, DL та індексом PLAM/PL це один з найстабільніших лінійних параметрів гамонта у нашому дослідженні.

Незначна негативна асиметрія відмічається для співвідношення відстані від переднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини, до

загальної довжини протомерита. Найвища позитивна асиметрія спостерігається для індексів DLAM/DL та DLAM/DLPM. Незначний негативний ексцес характерний для співвідношення загальної довжини гамонта до довжини дейтомерита, а також для індексів DL/DWM та PLAM/PLPM. Високі значення позитивного ексцесу притаманні індексам DLAM/DL та DLAM/DLPM.

Таблиця 5.2.2 Результати аналізу головних компонент (PCA) мінливості морфологічних ознак та індексів гамонтів *S. oblongatus*

Змінні	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4
TL	–	–	0.77	0.38
PL	–0.86	–0.40	–	–
PDSW	–0.66	0.41	0.49	–
PWE	–0.71	0.45	0.40	–
PWM	–0.68	0.40	0.44	–0.24
PLAM	–0.74	–0.40	0.28	–0.35
PLPM	–0.77	–0.29	–	0.45
DL	–	0.28	0.75	0.38
NDS	–0.41	–	0.31	0.43
NW	–0.37	0.36	0.39	–0.36
NL	–0.54	–0.29	0.29	–
DWE	–0.80	0.44	–	–
DWM	–0.75	0.56	–	–
DLAM	–0.31	0.59	–0.58	–
DLPM	0.25	–	0.91	–
PL/PWE	–	–0.87	–	–
PL/PWM	–0.33	–0.81	–	–
PL/PDSW	–0.32	–0.84	–0.26	–
PLAM/PL	–	–	–	–0.82
PLAM/PLPM	–	–	0.26	–0.76
PWM/PWE	0.30	–0.27	–	–0.48
DL/DWE	0.80	–	–	–
DL/DWM	0.72	–0.43	–	0.24

DLAM/DL	-0.31	0.55	-0.65	-
DLAM/DLPM	-0.27	0.58	-0.63	-
DWM/DWE	0.39	-	-	-
NL/NW	-	-0.54	-	-
DL/PL	0.82	0.44	-	-
DWM/PWM	-0.49	0.49	-0.31	-
TL/DL	-0.80	-0.51	-	-
TL/PL	0.83	0.44	-	-
NDS/NL	-0.26	-	0.28	0.37
DL/NDS	0.40	-	-	-

Аналіз головних компонент (PCA) (табл. 5.2.2) морфометричних ознак *S. oblongatus* виділяє 4 компоненти, значення яких перевищує одиницю. Ці латентні змінні є багатовимірними факторами, які пояснюють 73% випадків мінливості. Фактор 1 (PC1), що визначає 29,2% мінливості, корелює майже з усіма змінними і відображає розмір досліджуваних об'єктів (гамонтів).

Фактор 2 (PC2, визначає 19,6% мінливості) має найвищу кореляцію з DWM і DLAM, а також із співвідношеннями DLAM до DL та DLPM. Також для нього характерна найвища зворотня кореляція із відношенням PL до PWE, PWM та PDSW. Отже цей фактор корелює з максимальною шириною дейтомерита та відстанню від його переднього кінця до вісі максимальної ширини. Водночас спостерігається висока від'ємна кореляція із співвідношенням довжини протомерита до його ширини по екваторіальній осі та до ширини перегородки між прото- та дейтомеритром. Отже цей фактор визначає у більшій мірі форму клітини (ширину дейтомерита, співвідношення максимальної ширини до довжини).

Фактор 3 (PC3, визначає 14,6% мінливості) найбільше корелює з DLPM, а також з TL та DL. Водночас для нього характерна висока зворотня кореляція з DLAM, а також з індексами відношення DLAM до DL та DLPM. Отже цей фактор найбільше корелює з відстанню від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини, а також з загальною довжиною дейтомерита та

гамонта в цілому. Фактор також має високу від'ємну кореляцію із відстанню від переднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини, а також із відношенням цієї величини до загальної довжини дейтомерита, та відстані від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини. Отже, цей фактор також визначає форму клітини, а саме, впливає на відношення вісі максимальної ширини дейтомерита до його довжини.

Фактор 4 (PC4, визначає 9,4% мінливості) найбільше корелює з PLPM та NDS. Водночас для нього характерна висока зворотна кореляція для індексів співвідношень PLAM до PL та PLPM. Отже фактор найбільше корелює із відстанню від заднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини, а також із відстанню від перегородки між прото- і дейтомеритом до ядра. Водночас спостерігається від'ємна кореляція відношення відстані від переднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини, до загальної довжини протомерита, та до відстані від заднього кінця протомерита до вісі його максимальної ширини. Отже цей фактор визначає розміщення ядра по відношенню до септуму, і водночас визначає форму дейтомерита впливаючи на розташування його «найтовщого місця».

Таким чином, результати аналізу головних компонент говорять про те, що морфометрична мінливість *S. oblongatus* пояснюється впливом кількох незалежних, проте взаємопов'язаних факторів, серед яких провідна роль належить загальним розмірам гамонтів та специфіці їх форми. Найбільший внесок у загальну дисперсію вносять параметри, пов'язані з розмірами дейтомерита та розташуванням його максимальної ширини. Водночас менш значущі, але морфологічно важливі компоненти відображають варіації будови протомерита та положення ядра відносно септуму. Разом все це говорить про складну багатовимірну організацію морфологічної структури грегарин *S. oblongatus* й свідчить про інформативність використаних показників для аналізу морфометричної мінливості виду.

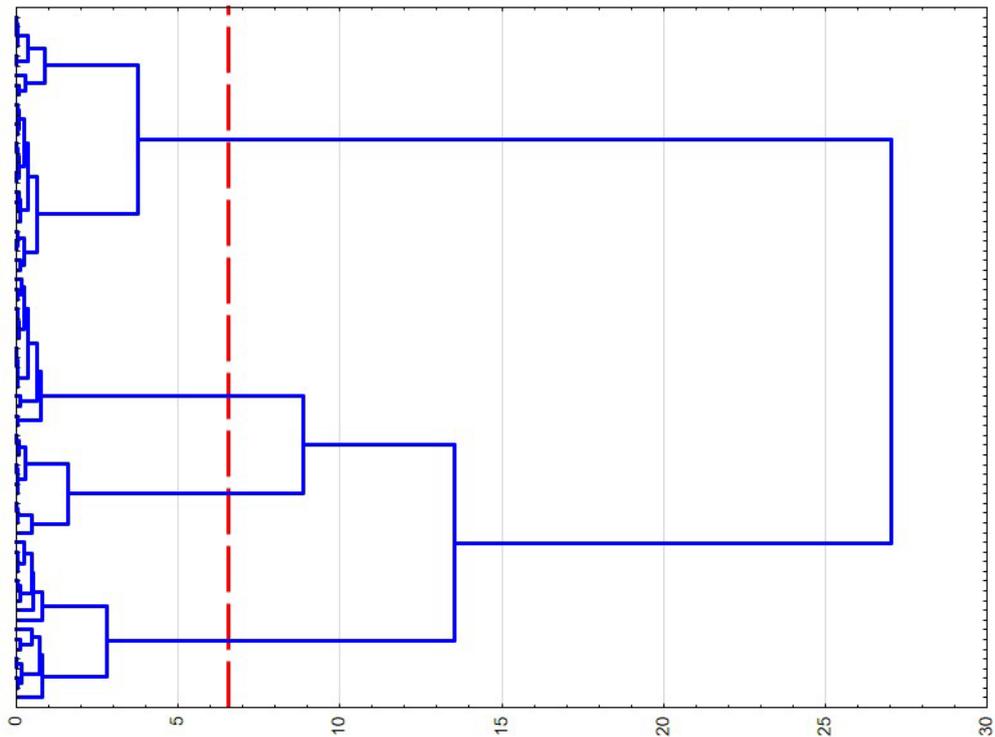


Рис. 5.2.2. Результати кластерного аналізу гамонтів *S. oblongatus*. Відстань зв'язку $1-r$, де r – коефіцієнт кореляції Пірсона, правило об'єднання – метод Варда. Червона лінія – рівень виділення 4 кластерів

Залишки аналізу головних компонент, це морфометричні характеристиками з яких екстраговано розмір. Кластерний аналіз цих залишків дозволив розділити гамонти грегарин на чотири кластери (рис. 5.2.2). Для інтерпретації цих кластерів було проведено дискримінантний аналіз із залишками регресійних моделей як предикторів (рис. 5.2.3). Результати аналізу говорять, що одержані кластери добре диференціюються за допомогою канонічних змінних (табл. 5.2.3).

Таблиця 5.2.3. Матриця факторної структури (наведено стандартизовані коефіцієнти канонічних змінних при $p < 0.05$)

Параметри	Корінь 1	Корінь 2	Корінь 3
TL	0,52	0,70	–
PL	–	0,29	–
PDSW	–	0,56	–

PWE	–	0,34	0,29
PWM	–	0,39	–
PLAM	–	0,28	–
PLPM	–	–	–
DL	0,53	0,69	–
NDS	0,85	-0,32	–
NW	–	0,30	–
NL	0,28	0,33	0,33
DWE	–	–	–
DWM	–	–	–
DLAM	–	–	-0,28
DLPM	0,52	0,60	–
PL/PWE	–	–	-0,34
PL/PWM	–	–	-0,25
PL/PDSW	–	-0,24	-0,26
PLAM/PL	–	–	–
PLAM/PLPM	–	–	–
PWM/PWE	–	–	-0,28
DL/DWE	0,26	–	-0,27
DL/DWM	–	–	–
DLAM/DL	–	-0,26	-0,27
DLAM/DLPM	–	–	-0,26
DWM/DWE	–	–	–
NL/NW	–	–	–
DL/PL	0,39	0,24	–
DWM/PWM	–	–	–
TL/DL	-0,34	–	–
TL/PL	0,39	0,24	–
NDS/NL	0,82	-0,41	–
DL/NDS	-0,49	0,27	–

Канонічна змінна 1 проявляє найвищу чутливість до загальної довжини гамонта, довжини дейтомерита, відстані від септума до ядра, та відстані від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини, а також до

індексу відношення відстані від септума до ядра, до довжини ядра. Відповідно кластер 2 характеризується, розташуванням клітинного ядра ближче до середини дейтомерита, на відміну від кластерів 1, 3 та 4.

Канонічна змінна 2 окрім чутливості до загальної довжини гамонта, довжини дейтомерита, та відстані від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини, проявляє чутливість до ширини перегородки між протомеритом та дейтомеритом.

Канонічна змінна 3 найбільш чутлива до ширини протомерита по екваторіальній вісі, довжини ядра та індексу відношення загальної довжини протомерита до вісі його максимальної ширини. Таким чином кластер 3 відрізняється від інших дещо більшою шириною протомерита (в середньому на 14%), а також більшою шириною септума між протомеритом та дейтомеритом. У той же час кластери 1 та 4 є в цілому досить подібними, за виключенням того, що грегарини з 1 кластеру відрізняються більшими розмірами.

Отже, серед гамонтів *S. oblongatus* чітко виділяються два морфотипи (кластер 2 та усі інші кластери разом), та 2 морфопідтипи (кластер 3 та кластери 1 та 4 разом).

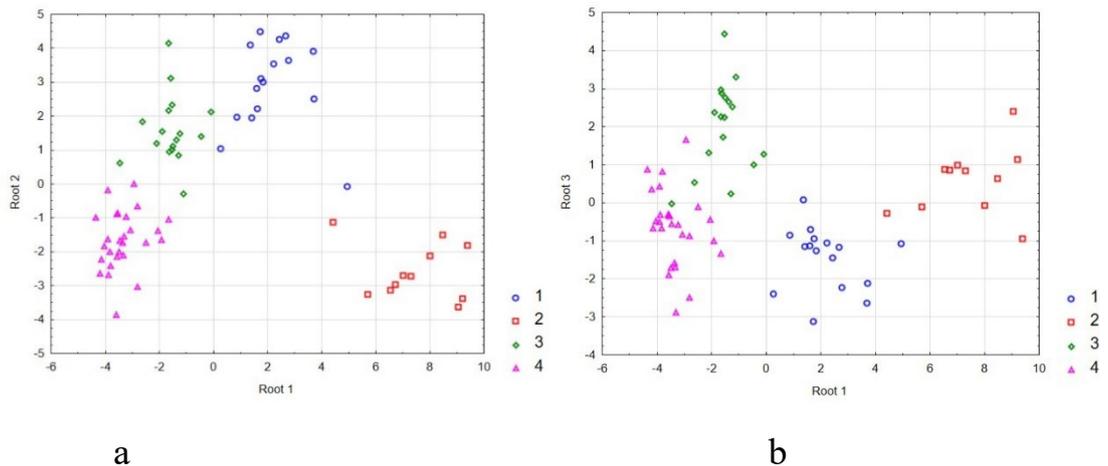


Рис. 5.2.3. Результати дискримінантного аналізу морфометричних ознак гамонтів *Stylocephalus oblongatus*. 1, 2, 3, 4 – кластери. а – для коренів 1 і 2 б – для коренів 1 і 3.

Наші знахідки є першими згадками про *S. oblongatus* та кількох інших видів грегарин, на території Степового Подніпров'я та Україні, в цілому. В літературі піднімалося питання мешкання грегарин, як в чорнишах (Tenebrionidae) так і конкретно в *O. sabulosum* [121]. На жаль, за останні кілька десятиліть такі дані відсутні і автори, здебільшого, посилаються на більш давні дослідження. Приємним винятком, є роботи Річарда Клоптона [157], у яких згадується рід *Stylocephalus*, представники якого, на сьогодні, зафіксовані винятково в чорнишах.

Фенотипічна пластичність — це здатність одного генотипу проявляти низку фенотипів у відповідь на зміну середовища [236]. Для ендосимбіонта різні господарі представляють собою різні середовища [138]. Численні джерела свідчать, що грегарини можуть проявляти значну фенотипову пластичність [133,136,144]. Однак, така мінливість не часто обговорюється в науковій літературі, незважаючи на те, що внутрішньовидова мінливість цих організмів, може значно ускладнити ідентифікацію виду. Саме тому, важливою метою таких досліджень є назвати середні значення лінійних параметрів та описати центроїд (точку перетину медіан) популяції певного виду [141]. Наші дані показують, що більшість лінійних параметрів гамонтів *S. oblongatus* відзначаються значною мінливістю, високими показниками асиметрії та ексцесу, та утворюють кілька чітко виокремлених морфологічних груп. Така ситуація спостерігається навіть для високих вибірок (більше 70 зразків, проти запропонованого Клоптоном мінімуму в 30 зразків) [157]. Також, слід зазначити, що досліджені нами особини *S. oblongatus* і відзначаються меншою середньою та максимальною шириною дейтомерита, ніж у раніше описаних зразках. У випадку ж з усіма іншими параметрами спостерігається значна подібність лінійних характеристик. Можливо це пояснюється тим, що клітини грегарин ростуть не поступово, а спочатку в довжину, а лише потім починають збільшуватися в діаметрі. Виявлені нами гамонти грегарин *S. diaperis*, *G. ovoidea* і, меншою мірою, *S. oblongatus* є дещо більші за розмірами, ніж ті, що описані в класичній літературі [132]. Особливо

це стосується *S. diaperis*, зрілі гамонти якого в середньому в 2,8 рази більші за описані Geus.

Гамонти – це великі клітини з різноманітною морфологією, яка відіграє значну роль у систематиці грегарин [133]. Діапазон мінливості форм і розмірів гамонтів може бути дуже високим навіть у межах одного виду залежно від стадій розвитку та умов середовища господаря, що суттєво ускладнює розмежування різних видів грегарин лише на основі морфологічних критеріїв [134,144,236]. Саме тому, визначення меж природної мінливості грегарин, а також порівняння їх морфологічної та молекулярної мінливості, необхідні для забезпечення раціональної бази для встановлення меж видів у цій різноманітній та слабо вивченій групі паразитів. Слід зазначити, що молекулярні дослідження, відірвані від визначення морфологічної мінливості не відображають повною мірою реального стану речей та можуть привести до помилкових висновків. Так грегарини *Lecudina cf. tuzetae* з поліхет *Nereis vexillosa* які були піддані аналізу послідовностей ДНК не кластеризувалися відповідно до морфотипу чи місцевості [138]. Це свідчить про важливість отримання як морфологічних, так і молекулярних даних, для ефективного розмежування «хмари варіацій», пов'язаних з кожним видом цих організмів.

