

УДК 595.767.29(575.4)

© 1995 г. В. Г. КАПЛИН

**ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ГИГАНТСКОЙ
ЧЕРНОТЕЛКИ *PISTEROTARSA GIGANTEA*
(COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) В ВОСТОЧНЫХ КАРАКУМАХ**

В пространственно-временном аспекте проанализированы динамическая плотность, абсолютная численность, биомасса, составляющие суточной активности (выход из убежищ, поиски корма, питание, зарывание в песок), размеры кормовых участков, потребление пищи, состав кормов роющего эпипсаммобионта, первичного фитосапрофага, К-стратега *P. gigantea* Fisch.-W. На основании данных по лабораторному содержанию имаго без пищи в течение 34 суток выявлены особенности переваривания у них корма, выделения экскрементов и обмена веществ при голодании.

Имаго чернотелок псаммофильного туранского рода *Pisterotarsa*, включающего четыре вида, относятся к специализированным роющим крупным формам, с глазами средних размеров и бегательно-копательными ногами, собирающим корм на поверхности почвы и зарывающимся в песок в неблагоприятное время суток (Медведев, 1970). В барханно-бугристых песках Каракумов и Кызылкумов *P. gigantea* Fisch.-W. в большинстве случаев входит в число преобладающих по биомассе насекомых-эпигеобионтов и ледобионтов, однако данные по его экологии отрывочны. Имеются немногочисленные сведения по обилию, численности и биомассе (Шестоперов, 1934; Непесова, 1980; Непесова, Бегов, 1991), сезонной и суточной активности (Киранова, 1952; Кузнецов, 1971), продолжительности жизни и размножению (Непесова, 1980), потреблению и скорости переваривания пищи (Кузнецов, 1975). Исследовали также вредоносную деятельность *P. gigantea* (Гуссаковский, 1949; Гершун, 1960), действие солнечной радиации и запыленности атмосферы на температуру тела (Стрельников, 1934), содержание макро- и микроэлементов в теле имаго (Каплин, Санин, 1983), паразито-хозяйинные связи с личинками двукрылых и гельминтами (Ункевич, 1969; Чарькулиев, Непесова, 1972; Мушкамбарова, 1973). В Восточных Каракумах *P. gigantea* активен с марта до октября утром и вечером, а с конца апреля до августа — частично и ночью (Кузнецов, 1971). В его питании преобладают зеленые и свежееотмершие однолетние части растений.

В задачи наших исследований, проведенных в ландшафте крупногрядовых песков на территории Репетекского биосферного заповедника, входило изучение пространственного распределения, сезонного изменения динамической плотности, численности и биомассы, составляющих суточной активности, размеров кормовых участков, состава кормов, скорости переваривания пищи и особенностей обмена веществ при голодании, а также роли *P. gigantea* в биогеоценозах¹. Основна

¹ В сборе материала помощь оказали Р. Д. Черненко и Е. Г. Королева, за что автор выражает им искреннюю признательность.

цель работы заключалась в выяснении закономерностей в территориальных и трофических связях таких сравнительно крупных, питающихся на поверхности почвы долгоживущих насекомых К-стратегов (Pianka, 1970), как *P. gigantea* в экстремальных условиях песчаной пустыни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевыми исследованиями, проведенными в 1977—1993 гг., были охвачены по возможности все типы местообитаний *P. gigantea* в Восточных Каракумах, образующих эколого-генетический ряд по степени подвижности субстрата от эркекселинников и эркекселиновых кандымников на барханных песках до илаковых и мохово-илаковых белосаксаульников на бугристых и ячеистых песках (Каплин, 1976) (табл. 1). Динамическую плотность имаго *P. gigantea* на поверхности почвы определяли с помощью ловушек Барбера, заполненных 4%-ным раствором формалина. В качестве ловушек использовали литровые банки (Тихомирова, 1975). В каждом из местообитаний в одних и тех же точках ежемесячно с февраля 1977 г. по январь 1978 г., а также в мае-июне 1976, 1978, 1987 и 1989 гг. устанавливали по 10—40 ловушек на 5 суток на расстоянии 7—10 м одна от другой с учетом горизонтальной структуры растительного покрова (Каплин, 1990). Всего было отработано 4,3 тыс. ловушко-суток и учтено 682 экз. имаго *P. gigantea*. Учеты абсолютной численности активных особей на поверхности почвы проводили в 4—6-кратной повторности на маршрутах длиной 0,1—1,0 км с шириной полосы учета 5—10 м. Пол жуков выясняли в лаборатории под бинокляром. Их половой аппарат становился видимым при отгибании последнего стернита брюшка. Общую биомассу жуков определяли на основании их абсолютной численности и средней массы особей. Всего в апреле — августе были взвешены 123 самца и 96 самок *P. gigantea*.

Наблюдения за питанием и кормовыми участками проводили в апреле и июне преимущественно в оптимальных условиях обитания чернотелки в течение ее утренней и вечерней активности с момента выхода жуков из убежищ до закапывания их в песок. При этом фиксировали данные о поведении жуков при поисках кормовых объектов (времени передвижения и остановках), местах питания, видах кормов и т. д. На плане отмечали путь, пройденный жуками. Всего были проведены наблюдения за 13 особями в течение 11 суток. Периодичность суточной активности исследовали в естественных условиях в апреле и июне на основании непрерывных утренних и вечерних наблюдений в течение 5—6 суток за активностью восьми особей. Для выявления количества пищи, потребляемой *P. gigantea* за один период активности, утром и вечером часть закончивших питание и приступивших к зарыванию особей доставляли в лабораторию, где определяли сырую и сухую массу свежесобранного корма в переднем отделе кишечника (Кузнецов, 1975).

С целью выяснения особенностей переваривания пищи *P. gigantea*, выделения экскрементов и обмена веществ при голодании 13.IV 1990 г. в уркачиселиновом белосаксаульнике были собраны утром 10 особей (по пять самцов и самок) и вечером восемь (по четыре самца и самки). Жуков после взвешивания помещали в индивидуальные сосуды объемом 0,2 л и содержали в лабораторных условиях без пищи в течение 34 суток при температуре 18—22° С. Первые 4 суток жуков и их экскременты взвешивали через 12 ч утром и вечером перед началом утренней и вечерней активности в естественных условиях, а далее — 1 раз в сутки. Дополнительно шесть особей были взвешены и высушены в термостате при 105° сразу после сбора, а четыре — после 16 суток голодания для определения содержания воды в теле.

Сезонное изменение динамической плотности (числитель, экз/50 лопушко-суток) и встречаемости в лопушках (знаменатель, %) гигантской чернотелки на поверхности почвы в основных местобитаниях песчаной пустыни

