

Рис. 3. Ступені відносної біотопічної притаманності гіпотетичних видів А, С, D в різних біотопах.

Таким чином, з'ясування біотопічної притаманності видів коректніше провадити за показником ступінь преферентності, який має прозорий біологічний зміст, а його використання в еколо-фауністичних дослідженнях сприяло б накопиченню інформації про біотопічні пріоритети окремих видів.

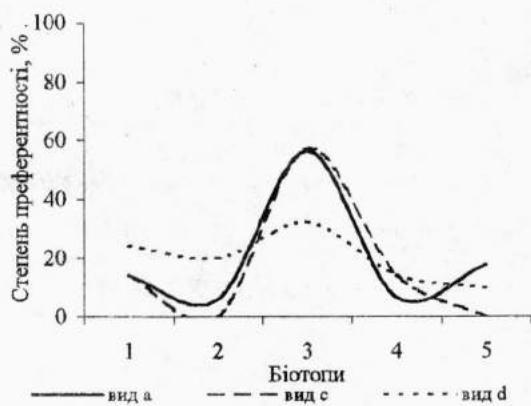


Рис. 4. Ступені преферентності гіпотетичних видів А, С, D в різних біотопах.

- Беклемішев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защ. растений. – 1931. – Т. 1, вып. 2. – С. 277–358.
- Беклемішев В. Н. Термины и понятия, необходимые при количественном изучении популяций эктопаразитов и нидиков // Зоол. журнал. – 1961. – Т. 40, вып. 2. – С. 149–158.
- Гильяров М. С. Почвенный ярус биоценозов суши // Успехи соврем. биологии. – 1968. – Т. 66, вып. 1 (4). – С. 121–135.
- Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). – М., 1933. – 244 с.
- Кириченко М. Б. Жуки-туруни (*Coleoptera, Carabidae*) навколоводних біотопів Полісся і Лісостепу Лівобережної України // Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – К., 1999. – 19 с.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
- Утробина Н. М. Обзор жуков Среднего Поволжья // Почвенная фауна Среднего Поволжья. – М.: Наука, 1964. – С. 93–120.
- Хотько Э. И. Обзор и исследования герпетобионтных жуков в Белоруссии // Фауна и экология жесткокрылых Белоруссии. – Минск, 1991. – С. 4–37.
- Хотько Э. И., Панкевич Т. П., Молчанова Р. В. Влияние осушения и последующего сельскохозяйственного освоения болот на структуру жуков (Coleoptera, Carabidae) // Влияние хозяйственной деятельности человека на беспозвоночных. – Минск, 1980. – С. 158–178.
- Чернов Ю. И. Понятие «животное население» и принципы геозоологических исследований // Журн. общ. биологии. – 1971. – Т. 32, № 4. – С. 425–438.
- Шарова И. Х. Особенности биотопического распределения жуков (Coleoptera, Carabidae) в зоне смешанных лесов Подмосковья // Фауна и экология животных. – М., 1971. – С. 61–86.
- Шарова И. Х., Матвеева В. Г. Комплексы жуков пойменных лугов в ландшафтных зонах европейской части СССР // Фауна и экология животных. – М., 1974. – С. 3–17.
- Renkonen O. Statisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Ann. zool. fenn. – 1938. – № 6. – 231 р.
- Skuhravý V. Fallenfang und Markierung zum Studium der Laufkäfer // Beitr. Entomol. – 1956. – Bd. 6, № 3/4. – S. 285–287.

Сумський державний педагогічний університет  
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

УДК 595.72:595.132

© 2000 г. Е. Г. ВАКАРЕНКО

## ПРЯМОКРИЛЫЕ (ORTHOPTERA: ACRIDIDAE, TETTIGONIIDAE) КАК КОМПОНЕНТ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ НЕМАТОДЫ *DICHEILONEMA RHEAE* (OWEN, 1848) (SPIRURIDA: DIPILOTRIAENOIDEA)

Некоторые особенности экологии ряда групп насекомых, в частности, прямокрылых, можно достоверно выявить, изучая их роль в циркуляции гельминтов. Первые упоминания о прямокрылых как о промежуточных хозяевах гельминтов появились в 1920 г. (Johnston, 1920, цит. по Положенцеву, Негрову,

Прямокрылые (Orthoptera: Acrididae, Tettigoniidae) как компонент паразитарной системы нематоды *Dicheilonema rhea* ...

