

УДК 595.767:578.08 (470.6)

© 2004 г. А. В. КРЮКОВ

## ОТКЛОНЕНИЯ ОТ НОРМАЛЬНОЙ ЭЙДОНОМИИ У ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) ЦЕНТРАЛЬНОГО И ВОСТОЧНОГО ПРЕДКАВКАЗЬЯ: ЕСТЕСТВЕННЫЕ ТРАВМЫ

Большинство колеоптерологов в исследованиях, затрагивающих морфологию насекомых, обращаются к нормальной наружной морфологии (эйдономии, по Бей-Биенко, 1980) различных фаз жизненного цикла, позволяющей изучать проблемы разных аспектов таксономии, биологии тех или иных систематических групп класса Insecta. Однако в реальных природных условиях экзоскелет имаго в пределах каждой популяции вида вариабелен, и при контакте с фактически всегда агрессивной в отношении отдельной особи внешней средой претерпевает те или иные изменения, составляющие эпизоды процесса онтогенеза, и — шаги микроэволюции (Арнольди, 1941). В этом контексте лабораторно-полевое изучение жуков-чернотелок (табл. 1) позволило нам впервые выделить материал по рассматриваемым в данной работе, и другим типам аномалий (Крюков, 2004 а, in litt., 2004 б, in litt.) в наружной морфологии тенебрионид центральной и восточной частей Предкавказья.

**Таблица 1. Хронология полевых выездов в 2000–2003 гг.**

Название пункта (Ставропольский край)	Период посещения
1) г. Ставрополь, 2) гора Бударка, 3) хут. Грушевый, 4) хут. Садовый, 5) Беспутская поляна	2000, 2001, 2002, 2003 гг.
6) вост. побережье Новотроицкого вдхр. (Изобильненский р-н)	20.09.2002 г.
7) пос. Южный (Калмыкия, Ики-Бурульский р-н)	4–5.04.2001 г., 24.07.–1.08.2001 г. (621 ловушко-суток)
8) гора Стрижамент (окр. ст. Новокатериновская, Кочубеевский р-н)	29–31.05, 3–10.08.2001 г.
9) с. Урожайное (Левокумский р-н)	11.07.2001 г.
10) пос. Песчаный (Курский р-н, стационар)	14–21.08.2001 г., 1.04.–19.09.2002 г.
11) пос. Ленпосёлок (нежилой, Курский р-н)	23.04.2002 г.
12) с. Серноводское (Курский р-н)	24.04.–4.05.2002 г.
13) с. Полтавское (Курский р-н)	26.04.2002 г.
14) с. Арбали (Левокумский р-н)	23.05.–6.06.2002 г. (1600 ловушко-суток)
15) ОТФ с/х «Комсомольский» (Нефтекумский р-н, 12 км к ССЗ от с. Махмуд-Мектеб)	25.06.–2.07.2002 г. (1615 ловушко-суток)
16) пос. Чечень (о-в Чечень, Каспийское море, Дагестан)	16–24.08.2002 г.
17) с. Согулякин (Степновский р-н)	26.08.–9.09.2002 г. (1144 ловушко-суток)
18) с. Зункарь (Нефтекумский р-н)	7.09.2002 г.
19) хут. Найков (Чапаев) (нежилой, Степновский р-н)	8.09.2002 г.
20) охотхозяйство «Дундинское» (Апансенковский р-н, 12 км к С от с. Киевка, устье р. Дунда)	1–7.07.2003 г. (300 ловушко-суток)

Во время первого полевого выезда в поселок Песчаный (14–21.08.2001) мы обратили внимание на высокую частоту встречаемости механических повреждений — травм (по Штейнхауз, 1952) в местных популяциях имаго *Pimelia capito* (Krynicky, 1832): у осмотренных насекомых были обнаружены трещины, отверстия на элитрах разной площади и формы, отсутствие коготков, члеников лапок, шпор, более крупных частей лапок (по голень, бедро включительно), отсутствие члеников усиков, нижнечелюстных щупиков и т. д. — в разных сочетаниях у одной особи (Крюков, 2002).

Наличие в популяциях чернотелок травмированных особей не является прерогативой данной географической точки и данного вида чернотелок — за время диссертационного исследования накопились наблюдения о травмированных экземплярах различных видов чернотелок и в других точках, посещённых автором при экспедиционных выездах (гора Стрижамент — *Blaps halophila* Fisher-Waldheim, 1832, *Tentyria nomas* (Pallas, 1781); пос. Южный, с. Серноводское — *T. nomas*; пос. Песчаный — *Blaps lethifera* Marsham, 1802, *T. nomas*, *P. capito*, *Microdera* sp.; ОТФ с/х «Комсомольский» — *T. nomas*, *P. capito* и т. д.). Для понимания причины данного явления, до настоящего времени не попадавшего в поле зрения

тенебрионидологов, и выявления его влияния на существование как единичной особи, так и популяции жуков данного вида в целом, был спланирован и проведен опыт, выполнявшийся во время двух полевых сезонов на базе стационара — поселка Песчаный (14–21.08.2001; 1.04.–19.09.2002).

**Материал, методика.** Среди видов чернотелок, обитающих в окрестностях пос. Песчаный, в качестве объекта исследования вопросов естественной травматологии вид *P. capito* был предпочтён другим на следующих основаниях: а) частота травмированных особей в популяциях оказалась очень высока (табл. 3); б) вид является доминирующим в фауне чернотелок многих биотопов окрестностей стационара; в) имаго *P. capito* отмирают к началу зимнего периода (Абдурахманов, Медведев, 1994), поэтому изменение частоты травмированных особей в популяции проявится более чётко и лучше обозначатся факторы, вызывающие повреждения насекомых; г) имаго обладают крупным телом (19–23 мм), что облегчает их быстрый и детальный осмотр.

Целью опыта являлось выяснение возможных причин возникновения естественных травм в популяциях жука-чернотелки *P. capito* с последующей экстраполяцией полученных данных на другие виды семейства Tenebrionidae изучаемой территории.

Задачами опыта были: а) периодический сбор и систематизация данных о травматологии имаго жуков-чернотелок *P. capito*; б) наблюдение за жуками в естественных условиях для выявления факторов, вызывающих повреждения экзоскелета; в) выявление общего разнообразия естественных травм, частоты встречаемости отдельных травм в исследуемых популяциях.