Местообитание	Дата учета										Средн. за год	25— 30.VI 1978	3—8.VI 1989	
	февраль 1977 г.— январь 1978 г.													
	13— 19. II	13— 19. III	14— 20. IV	13— 19. V	13— 19. VI	13— 19. VII	15— 21. VIII	13— 19. IX	13— 19. X	13— 19. XI, XII, I				
Эркецелиновый кан- дьячник (<i>Calligonum arborescens</i> — <i>Stipagrostis karelinii</i>) на среднебарханных песках	—	$\frac{1,7}{17}$	$\frac{3,2}{17}$	$\frac{11,4}{43}$	$\frac{42,2}{78}$	$\frac{31,7}{83}$	$\frac{3,8}{38}$	—	$\frac{1,4}{14}$	—	$\frac{8,0}{22}$	$\frac{14,0}{60}$	$\frac{24,0}{60}$	$\frac{39,1}{91}$
Уржачелиновый кандьячник (<i>Calligonum sarrir- metense</i> — <i>Stipagrostis pennata</i>) на бархано-мелкобуг- ристых песках	—	$\frac{4,3}{43}$	$\frac{30,0}{100}$	$\frac{12,5}{50}$	$\frac{32,0}{80}$	$\frac{32,5}{100}$	$\frac{8,8}{50}$	—	$\frac{1,7}{17}$	—	$\frac{10,2}{35}$	$\frac{13,3}{55}$	$\frac{31,1}{78}$	$\frac{25,0}{83}$
Уржачелиновый бе- лосаксульник (<i>Haloxyton reticulat</i> — <i>S. repens</i>) на бар- хано-бугристых пес- ках	—	$\frac{3,3}{33}$	$\frac{33,0}{70}$	$\frac{31,0}{60}$	$\frac{6,0}{20}$	$\frac{8,6}{43}$	$\frac{3,0}{20}$	—	$\frac{1,4}{14}$	—	$\frac{7,2}{20}$	$\frac{34,0}{50}$	$\frac{32,0}{50}$	$\frac{39,0}{80}$
Илаковский белосакса- ульник (<i>H. reticulat</i> — <i>Carex physodes</i>) на мелкобугристых пес- ках	—	—	$\frac{3,0}{10}$	—	—	—	—	—	$\frac{0,2}{1}$	—	—	—	—	—
Среднемесячная тем- пература воздуха, °С	4,3	14,1	20,6	25,4	32,5	31,7	28,5	23,2	14,6	$\frac{2,8}{10,8}$	17,8	29,6	28,7	29,5

Численность, половой состав популяций, индивидуальная и общая биомасса активных особей
Pisterotarsa gigantea

Местообитание	Дата учета				
	15—24 июня 1993 г.			апрель—июнь 1978—1993 гг.	
	живая масса ($M \pm m$), г		доля самок в популяции, %	числен- ность, экз/га	живая биомас- са, г/га
	самцы	самки			
Эркекселиновые кандымники	$3,02 \pm 0,18$ ($n = 16$) [*]	$2,88 \pm 0,14$ ($n = 20$)	44,4	29—30	85—88
Уркачиселиновые кандымники	$3,01 \pm 0,16$ ($n = 20$)	$2,85 \pm 0,09$ ($n = 25$)	44,4	41—107	120—312
Уркачиселиновые белосаксаульники	$2,96 \pm 0,14$ ($n = 31$)	$2,68 \pm 0,11$ ($n = 38$)	44,9	52—170	146—507
Илаковые белосаксаульники	$2,81 \pm 0,40$ ($n = 4$)	$2,81 \pm 0,50$ ($n = 5$)	44,4	4—7	11—20

* В скобках указано число наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственно-временное распределение. В Восточных Каракумах гигантская чернотелка распространена от барханных до полузадерненных бугристых песков. Оптимальные условия обитания для *P. gigantea* складываются в среднебарханных и барханно-бугристых песках, где этот вид достигает наибольшего обилия и использует практически все структурные элементы местообитания. В крупнобарханных песках чернотелки встречаются преимущественно в межбарханных понижениях, в илаковых белосаксаульниках — в язвах дефляций, на участках с подвижным поверхностным слоем песка.

Динамическая плотность особей по годам колеблется незначительно. В сезонном отношении происходит смещение ее максимума по мере увеличения степени подвижности субстрата с апреля-мая в белосаксаульниках на барханно-бугристых песках на июнь-июль в кандымниках на среднебарханных песках (табл. 1). Наибольшие показатели абсолютной численности и биомассы активных особей *P. gigantea* на поверхности почвы отмечены в уркачиселиновых белосаксаульниках (табл. 2). Сходные данные по численности гигантской чернотелки получены и другими авторами (Кузнецов, 1975; Непесова, Бетов, 1991). В течение одного периода активности на поверхности песка деятельны не более 30—50% особей *P. gigantea*. В связи с этим их общая численность, как правило, в 2—3 раза выше численности активных особей. В последней декаде августа численность активных *P. gigantea* снизилась в среднебарханных песках до 5,0 экз/га, в барханно-бугристых песках до 1,2—2,5. При этом в барханно-бугристых песках чернотелки стали встречаться преимущественно на обарханенных участках с повышенным содержанием влаги в верхних слоях песка. В задерненных песках с высокой сухостью почв в августе-сентябре они практически исчезли. Максимум численности чернотелок в августе переместился в барханные пески, где условия увлажнения почво-грунтов в сухой и жаркий период года наилучшие по сравнению с барханно-бугристыми и мелкобугристыми песками.

Размеры особей. Одним из наиболее обобщенных показателей размеров особей животных является их биомасса. В апреле — августе живая масса самцов

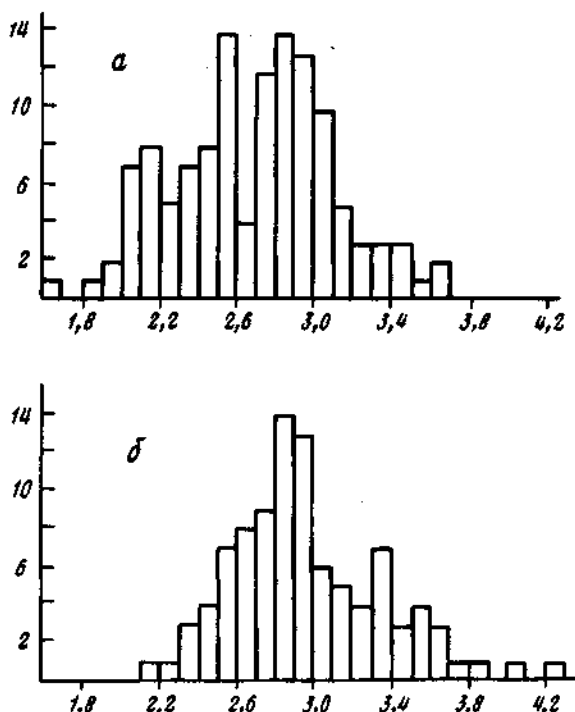


Рис. 1. Гистограмма распределения живой массы самцов (а) и самок (б) *Pisterotarsa gigantea*. По оси ординат — число случаев, %; по оси абсцисс — биомасса, г

P. gigantea составляет 1,67—3,70 г, самок — 2,20—4,29 г. В Восточных Каракумах максимальные значения биомассы особей *P. gigantea* в 2,0—2,2 раза превышают минимальные. Анализ частотного распределения массы особей с интервалом 0,1 г показал, что наиболее часто встречающиеся значения живой массы самцов составляют 2,51—2,60 и 2,81—2,90 г (по 11,4% случаев), самок — 2,81—2,90 г (14,6% случаев) (рис. 1). В целом живая масса возрастает по мере увеличения степени подвижности субстрата от задерненных песков к барханным (табл. 2), а в сезонном аспекте — повсеместно снижается от весны к лету. В уркахиселиновых белосаксаульниках на барханно-бугристых песках живая масса самцов *P. gigantea* составляла в апреле $1,76 \pm 0,38$ г, июне $2,68 \pm 0,11$, августе $2,36 \pm 0,24$, а самок — соответственно $3,22 \pm 0,33$, $2,96 \pm 0,14$, $2,57 \pm 0,16$ г.