На сьогодні, фауна грегарин досить добре описана для багатьох таксонів комах, у першу чергу бабок [152,153], прямокрилих [148–150], турунів [135,136,156,237] та чорнишів [134,140,157]. Морфологія грегарин найкраще описана для морської та океанічної фауни, зокрема асцидій та поліхет [144,238,239]. Грегарини, що паразитують в цих тваринах відрізняються значною внутрішньовидовою мінливістю [240]. Грегарини *Clitellocephalus ophoni* з кишечника *Harpalus rufipes* пійманих в Польщі в середньому коротші та ширші ніж особини того ж виду з Франції [136]. Відомо, що розмір грегарини *Leidyana subramanii*, паразитів не менше як 17 видів прямокрилих, залежно від хазяїна, може змінюватися в 5 разів [236]! Отже, така широка варіативність розмірних характеристик є нормальним явищем для даної групи організмів.

5.3. *O. sabulosum* як об'єкт живлення хижаків

На жаль, ми стикаємося із браком інформації, щодо хижаків, які можуть природним чином здійснювати контроль як популяцій *O. sabulosum*, так і фітофагів з родини Tenebrionidae в цілому. Водночас численні джерела свідчать про здатність хижаків, насамперед безхребетних хижаків широкого профілю (так званих хижаків-генералістів) зменшувати кількість фітофагів в агроценозах та природних оселищах [170,241–243]. Важливо зауважити, що низка хребетних чинить помітний тиск на чисельність популяцій чорнишів, виступаючи їхніми регулярними споживачами. До таких потенційних хижаків належать представники земноводних, плазунів, птахів і дрібних ссавців, у раціоні яких комахи займають важливе місце [20]. Водночас екологічна приуроченість *O. sabulosum* до сухих біотопів обмежує його трофічні контакти з амфібіями, тоді як у ксерофільних та мезоксерофільних екосистемах імаго цього виду вірогідно часто споживаються дрібними комахоїдними ссавцями та окремими видами гризунів. Окрім хижацтва, в агроландшафтах додатковим фактором смертності для *O. sabulosum* є механічний вплив копитних тварин [21]. Разом із тим у межах даного дослідження основну увагу зосереджено на безхребетних хижаках як ключовому компоненті трофічних взаємодій у ґрунтово-наземних екосистемах, що зумовлено як методичними підходами роботи, так і їхньою значущістю для регуляції чисельності масових видів жуків. Цілі нашого дослідження полягали в тому, щоб (1) виявити спектр найбільш масових хижаків широкого профілю (хижаків-генералістів), що мешкають поруч з *O. sabulosum* і (2) оцінити їх потенційну здатність відігравати роль ентомофагів, придатних для здійснення контролю популяцій піщаного чорниша, в умовах лабораторної арени.

Результати серії експериментів із живлення хижаків широкого профілю імаго *O. sabulosum* наведено в таблиці 5.3. Оскільки частота випадків, коли окремий хижак в ході експерименту впольовував більше одної жертви менше 5% від загальної кількості дослідів, такі дані ми не наводимо.

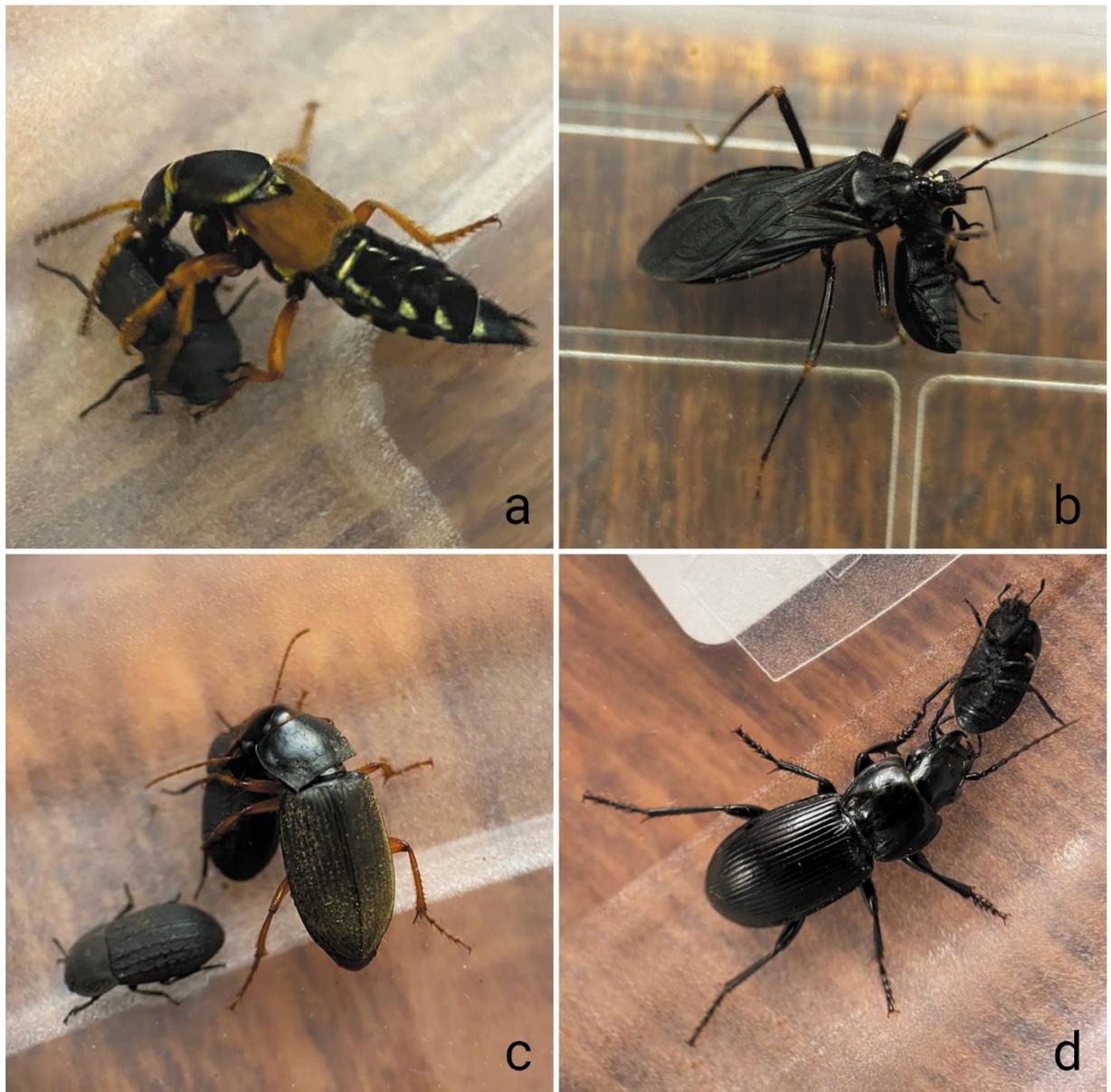


Рис. 5.3. Напади хижаків-генералістів на імаго *O. sabulosum* у лабораторному експерименті: а - *Staphylinus caesareus*; б - *Reduvius personatus*; с - *Harpalus rufipes*; д - *Molops piceus*

З'ясовано, що піщаний чорниш формує трофічні зв'язки з широким спектром хижих безхребетних (рис. 5.3). Найвищі показники полювання отримано у варіантах дослідів з *Broscus cephalotes*, *Reduvius personatus*, *Rhynocoris iracundus* та *Staphylinus caesareus* (Додаток 2), причому у випадку з трьома останніми спостерігався 100% результат нападу та живлення. Деяко нижчі показники показали туруни *Molops piceus* (40%), *Harpalus rufipes* (33%) (Додаток 2) та *Calathus ambiguus* (27%). Також не високий відсоток нападів

спостерігався для *Hister quadrimaculatus* (20%) та *Harpalus affinis* (13%). Інші піддослідні хижі членистоногі в ході серії експериментів на *O. sabulosum* не полювали.

З таксономічної точки зору найвищими показниками поїдання чорнишів відрізнялися представники родин Reduviidae, Histeridae та Staphylinidae (на імаго *O. sabulosum* полювали 100%, 100% та 50% видів, відповідно), однак у дослідах приймали участь лише декілька представників цих таксонів. До них впритул наблизилися туруни (Coleoptera: Carabidae) 44% представників яких жилися чорнишами. Саме до родини Carabidae належало більше половини хижаків, що приймали участь в експериментах. Туруни, які полювали на *O. sabulosum* належали до триб Broscini, Harpalini, Pterostichini та Sphodrini. Представники триб Carabini та Platynini чорнишами не жилися. Також на них не полювали жуки-стрибуни (Cicindelidae), а також павуки-вовки з родини Lycosidae та губоногі багатоніжки родини Lithobiidae.

Виходячи з розмірних характеристик на *O. sabulosum* полювали 50% хижаків чия довжина перевищувала 15 мм, 66% – чий розмір знаходився в діапазоні 10-15 мм та лише 33%, чий розмір менше 10 мм. Згідно ценоморфічної класифікації [210] видів хижаків, імаго чорнишів поїдали 75% степантів, 50% пратантів, 40% сільвантів та 100% політопних видів. Пратанто-сільванти та палюданто-сільванти *O. sabulosum* не жилися.

Якщо розглядати поширеність того чи іншого ентомофага на ріллі, чи в інших типах агроценозів, зокрема і в ягідниках та садах, то на досліджуваного фітофага полювали 100% масових та рідкісно-звичайних в агроценозах видів. Для випадково-звичайних це значення становило 67%, а для видів, що не зустрічаються на ріллі – 50%. Найменша частка хижаків, що полювали на імаго *O. sabulosum*, була характерна для випадково-рідкісних видів і становила лише 33%. Звичайно-масові види, які брали участь в експериментах, не проявляли трофічного інтересу до імаго *O. sabulosum*, що може свідчити про їхню спеціалізацію на інших групах здобичі.

Таблиця 5.3. Потенційна здатність хижаків-генералістів живитися імаго *O. sabulosum* в умовах лабораторного експерименту

Вид хижака	Кількість дослідів	Ефективність поїдання здобичі, %	Середня довжина хижака (згідно літературних даних), мм	Ценоморфічна приналежність	Поширеність в агроценозах*
Arachnida (Lycosidae)					
<i>Lycosa singoriensis</i>	15	0	25-30	Степант	ВЗ
Myriapoda (Lithobiidae)					
<i>Lithobius forficatus</i>	15	0	18-30	Сільвант	НЗ
Insecta					
Hemiptera					
Reduviidae					
<i>Reduvius personatus</i>	15	100	17-22	Степант	НЗ
<i>Rhynocoris iracundus</i>	15	100	15	Степант	РЗ
Coleoptera					
Cicindelidae					
<i>Cylindera germanica</i>	15	0	8-11	Пратант	ВР
Carabidae					
Carabini					
<i>Carabus granulatus</i>	15	0	16-23	Сільвант	ВЗ
Broscini					
<i>Broscus cephalotes</i>	15	73.3	15-25	Пратант	РЗ

Harpalini					
Harpalus affinis	15	13.3	9-12	Пратант	РЗ
Harpalus distinguendus	15	0	9-11	Пратанто-сільвант	ЗМ
Harpalus rufipes	15	33.3	11-16	Політопний вид	М
Platynini					
Agonum duftschmidi	15	0	8-9.5	Палюданто-сільвант	ВР
Pterostichini					
Molops piceus	15	40	9-14	Сільвант	ВР
Sphodrini					
Calathus (Neocalathus) ambiguus	15	26.7	9-13	Політопний вид	М
Dolichus halensis	15	0	15-19	Пратант	ЗМ
Histeridae					
Hister quadrimaculatus	15	20	8-11	Степант	ВЗ
Staphylinidae					
Philonthus decorus	15	0	14	Сільвант	НЗ
Staphylinus caesareus	15	100	17-25	Сільвант	НЗ

*Пояснення по таблиці щодо поширеності в агроценозах: М – масовий, ЗМ – звичайно-масовий, ВЗ – випадково-звичайний, РЗ – рідкісно-звичайний, ВР – випадково-рідкісний, НЗ – не зустрічається

Питання спектру живлення безхребетних хижаків широкого профілю, та їх здатності до регулювання популяцій шкідників та фітофагів, які можуть потенційно ними бути, становить значний науковий та практичний інтерес. Не поодинокі випадки, коли фітофаги, які не завдавали значної шкоди сільськогосподарським культурам, за певних умов (масове розмноження,

потрапляння в нові кліматичні умови та ін.) ставали небезпечними карантинними шкідниками. Наше дослідження допомогло вперше виявити ентомофагів із числа хижаків-генералістів, які здатні жити імаго *O. sabulosum*, помірно небезпечного фітофага, який в роки масового розмноження, здатний завдавати економічно чутливих втрат сільському господарству у Східній та деяких регіонах Південної Європи [20].

Теоретично передбачалося, що туруни будуть тою таксономічною групою, яка надасть найбільшу кількість видів, здатних полювати на імаго *O. sabulosum*. Частково ці очікування справдилися, оскільки 44% представників родини Carabidae, які взяли участь в дослідженнях той чи іншою мірою полювали на чорнишів. Інші таксономічні групи (хижі клопи, жуки карапузики та стафілініди) в ході лабораторних випробувань були представлені одним чи кількома видами, і результати їх полювання не можуть бути релевантними для їх родини в цілому. Як і очікувалося, серед турунів найвищі результати хижацтва спостерігалися для видів, які є більшими за розмірами, мешкають в степових або лучних екосистемах, або є політопними видами, і поширені на ріллі [241,244]. Проте є і винятки, як наприклад у випадку із туруном *M. piceus*, який є лісовим мезофілом та є випадково-рідкісним видом для агроценозів. Мабуть в даному випадку ключову роль в полюванні відігравав розмір хижака. Подібна позитивна кореляція спостерігається, взагалі, для всіх видів ентомофагів, чий розмір більше 11-12 мм і які живилися імаго *O. sabulosum*.

Слід зазначити, що у 1 з 15 варіантів дослідів особина *H. rufipes* не зміг справитися з імаго *O. sabulosum*: хижак деякий час утримував жертву, намагаючись проникнути крізь тверді покриви чорниша, попри його активне намагання визволитися, проте через деякий час відпустив. Не відомо, ані те, з якої причини туруну не вдалося вбити жертву, ані те, на скільки трави завдані хижакком були небезпечні для життєдіяльності чорнишів. Цікаво, яка доля подібних результатів полювання трапляється в природних умовах, за ширших вибірок, і чи виживають фітофаги внаслідок таких контактів.

Роль ценоморфічної приналежності досліджуваних хижих членистоногих не можна применшувати, адже як згадувалося вище, з усіх таксономічних груп хижаків-генералістів більшість видів належали до степантів та пратантів [191]. І тут розмір не був гарантуючою перевагою для факту полювання, адже такі великі хижаки сільванти, як *Philonthus decorus*, *Lithobius forficatus* та *Carabus granulatus* не жилися чорнишами зовсім. Те саме можна сказати і про відносно великого за розмірами (15-18 мм в довжину) та вологолюбного туруна *Dolichus halensis*. Вірогідно, що для мешканців більш вологих екосистем *O. sabulosum* є не звичною здобиччю, або ж даний факт пояснюється спеціалізацією до живлення більшою за розмірами здобиччю із менш твердими покривами.