Жуков собирали в окрестностях пос. Песчаный в августе 2001 г., в апреле–июле 2002 г. (ежемесячно). Общая выборка составила 1473 экземпляра. Чтобы исключить возможность пересечения выборок, т. е. случайного попадания в выборку данного месяца *n*-ного количества экземпляров, принадлежащих предыдущей выборке, имаго после осмотра помещали в пластмассовую ёмкость, переносили на расстояние, на порядок превышающее их миграционную возможность (Крюков, 2003), и отпускали на волю. Осмотр жуков производили с помощью линз различной кратности (до  $\times 10$ ). Данные о зафиксированных видах повреждений систематизировали и сводили в таблицы.

**Анализ результатов.** Обращаясь к вопросу о естественных травмах, необходимо знать временную динамику количества травмированных особей в популяциях. Согласно проведенному исследованию, травмированных особей можно наблюдать на протяжении всего весенне-летне-осеннего сезона, начиная с первых декад активности перезимовавших имаго весной, или (и) выхода на поверхность почвы имаго, народившихся из зимовавших преимагинальных фаз.

В таблице 2 представлены данные о соотношении травмированных и нормальных особей популяции *P. capito* в окрестностях пос. Песчаный в ежемесячных выборках весенне-летнего сезона 2002 года (апрель–июль) и летнего сезона 2001 г. (август).

**Таблица 2.** Динамика частоты травмированных имаго *P. capito*

Сроки взятия выборки	Количество жуков в выборке, экз.	Количество нормальных жуков		Количество травмированных жуков	
		экз.	%	экз.	%
7, 15, 16.04.2002 г.	50	45	90,00	5	10,00
12, 15.05.2002 г.	179	156	87,15	23	12,85
17, 18.06.2002 г.	446	350	78,48	96	21,52
15, 17, 19, 22.07.2002 г.	281	153	54,45	128	45,55
14–21.08.2001 г.	517	177	34,24	340	65,76
Всего	1473	881	59,81	592	40,19

Погодные условия первых декад апреля в восточных районах Ставропольского края, сравнимые с мартовскими — средние утренние и ночные температуры (на стационаре) 4–10 °С, метеоусловия неустойчивы (частые дожди, ветра, высокая облачность) — обусловили незначительную активность чернотелок на поверхности почвы, и, соответственно, малое количество экземпляров *P. capito* в первой выборке. Тем не менее, уже в ней у пяти экземпляров зафиксированы повреждения, а именно: 1) отсутствие четырёх члеников левого усика; 2) отсутствие коготков на передней правой лапке; 3) отсутствие передней правой лапки; 4) отсутствие левой задней лапки; 5) отсутствие левой средней и задней лапок (для упрощения описания данных смысловые значения терминов «правый», «левый», «дистальный», «проксимальный» заимствовано из PNA — единой международной анатомической номенклатуры).

При анализе последующих выборок мы отмечаем отчётливое нарастание количества особей с повреждённым экзоскелетом. Во временном промежутке апрель–май 2002 г. оно незначительно, а далее достигает около 20 % ежемесячно: к концу августа более половины особей оказываются с теми или иными повреждениями экзоскелета. Эти материалы дают нам представление об изучаемом явлении лишь в масштабах популяции, но не о динамике травмированности отдельной особи, поскольку последняя может как наращивать степень повреждения экзоскелета, так и оставаться морфологически нормальной на протяжении всего периода активности в силу того, что факторы, вызывающие травматизацию, не связаны непосредственно (о чем будет сказано ниже) с какими-либо возрастными изменениями в организме, а обуславливаются образом жизни насекомого данного вида и комплексом его взаимодействий с абиотическими и биотическими составляющими внешней среды. Чтобы проследить динамику травматизации отдельной особи, требуется провести технологически более ёмкий эксперимент, осуществление которого мы планируем в дальнейшем.

Характер получаемых данных меняется, если мы обращаемся к исследованию вида чернотелок с более чем годичной длительностью существования имагинальной фазы. В апреле 2002 года осмотрено на предмет травм 85 экземпляров *T. nomas*, в июне — 73, в июле — 161; отношение нормальных особей к травмированным оказалось соответственно 32 и 53 (37,65 и 65,32 %), 47 и 26 (64,38 и 35,62 %), 107 и 54 (66,46 и 33,54 %). Здесь обращает на себя внимание, во-первых, значительно бóльшая (более половины выборки) доля травмированных особей уже в апреле. Во-вторых, кажущееся противоестественным уменьшение числа травмированных особей в популяциях к концу летнего сезона.

Первый факт объясняется тем, что свой вклад в увеличение числа травмированных имаго вносят такие обстоятельства, как переживание неустойчивых погодных условий в осенне-зимнее межсезонье, поиск, обустройство мест зимовки (Эдельман, 1948), переживание непосредственно зимнего сезона, выход из зимних убежищ весной — это увеличивает вероятность получения травм (или дополнительных травм) экзоскелета, чему не подвержены виды с однолетней фазой имаго, отмирающей к концу осени. Кроме того, имеет место своего рода «перенос травм» — насекомое, потерявшее, допустим, к концу осени, переднюю правую лапку может благополучно перезимовать с таким повреждением, увеличив в выборке апреля следующего года группу травмированных имаго, тогда как у видов с однолетней имагинальной фазой этого не происходит: доля травмированных насекомых в генеральной совокупности особей *P. capito* в самом начале весенней активности будет, судя по нашим данным, очень мала. В силу того, что чернотелки, как и большинство других насекомых Holometabola, в фазе имаго не обладают способностью полностью регенерировать утраченные (повреждённые) внешние морфологические, многие анатомические структуры (Weber, 1905; Wigglesworth, 1970) — длительность существования того или иного повреждения прямо пропорциональна таковой самой особи, а степень повреждённости имаго может как возрастать, так и оставаться неизменной.

Объяснить второй факт на данном этапе мы можем лишь гипотетически, предположив, что: 1) у данных двух видов (*P. capito*, *T. nomas*) элиминация травмированных имаго из популяций осуществляется разным набором и разным сочетанием факторов; 2) составляющие общей конкурентоспособности (эффективность избегания врагов, поиска пищевых объектов, укрытий и т. д.) травмированных особей *T. nomas* более резко изменяются в негативную сторону по сравнению с *P. capito*. Кроме того, массовое народение в начале лета нового поколения имаго *T. nomas* («морфологически нормальных») естественным образом должно уменьшать долю травмированных насекомых в генеральной совокупности и в каждой отдельной выборке.

Вследствие таких нюансов на начальном этапе изучение естественных травм одного вида чернотелок предпочтительнее многовидового исследования.