Суточная активность. Длина пройденного пути и продолжительность суточной активности *P. gigantea* заметно увеличиваются от второй половины апреля к июню по мере возрастания среднесуточной температуры воздуха (табл. 3). Вечерняя длина пройденного пути в 1,2—1,4 раза превышает утреннюю, а вечерний период активности, напротив, в 1,3—3,0 раза меньше утреннего. Это объясняется тем, что скорость передвижения чернотелок вечером при более высокой температуре поверхности почвы и воздуха в 1,4—4,2 раза выше, чем утром при более низких значениях температуры. От уркахиселиновых белосаксаульников к эркекселиновым кандымникам по мере возрастания степени подвижности субстрата длина пройденного пути *P. gigantea* и скорость передвижения увеличиваются менее резко. Общий период активности при этом снижается. Указанные наблюдения положительно коррелируют с уменьшением численности и сомкнутости крон древесных растений и многолетних трав, обуславливающих большую открытость местообитаний. Сомкнутость крон деревьев, кустарников и многолетних трав составляет в уркахиселиновых белосаксаульниках 30—35%, в эркекселиновых кандымниках — менее 10% (Каплин, 1976, 1976а). Утренние и

Показатели суточной активности *Pisterotarsa gigantea* (данные наблюдений за 12 особями в течение 10 суток)

Показатель активности	Местообитание, время наблюдений		
	эркекселиновые кан- дымники	уркачиселино- вые	белосаксаульни- ки
	29.VI—2.VII 1978	24—28.VI 1978	14—29.IV 1990
Длина пройденного пути, м	149—225(187)	185	18—54(39)
	263	211—244(228)	43—58(50)
	225	206	44
Период активности, мин	107—151(130)	209	80—119(104)
	76	66—73(70)	60—94(77)
	102	140	90
Продолжительность питания, мин	44—55(50)	36	16—52(37)
	27	16—17	20—26(23)
	38(37%)	26(19%)	30(33%)
Продолжительность поиска корма, мин	31—38(60)	169	45—82(60)
	43	47—52(50)	37—63(50)
	52(51%)	110(79%)	55(61%)
Продолжительность рытья норок, мин	8—32(20)	4	4—10(7)
	6	2—3	3—5(4)
	13(12%)	3(2%)	5(6%)
Скорость передвижения без учета остано- вок для питания, м/мин	1,7—7,3(4,5)	1,1	0,3—1,2(0,7)
	6,1	4,1—5,2(4,6)	0,9—1,2(1,0)
	5,3	2,8	0,8
Количество случаев питания	11—14(12)	16	8—26(17)
	18	7—8	12—13
	15	12	15
Количество попыток зарыться	6—7	2	2—3
	4	2	2—4(3)
	5	2	3
Температура поверхности почвы в период активности, °С	23,0—38,4	19,0—37,3	14,0—29,0

Примечания. Для каждого показателя активности: первая строка — утром, вторая — вечером, третья — в среднем. В скобках первой и второй строк — средний показатель, третьей — доля времени, приходящегося на данный вид деятельности (%), от периода активности в целом.

вечерние периоды активности и скорости передвижения в барханно-бугристых песках отличаются резче, чем в барханных (табл. 3).

Продолжительность питания *P. gigantea* составляла 19—37%, поиска пищи — 51—79, рытья норок — 2—12% времени одного периода активности. При этом в барханных песках затрачивается относительно несколько большее количество времени на питание и рытье убежища и меньшее — на поиски корма, чем в барханно-бугристых песках. Вероятно, это объясняется локальными скоплениями корма, легкостью передвижения по голой поверхности песка, большей сыпучестью субстрата, засыпающего убежища, в барханных песках, по сравнению с барханно-бугристыми песками. В эркекселиновом кандымнике чернотелки зарываются в убежище на неблагоприятное время суток с 4—7-й, а в уркачиселиновом белосаксаульнике — с 2—3-й попытки.

Поиски кормовых объектов, питание и выбор мест для рытья норок, составляющие основу индивидуальных кормовых участков *P. gigantea*, носят в значительной мере случайный характер и определяются наличием и особенностями

распределения объектов питания, степенью благоприятности верхнего слоя песка для передвижения и рытья временных убежищ. Расположение индивидуальных участков и норок, выкапываемых чернотелками в конце периода активности, непостоянно и меняется от одного периода активности к другому. Сигналами к началу выбора места для зарывания в песок служат получение необходимого количества пищи, изменение благоприятных условий освещенности и температуры верхнего слоя почвы. Если субстрат слишком плотный, сыпучий или имеются другие препятствия, чернотелка прекращает рыть норки и начинает рыть другую в — нескольких метрах от первой. Максимальное число попыток зарыться достигает семи. Временные убежища *P. gigantea* являются связующим звеном между двумя индивидуальными кормовыми участками одной особи, куда чернотелка прячется в конце первого периода активности и из которого выходит в начале второго периода. Индивидуальные кормовые участки разных особей часто перекрываются, особенно при повышенной численности, однако, сталкиваясь, особи разбегаются в разные стороны.

В неблагоприятные дни активность *P. gigantea* снижается. Весной такое снижение чаще наблюдается утром при холодных ночах, а летом — вечером при высоких дневных и ночных температурах. Так, 15.IV 1990 г., когда утром температура поверхности почвы составляла 12—15°, были активны единичные особи. Многие неактивные утром особи вышли из убежищ вечером. В среднем в апреле — июне большая часть особей *P. gigantea* активны на поверхности почвы, пропуская один-два периода активности. Отдельные особи не выходили из убежищ по 1—3 суткам.

Размеры кормовых участков. Площадь кормового участка *P. gigantea* в апреле была в уркахиселиновом белосаксаульнике утром 21—112 м² (в среднем 56), вечером 88—120 (104), в уркахиселиновом кандымнике вечером около 150 м². Как известно, площадь индивидуального участка животных зависит от их размеров (Гиляров, 1990). В частности, у растительноядных млекопитающих она выражается формулой: $A = 2,71 W^{1,02}$, где A — площадь индивидуального участка (га), W — живая масса животного (кг). В уркахиселиновом белосаксаульнике в апреле при средней площади индивидуального участка за один период суточной активности 80 м² и средней живой массы особи 2,99 г это отношение для *P. gigantea* примет вид: $A = 26,2 W^{1,02}$, или $A = 3,01 W^{1,02}$ (при выражении площади участка в гектарах и массы в килограммах). Иными словами, зависимость площади индивидуального участка крупных растительноядных насекомых-эпигеобионтов от их размеров сходна с таковой у травоядных млекопитающих. В июне, по мере возрастания среднесуточной температуры воздуха длина пути, пройденного за один период активности, и площадь индивидуального кормового участка *P. gigantea* увеличиваются примерно в 4,7 раза, а средняя масса особей уменьшается в 1,06 раза по сравнению с таковыми показателями в апреле, при этом рассмотренный выше коэффициент возрастает почти в 5 раз.

Реакция на неоднородность горизонтальной структуры местообитания. В апреле—июне в среднебарханных и барханно-бугристых песках *P. gigantea* для питания и передвижения предпочитает селиново-кандымовые и неравноцветниково-уркахиселиново-белосаксауловые микрофитоценозы с *Heliotropium argusoides* и *Argusia sogdiana* на пологих склонах, в слабовыраженных понижениях, по возможности избегая глубоких понижений, заросших *Anisantha testorum*, повышенных участков барханных цепей, слившихся прикустовых бугров кустарников или проходя их транзитом без питания (табл. 4). Сходные результаты были получены и при учетах чернотелок с помощью ловушек Барбера. В конце мая 1987 г. их динамическая плотность в первых двух типах микрофитоценозов уркахиселинового белосаксаульника составляла 76—92, в двух последних — 3—11 экз/ловушко-суток, при встречаемости в ловушках — соответственно 100 и 10—50%.