У варіантах досліду із жуками карапузиками *H. quadrimaculatus* фіксувався помірний відсоток нападів на чорнишів, хоча ми вважали, що цей вид надає перевагу менш «броньованій» здобичі, з м'якшими покривами. Також цікаво, що лісовий вид *S. caesareus* поїдав здобич у всіх 15 варіантах дослідів. Це можна пояснити як тим фактом, що імаго *O. sabulosum* нерідко зустрічаються у лісосмугах, в підстилка яких служить місце мешкання хижаків цього виду, так і широким спектром живлення стафілінід [176]. Так, сьогодні, в біологічному захисті рослин від шкідників широко застосовується ентомофаг з родини Staphylinidae *Dalotia coriaria*, який живиться ґрунтовими стадіями трипсів, личинками двокрилих з родин Ephydridae та Sciaridae, а також багатьма іншими комахами з різних таксономічних груп [245,246]. Отже, *Staphylinus caesareus* може певною мірою здійснювати контроль чорнишів даного виду під час їх міграцій крізь лісосмуги.

Нами спостерігалися ймовірно не характерні для природних умов, напади клопів з родини Reduviidae на *O. sabulosum*. В органічному рослинництві зараз застосовуються численні види хижих клопів, насамперед представники родини Miridae *Macrolophus pygmaeus* [247] і *Nesidiocoris tenuis* [206], та родини Anthocoridae *Anthocoris nemoralis* [248,249], *Orius laevigatus* [250,251] та *Orius majusculus* [252]. Ці ентомофаги здійснюють ефективний

контроль численних шкідників, насамперед білокрилок, трипсів, павутинних кліщів, попелиць та листоблішок. Дещо менш популярні представники родини щитники Pentatomidae, насамперед *Perillus bioculatus* та види роду *Podisus* [253]. Це більші за розмірами хижаки, здатні нападати на велику гусінь та жуків з твердими покривами, таких як колорадський жук (*Leptinotarsa decemlineata*). Отже, сам факт нападу хижих клопів на чорнишів пояснюється широтою спектру їх живлення. З іншого боку, клопи Reduviidae є переважно хортобіонтами і полюють на своїх жертв у верхніх ярусах трав'яного покриву, часто піджидаючи жертв на суцвіттях [254], у той час як *O. sabulosum* належить до герпетофауни [20] і в нього мало шансів до взаємодії з кимось із хижих клопів в умовах поза лабораторною ареною.

Павуки є важливою групою хижаків широкого профілю, вплив яких на шкідників в межах агроценозів, вивчено не в достатній мірі [255]. Є дані, щодо здійснення контролю популяцій фітофагів павуками-вовками в агроценозах Латинської Америки [205] та садів Чехії [256], однак ця тема поки що потребує подальшого наповнення фактичним матеріалом. Павуки *Lycosa singoriensis* в серії наших дослідів ймовірно не полювали на жуків, через малий розмір жертви, який робив її не цікавою для хижака, як кормовий об'єкт.

Масово-звичайні на ріллі *B. cephalotes*, *H. rufipes* та *C. ambiguus* виявилися найперспективнішими для здійснення контролю імагінальної стадії *O. sabulosum* хижаками-генералістами. Ймовірно в природних умовах популяції цих турунів лімітують масове розмноження даного виду чорнишів. Приваблення та збереження популяцій таких ентомофагів є пріоритетним для забезпечення захищеності врожаю від шкідників та зменшення витрат на комерційні синтетичні засоби захисту рослин. В природних умовах на ефективність регуляції популяцій фітофагів впливає не тільки вибірковість живлення ентомофага певним видом здобичі, а й сумарна чисельність хижаків в екосистемах де мешкає жертва [242]. *H. affinis* та *H. quadrimaculatus* відзначаються незначним відсотком нападів на *O. sabulosum*, проте за рахунок високої чисельності інших природних ворогів чорнишів можуть посилювати

тиск на щільність їх популяції. Інші досліджувані хижаки впливу на рівень популяцій *O. sabulosum* в природних умовах, вірогідно, не чинять, що пояснюється відсутністю їх полювання на чорнишів, через розмірні особливості та відмінні умови мешкання.

В подальшому важливо, порівняти отриманні результати з аналогічними даними з природних екосистем. Наступні дослідження мають включати молекулярний аналіз вмісту кишківника виловлених в польових умовах хижаків-генералістів, які полювали на чорнишів, в лабораторних умовах. Ще одним важливим питанням, що потребує уваги є дослідження хижацької активності ентомофагів в умовах забруднення важкими металами та пестицидами, при збільшенні кількості жертв, в присутності альтернативної здобичі, а також за різних температур [243].

Ця інформація стане ключовою в розробці цілісної програми біологічного контролю популяцій чорнишів-фітофагів, яка враховуватиме екосистемні послуги, що надаються хижаками широкого профілю, зокрема турунами.

Висновки по розділу

1. На території Степового Подніпров'я в кишківнику *O. sabulosum* зафіксовано лише один вид грегарин – *S. oblongatus*. Середня екстенсивність інвазії імаго становить – 7,37%, максимальна інтенсивність інвазії – 11 гамонтів на одну особину піщаного чорниша. Для фауни України цей вид апікомплексних реєструється вперше.
2. В травному тракті 8 масових на теренах Степового Подніпров'я видів чорнишів було виявлено 7 видів грегарин, що належать до 3 родин: Actinocerphalidae, Gregarinidae та Stylocerphalidae. Видове різноманіття родини Stylocerphalidae є найвищим – 4 види. Грегарини *G. ovoidea*, *S. gigas*, *S. longicollis* та *S. oblongatus* вперше зареєстровані для нових видів господаря.

3. Гамонтам *S. oblongatus* притаманна значна мінливість. Коефіцієнт варіації мінливості досліджуваних гамонтів становив, у середньому, 32,4% для лінійних характеристик та 38,9% для їх співвідношень. Коефіцієнт варіації був найнижчим для загальної довжини гамонта (10,8%), дейтомерита (10,5%) та їх співвідношення (2%). Морфометричні характеристики та індекси дозволяють виділити два морфотипи та ще два морфопідтипи гамонтів грегарин цього виду. Кожна з цих груп характеризується специфічними особливостями форми та розміру, але в усіх випадках діаметр дейтомерита змінювався значно більше ніж його довжина.
4. Найбільшою мірою відмінності між гамонтами *S. oblongatus* зумовлені варіабельністю розташування клітинного ядра в дейтомериті, відстані від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини, а також ширини протомерита та ширини перегородки між протомеритом та дейтомеритом. Адаптаційне значення мінливості цих ознак неочевидне.
5. Щонайменше половина безхребетних хижаків-генералістів, які взяли участь в експерименті проявили щодо піщаних чорнишів хижацьку активність, однак не відомо, на скільки часто відбуваються їх зустрічі в умовах навколишнього середовища. Це питання вимагає подальших досліджень, насамперед доказів фактів хижацтва в природі.
6. Туруни *B. cephalotes*, *C. ambiguus* та *H. rufipes* здатні активно полювати на імаго *O. sabulosum* здійснюючи природний контроль популяцій цього фітофага в умовах агроценозів. В умовах степових цілинних ділянок, узлісь та полезахисних лісосмуг високі результати полювання на піщаних чорнишів показують *S. caesareus* та хижі клопи *R. personatus* і *R. iracundus*.

ВИСНОВКИ

1. Встановлено, що фітосапротрофний режим живлення (детритофагія) має обмежене значення в раціоні піщаних чорнишів (або принаймні його роль не значна) і не забезпечує повноцінного енергетичного балансу організму. Втім, не маючи доступу до води імаго *Opatrum sabulosum* щодоби втрачали в середньому 1,74 % маси тіла. Такий рівень зменшення маси сприяє збереженню популяції виду за несприятливих умов, в першу чергу під час тривалих літніх посух.
2. Дослідження кормових уподобань *O. sabulosum* показали, що імаго даного виду здатні житися листям 21 з 22 культурних і 16 з 33 дикорослих трав'янистих рослин, що були запропоновані в ході експерименту (95,5% та 48,5% від загальної кількості, відповідно). Імаго піщаного чорниша живилися представниками 4 родин, у той час як види з 6 інших родин не поїдалися. Важливо, що навіть в період зниження трофічної активності імагінальної стадії комах в другій половині літа трофічна активність *O. sabulosum* перебуває на достатньо високому рівні.
3. Виявлено особливості живлення *O. sabulosum*, згідно з якими піщаний чорниш здатен житися листям сільськогосподарських культур, але не надає їм очевидної переваги, порівняно з природною рослинністю, зокрема рудерантами. У спектрі кормових рослин *O. sabulosum* присутні дикорослі види з морфологічними та хімічними захисними ознаками, зокрема з опушеним листям і гірким молочним соком.
4. Встановлено, що піщаний чорниш здатен житися листям деревної та чагарникової рослинності. Максимальний метаболізм для цього нього забезпечує листя *Morus nigra*, *Ulmus laevis*, *Armeniaca vulgaris*, *Tilia cordata*, *Prunus cerasifera* і *Quercus robur*. Листяний опад цих видів в полезахисних лісосмугах та на узліссях може сприяти виживанню популяції *O. sabulosum* під час літніх посух.
5. З'ясовано, що на території Степового Подніпров'я в кишківнику імаго *O. sabulosum* мешкає грегарина *Stylocephalus oblongatus*. Середня

екстенсивність інвазії імаго становить – 7,37%. Максимальна зафіксована інтенсивність інвазії – 11 гамонтів. Для України цей вид апікомплексних зареєстровано вперше. На території степової зони України крім піщаного чорнища даний вид паразитує в травному тракті чорнишів *Asid lutosa*, *Oodescelis melas* та *Pimelia subglobosa*.

6. Встановлено, що гамонтам *S. oblongatus* притаманна значна мінливість. Коефіцієнт варіації мінливості їх гамонтів становить, у середньому, 32,4% для лінійних характеристик та 38,9% для їх індексів. Морфометричні характеристики та індекси дозволили виділити два морфотипи та ще два морфопідтипи гамонтів грегариин даного виду. Кожна з цих груп характеризується специфічними особливостями форми та розміру. Найбільшою мірою відмінності між гамонтами *S. oblongatus* зумовлені варіабельністю розташування клітинного ядра, відстані від заднього кінця дейтомерита до вісі його максимальної ширини, а також ширини протомерита та ширини перегородки між протомеритом та дейтомеритом.

7. Виявлено, що на території Степового Подніпров'я серед безхребетних хижаків-генералістів найвищі показники успішності полювання на імаго *O. sabulosum* характерні для турунів *Broscus cephalotes*, *Calathus ambiguus* та *Harpalus rufipes*. В лабораторних умовах високі показники полювання на піщаних чорнишів характерні також для стафіліна *Staphylinus caesareus* та хижих клопів *Reduvius personatus* і *Rhynocoris iracundus*, видів поширених в полезахисних лісосмугах і узліссях та степових цілинних ділянках, відповідно.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

- [1] Pânzaru RL, Firoiu D, Ionescu GH, Ciobanu A, Medelele DM, Pîrvu R. Organic Agriculture in the Context of 2030 Agenda Implementation in European Union Countries. *Sustain* 2023;15:1–31. <https://doi.org/10.3390/su151310582>.
- [2] Kowalska S. Natural law and the rights of nature – in search of more effective environmental protection. *Adam Mickiewicz Univ Law Rev* 2023;15:273–92. <https://doi.org/10.14746/ppuam.2023.15.13>.
- [3] Gamage A, Gangahagedara R, Gamage J, Jayasinghe N, Kodikara N, Suraweera P, et al. Role of organic farming for achieving sustainability in agriculture. *Farming Syst* 2023;1:100005. <https://doi.org/10.1016/J.FARSYS.2023.100005>.
- [4] Borghino N, Wissinger L, Erb KH, Le Mouël C, Nesme T. Organic farming expansion and food security: A review of foresight modeling studies. *Glob Food Sec* 2024;41:100765. <https://doi.org/10.1016/J.GFS.2024.100765>.
- [5] Yorkina N, Maslikova K, Kunah O, Zhukov O. Analysis of the spatial organization of *Vallonia pulchella* (Muller, 1774) ecological niche in Technosols (Nikopol manganese ore basin, Ukraine). *Ecol Montenegrina* 2018;17:29–45. <https://doi.org/10.37828/em.2018.17.5>.
- [6] Zhukov A, Gadorozhnaya G. Spatial heterogeneity of mechanical impedance of atypical chernozem: The ecological approach. *Ekol Bratislava* 2016;35:263–78. <https://doi.org/10.1515/eko-2016-0021>.
- [7] Zhukov O V., Kunah OM, Dubinina YY, Fedushko MP, Kotsun VI, Zhukova YO, et al. Tree canopy affects soil macrofauna spatial patterns on broad- And meso-scale levels in an Eastern European poplar-willow forest in the floodplain of the River Dnipro. *Folia Oecologica* 2019;46:101–14. <https://doi.org/10.2478/foecol-2019-0013>.
- [8] Nazimov S, Loza I, Kul'bachko Y, Didur O, Pakhomov O, Kryuchkova A, et al. Ecoservice Role of Earthworm (Lumbricidae) Casts in Grow of Soil

- Buffering Capacity of Remediated Lands Within Steppe Zone, Ukraine: Regional Case Studies from Three Continents. *Clim. Chang. Food Secur. Nat. Resour. Manag.*, Cham: Springer International Publishing; 2019, p. 247–262.
- [9] Zhukov O, Kunah O, Fedushko M, Babchenko A, Umerova A. Temporal Aspect of the Terrestrial Invertebrate Response to Moisture Dynamic in Technosols formed after Reclamation at a Post-Mining Site in Ukrainian Steppe Drylands. *Ekol Bratislava* 2021;40:178–88. <https://doi.org/10.2478/eko-2021-0020>.
- [10] Blöbaum A, Engel L, Beer K, Böcher M, Matthies E. Nature conservation versus climate protection: a basic conflict of goals regarding the acceptance of climate protection measures? *Front Psychol* 2023;14. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2023.1114677>.
- [11] Zoderer BM, Marsoner T, Tasser E. Protecting wilderness or rewilding? An ecoregion-based approach to identifying priority areas for the protection and restoration of natural processes for biodiversity conservation. *J Nat Conserv* 2024;81:126661. <https://doi.org/10.1016/J.JNC.2024.126661>.
- [12] Herrmann S, Dabbert S, Schwarz-Von Raumer HG. Threshold values for nature protection areas as indicators for bio-diversity—a regional evaluation of economic and ecological consequences. *Agric Ecosyst Environ* 2003;98:493–506. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00108-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00108-7).
- [13] Bär A, Löffler J. Ecological process indicators used for nature protection scenarios in agricultural landscapes of SW Norway. *Ecol Indic* 2007;7:396–411. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2006.04.001>.
- [14] Babí Almenar J, Elliot T, Rugani B, Philippe B, Navarrete Gutierrez T, Sonnemann G, et al. Nexus between nature-based solutions, ecosystem services and urban challenges. *Land Use Policy* 2021;100:104898. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2020.104898>.
- [15] Alcock I, White MP, Pahl S, Duarte-Davidson R, Fleming LE. Associations between pro-environmental behaviour and neighbourhood nature, nature visit frequency and nature appreciation: Evidence from a nationally representative

- survey in England. *Environ Int* 2020;136:105441. <https://doi.org/10.1016/J.ENVINT.2019.105441>.
- [16] Baker BP, Green TA, Loker AJ. Biological control and integrated pest management in organic and conventional systems. *Biol Control* 2020;140:104095. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCONTROL.2019.104095>.
- [17] Sabbahi R, Hock V, Azzaoui K, Saoiabi S, Hammouti B. A global perspective of entomopathogens as microbial biocontrol agents of insect pests. *J Agric Food Res* 2022;10:100376. <https://doi.org/10.1016/J.JAFR.2022.100376>.
- [18] Wegensteiner R, Wermelinger B, Herrmann M. Natural Enemies of Bark Beetles: Predators, Parasitoids, Pathogens, and Nematodes. *Bark Beetles Biol Ecol Nativ Invasive Species* 2015:247–304. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417156-5.00007-1>.
- [19] Muhie SH. Novel approaches and practices to sustainable agriculture. *J Agric Food Res* 2022;10:100446. <https://doi.org/10.1016/J.JAFR.2022.100446>.
- [20] Chernej L. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). Kyiv: Naukova dumka (in Russian); 2005.
- [21] Chernej L. Geographical distribution darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in Ukraine. *Bull Chmalhausen Inst Zool Natl Acad Sci Ukr* 2007;29.
- [22] Sumarokov O. Species diversity and the ecological and functional characteristic of beetles (Insecta: Coleoptera) of Dnipropetrovsk region (Ukraine). *Dnipro* (in Russian): 2023.
- [23] Reichardt A. Darkling beetles of the tribe Opatrini of the Palaearctic region. Moscow (in Russian): 1936.
- [24] Dolya M. Peculiarities of formation and regulation of the species composition of black borers (Tenebrionidae) in sunflower and maize crops in the forest-steppe of Ukraine. *Plant Prot Quar* 2019;10.
- [25] Chajka V. Ecological analysis of the current state and level of entomological biodiversity of herpetobiont insects in the agricultural landscapes of the forest-steppe of Ukraine. *Plant Prot Quar* 2012;21:102–10.