Для упрощения учёта и обработки данных мы ввели формульное обозначение травмированности отдельного имаго *P. capito*. Левые конечности, усик, нижнечелюстной щупик мы обозначили соответственно А (передняя конечность), В (средняя), С (задняя), Х, G; правые (аналогично) — D, E, F, Y, H. Для обозначения степени повреждения конечности мы ввели следующие стереотипы записи (на примере левой передней ноги): A0, A00 — отсутствие одного, двух коготков; A1 ... A5 — отсутствие указанного числа члеников лапки, начиная с её дистального конца (и при этом, естественно, обоих коготков); A6, A66 — отсутствие одной, двух шпор; A7 — отсутствие части голени и дистальных от неё частей конечности (шпоры, tarsus); A8 — сохранилось только бедро; A9 — сохранилась только часть бедра; A — конечность, за исключением таза, полностью утрачена. Аналогичный способ применен в отношении усиков, нижнечелюстных щупиков, однако числа при буквенных обозначениях будут меняться соответственно от 1 до 10, от 1 до 2 (по числу члеников). Знаком «\*» мы обозначили наличие трещины, продавливания или отверстия на элитрах.

Учитывая, что для каждой из конечностей возможно, таким образом, 14 повреждений (для задних, имеющих четырёхчлениковые лапки, — 13), для антенн — по 11, для нижнечелюстных щупиков — по 3, для элитр — условно одно, — общее количество возможных комбинаций означенных повреждений экзоскелета выражается числом 7 070 119 056. Поэтому, исследуя выборку имаго *P. capito* большого объёма, мы должны были бы обнаружить, что частота такого, например, вида повреждения, как «A00D00», или «A5», или любого другого, при условии случайного действия факторов, вызывающих повреждения, не превышает  $\frac{1}{N} \times 100\%$ , где N — количество травмированных насекомых.

В табл. 3 отражена частота каждого из зафиксированных видов повреждений в выборке травмированных имаго популяции *P. capito*, показано общее разнообразие видов повреждений у одной особи.

Таблица 3. Распределение частот видов травм у имаго *P. capito*

Вид повреждений		Количество особей		Вид повреждений	Количество особей		Вид повреждений	Количество особей		
		экз.	%		экз.	%		экз.	%	
1) A5	24	4,05382	34,292	48) A	2	0,33783	6,757	95) A2D5	1	0,168904
2) D00	23	3,88491		49) A4	2	0,33783		96) A2F	1	0,168904
3) D5	22	3,71600		50) B7	2	0,33783		97) A3C2	1	0,168904
4) H	18	3,04360		51) C2	2	0,33783		98) A3C3	1	0,168904
5) C4	17	2,87145		52) C7	2	0,33783		99) A3D2	1	0,168904
6) A00	15	2,53363		53) D0	2	0,33783		100) A3G	1	0,168904
7) G	15	2,53363		54) F	2	0,33783		101) A3*	1	0,168904
8) D3	13	2,19582		55) F8	2	0,33783		102) A4D00	1	0,168904
9) F4	13	2,19582		56) X	2	0,33783		103) A4D2	1	0,168904
10) A3	12	2,02691		57) X9	2	0,33783		104) A5B4	1	0,168904
11) *	11	1,85800		58) Y6	2	0,33783		105) A5B5	1	0,168904
12) D2	10	1,68908		59) A2D3	2	0,33783		106) A5B8	1	0,168904
13) F3	10	1,68908		60) A3D5	2	0,33783		107) A5C00	1	0,168904
14) C3	9	1,52017		61) A3F3	2	0,33783		108) A5C4	1	0,168904
15) F2	8	1,35127	62) B00D3	2	0,33783	109) A5D00	1	0,168904		
16) A0	7	1,18243	63) B66B5	2	0,33783	110) A5D1	1	0,168904		
17) B00	7	1,18243	64) C00F00	2	0,33783	111) A5E3	1	0,168904		
18) B3	7	1,18243	65) C2F3	2	0,33783	112) A5G2	1	0,168904		
19) E5	7	1,18243	66) C3F3	2	0,33783	113) A5G	1	0,168904		
20) H2	7	1,18243	67) D66D5	2	0,33783	114) A8B8	1	0,168904		
21) C66C4	7	1,18243	68) A7	1	0,168904	115) A8G2	1	0,168904		
22) F66F4	7	1,18243	69) A8	1	0,168904	116) B00Y10	1	0,168904		
23) D1	6	1,01351	70) B8	1	0,168904	117) B00G2	1	0,168904		
24) A5D5	6	1,01351	71) D8	1	0,168904	118) B3C4	1	0,168904		
25) A2	5	0,84444	72) D9	1	0,168904	119) B3D1	1	0,168904		
26) B2	5	0,84444	73) E00	1	0,168904	120) B4D2	1	0,168904		
27) C00	5	0,84444	74) E1	1	0,168904	121) B4D3	1	0,168904		
28) F00	5	0,84444	75) E7	1	0,168904	122) B4X5	1	0,168904		
29) F1	5	0,84444	76) E8	1	0,168904	123) B5E5	1	0,168904		
30) Y	5	0,84444	77) F0	1	0,168904	124) B5E8	1	0,168904		
31) G2	5	0,84444	78) F7	1	0,168904	125) B5F2	1	0,168904		
32) A00D00	5	0,84444	79) Y4	1	0,168904	126) C66C0	1	0,168904		
33) B5C4	5	0,84444	80) Y5	1	0,168904	127) C00D00	1	0,168904		
34) A1	4	0,67571	81) Y7	1	0,168904	128) C00D5	1	0,168904		
35) B4	4	0,67571	82) G1	1	0,168904	129) C00G2	1	0,168904		
36) B5	4	0,67571	83) A00C00	1	0,168904	130) C1D2	1	0,168904		
37) D4	4	0,67571	84) A00C3	1	0,168904	131) C2E5	1	0,168904		
38) E3	4	0,67571	85) A00C7	1	0,168904	132) C2F3	1	0,168904		
39) A3D3	4	0,67571	86) A00D5	1	0,168904	133) C2H	1	0,168904		
40) E66E5	4	0,67571	87) A00E3	1	0,168904	134) C3D0	1	0,168904		
41) B0	3	0,50714	88) A00F3	1	0,168904	135) C3D00	1	0,168904		
42) C0	3	0,50714	89) A00F8	1	0,168904	136) C3F3	1	0,168904		
43) C1	3	0,50714	90) A00G	1	0,168904	137) C4D00	1	0,168904		
44) E4	3	0,50714	91) A00H2	1	0,168904	138) C4E5	1	0,168904		
45) X4	3	0,50714	92) A1D3	1	0,168904	139) C4F4	1	0,168904		
46) X5	3	0,50714	93) A1G2	1	0,168904	140) CF4	1	0,168904		
47) A00B4	3	0,50714	94) A2D2	1	0,168904	141) D00E00	1	0,168904		
					Всего ↑ 70,104					
					Всего ↓ 30,896					