Состав кормов. Имаго *P. gigantea* в апреле питаются живыми и свежотмершими листьями, побегами, стеблями, цветками, плодами эфемеров, раннелетних однолетников, деревьев и кустарников, всходами трав, древесных рас-

Использование *Pisterotarsa gigantea* различных типов микрофитоценозов для передвижения и питания

Микрофитоценозы	Занимаемая площадь, %	Средняя доля пути, пройденного жуками за период активности, %	Число случаев питания, %
Эркекселиновые кандымники			
Кандымовые (<i>Calligonum arborescens</i>) на барханных цепях	24,0	12,7	7,0
Селиново-кандымовые с гелиотропом (<i>C. arborescens</i> — <i>Stipagrostis karelinii</i> + <i>S. pennata</i> — <i>Heliotropium argusioides</i>) на склонах цепей и в слабовыраженных понижениях	63,6	75,6	88,4
Неравноцветниково-уркачиселиново-кандымовые с гелиотропом (<i>C. arborescens</i> — <i>Stipagrostis pennata</i> — <i>H. argusioides</i> — <i>Anisantha tectorum</i>) в хорошо выраженных понижениях	12,4	11,7	4,6
Уркачиселиновые белосаксаульники			
Уркачиселиново-белосаксаульные с кандымом и гелиотропом (<i>Haloxylon persicum</i> + <i>Calligonum caput-medusae</i> — <i>Stipagrostis pennata</i> — <i>Heliotropium argusioides</i>) на повышенных подвижных участках	26,7	41,3	23,3
Неравноцветниково-уркачиселиново-белосаксаульные с аргузией (<i>H. persicum</i> — <i>S. pennata</i> — <i>Argusia sogdiana</i> — <i>A. tectorum</i>) на пологих склонах и в слабовыраженных понижениях	46,0	50,8	67,4
Неравноцветниково-белосаксаульные (<i>H. persicum</i> — <i>A. tectorum</i>) в хорошо выраженных понижениях	5,1	3,2	0
Разнотравно-неравноцветниково-белосаксаульные (<i>H. persicum</i> — <i>A. tectorum</i> + <i>Ephemerae</i>) на слившихся прикустовых буграх	22,2	7,7	9,3

тений, пометом песчанок. В июне-июле потребляют сухие и полусухие надземные органы многолетних трав, эфемеров, опавшие листья, побеги, генеративные органы деревьев и кустарников (табл. 5). Отдают предпочтение свежееотмершим однолетним частям массовых видов растений.

Потребление пищи. На основании просмотра содержимого переднего отдела кишечника у 16 особей *P. gigantea* в конце их утреннего и вечернего периодов активности установлено, что сухая масса пищи, потребленной имаго в уркачиселиновом белосаксаульнике, составляла в среднем в апреле 1990 г. утром $137,5 \pm 13,6$ мг/особь (5,1% живой массы жуков), вечером $91,9 \pm 23,7$ (3,5), а в 1-й декаде июня — соответственно $117,5 \pm 19,7$ (4,6) и $45,7 \pm 10,2$ (1,9). Аналогичные данные для *P. gigantea* (108 ± 12 мг/особь) были получены и Кузнецовым (1975). Суточное количество пищи, съеденной утром и вечером в пересчете на одну особь, составляет у гигантской чернотелки 6,5—8,6% (в среднем 7,6) живой или 17,7—24,2% (21,0) сухой массы жуков. В степи у чернотелок *Tentyria nomas* суточное потребление сухого корма заметно выше (37,8% сухой массы жуков) (Мордкович, Афанасьев, 1980). Согласно формуле Ван Дрифта, для определения величины пищевого рациона у сапрофагов $C = k \cdot g^{2/3}$ (Стриганова, 1980), где C — суточное потребление пищи в сухом состоянии, g — абсолютно сухая масса животного, постоянный коэффициент k составил для *P. gigantea* 0,17—0,24 (в среднем 0,20). В уркачиселиновом белосаксаульнике, когда средняя утренняя и вечерняя численность активных особей гигантской чернотелки составляет в апреле-мае 170 экз/га, июне-июле 52, августе

Кормовые растения и другие пищевые объекты *Pisterotarsa gigantea* (данные наблюдений за 13 особями в течение 11 суток)

Объект питания	Местообитание, время наблюдений							
	эркекселиновые кандымки, 29.VI—2.VII 1978		уркачиселиновые кандымки, 24.IV 1990		Уркачиселиновые белосаксаульники			
					14—29.IV 1990		24—28.VI 1978	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
Деревья и кустарники								
<i>Ammodendron conollyi</i> (л, цв)	26	60,5	1	5,6	—	—	—	—
<i>Calligonum</i> spp. (п, цв)	2	4,7	3	16,7	—	—	3	9,7
<i>Haloxylon persicum</i> (п)	—	—	—	—	6	6,4	—	—
<i>Salsola richteri</i> (л)	—	—	—	—	—	—	1	3,2
<i>Ephedra strobilacea</i> (пл)	—	—	—	—	3	3,2	—	—
Полудревесные растения								
<i>Acanthophyllum elatius</i> (л, пл)	3	7,0	—	—	—	—	—	—
Многолетние травы								
<i>Stipagrostis karelinii</i> (л)	2	4,6	—	—	—	—	—	—
<i>Ferula litwinowiana</i> (л, пл)	—	—	—	—	4	4,2	—	—
<i>Heliotropium argusioides</i> (л, ст, пл)	8	18,6	1	5,6	—	—	13	42,0
<i>Argusia sogdiana</i> (л, пл)	—	—	—	—	—	—	5	16,1
<i>Asthenatherum forsskalii</i> (л, пл)	—	—	1	5,5	—	—	—	—
Однолетники								
Ранневесенние								
<i>Anisantha tectorum</i> (л, ст, пл, всх)	2	4,6	2	11,1	8	8,5	8	25,8
<i>Strigosella circinnata</i> (л, ст, цв)	—	—	2	11,1	60	63,8	—	—
Средневесенние								
<i>Spirorhynchus sabulosus</i> (л, ст)	—	—	—	—	2	2,1	—	—
Раннелетние								
<i>Corispermum palillosum</i> (всх)	—	—	7	38,9	1	1,1	—	—
Летне-осенние								
<i>Agriophyllum minus</i> (всх)	—	—	—	—	1	1,1	—	—
Погибшие насекомые								
Жуки-чернотелки	—	—	—	—	—	—	1	3,2
Гусеницы бабочек	—	—	1	5,5	—	—	—	—
Помет полуденной песчанки	—	—	—	—	8	8,5	—	—
Помет птиц	—	—	—	—	1	1,1	—	—
Итого	43	100	18	100	94	100	31	100

Примечание. Свежеотмершие и полусухие органы растений: л — листья, п — побеги, ст — стебли, цв — цветки, пл — плоды, всх — всходы.