1967). За последующие 80 лет сведения значительно расширились, изучены жизненные циклы более 50 видов гельминтов, промежуточными хозяевами которых являются представители отряда Orthoptera. Тем не менее природные пути заражения прямокрылых по-прежнему не ясны. Поэтому нам представляется интересным осветить различные аспекты формирования паразито-хозяиных взаимоотношений прямокрылых и паразита на примере паразитарной системы нематоды *Dicheilonema rhea* (Owen, 1848) (Spirurida, Diplotriaenoidea) в условиях целинной степи «Аскания-Нова» (Украина, Херсонская обл.).

Нематода *Dicheilonema rhea* – паразит нанду – более 100 лет назад была завезена в зоопарк «Аскания-Нова» из Южной Америки вместе с хозяином. Локализуется эта филярия, достигающая в длину 1 м и более, в полости тела, воздухоносных мешках, подкожной клетчатке птиц. Во внешнюю среду яйца паразита попадают из воздухоносных мешков окончательного хозяина через его пищеварительный тракт. В условиях степной зоны Украины паразит смог осуществлять свой жизненный цикл, используя местные виды прямокрылых в качестве промежуточных хозяев. В роли промежуточных хозяев *D. rhea* (по данным исследования как спонтанно, так и экспериментально зараженных насекомых) отмечены 15 видов Orthoptera, в том числе 12 видов сем. Acrididae (*Aiolopus thalassinus* F., *Calliptamus barbarus* (Costa), *Chorthippus albomarginatus* (De Geer), *Ch. biguttulus* (L.), *Ch. brunneus* (Thrb.), *Ch. dorsatus* (Zett.), *Ch. macrocerus* (F.-W.), *Dociostaurus brevicollis* (Ev.), *Euchorthippus pulvinatus* (F.-W.), *Oedaleus decorus* (Germ.), *Oedipoda coeruleascens* (L.), *Omocestus haemorrhoidalis* (Charp.) и 3 вида сем. Tettigoniidae (*Platycleis affinis* (Fieb.), *P. tessellata* (Ch.), *Tettigonia cantans* (Fuess.)) (Вакаренко, 1996; Vakarenko, Kuzmin, 2000).

Поскольку выявленные нами промежуточные хозяева различаются по типу питания (представители сем. Tettigoniidae являются хищниками, а сем. Acrididae – фитофагами), важное значение имеет выявление путей, механизмов, источников заражения, а также установление возраста, в котором промежуточные хозяева могут вовлекаться в трансмиссию паразита в естественных условиях.

Из литературных данных известно, что многие саранчовые, отдавая предпочтение зеленым частям растений, используют в пищу прелые органические остатки как растений, так и животных (членистоногих), а при нехватке корма способны даже к каннибализму (Бей-Биенко, Мищенко, 1951а, 1951б; Черняховский, 1968; Крицкая, 1970; Гусева, 1972; Лаврова, 1972).

Наши наблюдения в асканийской степи показали, что в жаркие и сухие периоды саранчовые также проявляют интерес и к свежему помету различных животных, который привлекает их, по-видимому, как дополнительный источник влажного корма. Эти наблюдения позволили предположить, что помет животных является для саранчовых обычным кормом и пути циркуляции гельминтов через саранчовых основаны не на случайном заражении последних при поедании травы с частицами помета окончательного хозяина или отдельными яйцами гельминтов, а на их природной склонности к копрофагии. Для проверки выдвинутого предположения мы изучали особенности питания некоторых прямокрылых с учетом изменения кормовых преференций в онтогенезе, а также потенциальную возможность прямокрылых разного возраста выполнять функции промежуточного хозяина паразита.