Продолжение таблицы 3

Вид поврежденных	Количество особей		Вид поврежденных	Количество особей		Вид поврежденных	Количество особей	
	экз.	%		экз.	%		экз.	%
142) D00E4	1	0,168904	177) G*	1	0,168904	212) C4F4G1	1	0,168904
143) D00F2	1	0,168904	178) H2*	1	0,168904	213) D00F*	1	0,168904
144) D00F3	1	0,168904	179) A00C4D00	1	0,168904	214) D2F66F4	1	0,168904
145) D00F7	1	0,168904	180) A00D2F3	1	0,168904	215) D2F4G2	1	0,168904
146) D00G2	1	0,168904	181) A00D5E7	1	0,168904	216) D3F4G2	1	0,168904
147) D1Y	1	0,168904	182) A00E3G2	1	0,168904	217) D4E00G2	1	0,168904
148) D1G2	1	0,168904	183) A2C1F3	1	0,168904	218) D5GH	1	0,168904
149) D2E5	1	0,168904	184) A2D3E8	1	0,168904	219) E0G2H	1	0,168904
150) D3E3	1	0,168904	185) A3B2D3	1	0,168904	220) E5F66F4	1	0,168904
151) D3G	1	0,168904	186) A3D4E4	1	0,168904	221) F66F4H2	1	0,168904
152) D4G	1	0,168904	187) A3E66E5	1	0,168904	222) F4G2H2	1	0,168904
153) D4H2	1	0,168904	188) A66A5C4	1	0,168904	223) A00C66C4F3	1	0,168904
154) D5E3	1	0,168904	189) A66A5F1	1	0,168904	224) A2B3C1D1	1	0,168904
155) D5G1	1	0,168904	190) A66A5G	1	0,168904	225) A2C66C4F4	1	0,168904
156) D5G2	1	0,168904	191) A5B5E5	1	0,168904	226) A5B5D5E5	1	0,168904
157) D5H1	1	0,168904	192) A5C4D5	1	0,168904	227) A5C66C4E5	1	0,168904
158) D5H	1	0,168904	193) A5C4E5	1	0,168904	228) A5D5F2H2	1	0,168904
159) D5X3	1	0,168904	194) A5D5E2	1	0,168904	229) B00C4E5F1	1	0,168904
160) D5*	1	0,168904	195) A5D5E5	1	0,168904	230) B3C4E4F2	1	0,168904
161) E00F00	1	0,168904	196) A5D5Y	1	0,168904	231) B4C4E5F3	1	0,168904
162) E3F00	1	0,168904	197) A8F8X9	1	0,168904	232) B66B5C00F4	1	0,168904
163) E3F1	1	0,168904	198) AC00F00	1	0,168904	233) B66B5C66C4	1	0,168904
164) E3F4	1	0,168904	199) B00D00E3	1	0,168904	234) B66B5D2F2	1	0,168904
165) E4F0	1	0,168904	200) B00D4E0	1	0,168904	235) C3D3F2H2	1	0,168904
166) E4F4	1	0,168904	201) B00E3G2	1	0,168904	236) C66C4E66E4	1	0,168904
167) E66F5	1	0,168904	202) B4E2F4	1	0,168904	237) C66C4E66E5	1	0,168904
168) E5H	1	0,168904	203) B5C66C4	1	0,168904	238) C8D5F7H2	1	0,168904
169) E8G	1	0,168904	204) C2D5*	1	0,168904	239) A00B5D5F66F4	1	0,168904
170) EF9	1	0,168904	205) C3E5F1	1	0,168904	240) A3C2D3E3F2	1	0,168904
171) F00H2	1	0,168904	206) C66C4D5	1	0,168904	241) B66B5C66C4F4	1	0,168904
172) F1*	1	0,168904	207) C66C4Y3	1	0,168904	242) A3B00C3D3E00F0	1	0,168904
173) F2*	1	0,168904	208) C66C4Y8	1	0,168904	243) A5B4C4D2E4F3	1	0,168904
174) F4*	1	0,168904	209) C66C4H2	1	0,168904	244) A5B5C4D4F4H2	1	0,168904
175) XG2	1	0,168904	210) C4E4F3	1	0,168904			
176) G1H1	1	0,168904	211) C4E5H2	1	0,168904			

Таким образом, общее число видов повреждений составило 244 единицы, а вариация их частот в выборке травмированных имаго оказалась далека от случайно-равномерной.

Чем больше частота конкретного вида повреждения, тем с большей степенью достоверности мы можем утверждать, что его наличие в популяции обусловлено направленным воздействием на особь одного или нескольких травмирующих факторов. Из 244 зафиксированных видов повреждений частоту 1/592 имели 177 видов повреждений, 2/592 — 20 видов, 3/592 и 4/592 — по 7 видов, 5/592 — 9 видов, 6/592 — 2 вида, 7/592 — 7 видов, 8/592 и 9/592 — по 1 виду, от 10/592 до 24 /592 — 13 видов повреждений. Проверив принадлежность каждой варианты к полученной совокупности 1, 1, 2, 7, 7, 7, 9, 13, 20, 177 по критерию  $\tau$  («тау») (Доспехов, 1979) приходим к выводу, что последняя варианта (177), к данной совокупности не принадлежит ( $\tau_{\text{факт.}} = 0,893$ ,  $\tau_{\text{теорет.05}} = 0,635$ ). То есть статистически массив видов повреждений по частоте дифференцирован на две группы, в одну из которых попадают виды повреждений с частотой более 1/592 (0,168904 %), в другую — с частотой именно 1/592. Можно было бы утверждать, что повреждения, относящиеся к первой группе, являются «закономерными», а ко второй — «случайными». Однако, как следует из нашего дальнейшего изложения, это не так. Анализируя таблицу 3, мы можем лишь констатировать, что в исследованной совокупности насекомых частота большинства (55 из 72, 76,39%) видов единичных повреждений экзоскелета (в той или иной степени повреждён один его элемент из 11 выделенных — А, В, С, D, E, F, X, Y, G, H, \*) превышает 1/592 и изменяется в интервале 2/592 — 24/592, а частота большинства видов множественных повреждений экзоскелета (160 из 172, 93,02%) не превышает наименьшего значения 1/592. Частота ста процентов видов повреждений с тремя и более травмированными элементами экзоскелета никогда не превышала 1/592.