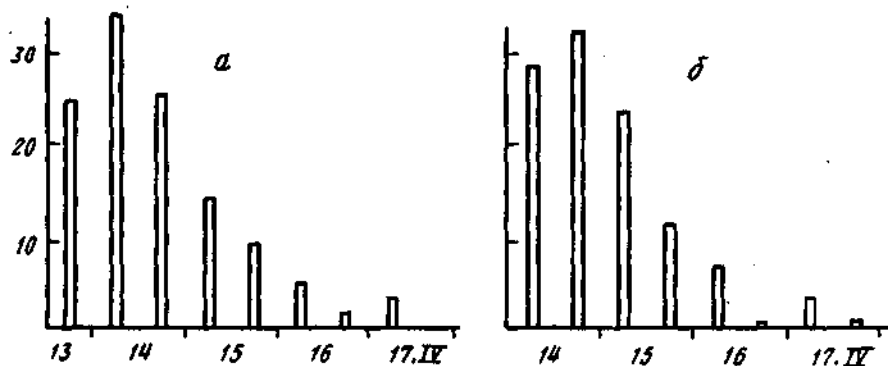


Рис. 2. Динамика выделения сухой массы экскрементов (мг/особь) голодающими особями *Pisterotarsa gigantea*, собранными в естественных условиях в конце периода активности утром (а) и вечером (б) (средние данные наблюдений в лаборатории за 18 особями)

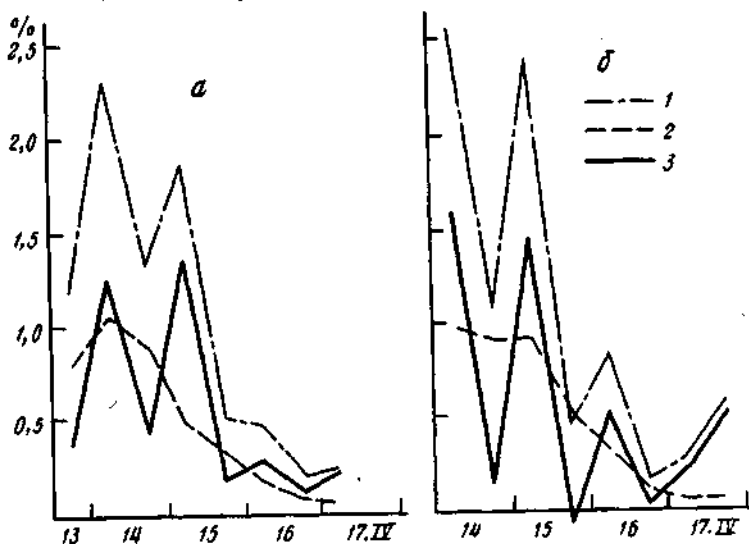


Рис. 3. 0,5-суточный прирост потери живой массы тела (1), сухой массы экскрементов (2) и их разности (потери чистой массы тела) (3) по отношению к исходной живой массе тела у особей *Pisterotarsa gigantea* (%) в течение четырех суток голодания: а, б — то же, что на рис. 2

и октябре 2,5 экз/га, а их сухая масса соответственно 181,9 г/га, 52,4 и 2,2 г/га, *P. gigantea* потребляет соответственно 38,2 г/га, 11,0 и 0,5 г/га сухого корма в сутки. Суммарное потребление за весь год составит 3039,1 г/га.

Скорость переваривания пищи и обмен веществ при голодании. Имаго *P. gigantea* обладает высокой устойчивостью к голоданию. Наиболее ранняя гибель от голода наблюдалась среди жуков с низкой массой тела, а также среди жуков, зараженных эндопаразитами. Через 5 суток голодания погиб один самец с живой массой тела 1,67 г. На 34-е сутки оставались живыми 85,7% самок и 57,1% самцов (в среднем 71,4% наблюдаемых особей). Погибшая самка содержала пять пупариев мух. У двух из трех погибших самцов в первом случае в экскрементах были обнаружены 16 яиц, во втором — два яйца и девять личинок гельминтов. В целом яйцами и личинками гельминтов оказались заражены 38,9% особей (четыре самки и три самца). Яйца гельминтов были выявлены в экскрементах на 2—5-е, а их личинки — на 16-е сутки голодания. В течение 34 суток голодания средняя масса жуков уменьшилась на 28,1—32,7% первоначальной сырой массы тела. Иными словами, имаго *P. gigantea*, как правило, остаются живыми даже после потери более 30% массы тела.

Содержание воды в теле свежесобранных особей составило $64,1 \pm 5,0\%$. Через 16 суток голодания относительное содержание воды у чернотелок увеличилось на $7,9\%$. Возможно, это обусловлено тем, что содержание воды у них уменьшалось медленнее абсолютного снижения сухой массы тела. За 16 суток суммарное содержание воды в теле четырех опытных особей снизилось на 351 мг, а их сухая масса уменьшилась на 1489 мг, при этом выделилось 509 мг экскрементов. Вероятно также, что повышенное содержание воды в теле поддерживалось за счет образования метаболической воды и низкого испарения влаги с поверхности тела вследствие его сильной склеротизации и наличия почти замкнутой субэлитральной полости (Дизер, 1954).

Выделение жуками экскрементов с остатками пищи происходило в течение первых 4 суток голодания. При этом около 75% их массы выделяется в первые 1,5 суток (рис. 2). Остатки муравьев отмечены в экскрементах $66,7\%$ самок и $33,3\%$ самцов (в среднем у 50% особей). На 5—34-е сутки голодания наблюдалось выделение экскрементов практически без растительных остатков с преобладанием солей щелочноземельных металлов, сухая масса которых составляла у самок $40,3$ и у самцов $35,3\%$ общей массы экскрементов. Сухая масса экскрементов с преобладанием остатков пищи составила у голодающих особей, собранных утром, $119,1 \pm 29,8$ мг/особь, вечером $107,6 \pm 46,6$ (в среднем $3,8 \pm 0,3\%$ живой исходной массы их тела). Общая суточная сухая масса экскрементов, выделенная за первые 0,5 суток особями, собранными утром и вечером, составила в среднем $53,9$ мг/особь ($1,8\%$ живой массы тела). С учетом экскрементов, рассеянных в природе за период утренней и вечерней активности (соответственно 1 ч 27 мин и 1 ч), суточное количество сухих экскрементов, выделяемых *P. gigantea* в естественных условиях, составляет $2,0\%$ живой или $5,6\%$ сухой массы особей (в среднем $60,2$ мг/особь в сутки), а за 1 ч — около $2,51$ мг/особь. В уркачселиновом белосаксаульнике, с учетом неактивных особей, составляющих в среднем 60% общей численности популяции, и сезонной динамики численности чернотелки выделяют в апреле-мае $25,2$ г/га, июне-июле $7,2$, марте, августе и октябре $0,3$ г/га в сутки, или $2016,8$ г/га в год сухих экскрементов. При этом на поверхности почвы рассеивается около 10% , а в почву на глубину 3—20 см минируется до 90% экскрементов. В степи суточное количество экскрементов, выделяемое *Tentyria pomas*, составляет $6,3\%$ сухой массы особей (Мордкович, Афанасьев, 1980).

Исследование прироста процентных отношений потери массы тела (1), количества выделяемых экскрементов (2) и их разности (3) к исходной живой массе тела через 0,5 суток (в течение четырех суток) и через сутки показало, что второй полусуточный показатель у особей, собранных утром, увеличивается к первой ночи, а затем плавно снижается. У жуков, собранных вечером, он значительно снижается от первой ночи ко второй, а далее более резко уменьшается к четвертым суткам (рис. 3). Прирост суточных изменений массы экскрементов резко уменьшается в течение 3-х суток, а затем остается примерно на одном уровне (рис. 4). Первый и третий показатели по наблюдениям каждые 0,5 суток в течение четырех суток голодания имеют два больших максимума приростов в первые две ночи, резко снижаясь в первые два дневных периода. В последующие 2 суток ночные максимумы и дневные минимумы выражены слабее. Это свидетельствует, по-видимому, о более высоком уровне обмена веществ в ночные часы по сравнению с дневными, с одной стороны, и достаточности запаса пищи, полученного за один период питания, на 2 суток для поддержания высокого уровня обмена веществ, — с другой. Повышенный ночной обмен веществ, вероятно, в какой-то мере обуславливает более интенсивное питание жуков утром по сравнению с вечером. Таким образом, в весенний период *P. gigantea* без особых перестроек в обмене веществ переносит 2-суточное голодание за счет избыточного запаса пищи в кишечнике. Это несомненно является важным приспособлением жуков-чернотелок к жизни в пустыне и позволяет им переживать неблагоприятные погодные условия в убежищах. Прирост суточных изменений первого и третьего