- [26] Kabanov VA. Biology of *Opatrum sabulosum* L. in the forest-steppe and steppe zones of the European part of the USSR. *Sci Reports High Sch Biol Sci* 1977;9:47–53.
- [27] Kabanov VA. On the trophic relations of field species of darkling beetles (Tenebrionidae). *Vestn Zool* 1981;4:82–85.
- [28] Dolin VG. The family of Darkling beetles – Tenebrionidae. In: VP V, editor. *Pests Agric. Crop. For. Plant.*, Kiev: Urozhaj (in Russian); 1975, p. 9–21.
- [29] Medvedev SI. Darkling beetles (Tenebrionidae). Moskow – Leningrad: Nauka (in Russian); 1968.
- [30] Minoranskij VA. Some features of the biology and behavior of *Opatrum sabulosum* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) in the North Caucasus. *Entomol Rev* 1978;57:37–47.
- [31] Fattorini S. Insect extinction by urbanization: A long term study in Rome. *Biol Conserv* 2011;144:370–375.
- [32] Lytvynov B, Yevtushenko M. Agricultural entomology. Higher edu. Kyiv (in Ukrainian): 2005.
- [33] Waseem M. Desert Beetles: a General Review 2023.
- [34] Leo P, Soldati F, Soldati L. A new species of the genus *Opatrum* Fabricius from south-eastern Corsica (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann Zool* 2011;61:277–280.
- [35] Fattorini S. The Tenebrionid beetles of Mt Vesuvius: species assemblages and biogeographic kinetics on an active volcano (Coleoptera: Tenebrionidae). *Conserv Habitat Invertebr* 2007;38:221–7. <https://doi.org/10.4081/fe.2006.8>.
- [36] Jia L, Guo-Dong R Y-ZY. Descriptions of eleven *Opatrini* pupae (Coleoptera, Tenebrionidae) from China. *Zookeys* 2013;291:83–105.
- [37] Barberis S. Actualisation des connaissances sur *Opatrum sabulosum* *sabulosum* (Linné, 1760) (Coleoptera Tenebrionidae) dans le Grand Sud-Ouest *Opatrum sabulosum sabulosum* (Linné, 1760). *Bull Soc Linn Bordeaux* 2019.
- [38] Kamiński MJ, Raś M, Steiner WE, Iwan D. Immature Stages of Beetles

- Representing the “Opatrinoid” Clade (Coleoptera: Tenebrionidae): An Overview of Current Knowledge of the Pupal Morphology. *Ann Zool* 2018;68:825–36. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2018.68.4.006>.
- [39] Kamiński MJ, Lumen R, Kanda K, Iwan D, Johnston MA, Kergoat GJ, et al. Reevaluation of Blapimorpha and Opatrinae: addressing a major phylogeny-classification gap in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae). *Syst Entomol* 2021;46:140–56. <https://doi.org/10.1111/syen.12453>.
- [40] Kamiński MJ, Lumen R, Kanda K, Smith AD. Phylogenetic status of some unique species representing Blapstinina Mulsant & Rey (Tenebrionidae: Blaptinae: Opatrini), and implications for continued study of the subtribe. *Zootaxa* 2022;5093:519–32. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5000.5.2>.
- [41] Iwan D, Kamiński MJ. Toward a natural classification of opatrine darkling beetles: comparative study of female terminalia. *Zoomorphology* 2016;135:453–85. <https://doi.org/10.1007/s00435-016-0328-5>.
- [42] Lumen R, Kanda K, Iwan D, Smith AD, Kaminski MJ. Molecular insights into the phylogeny of Blapstinina (Coleoptera: Tenebrionidae: Opatrini). *Syst Entomol* 2020;45:337–48. <https://doi.org/10.1111/syen.12398>.
- [43] Kamiński MJ, Rork AM, Drake ME, Replogle CR, Lumen R, Wirth CC, et al. Dissonomini Medvedev, 1968: the Eighth Tribe of the Subfamily Blaptinae (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann Zool* 2024;74:149–56. <https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2024.74.1.009>.
- [44] Bouchard P, Bousquet Y, Aalbu RL, Alonso-Zarazaga MA, Merkl O, Davies AE. Review of genus-group names in the family tenebrionidae (Insecta, Coleoptera). *Zookeys* 2021;2021:1–633. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1050.64217>.
- [45] Nabozhenko M, Kirejtshuk A. The oldest opatrine terrestrial darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae: Tenebrioninae) from the Paleocene of Menat (France). *PalZ* 2017;91:307–13. <https://doi.org/10.1007/s12542-017-0368-2>.
- [46] Kirejtshuk AG, Nabozhenko MV, Nel A. New genus and species of the tribe Opatrini (Coleoptera, Tenebrionidae, Tenebrioninae) from the lowermost

- Eocene amber of Paris Basin. Proc Zool Inst RAS 2010;314:191–6. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2010.314.2.191>.
- [47] Budakova VS, Yorkina N V., Telyuk PM, Umerova AK, Kunakh OM, Zhukov O V. Impact of recreational transformation of soil physical properties on micromolluscs in an urban park. Biosyst Divers 2021;29:78–87. <https://doi.org/10.15421/012111>.
- [48] Yorkina N V., Podorozhniy SM, Velcheva LG, Honcharenko Y V., Zhukov O V. Applying plant disturbance indicators to reveal the hemeroby of soil macrofauna species. Biosyst Divers 2020;28:181–94. <https://doi.org/10.15421/012024>.
- [49] Zhukov O V., Kovalenko D V., Kramarenko SS, Kramarenko AS. Analysis of the spatial distribution of the ecological niche of the land snail *Brephulopsis cylindrica* (Stylommatophora, Enidae) in technosols. Biosyst Divers 2019;27:62–8. <https://doi.org/10.15421/011910>.
- [50] Mas-Peinado P, García-París M, Ruiz JL, Buckley D. The Strait of Gibraltar is an ineffective palaeogeographic barrier for some flightless darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Pimelia). Zool J Linn Soc 2022;195:1147–80. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab088>.
- [51] Abdurahmanov GM, Nabozhenko MV. The Identification Keys and the Catalog of Darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the South Caucasus and the European Part of Russia. Moscow: KMK Scientific Press LTD; 2011.
- [52] Grozea I, Costea MA, Horgoş H, Carabet A, Virteiu AM, Molnar L, et al. Interspecific connections between invertebrates present in maize grown in monoculture. Res J Agric Sci 2021;51:61–8.
- [53] Laçeş A.S., Misja K. Views and findings on the coleopteron: fauna of northern Albania (a taxonomic, ecologic and bio-geographic perspective). J Environ Res Dev 2012;3:397–405.
- [54] Fattorini S. Spatial variations in rarity in the Aegean tenebrionid beetles (Coleoptera, Tenebrionidae). Fragm Entomol 2006;38:227–49.

- [55] Fattorini S. Use of insect rarity for biotope prioritisation: the tenebrionid beetles of the Central Apennines (Italy). *J Insect Conserv* Vol 2010;14:367–378.
- [56] Fattorini S. Variation in zoogeographical composition along an elevational gradient: the tenebrionid beetles of Latium (Central Italy). *Entomologia* 2013:e6. <https://doi.org/10.4081/entomologia.2013.e6>.
- [57] Cepeda-Pizarro J, Pizarro-Araya J, V´asquez H. Variation in the abundance of Arthropoda from a latitudinal transect in the transitional coastal desert of Chile, with emphasis on the epigean tenebrionids. *Rev Chil Hist* 2005;78:651–663.
- [58] Ferrer J., Holston K. Notes on the “Borrowed” Specimens and Names for Charles de Geer’s Darkling Beetles (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann Zool* 2011;61:241–57.
- [59] Franc V. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Slovakian fauna and their ecosozological value. *Matthias Belivs Univ Proc* 2008:61–7.
- [60] Mordkovich VG, Lyubechanskii II. Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) and Zoodiagnostics of Ecological Succession on Technogenic Catenas of Brown Coal Dumps in the KAFEC area (Krasnoyarsk Krai). *Biol Bull* 2019;46:500–9. <https://doi.org/10.1134/S106235901905008X>.
- [61] Mordkovich VG. Darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the steppe catenae. *Proc Russ Entomol Soc* 2006;77:235–240.
- [62] Korkmaz D, Gök A. Contributions to the knowledge of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of Mount Davraz (Isparta): Along with ecological and zoogeographical notes. *J Entomol Res Soc* 2018;20:79–90.
- [63] Bunalski M, Ghahari H. Contribution to the study of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from Golestan Province, Northern Iran *Materiały do poznania czarnuchowatych (Coleoptera: Tenebrionidae) prowincji Golestan w północnym Iranie n.d.*;36:25–31.
- [64] Tanyeri R, Üzüm A, Tezcan S, Keskin B. Notes on Pitfall Trap Collected Tenebrionidae (Coleoptera) Species in Organic Vineyard and Orchards of

- Kemalpaşa (İzmir) Province of Western Turkey. *Mun Ent Zool* 2010;5:917–9.
- [65] Nabozhenko M. Taxonomic notes on the genus *Opatrum fabricius*, 1775 (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae) of the Caucasus and Ciscaucasia with a key to species. *Bull Dagestan Sci Cent* 2022;1775. <https://doi.org/10.31029/vestdnc86/1>.
- [66] Nagumanova N. Spatial diversity of mesofauna of the steppe Trans-Ural region. *Vestn OGU* 2005:33–8.
- [67] Kolombar TM, Maslova DV. Current state of wheat insects entomofauna in Dnepropetrovsk, Zaporizhia and Poltava regions. *Ecol Noospherology* 2020;31:29–37. <https://doi.org/10.15421/032005>.
- [68] Minoransky V. Dependence of *Opatrum sabulosum* abundance and damage on hydrothermal conditions. *Vestn Zool* 1973:53–8.
- [69] Kabanov VA, Sedin IF. Field species Biology of darkling beetles in the European part of the USSR. *Invertebrate Fauna and Ecology of the Forest-Steppe Zone*. *Sci Pap Kursk Pedagog Inst* 1981;210:86–93.
- [70] Carpaneto GM, Fattorini S. Spatial and seasonal organisation of a darkling beetle (Coleoptera, Tenebrionidae) community inhabiting a Mediterranean coastal dune system. *Ital J Zool* 2001;68:207–14.
- [71] Tălmăciu M, Tălmăciu N, Diaconu A, Irimia A. Contribution on Knowing the Structure, Dynamics and Abundance of Coleoptera (Coleoptera) Species in Apple-Trees Plantations. *Coleopt Species Apple-Trees* 2006:33–9.
- [72] Herea M, Tălmăciu M, Tălmăciu N. Contributions to the knowledge of the coleopteran entomofauna in the apple fruit tree orchards among the most important insect families belonging to both the useful and includes species spread around the globe. *Lucr Științifice Ser Horticult* 2018;61:129–36.
- [73] Knor IB. Life cycles of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Tuva. *Sov J Ecol* 1975;6:458–461.
- [74] Allsopp P. The biology of false wireworms and their adults (soil-inhabiting Tenebrionidae) (Coleoptera): a review. *Bull Entomol Res* 1980;70:343–79.

- [75] Mordkovič V. Stepnye ekosistemy. Novosibirsk: Academic Publishing House “Geo” (in Russian); 2014.
- [76] Bournier A. Grape Insects. *Annu Rev Entomol* 1977;22:355–76. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.22.010177.002035>.
- [77] Fattorini S, Lo Monaco R, Di Giulio A, Ulrich W. Climatic correlates of body size in European tenebrionid beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). *Org Divers Evol* 2014;14:215–24. <https://doi.org/10.1007/s13127-013-0164-0>.
- [78] Bartholomew A, El Moghrabi J. Seasonal preference of darkling beetles (Tenebrionidae) for shrub vegetation due to high temperatures, not predation or food availability. *J Arid Environ* 2018;156:34–40. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.04.008>.
- [79] Lillig M, Pavlíček T. The darkling beetles of the Sinai Peninsula. 2003. <https://doi.org/10.1201/9781003255901>.
- [80] Henschel JR, Wassenaar TD. Tenebrionid Beetle Diversity Increases with Aridity Across the Namib Desert. *J Namibia Sci Soc* 2022;69:65–71.
- [81] Zhukov O. Ecomorphic analysis of soil animal consortia. Dnipro: (in Ukrainian); 2009.
- [82] Fattorini S. The Role of Vegetation in Elevational Diversity Patterns of Tenebrionid Beetles in Central Italy. *Diversity* 2024;16. <https://doi.org/10.3390/d16020110>.
- [83] Fattorini S, Bergamaschi D, Mantoni C, Acosta ATR, Giulio A Di. Niche partitioning in tenebrionid species (Coleoptera: Tenebrionidae) inhabiting Mediterranean coastal dunes. *Eur J Entomol* 2016;113:462–8. <https://doi.org/10.14411/eje.2016.060>.
- [84] Byk A. Wpływ sposobu przygotowania gleby na zgrupowania chrząszczy (Coleoptera) występujące na uprawach leśnych założonych na gruntach porolnych. *Sylwan* 2011;155:622–32.
- [85] Langraf V, Petrovičová K, David S, Brygadyrenko V. Comparison of spatial dispersion of epigeic fauna between alluvial forests in an agrarian and Dunajské luhy protected landscape area, southern Slovakia. *Cent Eur For J*

- 2024;70:3–10. <https://doi.org/10.2478/forj-2023-0018>.
- [86] López H, Hervías-Parejo S, Morales E, De La Cruz S, Nogales M. Interpopulation plasticity in a darkling beetle life-history along a whole oceanic island altitudinal gradient. *Insects* 2021;12. <https://doi.org/10.3390/insects12121137>.
- [87] Nazimov S, Pahomov A. Ecological features of the distribution of *Opatrum sabulosum* in the territory of Steppe Dnieper. *Bull Dnipropetr State Agrar Econ Univ Biol Sci* 2015;2:98–101.
- [88] Perezhogin YV, Yerokhin NG, Tarasov MS, Tanat D. Endemic species of the genus *Oxytropis* Republic of Kazakhstan. *KMPI Zharshysy* 2019:37–41.
- [89] Parmenter RR, Macmahon JA. Factors influencing the distribution and abundance of ground-dwelling beetles (Coleoptera) in a shrub-steppe ecosystem: The role of shrub architecture. *Pedobiology* 1984;26:21–34.
- [90] Tobisch C, Rojas-Botero S, Uhler J, Müller J, Kollmann J, Moning C, et al. Plant species composition and local habitat conditions as primary determinants of terrestrial arthropod assemblages. *Oecologia* 2023;201:813–25. <https://doi.org/10.1007/s00442-023-05345-6>.
- [91] Bartholomew A, Hafezi SA, Karimi S. Effects of habitat complexity on the abundance, species richness and size of darkling beetles (Tenebrionidae) in artificial vegetation. *J Arid Environ* 2016;129:35–41. <https://doi.org/10.1016/J.JARIDENV.2016.02.004>.
- [92] Puchkov O, Markina T, Skavysh M. Preliminary review of herpetobiont beetles (Coleoptera) of park plantations in Kharkov (Ukraine). *Ukr J Entomol* 2016;1–2:69–76.
- [93] Komaromi N. Darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of urban cenoses of Kharkov city. *Nat Sci Educ Curr State Dev Prospect* 2019:5–24.
- [94] Străistaru EI-, Buşmachiu G, Bivol A, Chiriac I, Andoni C. Research on insect pests of sugar beet culture. *Curr Asp Prospect Ecol Genofond Prot* 2020:147–8.
- [95] Papers S, Issn P, Issn C, Issn O, Talmaciu M, Talmaciu N, et al. Research on