Отсюда можно сделать вывод, что с увеличением числа травмированных особей в популяции, частота видов множественных повреждений стремится к наименьшему значению  $\frac{1}{N} \times 100\%$ , где N — количество травмированных имаго в совокупной выборке.

Отчасти это объяснимо с позиций теории вероятности — когда мы говорим, например, о четырёх повреждённых элементах экзоскелета, по сути мы имеем в виду «переход» морфологически нормальной особи в «состояние повреждённой», совершилось ли это одновременно ( $0 \rightarrow 4$ ), или последовательно через разновеликие промежутки времени ( $0 \rightarrow 1 \rightarrow 4?$ ;  $0 \rightarrow 3 \rightarrow 4?$ ;  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3 \rightarrow 4?$  и т. д.). Количество возможных видов травм с повреждением одного элемента экзоскелета равно 110 ( $14 \times 4 + 13 \times 2 + 11 \times 2 + 3 \times 2$ ), с повреждением двух, трёх и т. д. — значительно бóльшим числом. Любой «переход»  $0 \rightarrow 1$  в итоге «попадает» в один из лишь 110 возможных видов повреждений (в нашем случае «заполнено» 72 из 110), переход  $0 \rightarrow 2$  — в один из, условно, 10 000 видов,  $0 \rightarrow 3$  из, условно, 100 000 возможных видов повреждений и т. д. Отклонения от данной наименьшей частоты у каких-либо видов множественных повреждений должно вызывать интерес и подвергаться анализу. Например, в нашем случае частоты видов повреждений «A5D5», «A0D0», «A3D3» соответственно равны  $6/592$ ,  $5/592$  и  $4/592$  — то есть повреждения обоих передних лапок у одной особи явно не относятся к категории «случайных», как и передних лапок в общем: это связано с особенностью экологии вида *P. capito*, о чём будет сказано ниже.

В популяции число особей с *n* травмированными элементами экзоскелета резко уменьшается с увеличением *n* (табл. 4, 5).

**Таблица 4.** Количество особей *P. capito* с разной степенью травмированности

Количество поврежденных элементов экзоскелета		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		у <i>n</i> жуков из числа 592 травмированных	экз.	371	155	44	16	3	3	—	—	—
	%	62,67	26,18	7,43	2,70	0,51	0,51	—	—	—	—	—

**Таблица 5.** Разнообразие сочетаний поврежденных конечностей *P. capito*

Сочетание	у <i>n</i> жуков из числа 512 травмированных *	Сочетание	у <i>n</i> жуков из числа 512 травмированных *	Сочетание	у <i>n</i> жуков из числа 512 травмированных *	Сочетание	у <i>n</i> жуков из числа 512 травмированных *
D	97	BC	8	ACF	4	CEF	2
A	82	EF	8	BE	3	ABCDEF	2
F	60	AB	7	BCEF	3	BF	1
C	54	AF	7	ACD	2	CDE	1
B	38	DF	7	ACE	2	ABD	1
E	26	DE	6	ADF	2	ABE	1
AD	29	BD	5	BCE	2	BEF	1
CF	11	CE	5	BCF	2	ABCD	1
CD	9	ADE	5	BDE	2	ABDE	1
AC	8	AE	4	BDF	2	ABDF	1

**Примечание.** \* — у 80 жуков из 592 травмированных повреждения не затрагивают конечностей.

Шесть травмированных элементов экзоскелета имеют три экземпляра: «A3B00C3D3E00F0», «A5B5C4D4F4H2», «A5B4C4D2E4F3» — и, тем не менее, эти насекомые были найдены в полевых условиях не погибающими, а во вполне деятельном состоянии. Тяжесть повреждения имаго определяется, поэтому, не только количеством травмированных элементов экзоскелета. Например, под номером 114 в таблице 3 значится насекомое с повреждением «A8B8» — то есть от левых передних и средних конечностей остались только бёдра, что резко меняет его способность передвигаться, изменяются стиль, скорость движения, манёвренность при перемещении по почвенному субстрату и прочие характеристики в сравнении с нормальными особями. Вероятность элиминации из популяции такого имаго высока и сравнима с таковой для упомянутых выше трёх насекомых с «равномерным нерадикальным» повреждением конечностей.

Таким образом, тяжесть общей травмы имаго определяется:

а) значимостью («биологическим весом») повреждения данного элемента экзоскелета. Условно, потеря одного из усиков как части сенсорной системы организма может быть более неблагоприятной, чем утрата одной из конечностей как части опорно-двигательного аппарата; аналогично: полная утрата усика / потеря лишь  $n$  члеников усика;

б) количеством травмированных элементов экзоскелета, степенью повреждения каждого из них;

в) общим «биологическим весом» травмы, складывающимся из суммы значимостей повреждения каждого из травмированных элементов экзоскелета. Например, биологический вес возможной травмы «A0B0C0D0E0F0» несравненно меньше (для *P. capito*), чем, допустим, «AD».

Как мы уже говорили, травмы экзоскелета характерны и для других видов чернотелок; из особенно тяжёлых (для степных и полупустынных видов в нашей картотеке) можем отметить: *T. nomas* — «ABC4», «B5C8E5», «A1B1C9F8» (окр. пос. Песчаный); *B. lethifera* — «F8\*» (на левой элитре большая пробоина, залепленная землёй, при удалении которой видны внутренние органы брюшной полости, окр. с. Арбали, 24.05.2002).

Добавим, что так как все приведенные в таблице 3 виды травм отмечены у имаго в естественных условиях, то есть при полном наборе абиотических и биотических факторов, довлеющих на насекомое, то, следовательно, каждый вид травм хотя и приводит к смещению биологических характеристик имаго в негативную сторону, но не вызывает немедленной его гибели, позволяя  $n$ -ное количество времени оставаться включенным в структуру популяции. Очевидно, существует порог повреждения отдельного имаго, косвенно связанный и с количеством повреждённых элементов экзоскелета (табл. 4), преодолев который насекомое оказывается нежизнеспособным или (и) неконкурентоспособным и в скором времени погибает, вблизи которого вероятность элиминации из популяции всё ещё довольно высока, тогда как при небольшой тяжести общей травмы (в том числе при количестве повреждённых элементов экзоскелета 1, 2) организм насекомого функционирует в достаточной степени адекватно, чтобы конкурировать, сосуществовать с полноценными особями, избегать неблагоприятных условий и не погибнуть в течение продолжительного промежутка времени. Отсутствие в нашем опыте случаев повреждения более шести элементов экзоскелета у одного насекомого объясняется не только высокой смертностью при такой степени повреждения, но и успешным избеганием насекомым столь частого действия травмирующих факторов.