Отлов прямокрылых проводили на территории вольера нанду в зоопарке «Аскания-Нова» стандартным методом кошения энтомологическим сачком. В течение 1994–1995 гг. отловлено и вскрыто 1101 особь 14 видов отряда Orthoptera, в том числе 11 видов семейства Acrididae: *Calliptamus barbarus*, *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. biguttulus*, *Ch. brunneus*, *Ch. dorsatus*, *Ch. macrocerus*, *Dociostaurus brevicollis*, *Euchorthippus pulvinatus*, *Oedaleus decorus*, *Omocestus hemorrhoidales*, *O. petreus*, и 3 вида семейства Tettigoniidae: *Platycleis affinis*, *P. tessellata*, *Gampsocleis glabra*. Саранчовых исследовано 1000 особей, в том числе 5 личинок I возраста, 9 – II возраста, 43 – III возраста, 98 – IV возраста, 189 – V возраста и 660 имаго. Кузничковых исследовано 101 особь.

Изучение особенностей питания прямокрылых различных возрастов проводили путем исследования под бинокуляром МБС-9 содержимого зоба насекомых, отловленных на территории вольера с нанду. Параллельно, для контроля, таким же образом исследовали содержимое зоба у экспериментальных прямокрылых после кормления их определенным видом пищи.

Для экспериментального заражения саранчовых – потенциальных промежуточных хозяев – использовали зрелые яйца *D. rhea*, извлеченные непосредственно из матки нематоды. Заражение насекомых проводили двумя способами: 1) опытным насекомым индивидуально скармливали небольшие фрагменты маток с яйцами, 2) из яиц нематоды и муки готовили суспензию, которую наносили тонким слоем на предлагаемый насекомым корм (экспозиция корма – 1 сутки).

Всего в экспериментах по заражению саранчовых использовали 246 особей 9 видов (*Aiolopus thalassinus*, *Calliptamus barbarus*, *Chorthippus albomarginatus*, *Ch. brunneus*, *Ch. dorsatus*, *Dociostaurus brevicollis*, *Euchorthippus pulvinatus*, *Oedipoda coeruleascens*, *Omocestus haemorrhoidalis*), в том числе 10 личинок I возраста, 45 – II возраста, 59 – III возраста, 48 – IV возраста, 42 – V возраста и 38 имаго. Насекомых для опытов отлавливали на участках, территориально удаленных от мест содержания страусов. Предварительное обследование насекомых на этих участках показало полное отсутствие среди них особей, зараженных личинками *D. rhea* или других нематод. Зараженных насекомых содержали в садках при температуре 22–25°C.

Исследование содержимого зоба 1000 особей 11 видов саранчовых, показало, что эти насекомые используют в пищу не только зеленые части растений, но и помёт животных, в данном случае нанду.

Частицы помета были обнаружены в пищеварительном тракте (зобе) у представителей 6 видов: *Ch. albomarginatus*, *Ch. dorsatus*, *D. brevicollis*, *E. pulvinatus*, *O. decorus*, *C. barbarus*. Остатки фекалий найдены только у личинок IV и V возрастов и имаго. Личинки I–III возрастов, судя по всему, являются облигатным фитофагам и склонности к копрофагии не проявляют. Исключение составляет лишь *C. barbarus* – вид, у которого копрофагия наиболее выражена. Личинки III возраста этого вида изредка использовали в пищу помет наанду (табл. 1).

**Таблица. Использование в пищу помета наанду различными возрастными группами саранчовых в условиях зоопарка «Аскания-Нова»**

Название вида	Количество исследованных особей	Всего	Количество особей, содержащих следы помета в пищеварительном тракте					Имаго	
			Личинки						
			I	II	III	IV	V		
<i>C. barbarus</i>	104	64	0	0	1	1	32	30	
<i>Ch. albomarginatus</i>	408	22	0	0	0	1	0	21	
<i>Ch. biguttulus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ch. brunneus</i>	17	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Ch. dorsatus</i>	99	1	0	0	0	1	0	0	
<i>Ch. macrocerus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	
<i>D. brevicollis</i>	13	2	0	0	0	0	0	2	
<i>E. pulvinatus</i>	220	4	0	0	0	0	0	4	
<i>O. decorus</i>	14	4	0	0	0	0	3	1	
<i>O. hemorrhooides</i>	120	0	0	0	0	0	0	0	
<i>O. petreus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	
<b>Итого:</b>	<b>1000</b>	<b>97</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>35</b>	<b>58</b>	

Склонность саранчовых к копрофагии была подтверждена нами также и экспериментально. Содержание в садках при высокой температуре, низкой влажности воздуха и отсутствии достаточного количества зеленого корма, побуждало саранчовых использовать в пищу предлагавшийся им свежий помет наанду. Так как использующийся в данном эксперименте помет наанду содержал яйца *D. rheae*, то обнаружение личинок в пищеварительном тракте и полости тела экспериментальных насекомых служило дополнительным контролем в эксперименте. Анализ возрастной структуры спонтанно зараженных промежуточных хозяев показал, что выборки зараженных насекомых состоят исключительно из половозрелых особей и личинок старших (IV и V) возрастов (рис. 2).