- the entomofauna structure of coleopters from apple tree plantations according to the growing area and in the context of climate change. *Sci Pap Ser B, Horticulture* 2020;LXIV:417–23.
- [96] Batschynskaja JA, Komisova TE, Lykova IO. Peculiarities of the development and seasonal dynamics of the activity of epigeal beetles of the Polyphaga suborder (Coleoptera) in fields of winter wheat in the conditions of Southern Ukraine. *Biosyst Divers* 2020;28:243–9. <https://doi.org/10.15421/012032>.
- [97] Urchenko E. Structural changes of the phytophagous complex in current ampelocenosis in Western Ciscaucasia. *Bull Dagestan Sci Cent* 2012.
- [98] Papers S, Agronomy SA, Cd-rom I, Online I, Perju I, Ciu LMA, et al. Contributions to the knowledge of coleopteran species existing in some walnut orchards. *Sci Pap Ser A Agron* 2021;LXIV:411–6.
- [99] Tezkan S. Distribution of darkling beetles in agricultural lands of Western Turkey (Izmir). *Turk Entomol* 2000. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3609807>.
- [100] Bacal S. Contributions to the knowledge of the beetle fauna from *Brassica napus oleifera* L. crops in the Republic of Moldova. *Marisia* 2012:51–4.
- [101] Trotuș E. Researches regarding the knowledge and control of specific pests from sunflower crops, under the center of Moldova conditions. *Rom J Plant Prot* 2015;VIII:36–46.
- [102] Demenko V. The phytosanitary status of sunflower crops in the north-eastern forest-steppe of Ukraine. *Plant Prot Quar* 2019;4:3–7. <https://doi.org/10.35562/alyoda.324>.
- [103] Antonie I, Pavel P, Tănase M, Sand C. The Indicators of the Soils and Their Importance upon the Entomologic Fauna in the. *Bull Univ Agric Sci Vet Med Cluj-Napoca Agric* 2012;69:177–82. <https://doi.org/10.15835/buasvmcn-agr:8747>.
- [104] Costea G, Roșca I, Ciochia V, Mărgărit G. Useful and Harmful Mobile Fauna Structure of Maize Crop From Study Area in 2007. *Sci Pap UASVM Bucharest, Ser A* 2011;LIV:367–73.
- [105] Popovici M, Tălmăciu M, Coleoptera H, The H. Comparative research on the

- structure and abundance of biodiversity entomofauna in some rape cultures in 2011 in the rapeseed culture in farm S.C. *Lucr Științifice, Ser Agron* 2013;56:5–8.
- [106] Pustai, Petru Mihai; Oltean, Ion; Florian, Vasile; Florian T. Assessment of Soil Entomofauna in Forage Legumes Crops with Supply Units Traps in the Area Riciu, Mures county 2016. *ProEnvironment/ProMediu* 2016.
- [107] Mocanu I, Tălmăciu M, Tălmăciu N, Herea M. Observation on the Entomofauna Biodiversity in Some Crops. *Curr Trends Nat Sci Vol* 2016;5:28–33.
- [108] Tălmăciu M, Mocanu I, Tălmăciu N. Observation on the structure, dynamics and abundance of species of beetles (Insecta - Coleoptera) of the wheat crop. *Curr Trends Nat Sci* 2017;6:197–204.
- [109] Halimov F. Seasonal dynamics of dominant species of soil predators (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) in agrolandscapes and their potential gluttony. *Trav Du Museum Natl d’Histoire Nat Grigore Antipa* 2020;63:175–87. <https://doi.org/10.3897/travaux.63.e54116>.
- [110] Kosewska A, Nijak K, Nietupski M, Kędzior R, Ludwiczak E. Effect of Plant Protection on Assemblages of Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Sugar Beet Crops in Four-Year Rotation. *Acta Zool Acad Sci Hungaricae* 2020;66:49–68. <https://doi.org/10.17109/AZH.66.SUPPL.49.2020>.
- [111] Cavaliere F, Brandmayr P, Giglio A. DNA damage in haemocytes of *Harpalus (Pseudophonus) rufipes* (De Geer, 1774) (Coleoptera, Carabidae) as an indicator of sublethal effects of exposure to herbicides. *Ecol Indic* 2019;98:88–91. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2018.10.055>.
- [112] Zaka SM, Iqbal N, Saeed Q, Akrem A, Batool M, Khan AA, et al. Toxic effects of some insecticides, herbicides, and plant essential oils against *Tribolium confusum* Jacquelin du val (Insecta: Coleoptera: Tenebrionidae). *Saudi J Biol Sci* 2019;26:1767–71. <https://doi.org/10.1016/J.SJBS.2018.05.012>.
- [113] Furihata S, Kasai A, Hidaka K, Ikegami M, Ohnishi H, Goka K. Ecological risks of insecticide contamination in water and sediment around off-farm

- irrigated rice paddy fields. *Environ Pollut* 2019;251:628–38. <https://doi.org/10.1016/J.ENVPOL.2019.05.009>.
- [114] Naccarato A, Tassone A, Cavaliere F, Elliani R, Pirrone N, Sprovieri F, et al. Agrochemical treatments as a source of heavy metals and rare earth elements in agricultural soils and bioaccumulation in ground beetles. *Sci Total Environ* 2020;749:141438. <https://doi.org/10.1016/J.SCITOTENV.2020.141438>.
- [115] Zafeiriadis S, Sakka MK, Athanassiou CG. Efficacy of contact insecticides for the control of the lesser mealworm, *Alphitobius diaperinus* (Panzer) (Coleoptera: Tenebrionidae). *J Stored Prod Res* 2021;92:101817. <https://doi.org/10.1016/J.JSPR.2021.101817>.
- [116] Pascual N, Marco MP, Bellés X. Azadirachtin induced imaginal moult deficiencies in *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae). *J Stored Prod Res* 1990;26:53–7. [https://doi.org/10.1016/0022-474X\(90\)90037-S](https://doi.org/10.1016/0022-474X(90)90037-S).
- [117] Agrafioti P, Athanassiou CG. Insecticidal effect of contact insecticides against stored product beetle populations with different susceptibility to phosphine. *J Stored Prod Res* 2018;79:9–15. <https://doi.org/10.1016/J.JSPR.2018.06.002>.
- [118] Chen YH, Cohen ZP, Bueno EM, Christensen BM, Schoville SD. Rapid evolution of insecticide resistance in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *Curr Opin Insect Sci* 2023;55:101000. <https://doi.org/10.1016/J.COIS.2022.101000>.
- [119] Miller, R.W., Redfern RE. Feed additives for control of lesser mealworm (Coleoptera: Tenebrionidae) in poultry broiler houses. *J Econ Entomol* 1988;81:1137–1139.
- [120] Rogers LE, Woodley NE, Sheldon JK, Beedlow PA. Diets of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) within a shrub-steppe ecosystem. *Ann Entomol Soc Am* 1988;81:782–791.
- [121] Kolombar TM. Hardware – wheat pests as elements of the species consortium. *Ecol Noospherology* 2019;30:106–12. <https://doi.org/10.15421/031918>.
- [122] Soldati F. Rehabilitation of *Corticeus nocivus* (Wollaston, 1862), a species not synonym with *C. pini* (Panzer, 1799), appearing strictly endemic to the

Canary Islands 2021.

- [123] Gencal T, Sarikaya O. Predatory species of Scolytinae in Bursa province of Turkey. *Int J Biol Chem* 2023;16. <https://doi.org/10.26577/ijbch.2023.v16.i1.03>.
- [124] Zhukov O V., Kunah ON, Novikova VA. The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr. *Biosyst Divers* 2016;24. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/011604>.
- [125] Nikolova I, Georgieva N. Ecological method for pest management at early stages of forage pea and vetch development. *Bulg J Agric Sci* 2016;22:53–8.
- [126] De Los Santos A, Montes C, Ramírez L. Life histories of some darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in two Mediterranean ecosystems in the lower Guadalquivir (southwest, Spain). *Environ Entomol* 1988;17:799–814.
- [127] Zymarioieva A, Zhukov O, Fedoniuk T, Pinkina T, Hurelia V. The relationship between landscape diversity and crops productivity: Landscape scale study. *J Landsc Ecol Republic* 2021;14:39–58. <https://doi.org/10.2478/jlecol-2021-0003>.
- [128] Valero-Jiménez CA, Wieggers H, Zwaan BJ, Koenraadt CJM, van Kan JAL. Genes involved in virulence of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *J Invertebr Pathol* 2016;133:41–9. <https://doi.org/10.1016/J.JIP.2015.11.011>.
- [129] Geden CJ, Arends JJ, Rutz DA, Steinkraus DC. Laboratory Evaluation of *Beauveria bassiana* (Moniliales: Moniliaceae) against the Lesser Mealworm, *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae), in Poultry Litter, Soil, and a Pupal Trap. *Biol Control* 1998;13:71–7. <https://doi.org/10.1006/BCON.1998.0647>.
- [130] Ortiz-Urquiza A, Keyhani NO. Molecular Genetics of *Beauveria bassiana* Infection of Insects. *Adv Genet* 2016;94:165–249. <https://doi.org/10.1016/BS.ADGEN.2015.11.003>.
- [131] Golemansky V. Checklist of gregarines (Apicomplexa: Eugregarinorida and Neogregarinorida) from Bulgaria. *Acta Zool Bulg* 2015;67:149–57.

- [132] Geus A. Sporentierchen Sporozoa, Die Gregarinida: Die Tierwelt Deutschlands. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag (in German); 1969.
- [133] Desportes I, Schrével J. The Gregarines. The Early Branching Apicomplexa. Leiden, Boston: Brill.; 2013. <https://doi.org/10.1163/9789004256057>.
- [134] Clopton R. The Gregarines: A generic level review. *Illus Guid to Protozoa* 2002;205–88.
- [135] Kobeza PA, Pakhomov AE. Gregarines of Numerous of Carabid Beetles Fauna Species in the Central Part of Ukraine'S Steppe Zone. *World Med Biol* 2019;15:210. <https://doi.org/10.26724/2079-8334-2019-1-67-210>.
- [136] Sienkiewicz P, Lipa JJ. *Clitellocephalus ophoni* (Tuzet et Ormieres, 1956) (Apicomplexa: Eugregarinida: Gregarinidae) recorded in Poland on strawberry seed beetle *Harpalus* (*Ophonus*) *rufipes* (De Geer, 1774) (Coleoptera: Carabidae). *Biol Lett* 2009;46:43–50. <https://doi.org/10.2478/v10120-009-0013-1>.
- [137] Barber A, Friedrichs J, Müller C. Gregarines impact consumption and development but not glucosinolate metabolism in the mustard leaf beetle. *Front Physiol* 2024;15:1–12. <https://doi.org/10.3389/fphys.2024.1394576>.
- [138] Wolz M, Rueckert S, Müller C. Fluctuating Starvation Conditions Modify Host-Symbiont Relationship Between a Leaf Beetle and Its Newly Identified Gregarine Species. *Front Ecol Evol* 2022;10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.850161>.
- [139] Wolz M, Schrader A, Whitelaw E, Müller C. Gregarines modulate insect responses to sublethal insecticide residues. *Oecologia* 2022;198:255–65. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-05086-4>.
- [140] Sengupta T, Bandyopadhyay PK. Two new endoparasitic cephaline or septate gregarines (Apicomplexa: Protozoa) from paddy pests of Murshidabad districts, West Bengal, India. *Zoos' Print J* 2007;22:2524–6. <https://doi.org/10.11609/jott.zpj.1514.2524-6>.
- [141] Clopton R. Synoptic revision of *blabericola* (Apicomplexa: Eugregarinida: Blabericolidae) parasitizing blaberid cockroaches (Dictyoptera: Blaberidae),

- with comments on delineating gregarine species boundaries. *J Parasitol* 2012;98:572–83. <https://doi.org/10.1645/GE-3000.1>.
- [142] Devetak D, Novak T. Gregarines (Apicomplexa: Eugregarinorida) Parasitizing the Cave Cricket *Troglophilus* (Orthoptera: Raphidophoridae) in the Slovenian Karst. *Acta Carsologica* 2021;50:317–28. <https://doi.org/10.3986/ac.v50i2-3.9305>.
- [143] Ovcharenko M, Codreanu-bălcescu D, Grabowski M. Gregarines (Apicomplexa) and microsporidians (Microsporida) of native and invasive gammarids (Amphipoda, Gammaroidea), occurring in Poland. *Wiadomości Parazytologii* 2009;55:237–47.
- [144] Rueckert S, Glasinovich N, Diez ME, Cremonte F, Vázquez N. Morphology and molecular systematic of marine gregarines (Apicomplexa) from Southwestern Atlantic spionid polychaetes. *J Invertebr Pathol* 2018;159:49–60. <https://doi.org/10.1016/J.JIP.2018.10.010>.
- [145] Clopton RE, States C, Clopton DT. *Gregarina lutescens* n. sp. Infecting the Harlequin Ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *J Parasitol* 2024;110:66–78. <https://doi.org/10.1645/23-107>.
- [146] Clopton AR, Cook TJ, Cook JL, Clopton REC, Cook TJC. *Trichurispora wellgundis* n. g., n. sp. (Apicomplexa: Eugregarinida: Hirmocystidae) Parasitizing Adult Water Scavenger Beetles, *Tropisternus collaris* (Coleoptera: Hydrophilidae) in the Texas Big Thicket. *Comp Parasitol* 2008;75:82–91.
- [147] Devetak D, Mihelak K, Kos I. Gregarines (Apicomplexa: Eugregarinida) of Chilopoda and Diplopoda in Slovenia. *Acta Zool Bulg* 2019;71:121–8.
- [148] Harry OG. Gregarines: Their effect on the growth of the desert locust (*Schizogregarina*). *Nature* 1970;225:964–966.
- [149] Zuk M. The effects of gregarine parasites on longevity, weight loss, fecundity and developmental time in the field crickets *Gryllus veletis* and *G. pennsylvanicus*. *Ecol Entomol* 1987;12:349–354.
- [150] Zuk M. The effects of gregarine parasites, body size, and time of day on spermatophore production and sexual selection in field crickets. *Behav Ecol*

Sociobiol 1987;21:65–72.

- [151] Clopton R, Cook TJ, Cook JL. Revision of *Geneiorhynchus* (Apicomplexa: Eugregarinida: Actinocephalidae: Acanthosporinae) with Recognition of Four New Species of *Geneiorhynchus* and Description of *Geneiorhynchus manifestus* n. sp. Parasitizing Naiads of the Green Darner, *Anax junius* (Odo. Comp Parasitol 2007;74:273–85. <https://doi.org/10.1654/4286.1>.
- [152] Canales-Lazcano J, Contreras-Gardu J. Fitness-related attributes and gregarine burden in a nonterritorial damselfly *Enallagma praevarum* Hagen (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 2005;34:123–130.
- [153] Locklin JL, Vodopich DS. Patterns of gregarine parasitism in dragonflies: Host, habitat, and seasonality. Parasitol Res 2010;107:75–87.
- [154] Clopton R. Two new species of *Xiphocephalus* in *Eleodes tricostata* and *Eleodes fusiformis* (Coleoptera: Tenebrionidae: Eleodini) from the sandhills of western Nebraska. J Parasitol 2006;92:569–77. <https://doi.org/10.1645/GE-742R.1>.
- [155] Nazimov S. Gregarines of mass species of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Ukraine. Ecol Montenegrina 2024;73:26–38. <https://doi.org/10.37828/em.2024.73.3>.
- [156] Sienkiewicz P, Lipa JJ. Gregarina *Vizri Lipa*, 1968 (Apicomplexa: Eugregarinida) Recorded in Poland in an Expansive Plant Pest the Cereal Ground Beetle *Zabrus Tenebrioides* (Goeze) (Coleoptera: Carabidae). J Plant Prot Res 2008;48:189–93. <https://doi.org/10.2478/v10045-008-0022-9>.
- [157] Clopton R. *Stylocephalus occidentalis* n. sp. (Apicomplexa: Eugregarinida: Stylocephalidae) from *Trimytis pruinosa* (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Nebraska Sandhills. J Parasitol 2000;86:560–5. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2000\)086\[0560:sonsae\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2000)086[0560:sonsae]2.0.co;2).
- [158] Yıldırım H, Tosun O, Bekircan Ç. *Ophryocystis sitonae* sp. nov., (Neogregarinida: Ophryocystidae) parasitizing *Sitona humeralis* Stephens, 1831 (Coleoptera: Curculionidae). Microb Pathog 2022;162:105305. <https://doi.org/10.1016/J.MICPATH.2021.105305>.