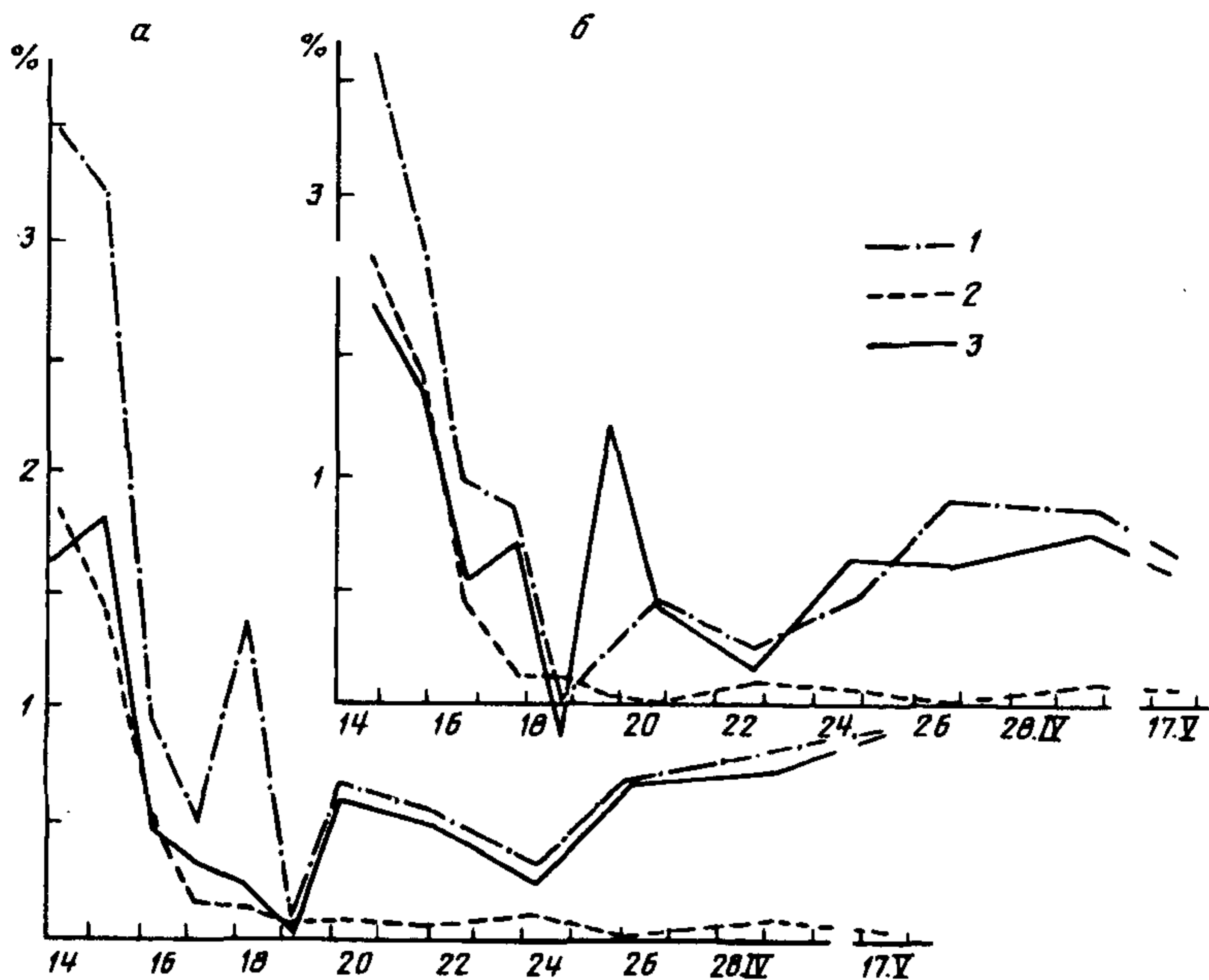


Рис. 4. Суточный прирост потери живой массы тела (1), сухой массы экскрементов (2) и их разности (потери чистой массы тела) (3) по отношению к исходной живой массе тела у особей *Pisterotarsa gigantea* (%) в течение 34 суток голодания: а, б — то же, что на рис. 2

показателей в среднем сравнительно резко уменьшается в течение первых 4—5 суток, затем колеблется в течение 2—2,5 суток, когда, вероятно, происходит перестройка в обмене веществ в связи с полным исчерпанием запасов пищи в кишечнике, далее сравнительно плавно и синхронно изменяется от 0,16% до 0,90% в дальнейший период голодания (рис. 4).

Была предпринята попытка оценки энергетических затрат у имаго *P. gigantea* на обмен веществ после 5—6-суточного голодания при полном исчерпании запасов пищи в кишечнике и установлении сравнительно однородного обмена, когда он протекает преимущественно за счет внутренних резервов. Величину затрат энергии оценивали на основании изменения чистой сухой массы особей и калорийности жуков-чернотелок, ориентировочно принятой за 6,28 кал/мг сухого вещества (Ольшванг, 1980). Энергетические затраты имаго *P. gigantea* на обмен веществ с 5—6 до 34 суток голодания в среднем составили 2,99—3,72 ($3,44 \pm 0,32$) мг/особь в сутки или 22,9—37,1 ($29,7 \pm 5,8$) кал/г в сутки и 0,96—1,54 ($1,24 \pm 0,24$) кал/г в час, что свидетельствует о низком уровне обмена веществ у пустынных чернотелок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ территориальных и трофических связей имаго гигантской чернотелки показал, что она относится к типичным зарывающимся в песок на неблагоприятное время суток эпипсаммобионтам, трофически связанным с свежееотмершими, реже — живыми однолетними частями растений, являясь первичным разрушителем растительных остатков, не затронутых микробиальным разложением. Дополнительное питание чернотелки осуществляется за счет помета растительноядных грызунов, погибших членистоногих, в частности муравьев.

Обитающие на поверхности почвы имаго пустынных чернотелок по типу питания традиционно считаются фитодетритофагами и детритофагами (Непесова, 1980), что не совсем соответствует общепринятой классификации трофических режимов насекомых. Детритом обычно называют остатки растительного и животного происхождения, сильно измененные первичными разрушителями и мик-

рофлорой. Детритофаги отличаются сравнительной биологической примитивностью и неизбирательностью питания (Стриганова, 1980). Рассматриваемых жуков-чернотелок более правильно относить к сапрофагам и фитосапрофагам — первичным разрушителям растительных тканей. Питаясь преимущественно свежееотмершими и живыми частями растений, они приближаются к фитофагам и являются наиболее молодыми в эволюционном отношении сапрофагами, обладающими сравнительно полным набором пищеварительных ферментов. Об этом свидетельствуют и современные данные по эволюции жуков-чернотелок. Личинки и имаго примитивных чернотелок подсемейства *Tenebrioninae* живут в гнилой древесине и в грибах, являясь сапро- и ксиломицетофагами (Дизер, 1955; Бызова, Гиляров, 1956; Келейникова, 1963; Стриганова, 1966 и др.). Вероятно, более продвинуты фитофаги, питающиеся в древесно-кустарниковом ярусе, личинки которых развиваются в почве. Основное направление эволюции чернотелок в неоген-четвертичное время было связано с освоением открытых степных и пустынных ландшафтов. От обитания на древесных растениях наблюдается их переход к жизни на поверхности почвы, становление таких типов питания имаго, как сапрофито-, фитосапро-, сапрофагия.