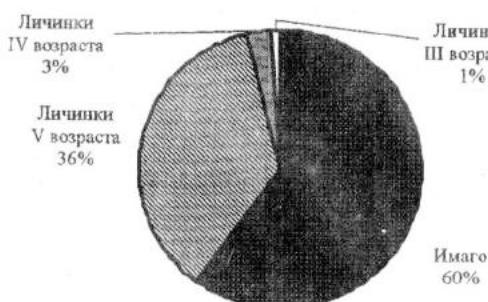


Рис. 1. Возрастная структура саранчовых, в пищеварительном канале которых обнаружены частицы помета наанду (по данным 1994–1995 гг.).

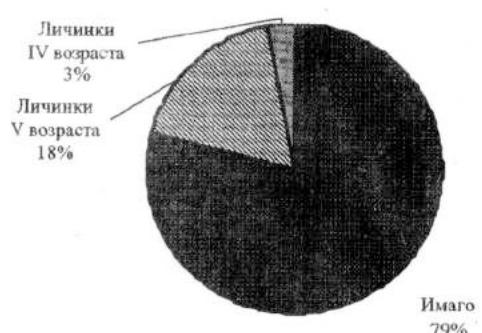


Рис. 2. Возрастная структура саранчовых, зараженных личинками *D. rheae* (по данным 1994–1995 гг.).

Данные по питанию различных возрастных групп саранчовых побудили нас провести экспериментальное изучение потенциальной возможности участия насекомых разного возраста в циркуляции паразита. С этой целью яйцами *D. rheae* заражали саранчовых различных возрастных групп.

В результате было установлено, что саранчовые различных возрастных групп по-разному реагируют на заражение. Личинки I и II возрастов, за редчайшим исключением, погибают в первые четверо суток после заражения, т. е. после перфорации личинками нематоды стенок пищеварительного тракта и проникновения их в гемоцель насекомого. Для личинок саранчовых III возраста летальный исход в первые четверо суток после заражения наблюдался лишь при высокой интенсивности инвазии (в эксперименте 14–78 экз./особь). При более низкой интенсивности инвазии значительная часть личинок III возраста оставалась в живых после проникновения паразитов в гемоцель, но в период линьки (через 5–10 суток после заражения) они, как правило, погибали. Иногда у слабо инвазированных личинок III возраста наблюдалось заметное отставание в росте и развитии, а спустя 2–3 недели после экспериментального заражения они все равно погибали. При этом у них ни разу не наблюдалось линьки, хотя обычно за это время и в таких же условиях проходит 2–3 линьки.

Личинки саранчовых IV-V возрастов и имаго, переносят заражение без видимых осложнений и продолжают расти и развиваться даже при очень высокой интенсивности инвазии (в эксперименте 200–1000 экз./особь), хотя в этом случае жировое тело у насекомых практически отсутствует.

Полученные данные свидетельствуют о согласованности пищевых преференций саранчовых различных возрастов с их потенциальным участием в жизненном цикле *D. rheae* в качестве промежуточных хозяев. Эта потенциальная возможность реализуется в зависимости от конкретных условий внешней среды. Обычная для второй половины лета засуха побуждает саранчовых, достигнувших к этому моменту в большинстве своем имагинального состояния, использовать в пищу помет, как дополнительный источник влаги. Как следствие, в течение сезона происходит накопление личинок паразита в совокупности популяций промежуточных хозяев.

При исследовании содержимого зоба хищных видов семейства Tettigoniidae (в связи с низкой численностью этой группы прямокрылых, мы смогли исследовать только 10 экз. *Platycleis affinis*, 83 экз. *Platycleis tessellata* и 9 экз. *Gampsocleis glabra*) следы помета ганду мы не обнаружили, а находили лишь остатки различных прямокрылых и в единичных случаях – растительные фрагменты.