- [159] Nitsche F, Carduck S, von Ameln J, Mach N, Dorador C, Predel R, et al. Gregarines from darkling beetles of the Atacama Desert, *Atacamagregarina paposa* gen. et sp. nov. from *Scotobius* and *Xiphoccephalus ovatus* sp. nov. from *Psectrascelis* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Eur J Protistol* 2023;90:1–11. <https://doi.org/10.1016/j.ejop.2023.126008>.
- [160] Koppenhöfer AM, Luiza Sousa A. Long-term suppression of turfgrass insect pests with native persistent entomopathogenic nematodes. *J Invertebr Pathol* 2024;204:108123. <https://doi.org/10.1016/J.JIP.2024.108123>.
- [161] Manochaya S, Udikeri S, Srinath BS, Sairam M, Bandlamori S V., Ramakrishna K. In vivo culturing of entomopathogenic nematodes for biological control of insect pests: A review. *J Nat Pestic Res* 2022;1:100005. <https://doi.org/10.1016/J.NAPERRE.2022.100005>.
- [162] Půža V, Mráček Z. Seasonal dynamics of entomopathogenic nematodes of the genera *Steinernema* and *Heterorhabditis* as a response to abiotic factors and abundance of insect hosts. *J Invertebr Pathol* 2005;89:116–22. <https://doi.org/10.1016/J.JIP.2005.04.001>.
- [163] Suci Rahayu D, Wiryadiputra S. Diversity of Arthropods and Parasitic Nematodes Population in Intercropping Patterns of Robusta Coffee. *Pelita Perkeb (a Coffee Cocoa Res Journal)* 2019;35:33–41. <https://doi.org/10.22302/iccri.jur.pelitaperkebunan.v35i1.348>.
- [164] Půža V, Mráček Z. Mixed infection of *Galleria mellonella* with two entomopathogenic nematode (Nematoda: Rhabditida) species: *Steinernema* affine benefits from the presence of *Steinernema kraussei*. *J Invertebr Pathol* 2009;102:40–3. <https://doi.org/10.1016/J.JIP.2009.06.005>.
- [165] Stock SP. Partners in crime: symbiont-assisted resource acquisition in *Steinernema* entomopathogenic nematodes. *Curr Opin Insect Sci* 2019;32:22–7. <https://doi.org/10.1016/J.COIS.2018.10.006>.
- [166] Ramos-Rodríguez O, Campbell JF, Ramaswamy SB. Pathogenicity of three species of entomopathogenic nematodes to some major stored-product insect pests. *J Stored Prod Res* 2006;42:241–52.

<https://doi.org/10.1016/J.JSPR.2004.08.004>.

- [167] Poopat P, Maneerat T. Prey preference and predation efficacy of *Sycanus collaris* (F.) (Hemiptera: Reduviidae) on *Tenebrio molitor* (L.) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Khon Kaen Univ J (Graduate Stud)* 2021;49:1047–58. <https://doi.org/10.14456/kaj.2021.93>.
- [168] Pollock DA, Lavigne RJ. Records of Coleoptera as Prey of Robber Flies (Diptera: Asilidae) in Eastern New Mexico and West Texas. *Proc Entomol Soc Washingt* 2019;121:81–102. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.121.1.81>.
- [169] Anjos D V., Tena A, Viana-Junior AB, Carvalho RL, Torezan-Silingardi H, Del-Claro K, et al. The effects of ants on pest control: a meta-analysis. *Proc R Soc B Biol Sci* 2022;289. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1316>.
- [170] Kheirodin A, Simmons AM, Legaspi JC, Grabarczyk EE, Toews MD, Roberts PM, et al. Can generalist predators control *bemisia tabaci*? *Insects* 2020;11:1–22. <https://doi.org/10.3390/insects11110823>.
- [171] Van Lenteren JC, Bueno VHP, Santos-Silva M, Montes FC, Cusumano A, Fatouros NE. The mirid predator *Macrolophus basicornis* smells and avoids eggs of *Tuta absoluta* parasitized by *Trichogramma pretiosum* 2023:1–17.
- [172] Rocha FH, Infante F, Castillo A, Ibarra-Nuñez G, Goldarazena A, Funderburk JE, et al. Natural enemies of the frankliniella complex species (Thysanoptera: Thripidae) in Ataulfo Mango agroecosystems. *J Insect Sci* 2015;15. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev096>.
- [173] Leman A, Ingegno BL, Tavella L, Janssen A, Messelink GJ. The omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus*, a good candidate for the control of both greenhouse whitefly and poinsettia thrips on gerbera plants. *Insect Sci* 2020;27:510–8. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12655>.
- [174] Meinke LJ, Souza D, Siegfried BD. The use of insecticides to manage the western corn rootworm, *diabrotica virgifera virgifera*, leconte: History, field-evolved resistance, and associated mechanisms. *Insects* 2021;12:1–22. <https://doi.org/10.3390/insects12020112>.
- [175] Snyder WE. Give predators a complement: Conserving natural enemy

- biodiversity to improve biocontrol. *Biol Control* 2019;135:73–82. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.04.017>.
- [176] Echegaray ER, Cloyd RA. Life history characteristics of the Rove Beetle, *Dalotia coriaria* (Coleoptera: Staphylinidae) under laboratory conditions. *J Kansas Entomol Soc* 2013;86:145–54. <https://doi.org/10.2317/JKES120927.1>.
- [177] Saleem M, Hussain D, Anwar H, Saleem M, Ghouse G, Abbas M. Predation efficacy of *Menochilus sexmaculatus* Fabricius (Coleoptera: Coccinellidae) against *Macrosiphum rosae* under laboratory conditions. *J Entomol Zool Stud* 2014;2:160–3.
- [178] Tun KM, Clavijo McCormick A, Jones T, Minor M. The potential of harlequin ladybird beetle *Harmonia axyridis* as a predator of the giant willow aphid *Tuberolachnus salignus*: voracity, life history and prey preference. *BioControl* 2020;65:313–21. <https://doi.org/10.1007/s10526-020-10010-5>.
- [179] Gómez-Marco F, Gebiola M, Simmons GS, Stouthamer R. Native, naturalized and commercial predators evaluated for use against *Diaphorina citri*. *Crop Prot* 2022;155:105907. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.105907>.
- [180] Zhang NX, van Wieringen D, Messelink GJ, Janssen A. Herbivores avoid host plants previously exposed to their omnivorous predator *Macrolophus pygmaeus*. *J Pest Sci (2004)* 2019;92:737–45. <https://doi.org/10.1007/s10340-018-1036-3>.
- [181] Park J, Munir Mostafiz M, Hwang HS, Jung DO, Lee KY. Comparison of the predation capacities of two soil-dwelling predatory mites, *Gaeolaelaps aculeifer* and *Stratiolaelaps scimitus* (Acari: Laelapidae), on three thrips species. *J Asia Pac Entomol* 2021;24:397–401. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2021.01.009>.
- [182] Dalir S, Hajiqanbar H, Fathipour Y, Khanamani M. A comprehensive picture of foraging strategies of *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii* on western flower thrips. *Pest Manag Sci* 2021;77:5418–29. <https://doi.org/10.1002/ps.6581>.
- [183] Boetzi FA, Konle A, Krauss J. Aphid cards – Useful model for assessing

- predation rates or bias prone nonsense? *J Appl Entomol* 2020;144:74–80.
<https://doi.org/10.1111/jen.12692>.
- [184] Fang Y, Li S, Xu Q, Wang J, Yang Y, Mi Y, et al. Optimizing the Use of Basil as a Functional Plant for the Biological Control of Aphids by *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae) in Greenhouses. *Insects* 2022;13.
<https://doi.org/10.3390/insects13060552>.
- [185] Bouvet JPR, Urbaneja A, Pérez-Hedo M, Monzó C. Contribution of predation to the biological control of a key herbivorous pest in citrus agroecosystems. *J Anim Ecol* 2019;88:915–26. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12982>.
- [186] Martin-Chave A, Béral C, Capowiez Y. Agroforestry has an impact on nocturnal predation by ground beetles and Opiliones in a temperate organic alley cropping system. *Biol Control* 2019;129:128–35.
<https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.10.009>.
- [187] Perez-Alvarez R, Nault BA, Poveda K. Effectiveness of augmentative biological control depends on landscape context. *Sci Rep* 2019;9:1–16.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-45041-1>.
- [188] Arus L, Kikas A, Luik A. Carabidae as natural enemies of the raspberry beetle (*byturus tomentosus* f.). *Zemdirbyste* 2012;99.
- [189] Kheirodin A, Costamagna AC, Cárcamo HA. Laboratory and field tests of predation on the cereal leaf beetle, *Oulema melanopus* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biocontrol Sci Technol* 2019;29:451–65.
<https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1566437>.
- [190] El-Danasoury H, Cerecedo C, Córdoba M, Iglesias-Piñeiro J. Predation by the carabid beetle *Harpalus rufipes* on the pest slug *Deroceras reticulatum* in the laboratory. *Ann Appl Biol* 2017;170:251–62.
<https://doi.org/10.1111/aab.12337>.
- [191] Nourmohammadpour-Amiri M, Shayanmehr M, Amiri-Besheli B. Influence of ground beetles (Carabidae) as biological agent to control of the Mediterranean fruit fly pupae, *Ceratitis capitata*, in Iranian citrus orchards. *J Asia Pac Entomol* 2022;25:101986.

- <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2022.101986>.
- [192] Gharbi N. Effectiveness of inundative releases of *Anthocoris nemoralis* (Hemiptera: Anthocoridae) in controlling the olive psyllid *Euphyllura olivina* (Hemiptera: Psyllidae). *Eur J Entomol* 2021;118:135–41. <https://doi.org/10.14411/EJE.2021.014>.
- [193] Francis N, Kanga LHB, Mannion CM, Haseeb M, Ananga A, Legaspi JC. First Report on Voracity and Feeding Preference of Predatory Beetle, *Thalassa montezumae* (Coleoptera: Coccinellidae) on Croton Scale, *Phalacrocooccus howertoni* (Hemiptera: Coccidae). *Agric* 2022;12. <https://doi.org/10.3390/agriculture12070990>.
- [194] Subrata SA, Permatasari UD. Diet Composition and Overlap of Two Mesocarnivores, Leopard Cat (*Prionailurus bengalensis*) and Javan Mongoose (*Urva javanica*), in Java, Indonesia. *HAYATI J Biosci* 2023;30:596–605. <https://doi.org/10.4308/hjb.30.4.596-605>.
- [195] Sharma Acharya R, Leslie T, Burke J, Naithani K, Fitting E, Loftin K, et al. Sheep grazing influences the abundance, diversity, and community composition of wild bees and other insects in livestock pastures. *Ecol Indic* 2024;162:111839. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2024.111839>.
- [196] Edwards C. A. The assessment of population of soil-inhabiting invertebrates. *Agric Ecosyst Environ* 1991;34:145–176.
- [197] Barber HS. Traps for cave-inhabiting insects. *J Elisha Mitchell Sci Soc* 1931;46:259–266.
- [198] Gruntal SY. To the method of quantitative accounting of beetles (Coleoptera, Carabidae). *Entomol Rev* 1982;61:201–205.
- [199] Tikhomirova AL. Accounting for soil invertebrates. Soil methods zoological studies. Moscow: Nauka (in Russian); 1957.
- [200] Tarasov V. Flora of Dnipropetrovsk and Zaporizhia regions. Dnipro: Lira (in Ukrainian); 2012.
- [201] Rohlf FJ. *TpsDig2*. Ecology & Evolution. SONY at Stony Brook; 2013.
- [202] Trotta V, Prieto JD, Fanti P, Battaglia D. Prey abundance and intraguild

- predation between *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) and *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Eur J Entomol* 2015;112:862–5. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.080>.
- [203] Zhang Q, Zhang R, Zhang Q, Ji D, Zhou X, Jin L. Functional response and control potential of *Orius sauteri* (Hemiptera: Anthocoridae) on tea thrips (*Dendrothrips minowai priesneri*). *Insects* 2021;12. <https://doi.org/10.3390/insects12121132>.
- [204] El-Danasoury H, Iglesias-Piñeiro J. Predation by polyphagous carabid beetles on eggs of a pest slug: Potential implications of climate change. *J Appl Entomol* 2018;142:340–8. <https://doi.org/10.1111/jen.12474>.
- [205] García LF, Núñez E, Lacava M, Silva H, Martínez S, Pétilion J. Experimental assessment of trophic ecology in a generalist spider predator: Implications for biocontrol in Uruguayan crops. *J Appl Entomol* 2021;145:82–91. <https://doi.org/10.1111/jen.12811>.
- [206] Hagler JR, Jackson CG, Isaacs R, Machtley SA. Foraging behavior and prey interactions by a guild of predators on various lifestages of *Bemisia tabaci*. *J Insect Sci* 2004;4:1–13. <https://doi.org/10.1673/031.004.0101>.
- [207] Pasquier A, Andrieux T, Martinez-rodiguez P, Ferrero M. Predation capacity of soil-dwelling predatory mites on two major maize pests. *Acarologia* 2021;61:577–80. <https://doi.org/10.24349/o7z8-gXu4>.
- [208] Schäfer AM, Schäfer F, Wagner T, Sinsch U. Carabid predation on *Bombina variegata* metamorphs: Size at and timing of metamorphosis matter. *Salamandra* 2018;54:222–8.
- [209] Jałoszyński P, Olszanowski Z. Feeding of two species of Scydmaeninae “hole scrapers”, *Cephenicum majus* and *C. ruthenum* (Coleoptera: Staphylinidae), on oribatid mites. *Eur J Entomol* 2016;113:372–86. <https://doi.org/10.14411/eje.2016.048>.
- [210] Belgard A. *Steppe Forestry*. Moscow: Forest Industry (in Russian); 1971.
- [211] Puchkov AV. *Ground beetles of transformed cenoses of Ukraine (Coleoptera, Tenebrionidae)*. Kyiv: (in Russian); 2018.

- [212] Bertinetto C, Engel J, Jansen J. ANOVA simultaneous component analysis: A tutorial review. *Anal Chim Acta* X 2020;6:100061. <https://doi.org/10.1016/J.ACAX.2020.100061>.
- [213] Bookstein F. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bull Math Biol* 1996;58:313–365. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02458311>.
- [214] Wojczulanis-Jakubas, K, Jakubas D, Chastel O, Kulaszewicz I. A big storm in a small body: seasonal changes in body mass, hormone concentrations and leukocyte profile in the little auk (*Alle alle*). *Polar Biol* 2015;38:1203–1212. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s00300-015-1687-y>.
- [215] Mirzoeva A, Zhukov O. Conchological variability of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) in the northern part of the Black–Azov Sea basin. *Biologia (Bratisl)* 2021;76:3671–84. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00844-4>.
- [216] Parmenter RR, Parmenter CA, Cheney CD. Factors influencing microhabitat partitioning among coexisting species of arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): Behavioral response to vegetation architecture. *Southwest Nat* 1989;34:319–329.
- [217] Parmenter RR, Parmenter CA, Cheney CD. Factors influencing microhabitat partitioning among coexisting species of arid-land darkling beetles (Tenebrionidae): Temperature and water conservation. *J Arid Environ* 1989;17:57–67.
- [218] Semida FM, Abdel-Dayem MS, Zalat SM, Gilbert FS. Habitat heterogeneity and altitudinal gradients in relation to beetle diversity in South Sinai, Egypt. *Egypt J Biol* 2001;3:137–146.
- [219] Whicker, A.D., Tracy CR. Tenebrionid beetles in the shortgrass prairie: Daily and seasonal patterns of activity and temperature. *Ecol Entomol* 1987;12:97–108.
- [220] Wise DH. A removal experiment with darkling beetles: Lack of evidence for interespecific competition. *Ecology* 1981;62:727–738.
- [221] Cloudsley-Thompson JL. Adaptations of Arthropoda to arid environments.