Чтобы выявить возможное наличие явной травматической нагрузки на те или иные элементы экзоскелета, обратимся к данным таблицы 6.

**Т а б л и ц а 6.    Общее число травм каждого элемента экзоскелета *P. capito***

Обозначение элемента экзоскелета,	повреждённого у $n$ жуков из числа 592 травмированных	Обозначение элемента экзоскелета,	повреждённого у $n$ жуков из числа 592 травмированных	Обозначение элемента экзоскелета,	повреждённого у $n$ жуков из числа 592 травмированных
A	161	E	71	Y	15
D	170	C	49	X	14
F	112	G	49	*	20
B	77	H	43		

Пользуясь критерием  $\chi^2$  для оценки независимости (сопряженности) в распределении объектов совокупности (Биометрия ..., 1982) из данных таблицы 6 получаем следующие соотношения:

1) антенны, элитры статистически достоверно повреждаются менее часто, чем остальные элементы экзоскелета;

2) антенны и элитры повреждаются одинаково часто;

3) нижнечелюстные щупики подвержены травматизации чаще, чем антенны и элитры;

4) различие в частоте повреждения G — H, X — Y статистически недостоверно;

5) конечности A, D, F статистически достоверно повреждаются более часто, чем B, E, C;

6) конечность C повреждается менее часто, чем остальные, и одинаково часто с нижнечелюстными щупиками;

7) конечности B и E повреждаются одинаково часто ( $\chi^2_{\text{факт.}} = 0,24 < \chi^2_{0,5} = 3,84$ );

8) конечности A, D статистически достоверно повреждаются более часто, чем F;

9) конечности A, D повреждаются одинаково часто ( $\chi^2_{\text{факт.}} = 0,25$ );

10) передняя пара конечностей (AD) статистически достоверно повреждается чаще средней (BE) и задней (CF) пары; различие в частоте повреждения средней и задней пар конечностей случайны ( $\chi^2_{\text{факт.}} = 0,55$ );

11) правые конечности (DEF) повреждаются чаще левых конечностей (ABC) ( $\chi^2_{\text{факт.}} = 6,81 > \chi^2_{0,1} = 6,63$ ), однако это обуславливается лишь различием частот повреждения конечностей C и F.

То есть наибольшая травматическая нагрузка приходится на передние конечности (A, D); на конечности A, D, F — в сравнении со всеми другими элементами экзоскелета; на конечности — в сравнении с антеннами и элитрами.

Согласно взглядам Э. Штейнхауза (1952), приводимая здесь категория нарушений нормальной морфологии экзоскелета относится к неинфекционным заболеваниям (в широком смысле) организма насекомого, а именно к повреждениям — любому вреду или нарушению, вызванному не микроорганизмами, а другим фактором или факторами. Данный автор выделяет повреждения:

- а) механические (травмы, ушибы, растяжения, разрыв тканей);
- б) под влиянием ядов или химических факторов;
- в) вызываемые паразитическими или хищными насекомыми.

Однако как в данной схеме в общем, так и в отдельных её пунктах, присутствует смешение оснований классификации, что делает её неприменимой при анализе фактического материала. Поэтому нет возможности свести изучаемые в нашем эксперименте травмы к тому или иному из вышеозначенных пунктов, и с целью адекватной интерпретации некоторых полученных в нём статистических соотношений обратимся к причинам, обуславливающим возникновение травм элементов экзоскелета.

Контакт с почвенным субстратом является одним из основных источников всего разнообразия зафиксированных видов травм имаго *P. capito*. Принципиально возникновение травм в данном аспекте обуславливается теми же факторами, что и износ предмета (конечность насекомого) при механическом контакте с тем или иным абразивным материалом (плотный слой почвы, частицы почвы). Каждая особь *P. capito* в течение суток дважды (!) сооружает укрытие — дневное и ночное. Согласно данным Г. С. Медведева (1965) и нашим полевым наблюдениям, этот вид чернотелок относится к роющим чернотелкам первого морфологического типа, которые при закапывании делают более-менее свободную норку, отделяя и отметая частицы, по мере продвижения в субстрат, передними конечностями, а средними и задними выбрасывая накопившейся материал из норки. Таким образом, рабочими частями экзоскелета при закапывании являются почти исключительно конечности, а нагрузка на передние конечности в сравнении с остальными при закапывании на любом типе почвенного субстрата очевидна.

Роющая деятельность на каждом из типов почв имеет свои особенности и обнаруживает свои предпосылки к травматизации конечностей насекомого:

а) на развееваемых (барханных) песках — резкое возрастание суммы действий, направленных на отметание сыпучего песка из хода норки всеми конечностями; временное уплотнение поверхностного слоя песка (0,5–1 см) после дождей; быстрое повышение температуры песка, высокая температура его поверхностных слоёв в дневные часы;

б) на слабозакреплённых песках добавляется факт наличия сети корневых систем (умеренно развитой травянистой растительности), во-первых, несколько уплотняющей (по крайней мере, вблизи растения) поверхностный слой песка и, во-вторых, могущей непосредственно наносить повреждения насекомому при его попытке, роя углубление, перервать переплетённые боковые корешки разных порядков;

в) на хорошо закреплённых песках (межрядовые котловины, «песчаные степи») одновременно увеличивается и плотность почвы, и плотность сети корневых систем растений в поверхностном слое почвы;

г) на плотных светло-каштановых почвах данный вид способен закапываться лишь очень неглубоко, с трудом преодолевая сильное механическое сцепление частиц субстрата, усугубляемое сильно развитой сетью корней растений.

В окрестностях пос. Песчаный можно наблюдать наличие всего спектра почв по их плотности; на любой из них (за исключением некоторых биотопов) вид *P. capito* успешно адаптировался. Следствием указанных обстоятельств и являются травмы преимущественно, надо полагать, лапок (*tarsus*) конечностей, вплоть до полной их утраты («A5», «F4» и т. д.). Получение при роющей деятельности травм антенн, нижнечелюстных щупиков, элитр, более радикальных травм конечностей маловероятно.