Могут ли кузнецы заражаться яйцами *D. rheae* через своих жертв? Чтобы ответить на этот вопрос, мы подсаживали в садок с кузнецами *P. tessellata* различных саранчовых, предварительно накормив последних пищей, содержащей яйца *D. rheae*. В течение 2–3 суток кузнецы съедали предложенных саранчовых. При последующем вскрытии этих кузнецов было установлено их заражение личинками *D. rheae*. Таким образом, реально просматриваются два пути поступления яиц *D. rheae* в пищеварительный тракт кузнецов: 1) из пищеварительного канала их обычных жертв – саранчовых, 2) с растительным кормом, загрязненным пометом окончательного хозяина. К тому же нельзя полностью исключать возможность поедания кузнецами помета животных, хотя мы и не получили прямых доказательств этого. Тем не менее, низкая численность кузнецовых и незначительное количество личинок *D. rheae*, сосредоточенных в представителях этого семейства, определяют ведущую роль саранчовых в выполнении функций промежуточного хозяина в исследуемой паразитарной системе *D. rheae*. Таким образом, детальное изучение циркуляции паразитов, основанной на устойчивых цепях питания хозяев, дает возможность выявить характерные особенности экологии хозяев.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. И. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951а. – Т. I. – 380 с. – (Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР, Н. с. № 38).
- Бей-Биенко Г. Я., Мищенко Л. И. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951а. – Т. II. – 381–668 с. – (Определители по фауне СССР, издав. Зоол. ин-том АН СССР, Н. с. № 40).
- Вакаренко Е. Г. Циркуляция нематоды *Dicheilonema rheae* в условиях целинной степи «Аскания-Нова» // Паразитология в Украині. Вчора, сьогодні, завтра: Матеріали ювіл. конф. Українськ. т-ва паразитологів, Київ, 16–17 травня 1995 р. – К., 1996. – С. 24–28.
- Гусева В. С. Эколо-географический анализ распределения саранчовых в степной зоне // Уч. зап. МГПИ. – М., 1972. – № 476: Fauna и экология животных. – С. 27–31.
- Криштак Н. Г. Особенности трофических связей у подвидов конька усатого *Chorthippus macrocerus* (Orthoptera: Acrididae) // Уч. зап. МГПИ. – М., 1970. – № 465: Fauna и экология животных. – С. 23–39.
- Лаврова Г. Ф. Особенности биологии белополосой кобылки (*Chorthippus albomarginatus* (De G.) Orthoptera: Acrididae) в Оренбургской степи // Уч. зап. МГПИ. – М., 1972. – № 476: Fauna и экология животных. – С. 43–51.
- Паложенцев П. А., Негров В. П. О насекомых – хозяевах паразитических червей человека и животных // Вредные и полезные насекомые. – Воронеж, 1967. – С. 3–159.
- Черняховский М. Е. Типы питания и структура мандибул у различных жизненных форм саранчовых (Acridoidea) // Зоол. журнал. – 1968. – Т. 47, вып. 2. – С. 238–248.
- Vakarenko E., Kuzmin Y. The development of *Dicheilonema rheae* (Nematoda: Diplotriaenoidea) in the intermediate host // Helminthologia. – 2000. – Vol. 37, № 1. – С. 47–51.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины

УДК 591.764.1:591.531 (477-18)

© 2000 г. Д. В. ВОВК

## ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПЛАСТИНЧАТОУСЫХ ЖУКОВ (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ УКРАИНЫ ПО СПОСОБУ ПИТАНИЯ

Сведения о трофических связях пластинчатоусых жуков мы находим в целом ряде работ, посвященных фауне изучаемого надсемейства Украины (Савченко, 1938; Мальцев, 1966; Рошко, 1990; Мартынов, 1997), сопредельных территорий (Негров, 1999; Шохин, 2000) и дальнего зарубежья (Яблоков-Хизорян, 1967; Проценко, 1968; Джамбазишвили, 1979; Николаев, Пунцагдулам, 1984; Jessop,