Ann Rev Entomol 1975;20:261–283.

- [222] Crawford CS. Nutrition and habitat selection in desert detritivores. *J Arid Environ* 1988;14:111–121.
- [223] Amari R, Gammoudi M, Tlili H, Ben Ali M, Hedfi A, Albogami B, et al. Notes on the biological development of the darkling beetle *Blaps nefrauensis nefrauensis* Seidlitz, 1893 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Brazilian J Biol* 2022;82. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.246316>.
- [224] Chen X, Thompson MB, Dickman CR. Energy density and its seasonal variation in desert beetles. *J Arid Environ* 2004;56:559–67.
- [225] De Los Santos A, Alonso EJ, Hernández E, Pérez AM. Environmental correlates of darkling beetles population size (Coleoptera, Tenebrionidae) on the Cañadas of Taide in Tenerife (Canary Islands). *J Arid Environ* 2002;50:287–308.
- [226] Ragionieri L, Zúñiga-Reinoso Á, Bläser M, Predel R. Phylogenomics of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Atacama Desert. *PeerJ* 2023;11. <https://doi.org/10.7717/peerj.14848>.
- [227] David J. How to calculate leaf litter consumption by saprophagous macrofauna? *Eur J Soil Biol* 1998;34:111–5.
- [228] Naidu SG, Hattingh J. Water balance and osmoregulation in *Stips stali*, a nocturnal tenebrionid beetle from the Namib Desert. *J Insect Physiol* 1986;32:891–896.
- [229] Gehrken U, Sømme L. Tolerance of desiccation in beetles from the High Atlas Mountains. *Comp Biochem Physiol* 1994;109A:913–922.
- [230] Pokhylenko AP, Didur OO, Kulbachko YL, Ovchynnykova YY. Trophic selectivity of litter saprophages (Diplopoda, Isopoda) in natural forests in the steppe conditions. *Ecol Noospherology* 2019;30:24–8. <https://doi.org/10.15421/031904>.
- [231] Chernyshev V.B. *Insect Ecology*. Moscow Uni. Moskow: Moscow University Press (in Russian); 1996.
- [232] Nazimov, Sergii S., Brygadyrenko V V. Does saprophagy play a significant

- role in nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae)? Bull Dnipropetr Univ Biol Ecol 2013;21:43–50.
- [233] Brygadyrenko V V., Nazimov SS. Nutrition of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) when fed on leaves of trees, shrubs and liana plants in the conditions of a laboratory experiment. Balt J Coleopterol 2014;14:59–72.
- [234] Brygadyrenko V V., Nazimov SS. Trophic relations of *Opatrum sabulosum* (Coleoptera, Tenebrionidae) with leaves of cultivated and uncultivated species of herbaceous plants under laboratory conditions. Zookeys 2015;68:57–68. <https://doi.org/10.3897/zookeys.481.7015>.
- [235] Theodoridès J. Sporozoaires (grégarines et coccidies) parasites d'arthropodes d'Iran 1961:1–22. <https://doi.org/doi.org/10.1051/parasite/1961361017>.
- [236] Hussain KJ, Krishnan SM, Johny S WD. Phenotypic Plasticity in a Gregarine Parasite (Apicomplexa: Eugregarinorida) Infecting Grasshoppers. Comp Parasitol 2013;80:233–239.
- [237] Kobeza P, Pakhomov O. Gregarina *Gigaductus Exiguus* (*Gigaductus*) Parasites *Calathus Melanocephalus* (Carabidae) in the Central Part of the Steppe Zone of Ukraine. Sci Bull Lesya Ukr East Eur Natl Univ 2018;4:59–65.
- [238] Leander BS. Marine gregarines: evolutionary prelude to the apicomplexan radiation? Trends Parasitol 2008;24:60–7. <https://doi.org/10.1016/J.PT.2007.11.005>.
- [239] Schrével J, Valigurová A, Prensier G, Chambouvet A, Florent I, Guillou L. Ultrastructure of *Selenidium pendula*, the Type Species of Archigregarines, and Phylogenetic Relations to Other Marine Apicomplexa. Protistology 2016;167:339–68. <https://doi.org/10.1016/J.PROTIS.2016.06.001>.
- [240] Rueckert S, Villette P M, Leander B S. Species boundaries in gregarine apicomplexan parasites: A case study – comparison of morphometric and molecular variability in *Lecudina* cf. *tuzetae* (Eugregarinorida, Lecudinidae). J Eukaryot Microbiol 2011;58:275–283.

- [241] Ballman ES, Collins JA, Drummond FA. Pupation Behavior and Predation on *Drosophila suzukii* (Diptera: Drosophilidae) Pupae in Maine Wild Blueberry Fields. *J Econ Entomol* 2017;110:2308–17. <https://doi.org/10.1093/jee/tox233>.
- [242] Cividanes FJ. Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and biological control of agricultural pests in Latin America. *Ann Entomol Soc Am* 2021;114:175–91. <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa051>.
- [243] Frank T, Bramböck M. Predatory beetles feed more pest beetles at rising temperature. *BMC Ecol* 2016;16:1–8. <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0076-x>.
- [244] Kamenova S, Tougeron K, Cateine M, Marie A, Plantegenest M. Behaviour-driven micro-scale niche differentiation in carabid beetles. *Entomol Exp Appl* 2015;155:39–46. <https://doi.org/10.1111/eea.12280>.
- [245] Tourtois J, Grieshop MJ. Susceptibility of *Dalotia coriaria* (Kraatz) (Coleoptera: Staphylinidae) to entomopathogenic nematodes (Rhabditida: Heterorhabditidae and Steinernematidae). *Insects* 2015;6:224–35. <https://doi.org/10.3390/insects6010224>.
- [246] Herrick NJ, Cloyd RA. Effects of growing medium type and moisture level on predation by adult rove beetle, *Dalotia coriaria* (coleoptera: Staphylinidae), on fungus gnat, *bradysia* sp. nr. *coprophila* (Diptera: Sciaridae), larvae under laboratory and greenhouse conditions. *HortScience* 2017;52:736–41. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI11842-17>.
- [247] De Backer L, Megido RC, Haubruge E, Verheggen F, Haubruge É, Verheggen FJ. *Macrolophus pygmaeus* as an efficient predator of the tomato leafminer *Tuta absoluta* in Europe. A review Climate change and multitrophic interactions View project *Macrolophus pygmaeus* as an efficient predator of the tomato leafm. *Biotechnol Agron Soc Env* 2014;18:536–43.
- [248] Reeves LA, Garratt MPD, Fountain MT, Senapathi D. Functional and Behavioral Responses of the Natural Enemy *Anthocoris nemoralis* to *Cacopsylla pyri*, at Different Temperatures. *J Insect Behav* 2023;36:222–38.

<https://doi.org/10.1007/s10905-023-09836-5>.

- [249] Horton DR. Psyllids in Natural Habitats as Alternative Resources for Key Natural Enemies of the Pear Psyllids (Hemiptera : Psylloidea) 2024.
- [250] Mendoza JE, Balanza V, Rodríguez-Gómez A, Cifuentes D, Bielza P. Enhanced biocontrol services in artificially selected strains of *Orius laevigatus*. *J Pest Sci* (2004) 2022;95:1597–608. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01539-8>.
- [251] Zuma M, Njekete C, Konan KAJ, Bearez P, Amiens-Desneux E, Desneux N, et al. Companion plants and alternative prey improve biological control by *Orius laevigatus* on strawberry. *J Pest Sci* (2004) 2023;96:711–21. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01570-9>.
- [252] Toft S, Jensen K, Sørensen JG, Sigsgaard L, Holmstrup M. Food quality of *Ephestia* eggs, the aphid *Rhopalosiphum padi* and mixed diet for *Orius majusculus*. *J Appl Entomol* 2020;144:251–62. <https://doi.org/10.1111/jen.12739>.
- [253] Plata-Rueda A, Martínez LC, Zanuncio JC, Serrão JE. Advances zoophytophagous stinkbugs (Pentatomidae) use in agroecosystems: biology, feeding behavior and biological control. *J Pest Sci* (2004) 2022;95:1485–500. <https://doi.org/10.1007/s10340-022-01518-z>.
- [254] Franin K, Kuštera Franin G, Maričić B, Marčelić Š, Pavlović M, Kos T, et al. True bugs (Heteroptera) assemblage and diversity in the ecological infrastructures around the mediterranean vineyards. *Bull Insectology* 2021;74:65–78.
- [255] Sardar M, Khatun M, Islam K, Haque M, Das G. Potentiality of light source and predator for controlling brown planthopper. *Progress Agric* 2020;30:275–81. <https://doi.org/10.3329/pa.v30i3.45152>.
- [256] Michalko R, Košulič O, Hula V, Surovcová K. Niche differentiation of two sibling Wolf spider species, *Pardosa lugubris* and *Pardosa alacris*, along a canopy openness gradient. *J Arachnol* 2016;44:46–51. <https://doi.org/10.1636/M15-46.1>.

Таблиця Д1. Короткий огляд екосистем Дніпропетровської області України, в яких проводився вилов імаго *O. sabulosum* та хижих безхребетних

№ п/п	Найближчий населений пункт	Координати	Тип зволоження	Екосистема	Антропогенний вплив
Дніпровський район					
1	м. Дніпро	48.4764, 34.8544	Ксерофільний	Зональна степова рослинність	Низький: випас великої рогатої худоби
2	м. Дніпро	48.4665, 34.8520	Мезоксерофільний	Тальвег степової балки: зональна степова рослинність	Низький: випас великої рогатої худоби
3	м. Дніпро	48.3768, 35.0865	Ксерофільний	Середня третина схилу степової балки: зональна степова рослинність	Відсутній
4	м. Дніпро	48.4659, 34.8490	Ксерофільний	Верхня третина схилу степової балки: зональна степова рослинність	Низький: помірне засмічення ділянки побутовими відходами
5	м. Дніпро	48.4587, 34.8116	Ксерофільний	Тальвег степової балки: зональна степова рослинність	Відсутній
6	м. Дніпро	48.3578, 35.0656	Ксерофільний	Середня третина схилу	Низький: помірне

				степової балки: зональна степова рослинність	засмічення ділянки побутовими відходами
7	м. Дніпро	48.3754, 35.1167	Ксерофільний	Середня третина схилу степової балки: зональна степова рослинність	Відсутній
8	м. Дніпро	48.4546, 34.8518	Мезоксерофільний	Тальвег степової балки: зональна степова рослинність	Відсутній
9	с. Новоолександрівка	48.3489, 35.0283	Ксерофільний	Агроценоз: пшениця	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органомінеральних добрив та пестицидів
10	м. Дніпро	48.5431, 35.0335	Ксерофільний	Агроценоз: монокультура газонних сумішей	Високий: зрошення та надмірне рекреаційне навантаження
11	м. Дніпро	48.3862, 35.0439	Ксерофільний	Агроценоз: пшениця	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органомінеральних добрив та пестицидів

					мінеральних добрив та пестицидів
12	м. Дніпро	48.4226, 34.9170	Ксерофільний	Агроценоз: соняшник	Високий: механічний обробіток ґрунту, застосування органо-мінеральних добрив та пестицидів
13	м. Дніпро	48.4187, 34.8850	Ксерофільний	Агроценоз: кукурудза	Високий: механічний обробіток ґрунту, застосування органо-мінеральних добрив та пестицидів
14	м. Дніпро	48.4320, 35.0389	Мезофільний	Штучне лісове насадження (міський парк) із залишками природної рослинності.	Середній: засмічення побутовими відходами та рекреаційне навантаження
15	м. Дніпро	48.4329, 35.0415	Мезофільний	Штучне лісове насадження (міський парк)	Високий: косіння трави, збір опалого листя восени, засмічення побутовими відходами та

					надмірне рекреаційне навантаження
16	м. Дніпро	48.4745, 34.8550	Мезоксерофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i>)	Низький: помірне засмічення побутовими відходами
17	м. Дніпро	48.3865, 35.0409	Мезофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – клен)	Середній: засмічення побутовими відходами
18	м. Дніпро	48.3647, 35.0637	Мезоксерофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i>)	Низький: помірне засмічення побутовими відходами
19	м. Дніпро	48.5336, 35.0941	Мезофільний	Штучне лісове насадження (міський парк) зі значною кількістю природної рослинності	Високе: надмірне рекреаційне навантаження та засмічення побутовими відходами
20	м. Дніпро	48.4866, 34.8752	Мезофільний	Заплавний ліс (з домінуванням тополі білої та осоко́ра)	Низький: помірне забруднення побутовими відходами

21	м. Дніпро	48.4837, 34.8538	Мезоксерофільний	Піщаний степ біля системи стариць Дніпра	Відсутній
22	м. Дніпро	48.4887, 34.8413	Ксерофільний	Піщаний степ на правому березі Дніпра	Відсутній
23	м. Дніпро	48.4897, 35.0419	Ксерофільний	Піщаний степ на лівому березі Дніпра	Високий: надмірне рекреаційне навантаження, значне забруднення побутовими відходами, близькість об'єктів промисловості
24	м. Дніпро	48.4402, 35.1175	Ксерофільний	Піщаний степ на лівому березі Дніпра	Дуже високий: надмірне рекреаційне навантаження, значне забруднення побутовими відходами, близькість ВП «Придніпровська ТЕС» ПАТ ДТЕК «Дніпроенерго»
25	м. Дніпро	48.5026, 34.9857	Ксерофільний	Піщаний степ на лівому березі Дніпра степи	Високий: надмірне рекреаційне навантаження, забруднення

					побутовими відходами
26	м. Дніпро	48.5147, 34.9807	Ксерофільний	Піщаний степ на лівому березі Дніпра	Низький: помірне рекреаційне навантаження
27	м. Дніпро	48.5425, 35.1448	Гігрофільний	Луки на узбережжі р. Самара	Високий: значне рекреаційне навантаження, сінокосіння
28	м. Підгородне	48.5706, 35.1076	Гігрофільний	Луки на узбережжі р. Кільчень	Високий: надмірне рекреаційне навантаження
29	сел. Слобожанське	48.5392, 35.0331	Ксерофільний	Агроценоз: пшениця	Високий: механічний обробіток ґрунту, застосування органо-мінеральних добрив та пестицидів
30	сел. Обухівка	48.5210, 34.8367	Мезогігрофільний	Луки в межах заплави колишньої р. Протовча	Середній: рекреаційне навантаження, забруднення побутовими відходами
Кам'янський район					
31	с. Світлогірське	48.3449, 34.5006	Ксерофільний	Зональна степова рослинність	Низький: помірне забруднення побутовими

					відходами та близькість автомагістралі
32	с. Світлогірське	48.3464, 34.4741	Мезоксерофільний	Агроценоз: соняшник	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органо- мінеральних добрив та пестицидів
33	с. Світлогірське	48.3487, 34.5329	Ксерофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i>)	Високий: забруднення побутовими відходами, близькість великої автомагістралі
34	с. Мотронівка	48.5657, 33.9350	Гігрофільний	Луки навколо витоків р. Домоткань	Відсутній
Нікопольський район					
35	м. Покров	47.6504, 34.1462	Ксерофільний	Агроценоз: соняшник	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органо- мінеральних добрив та пестицидів, близькість виробничих

					потужностей АТ «Покровський ГЗК»
36	м. Покров	47.6564, 34.1400	Ксерофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia pseudoacacia</i>)	Високий: забруднення побутовими відходами, близькість виробничих потужностей АТ «Покровський ГЗК»
37	м. Покров	47.6584, 34.1452	Ксерофільний	Агроценоз: ділянка біологічного етапу рекультивації (домінування люцерни синьогібридної та стоколоса безостого)	Високий: механічний обробіток ґрунту, сінокосіння, близькість виробничих потужностей АТ «Покровський ГЗК»
38	м. Покров	47.6646, 34.2396	Ксерофільний	Агроценоз: ділянка біологічного етапу рекультивації (домінування люцерни синьогібридної та стоколоса безостого)	Високий: механічний обробіток ґрунту, сінокосіння, близькість виробничих потужностей АТ «Покровський ГЗК»
39	м. Покров	47.7221, 34.2181	Ксерофільний	Агроценоз: ділянка біологічного	Високий: механічний обробіток