По особенностям приспособлений к жизни в пустыне гигантская чернотелка, как и большинство других чернотелок-эпигеобионтов, относится к типичным К-стратегам (Рiанка, 1970). Им свойственно повышение выживаемости в условиях стабилизировавшейся численности (Гиляров, 1990). Пустынные К-стратеги пошли по пути выработки морфо-физиологических приспособлений к длительному воздействию неблагоприятных факторов, прежде всего большого дефицита влаги, высоких значений температуры и солнечной радиации. У чернотелок они выражаются в увеличении склеротизации и уменьшении проницаемости покровов, редукции крыльев, срастании надкрылий, формировании субэлитральной полости, изолирующей трахеи от сухого воздуха, роющих приспособлений, повышении концентрации гемолимфы, образовании метаболической воды, низком уровне обмена веществ (Дизер, 1955; Гиляров, 1949, 1964; Clodsley-Thompson, 1962, 1964, 1975; Мордкович, 1977; Edney, 1982 и др.), высокой переносимости голодания, создании избыточного запаса пищи в кишечнике, позволяющего переживать неблагоприятные погодные условия в убежищах. Это способствовало возрастанию эффективности использования ресурсов, усвоению сухих остатков растений в сухой и жаркий период года, увеличению продолжительности жизни, размеров особей, незначительным многолетним колебаниям численности, снижению продуктивности популяций, повышению потенциальной конкурентоспособности.

Освоение *P. gigantea* местообитаний песчаной пустыни происходило, скорее всего, от полузадерненных песков к барханным. Наиболее обособленный и примитивный ирано-южнотуранский вид рода *P. kessleri* Sols. приурочен к задерненным бугристым пескам. Остальные три близких вида (*P. gigantea*, *P. pavlovskii* Vog. и *P. kiritschenkoi* Sem. et Vog.) почти аллопатричны и живут в сходных условиях (Крыжановский, 1965). Оптимальные условия обитания для *P. gigantea* складываются в средней части сукцессионного ряда по степени подвижности субстрата.

В сравнительно молодых, не сложившихся биоценозах пустынь взаимовлияние особей и популяций животных, потребляющих сходные пищевые ресурсы, друг на друга, как правило, слабее, чем воздействие на них внешних экологических факторов. Неполная насыщенность сообществ особями, недоиспользование ими пищевых ресурсов вследствие ограничивающих воздействий неблагоприятных внешних факторов — одна из основных причин ослабления внутри- и межвидовой конкуренции в пустыне. В Восточных Каракумах к основным конкурентам *P. gigantea* относятся чернотелки *Sternodes caspicus* Pall., *Trigonoscelis gigas* Rtt., а также отчасти *Trigonoscelis sublaevicollis* Rtt., *Argyrophana deserti* Sem. и *Adesmia gebleri* Gebl., занимающие близкие экологические ниши, питающиеся живыми и свежееотмершими растительными остатками на поверхности почвы. Названные чернотелки, за исключением *A. gebleri*, обладают хорошими роющими способностями. Первые два вида активны утром и вечером с марта, апреля до сентября, октября и

разобщены с *P. gigantea* по местообитаниям. Максимальное обилие *S. caspicus* наблюдается в барханных, а *T. gigas* — в задерненных песках. Встречаясь совместно с *P. gigantea* в среднебарханных и бугристо-барханных песках, *S. caspicus* предпочитает более подвижные, а *T. gigas* — закрепленные участки, по сравнению с *P. gigantea*. Разобщение *P. gigantea* с ночными видами *T. sublaevicollis* и *A. deserti*, встречающимися в среднебарханных и барханно-бугристых песках с апреля, мая до сентября, октября, происходит главным образом по суточной активности. Распространенный от задерненных до барханных песков, не имеющий роющих способностей дневной осенний (сентябрь — ноябрь) вид *A. gebleri* разобщен с *P. gigantea* по сезонной и суточной активности, местам убежищ, частично по пищевым ресурсам. *A. gebleri* более склонен к сапрофагии по сравнению с *P. gigantea*, он питается свежееотмершими и затронутыми микробиальным разложением растительными остатками. Существенное значение имеет и размерная дифференциация названных видов. Они по размерам заметно меньше *P. gigantea*. Средняя живая масса *T. sublaevicollis* составляет 1,73, *S. caspicus* — 1,67, *T. gigas* — 1,46, *A. deserti* — 0,29, *A. gebleri* — 0,26 г. В связи с крупными размерами и сильной склеротизацией покровов *P. gigantea* испытывает крайне слабый пресс хищников (позвоночных животных).

Половой диморфизм у гигантской чернотелки слабо выражен и проявляется главным образом в размерах особей. Живая масса самки в среднем в 1,05—1,22 раза больше массы самца. Двувершинность кривой распределения массы самцов (рис. 1), вероятно, обусловлена направленным отбором, действующим в сторону увеличения числа особей с крайними значениями признака, в противоположность стабилизирующему отбору, способствующему выживанию особей с промежуточными значениями признака (Шмальгаузен, 1983; Ланде, Бэрроуклаф, 1989). Действие направленного отбора, обуславливающего в меняющихся условиях существования в пустыне создание новых адаптаций, более эффективное использование среды обитания проявляется на примере многих долгоживущих пустынных чернотелок. В частности, в популяциях *Argyrophana deserti* выражены крупная и мелкая формы особей. Возрастание средней массы особей *P. gigantea* по мере увеличения степени подвижности субстрата обусловлено необходимостью значительных перемещений в условиях разреженного растительного покрова и спорадического распределения пищевых ресурсов. Средняя длина пути, пройденного особями *P. gigantea* за один период активности, в июне возрастает от 206 м в белосаксаульниках на барханно-бугристых песках до 225 м в кандымниках на среднебарханных песках (табл. 3). Уменьшение средней массы особей от весны к лету связано со снижением темпов размножения, ухудшением качества и уменьшением количества пищи, возрастанием среднесуточных температур и, вероятно, интенсивности обмена веществ.

В популяциях *P. gigantea* в Восточных Каракумах повсеместно преобладают самцы, составляющие 55—65% общего числа особей. В популяциях с невысокой и стабилизированной численностью, характерной для *P. gigantea*, количественное преобладание самцов повышает возможности оплодотворения самок, способствует увеличению генетической разнородности популяций (Шварц, 1969), выгодной в меняющихся и несложившихся условиях среды обитания в пустыне.

Индивидуальные участки пустынных чернотелок-эпигеобионтов отличаются примитивными чертами организации, формируясь под влиянием преимущественно внешних экологических факторов. Они меняются от одного периода активности к другому и перекрываются у разных особей. Конфигурация и размеры индивидуальных участков чаще контролируются размерами и физиологическим состоянием особей, характером и горизонтальной структурой местообитаний, распределением, качеством и количеством пищевых ресурсов, благоприятных мест для убежищ, метеорологическими факторами, периодом сезонной и суточной активности, плотностью особей. К основным составным частям индивидуальных участков роющих чернотелок-эпипсаммобионтов относятся место выхода из убежищ, территория, на которой происходит поиск корма, места кормления, а

также территория, где происходит поиск мест для убежища и зарывания в песок при наступлении неблагоприятного времени суток. У *P. gigantea* на поиск корма в среднем затрачивается 51—79%, кормление — 19—37%, поиск мест для убежища и зарывание в песок — 2—12% продолжительности периода активности. За один период активности количество случаев питания составляет в среднем 12—15, попыток зарыться — 2—5.