Отношение к сказанному имеют и редкие случаи, когда насекомое, даже производя груминг, не в силах избавиться от налипших на конечности, усики частиц почвы, коровьего помета и тому подобных субстратов, которые, высыхая и прочно фиксируясь здесь, вызывают облом члеников лапок, антенн, вследствие механической нагрузки или отмирания тканей.

Принципиально иным источником травм является взаимодействие с разными видами беспозвоночных и позвоночных животных, а также с особями своего вида, на основе трофических связей, конкурентных взаимоотношений.

Муравьи (Formicoidea) часто нападают на чернотелок при конкуренции за пищу, или прогоняя приблизившихся к входу в муравейник жуков. Так, например, на одной из возвышенностей к северу от оз. Кравцово (Ставропольский край, Шпаковский район) 19.05.2001 (15 ч 30 мин–16 ч 15 мин) наблюдалось агрессивное соперничество одного жука *T. nomas* и нескольких муравьёв за пищу, причём последние, чтобы заставить жука ретироваться, вцеплялись ему жвалами в ротовой аппарат и другие части тела. Аналогичный случай с этим же видом чернотелок был отмечен в окрестностях пос. Южный (Калмыкия), в окрестностях пос. Песчаный 16.04.2002 (19 ч 15 мин–19 ч 45 мин, *B. lethifera*, *P. capito*; 17.07.2002, *T. nomas*), в окрестностях с. Серноводское (28.04.2002, *Opatrum sabulosum* L.), и других точек сбора.

Степные виды (роды *Tentyria*, *Pimelia*, *Pedinus*, *Opatrum*, изредка *Microdera* и *Blaps*) имеют обыкновение использовать в качестве дневных и ночных укрытий, а также мест питания скопления растительной пади, накапливающейся плоским слоем в виде «блинов» вокруг земляных входов в муравейники, — здесь также нередки нападения муравьёв на чернотелок.

Очевидно, в естественных условиях полноценные особи чернотелок этих таксономических групп малодоступны муравьям как объекты питания благодаря хорошей защищенности тела, но в схватках с муравьями могут лишаться члеников лапок, полностью лапок, члеников антенн, нижнечелюстных щупиков, о чём свидетельствуют изложенные примеры. Более крупные повреждения — потеря голеней, бёдер, травмы элитр при этом маловероятны.

Вклад в травматизацию имаго чернотелок иногда вносят и личинки муравьиных львов (Murmeliiontidae). В окрестностях точки «ОТФ с/х «Комсомольский» (табл. 1) 5.07.2002 в вечерние часы нами было сделано интересное наблюдение — в конусообразной воронке находилась самка *T. nomas*, которая тщетно пыталась из неё выбраться, но была удерживаема жвалами личинки за яйцеклад (возможно, самка собиралась совершить откладку яиц, найдя на обочине просёлочной песчаной дороги ямку, удобную для этой цели). У жука, освобождённого от хватки личинки, отметили травмированность яйцеклада. Далее жука поместили в соседнюю воронку, где он немедленно был схвачен личинкой муравьиного льва за яйцеклад, пытался вырваться, работая всеми конечностями. Около полутора часов спустя, за счёт половины яйцеклада, оставшейся в жвалах личинки, жук освободился и уполз. Состемила ли подобная травма с жизнью, остается неизвестным, но возможность травматизации имаго таким способом, хотя и очень редким, очевидна.

Разные виды травм могут возникать на фоне межвидовой и внутривидовой конкуренции в пределах собственно семейства Tenebrionidae. Подтверждают это многочисленные наблюдавшиеся нами случаи агрессивных столкновений чернотелок одного или нескольких видов за один и тот же объект питания, выражавшихся как в простом «механическом контакте» — отталкивании, оттеснении, толчкообразных ударах в тело соперника, так и в более сложных формах поведения — зажимание жвалами одной из конечностей соперника, оттаскивание его таким образом назад. Сказанное имеет место в некоторых единичных случаях конкуренции самок за самца, когда поведение первых принимает острые агрессивные формы, или случаях спаривания (две особи), как не понятная нам составляющая брачного ритуала (соответственно *P. capito*, *Platyope leucogramma* (Pallas, 1773)). Следствия — травмы лапок.

Наибольший вклад в травматизацию лапок имаго чернотелок, в том числе *P. capito*, вносят неудачные нападения позвоночных: птиц, рептилий, некоторых млекопитающих, когда насекомоядному животному удалось лишь частично повредить оставшееся в живых насекомое. В пользу этого говорит факт наличия у одного имаго такой тяжёлой травмы, как утрата нескольких лапок, полностью конечности, или сохранения у нескольких конечностей лишь бёдер, и т. д. (табл. 3) — то есть таких повреждений, возможность получения которых в результате действия рассмотренных выше факторов, представляется сомнительной. Следствия «неудавшихся нападений» — все виды травм, отражённых в таблице 3, за исключением, в большинстве своём, самых мелких (утрата коготков, одного–двух члеников лапок, антенн, одной–двух шпор).

Третья категория источников травм связана с деятельностью человека. Пастыба отар овец, стад крупного рогатого скота в восточных районах Ставропольского края приводит не только к уничтожению определенной доли особей в популяциях разных видов чернотелок, но и превращению полноценных особей в травмированных насекомых. Это же относится и к передвижению транспорта по степным проселочным дорогам — местам массовой локализации чернотелок в вечерние часы дней конца мая–сентября, и к передвижению самого человека. В этой связи любопытно наблюдение: 18.06.2002 у одного имаго, отловленного в окрестностях пос. Песчаный, вскрытие показало наличие в субэлитральной полости, при внешней целостности элитр, песка (!); более подробный осмотр данного экземпляра позволил увидеть, что шов между элитрами не сращен, хотя и имеет плотно прилегающие друг к другу края — возможно, вследствие наступания копытом на закопавшегося в песок жука произошло продавливание межэлитрального шва и проникновение песка в субэлитральную полость.

Данными тремя категориями источников травм объясняется возникновение большинства видов травм, зафиксированных нами у *P. capito*, приведенных в таблице 3, и их соотношений. Некоторый процент травм приходится на случайные причины, не поддающиеся строгому учёту из-за своей редкости и многообразия.