				етапу рекультивациі (домінування люцерни синьогібридної та стоколоса безостого)	ґрунту, сінокосіння, близькість виробничих потужностей АТ «Покровський ГЗК»
40	м. Покров	47.7049, 34.1900	Ксерофільний	Агроценоз: ділянка біологічного етапу рекультивациі (домінування люцерни синьогібридної та стоколоса безостого)	Високий: механічний обробіток ґрунту, сінокосіння, близькість виробничих потужностей АТ «Покровський ГЗК»
41	м. Покров	47.6704, 34.2509	Ксерофільний	Агроценоз: ділянка біологічного етапу рекультивациі (домінування люцерни синьогібридної та стоколоса безостого)	Високий: механічний обробіток ґрунту, сінокосіння, близькість виробничих потужностей АТ «Покровський ГЗК»
Новомосковський район					
42	с. Новоселівка	48.5856, 35.2365	Гігрофільний	Вологі луки системи стариць Самара р.	Низький: слабе рекреаційне навантаження

43	с. Андріївка	48.7770, 35.4633	Ксерофільний	Тальвег степоної балки	Низький: випас великої рогатої худоби
44	с. Андріївка	48.7601, 35.4539	Ксерофільний	Зональна степова рослинність	Відсутній
45	с. Андріївка	48.7876, 35.4523	Ксеромезофільний	Узлісся лісистого байраку	Відсутній
46	с. Андріївка	48.7763, 35.4417	Ксерофільний	Агроценоз: гречка	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органо- мінеральних добрив та пестицидів
47	с. Андріївка	48.7729, 35.4743	Ксерофільний	Агроценоз: соняшник	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органо- мінеральних добрив та пестицидів
48	с. Андріївка	48.7921, 35.4631	Ксерофільний	Агроценоз: рапс	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органо- мінеральних

					добри та пестицидів
49	с. Андріївка	48.7640, 35.4401	Гігрофільний	Луки на правому березі р. Самара	Низький: помірне рекреаційне навантаження
50	с. Андріївка	48.7927, 35.4479	Мезофільний	Тальвег лісистого байрака	Відсутній
51	с. Андріївка	48.7890, 35.4516	Мезофільний	Середня третина схилу лісистого байраку	Відсутній
52	с. Андріївка	48.7730, 35.4374	Ксерофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i>)	Середній: помірне забруднення побутовими відходами та близькість автомагістралі
Павлоградський район					
53	с. Карабінівка	48.5949, 35.5711	Мезоксерофільний	Степ коло Карабінівки	Середній: близькість автомагістралі
54	с. Карабінівка	48.5908, 35.5969	Мезоксерофільний	Агроценоз: пшениця	Високий: механічний обробіток грунту, застосування органо- мінеральних

					добри та пестицидів
55	с. Карабинівка	48.6129, 35.6456	Гігрофільний	Луки на засоленій перезвоженій території	Відсутній
56	с. Карабинівка	48.6081, 35.6053	Ксеромезофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i>)	Високий: забруднення побутовими відходами та близькість автомагістралі
57	с. Карабинівка	48.6086, 35.6060	Мезофільний	Полезахисна лісосмуга (домінуюча культура – <i>Robinia</i> <i>pseudoacacia</i>)	Середній: забруднення побутовими відходами

ОТРИМАНІ В ХОДІ ДОСЛІДЖЕНЬ ФОТОМАТЕРІАЛИ.



Рис. 2.1



Рис. 2.2



Рис. 2.3



Рис. 2.4

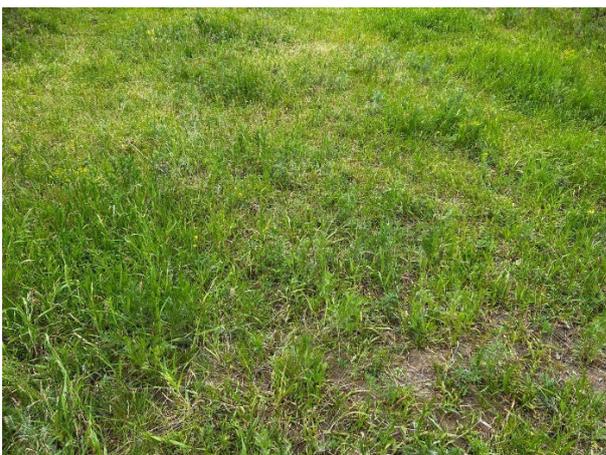


Рис. 2.5



Рис. 2.6

Рис 2.1–2.6. Фото природних екосистем для проводився збір імаго *Opatrum sabulosum*.



Рис. 2.7



Рис. 2.8

Рис 2.7–2.8. Фото агроценозів для проводився збір імаго *O. sabulosum*.



Рис. 2.9



Рис. 2.10



Рис. 2.11

Рис. 2.9 – імаго *O. sabulosum* в природних умовах, рис. 2.10 – піщані чорниші в пастці Барбера, рис. 2.11 – піддослідні імаго *O. sabulosum* під час утримання в лабораторних умовах на дієті з листя салату



Рис. 2.12



Рис. 2.13



Рис. 2.14



Рис. 2.15

Рис. 2.12–2.15. Фото хижацької активності *Harpalus rufipes* щодо імаго *O. sabulosum* в умовах лабораторного дослідження



Рис. 2.16

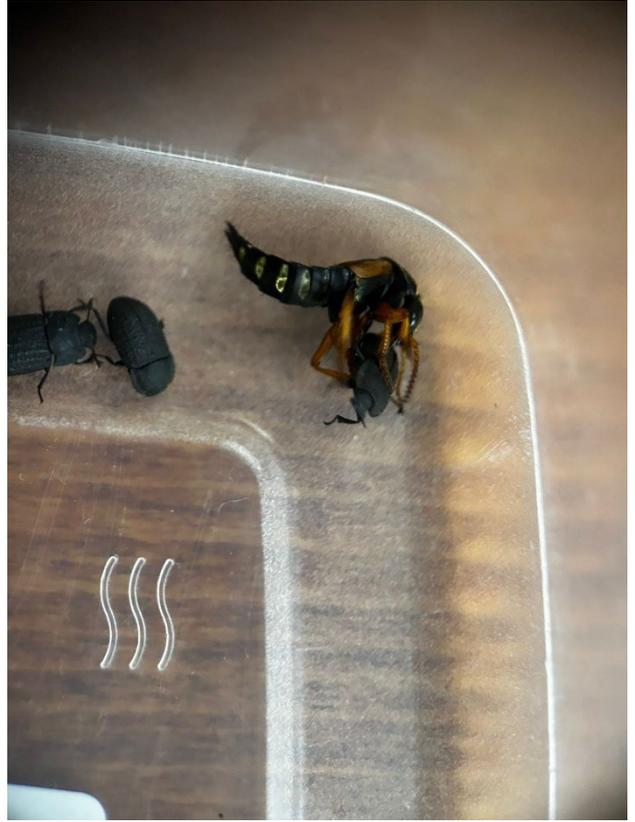


Рис. 2.17



Рис. 2.18



Рис. 2.19

Рис 2.16–2.18 – фото хижацької активності *Staphylinus caesareus* щодо імаго *O. sabulosum* в умовах лабораторного дослідження, рис. 2.19 – не з'їдені рештки імаго *O. sabulosum*

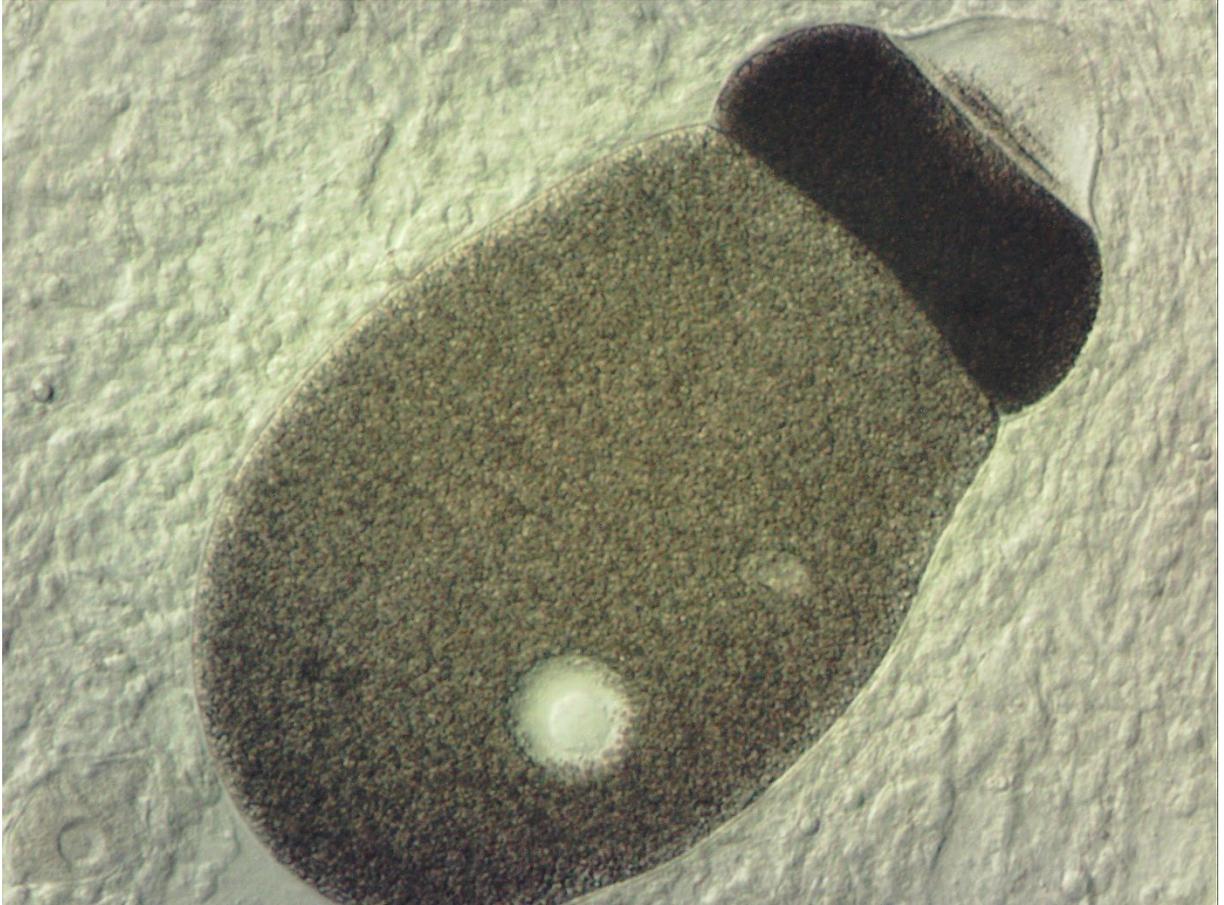


Рис. 2.20

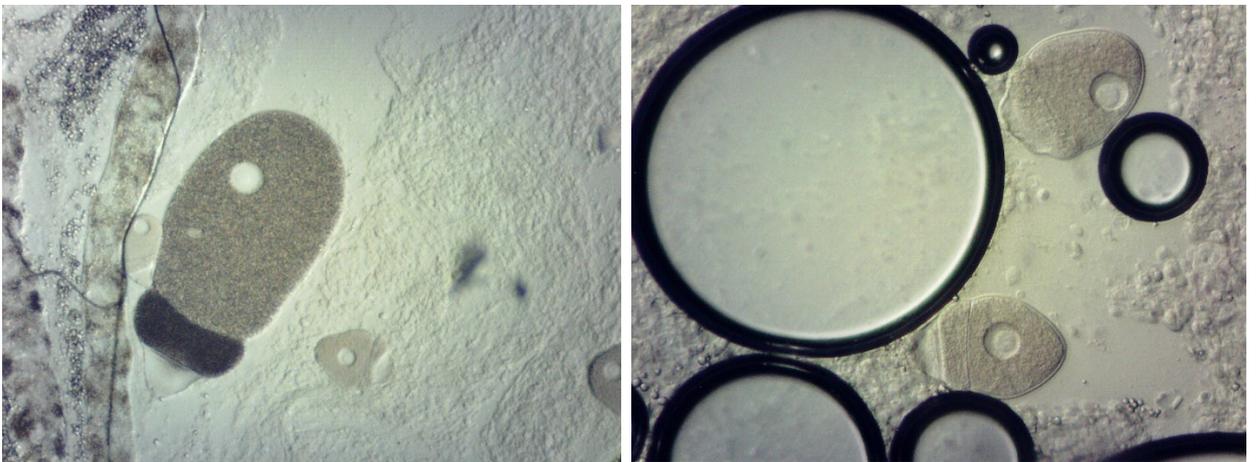


Рис. 2.21

Рис. 2.22

Рис. 2.20 – гамонт грегарины *Steinina diaperis* в кишківнику *Diaperis boleti*,
рис. 2.21–2.22 – гамонт та трофозоїти *S. diaperis* в кишківнику *D. boleti*



Рис. 2.23



Рис. 2.24

Рис. 2.23 – гамонт грегарини *Gregarina ovoidea* в кишківнику *Asida lutosa*, рис. 2.24 – трофозоїти (цефалонти) *Sphaerorhynchus cf. hamoni* в кишківнику *Gonosephalum pusillum*



Рис. 2.25



Рис. 2.26

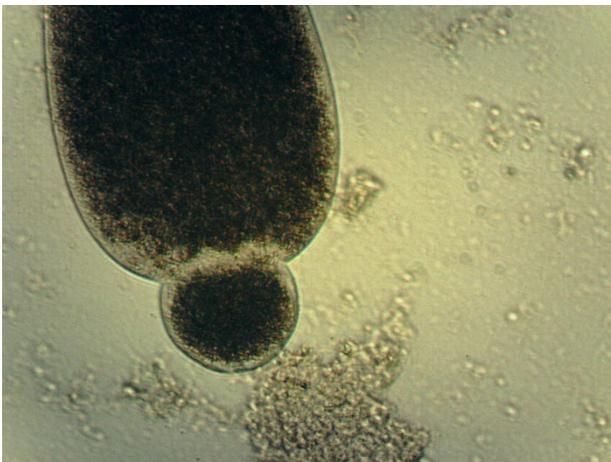


Рис. 2.27

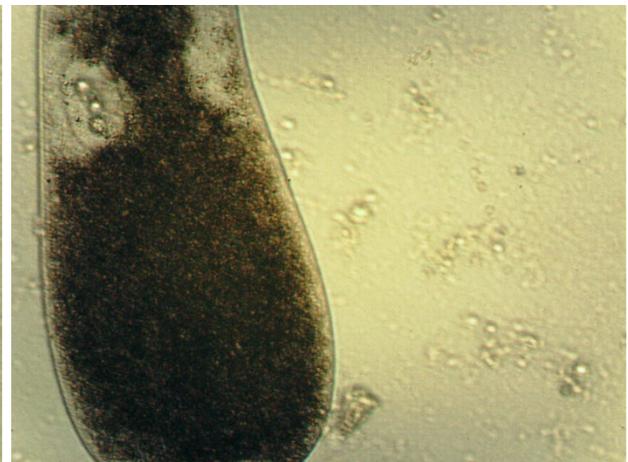


Рис. 2.28

Рис. 2.25–2.26 – гамонт грегарини *Stylocephalus gigas* в кишківнику *O. sabulosum*, рис. 2.27 – протомерит гамонта *S. gigas* крупним планом, 2.28 – ядро *S. gigas* крупним планом (добре видно каріосоми)



Рис. 2.29



Рис. 2.30

Рис. 2.29 – трофозоїти грегарини *S. Oblongatus* в кишківнику *O. sabulosum*, рис. 2.30 – гамонти *S. Oblongatus* в кишківнику *O. sabulosum*