В связи с тем, что большая часть особей *P. gigantea* активны в среднем через один-два периода утренне-вечерней активности, их питание происходит, как правило, 1 раз в 1—1,5 суток, выделение экскрементов при этом идет непрерывно. Суточное количество пищи, съеденной утром и вечером особями, активными на поверхности почвы, составляет 21%, а выделяемых ими экскрементов — 5,6% сухой массы особей. По результатам лабораторных исследований, запаса пищи, полученного за один период активности, хватает на 2 суток для поддержания обмена веществ, характерного для естественных условий. Гигантская чернотелка обладает, по-видимому, эндогенным суточным ритмом обмена веществ, сохраняющимся во время голодания в лабораторных условиях при постоянной температуре воздуха. Обмен веществ в ночные часы выше, чем в дневные, что обуславливает более интенсивное питание жуков утром по сравнению с вечером. В период голодания выделение жуками экскрементов с остатками пищи происходит в течение первых 4 суток, при этом 75% экскрементов выделяется в первые 1,5 суток. В уркахиселиновом белосаксаульнике на барханно-бугристых песках имаго *P. gigantea* за год потребляют около 3,04 кг/га сухих свежесотмерших однолетних частей растений, выделяя 2,02 кг/га сухих экскрементов. На поверхности почвы рассеивается 10%, а в почву минеруется 90% экскрементов. Усвояемость пищи составляет около 33,6%, что близко к значениям этого показателя у сапрофагов (Стриганова, 1980). В пустыне в сухой и жаркий период года, когда микробальное разложение сильно подавлено, а активные стадии микроартропод-сапрофагов практически отсутствуют, жуки-чернотелки, а также муравьи-карпофаги и некрокарпофаги являются главными напочвенными разрушителями растительных остатков.

Имаго *P. gigantea* сравнительно легко переносят месячное голодание даже после потери одной трети массы тела. При этом содержание воды в теле не снижается, а напротив, заметно увеличивается, вероятно, за счет высоких защитных приспособлений против испарения влаги с поверхности тела, с дыханием, а также образования метаболической воды. В период голодания при полном исчерпании запасов пищи в кишечнике энергетические затраты на обмен веществ за счет внутренних резервов составляют у *P. gigantea* 3,6—5,9 мг/г сухой массы в сутки, или 1,0—1,5 кал/г в час.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бызова Ю. Б., Гиляров М. С., 1956. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae)/Зоол. журн. Т. 35. Вып. 10. С. 1493—1508.
- Гершун М. С., 1960. Вредители всходов и сеянцев саксаула и меры борьбы с ними. Ташкент: Фан. С. 1—24.
- Гиляров А. М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. С. 1—191.
- Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.: Изд-во АН СССР. С. 1—280.— 1964. Основные направления приспособлений насекомых к жизни в пустыне//Зоол. журн. Т. 43. Вып. 3. С. 443—454.
- Гуссаковский В. В., 1949. Отряд Coleoptera. Жесткокрылые, или жуки//Вредные животные Средней Азии. М.: Изд-во АН СССР. С. 1—104.
- Дизер Ю. Б., 1954. Зависимость морфо-физиологических особенностей жуков-чернотелок от условий обитания: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИЭМиЭЖ АН СССР. С. 1—16.— 1955. О физиологической роли надкрылий и субэлитральной полости у степных и пустынных чернотелок (Tenebrionidae)//Зоол. журн. Т. 34. Вып. 2. С. 319—322.
- Каплин В. Г., 1976. Особенности формирования фитоценозов в подвижных песках Восточных

- Каракумов//Вестн. МГУ. География. № 1. С. 63—69.— 1976а. Структура и особенности формирования кустово-селиновых белосаксаульников Восточных Каракумов (Туркменская ССР)// Бот. журн. Т. 61. № 6. С. 1141—1157.— 1990. Методы изучения населения беспозвоночных песчаной пустыни//Методы изучения биогеоценозов песчаной пустыни. Ашхабад: Ылым. С. 159—177.
- Каплин В. Г., Санин С. А., 1983. О зольном составе насекомых Восточных Каракумов//Проблемы освоения пустынь. № 1. С. 68—80.
- Келейникова С. И., 1963. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики//Энтомол. обозр. Т. 42. Вып. 3. С. 539—549.
- Киранова Д. М., 1952. Поведение чернотелок в связи с условиями обитания в пустыне Каракумы//Тр. Среднеазиатск. ун-та. Нов. сер. Вып. 32. Биол. науки. Кн. 2. С. 61—90.
- Крыжановский О. Л., 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.—Л.: Наука. С. 1—419.
- Кузнецов В. И., 1971. Суточный ритм активности пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) в различные сезоны года//Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Л.: Наука. С. 69—76.— 1975. Потребление органического вещества некоторыми видами жуков-чернотелок в пустыне Каракумы//Роль животных в функционировании экосистем. М.: Наука. С. 132—135.
- Ланде Р., Бэрроулаф Д. Ф., 1989. Эффективная численность популяций, генетическая изменчивость и их использование для управления популяциями//Жизнеспособность популяций. М.: Мир. С. 117—157.
- Медведев Г. С., 1970. Эколого-морфологические типы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Средней Азии//Фауна и экология насекомых Средней Азии. Душанбе: Ирфон. С. 26—43.
- Мордкович В. Г., 1977. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука. С. 1—110.
- Мордкович В. Г., Афанасьев Н. А., 1980. Трансформация степной подстилки жуками-чернотелками (Coleoptera, Tenebrionidae)//Экология. № 3. С. 56—62.
- Мушкамбарова М. Г., 1973. Значение жуков-чернотелок в сохранении гельминтозной инвазии//Экология насекомых Туркмении, Ашхабад: Ылым. С. 20—35.
- Ненесова М. Г., 1980. Жуки-чернотелки Туркмении. Ашхабад: Ылым. С. 1—211.
- Ненесова М. Г., Бегов П., 1991. Количественная характеристика некоторых массовых видов чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Репетекского заповедника//Проблемы освоения пустынь. № 6. С. 60—63.
- Ольшванг В. Н., 1980. Калорийность некоторых насекомых//Экологическая оценка энергетического баланса животных. Свердловск: Изд-во УФАН СССР. С. 29—36.
- Стрельников И. Д., 1934. Действие солнечной радиации на температуру тела некоторых пойкилотермных животных//Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта. Т. 17—18. С. 313—372.
- Стриганова Б. Р., 1966. Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых. М.: Наука. С. 1—127.— 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. С. 1—244.
- Тихомирова А. Л., 1975. Учет напочвенных беспозвоночных//Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. С. 73—83.
- Ункевич Г. Б., 1969. Обнаружение личинок бионематод у жуков предгорий и гор Копетдага//Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. № 1. С. 80—82.
- Чарыкулиев Д. М., Ненесова М. Г., 1972. О паразитировании мух-саркофагид на жуках-чернотелках в Туркмении//Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. № 5. С. 71—73.
- Шестоперов Е. Л., 1934. Фауна Репетекского заповедника ТуркмССР//Изв. Туркменск. междвуедомств. комитета по охране природы и развитию природных богатств. Ашхабад. № 1. С. 199—228.
- Шварц С. С., 1969. Эволюционная экология животных. Свердловск: Изд-во УФАН СССР. С. 1—199 (Тр. Ин-та экол. растений и животных. Вып. 65).
- Шмальгаузен И. И., 1983. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука. С. 1—360.
- Clodsley-Thompson J. L., 1962. Microclimates and the distribution of terrestrial arthropods//Ann. Rev. Entomol. V. 7. P. 199—222.— 1964. On the function of the subelytral cavity in desert Tenebrionidae//Entomol. Mon. Mag. V. 103. P. 217—220.— 1975. Adaptations of arthropoda to arid environments//Ann. Rev. Entomol. V. 20. P. 261—283.
- Edney E. B., 1982. The truth about saturation deficiency — a historical perspective//J. Exptl. Zool. V. 222. № 3. P. 205—214.
- Pianka E. R., 1970. On r- and K-selection//Amer. Natur. V. 104. P. 592—597.