Хотя каждый вид травм, представленных в таблице 3, и других, не попавших в выборку, не вызывает немедленного летального исхода, но приводит к большему или меньшему смещению биологических характеристик имаго в негативную сторону. Непосредственно в момент получения травмы местные тканевые элементы разорваны, раздавлены, вызывая кровотечения, способствуя развитию инфекций (Штейнхауз, 1952). При благоприятном переживании насекомым этих первичных последствий травмы в не столь отдалённом будущем проявляются вторичные последствия: потеря частей тех или иных сенсорных органов (антенн, нижнечелюстных щупиков) меняет поведение насекомого; в зависимости от степени повреждения конечностей происходит уменьшение скорости, манёвренности передвижения, быстроты и эффективности закапывания в почвенный субстрат, нарушаются некоторые шаги процесса спаривания (удержание самки, фиксация тела самца на самке), питания (удержание объекта питания, манипулирование им), гигиены (груминг), обороны от хищных беспозвоночных; повреждение элитр увеличивает вероятность инфекционного поражения организма, возможность откладки паразитическими двукрылыми и перепончатокрылыми яиц, личинок в субэлитральную полость, нарушает процессы водо-, газообмена, терморегуляции. Понижается общий адаптивный статус травмированной особи, ускоряется приближение момента её элиминации из популяции.

Изучение естественных травм элементов экзоскелета жесткокрылых в общем и чернотелок в частности, начатое нами с одного вида семейства Tenebrionidae — *Pimelia capito* (Krynicky, 1832) — поможет в будущем обогатить нашу систему знаний о патологии насекомых европейской и азиатской фаун, и более детально понять процессы, лежащие в основе взаимодействия организма жесткокрылого с окружающей его изменчивой внешней средой. Работы в данном направлении будут полезны для уточнения, оптимизации методик полевых наблюдений, экспериментов, методик содержания насекомых в лабораторных и музейных инсектариях. В перспективе возможно использование данных по травматологии особей в популяциях жуков-чернотелок в качестве дополнительного критерия оценки возрастной структуры популяций, следуя имеющимся аналогичным подходам в изучении насекомых других таксономических групп (Дарская, Гусева, Суворова, 1966).

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность семье Бегимбетовых (пос. Песчаный), любезно предоставивших условия для стационарных полевых и лабораторных работ в полевые сезоны 2001–2002 гг., а также всем своим коллегам за критические замечания при корректировке данного материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г. М., Медведев Г. С. Каталог жуков-чернотелок Кавказа. — Махачкала: ДГПУ, 1994. — 212 с.
- Арнольди К. В. К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция у жуков *Tentyria nomas* Pall. (Coleoptera, Tenebrionidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — М.; Л., 1941. — Т. 6, вып. 4. — С. 33–67.
- Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология: Учебник для университетов и сельхозвузов. — 3-е изд., доп. — М.: Высшая школа, 1980. — 416 с.
- Биометрия / Н. В. Глотов, Л. А. Животовский, Н. В. Хованов, Н. Н. Хромов-Борисов. — Л.: ЛГУ, 1982. — 264 с.
- Дарская Н. Ф., Гусева А. А., Суворова Л. Г. К изучению возрастных признаков *Paleopsilla soricis* Dale, обычных блох землероек бурозубок // Особо опасные инфекции на Кавказе. — Ставрополь, 1966. — С. 69–73.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (С основами статистической обработки результатов исследований). — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Колос, 1979. — 416 с.
- Крюков А. В. К изучению естественных травм жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Материалы XII съезда Рус. энтомологического общества, СПб, 19–24 августа 2002 г. — СПб, 2002. — С. 187.

- Крюков А. В.** Изучение освоения пространства среды обитания наземными жесткокрылыми на примере жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Материалы междунар. науч. конф. «Системный подход в науках о природе, человеке и технике». — Ч. 2. — Таганрог: ТРТУ, 2003. — С. 25–29.
- Крюков А. В.** Отклонения от нормальной эйдономии у жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Центрального и Восточного Предкавказья. Сообщение 1 // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий: Материалы XVII межресп. науч.-практ. конф. — Краснодар: Кубанский гос. ун-т, 2004 а. — С. 139–142. (in litt.)
- Крюков А. В.** Случаи наследственных и других аномалий в наружной морфологии жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Центрального и Восточного Предкавказья // Материалы междунар. науч. конф. «Анализ и синтез как методы научного познания». — Ч. II. — Таганрог: ТРТУ, 2004 б. — С. 23–33. (in litt.)
- Медведев Г. С.** Типы адаптаций строения ног пустынных чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомол. обозрение. — 1965. — Т. XLIV, вып. 4. — С. 803–826.
- Штейнхауз Э.** Патология насекомых: Пер. с англ. В. В. Хвостовой и И. В. Цоглиной / Под ред. акад. Е. Н. Павловского. — М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1952. — 840 с.
- Эдельман Н. М.** Влияние низких температур на жуков из семейства чернотелок (Tenebrionidae) // Энтомол. обозрение. — 1951. — Т. XXXI, вып. 3–4. — С. 374–385.
- Weber J.** Regeneration des extirpierten Fühlers und Auges beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*) // Archiv für Entwick lungsmechanik der Organismen. — 1905. — Bd. XIX. — P. 259–260.
- Wigglesworth V. B.** Insect hormones. — Edinburgh: Oliver & Boyd, 1970. — 179 pp.

Ставропольский государственный университет

Поступила 17.10.2003

UDC 595.767:578.08 (470.6)

**A. V. KRYUKOV**

**DEFLECTIONS FROM NORMAL EUDONOMY AMONG DARKLING BEETLES (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE) OF CENTRAL AND EAST CISCAUCASIA: NATURAL TRAUMAS**

*Stavropol State University*

SUMMARY

A problem of natural traumas among darkling beetles is touched on in this article. Observations of 1473 imagoes of *Pimelia capito* Kryn., which have one-years phase of imago, have been carried out for this purpose.

In natural populations of *Pimelia capito* Kryn. (environs settlement Peschany, Kursky District, Stavropol Territory) quantity of imago with damages was increasing from 10.00 % in April to 65.76 % in August (approx. 20 % per month); 40.19 % of all investigated beetles was traumatized; 244 kinds of traumas of exoskeleton was registered.

Distribution of frequencies of kinds of traumas has been formed by ecological and biological peculiarities of this species of *Pimelia capito* Kryn. A contact with soil, interspecific and intraspecific competitions in the family Tenebrionidae, unsuccessful contacts with insectivorous vertebrates, activity of human are main traumatic factors for this species of darkling beetles.

6 tabs, 15 refs.