

ТЕНЕБРИОНИДЫ-ЛИХЕНОФАГИ – ИНДИКАТОРЫ РЕЛИКТОВЫХ ЛЕСОВ АНАТОЛИИ

М.В. НАБОЖЕНКО^{1,2}, Б. КЕСКИН³, С.В. НАБОЖЕНКО⁴

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН, Махачкала (nalassus@mail.ru)

²Дагестанский государственный университет, Махачкала

³Эгейский университет, Борнова-Измил

⁴Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону

LICHENOPHAGOUS TENEBRIONIDAE AS INDICATORS OF RELICT FORESTS IN ANATOLIA

M.V. NABOZHENKO^{1,2}, B. KESKIN³, S.V. NABOZHENKO⁴

¹Caspian Institute of Biological Resources of Dagestan Scientific Centre of the RAS, Makhachkala (nalassus@mail.ru)

²Dagestan State University, Makhachkala

³Ege University, Bornova-Ismir

⁴Institute of Arid Zones of Southern Scientific Centre of the RAS, Rostov-on-Don

Резюме. В работе рассмотрены сообщества жуков-чернотелок трибы Helopini, достигающей высокого разнообразия в Анатолии, в лесах реликтового типа с участием ливанского кедра, чёрной сосны, древовидных можжевельников и турецкого дуба. Чернотелки этой группы образуют политаксонные сообщества лихенофагов в старых реликтовых лесах преимущественно из *Cedrus libani*. Выделено две жизненные формы Helopini: крупные лазающие жуки, питающиеся преимущественно кустистыми лишайниками и мелкие лазающие жуки, питающиеся листоватыми лишайниками. Аргументируется необходимость использования чернотелок-лихенофагов в лихеноиндикации.

Ключевые слова: насекомые-лихенофаги, Tenebrionidae, лихеноиндикация.

Abstract. Communities of lichen-feeding darkling beetles of the tribe Helopini in Anatolia are considered. This tenebrionid group is the most diverse in relict forests of *Cedrus libani*, *Pinus nigra*, *Juniperus excelsa* and *Quercus cerris*. The species of the tribe form polytaxa communities in old relict forest mostly of *Cedrus libani*. Two life forms of Helopini are marked: large climbing species feeding on fruticose lichens and small climbing species feeding on foliose lichens. The necessity of usage of lichen-feeding tenebrionid in lichenometry is argued.

Key words: lichen-feeding insects, Tenebrionidae, lichenometry.

Исследования трофических связей насекомых – потребителей такой обширной (около 26 000 видов) и древней группы как лишайники крайне спорадичны. Самые известные и разнообразные насекомые, питание которых происходит на лишайниках относятся к подсемейству чешуекрылых Lithosiinae – Лишайницы (семейство Arctiidae), насчитывающему 4000–5000 видов в мировой фауне [Wagner, 2008]. К сожалению трофические связи известны только для ряда широко распространенных видов [Moskowitz, 2002; Røykkö and Huväriinen, 2003]. Отмечено, что в рацион некоторых видов (например, трибы Lithosiini) входят только водоросли лишайников [Moskowitz, 2002]. При этом спектр питания этих лишайниц достаточно широк, единственным условием является отсутствие токсичных вторичных метаболитов (обычно это фенольные соединения), выделяемых лишайниками [Røykkö, 2005; Røykkö et al., 2010]. Неизбирательное питание лишайниками отмечено также среди некоторых видов мешочниц (Lepidoptera: Psychidae: Taleporiinae, Nargusiinae). Ряд

обзорных статей по беспозвоночным, питающимся лишайниками был сделан Герсоном и Сивардом [Brightman, 1965; Gerson, 1973; Gerson, Seaward, 1977; Seyd, Seaward, 1984]. Кроме отмеченных выше лишайниц, в этих работах, в качестве ассоциированных с лишайниками насекомых, были указаны жесткокрылые рода *Lichenobius* Holloway, 1970 (Anthribidae), некоторые сеноеды (Psocoptera), веснянки (Plecoptera), термиты (Isoptera), уховертки (Dermaptera) и эмбии (Embioptera). Однако характер связей этих насекомых с лишайниками (лихенобионты, лихенофилы, лихенофаги) не известен.

Среди других членистоногих наиболее изученными являются микроартроподы-лихенобионты, особенно скрытночелюстные (Collembola), панцирные (Oribatida) и свободноживущие мезостигматические (Mesostigmata) клещи [Бязров и др., 1976; Seyd, Seaward, 1984; Бязров, 1988; Стебаев, Пивоварова, 1992; Стебаев, Седельникова, 1999; Стебаева и др., 2001 и мн. др.]. Однако характер биоценологических связей этих беспозвоночных с лишайниками не исследован. Не ясно, питаются эти беспозвоночные лишайниками, постоянно обитают в их талломах или используют их как укрытие. Исследования трофических связей микроартропод с помощью метода стабильных изотопов подтвердили питание некоторых видов орибатид и коллембол [Schneider et al., 2004; Chahartaghi et al., 2005] лишайниками, однако данные этих исследований не точны, поскольку в первой статье содержание стабильного изотопа определено для лихенофагов и альгофагов, а во второй – для лихенофагов, альгофагов и фитофагов, питающихся тканями растений. Кроме того, метод изотопов азота даёт весьма смутные представления об олигофагии, полифагии и монофагии видов и совершенно не показывает конкурентные отношения между разными лихенобионтами. В любом случае, эти исследования показали, что только единичные виды микроартропод питаются, вероятно, лишайниками.

В многочисленных обзорных работах по лихенобионтам жуки из семейств Tenebrionidae до недавнего времени почти не упоминались, хотя они являются основными потребителями лишайников, по крайней мере, в южных и средних широтах северного полушария и в южных широтах южного полушария (в Новой Зеландии). Первые сведения о чернотелках-лихенофагах были опубликованы Уоттом [Watt, 1992], который указал на питание эпифитными лишайниками жуков некоторых новозеландских родов трибы Titaenini. Трофические связи этих чернотелок (особенно исключительно дендробионтных лихенофагов рода *Artystona* Bates, 1873) с тех пор не изучены. Питание леканоромицетовыми лишайниками установлено для имаго и личинок тенебрионид тропической трибы Nilionini (подсемейство Nilioninae) [Aloquio, Lopes-Andrade, 2016]. Данные о питании тенебрионид трибы Helopini лишайниками впервые приведены Набоженко [2007]. Позже были установлены трофические связи для 4 степных видов трибы Helopini из Ростовской области [Набоженко и др., 2016]. Лихенофагия достоверно установлена для имаго многих родов трибы Helopini Кавказа, Турции и Северной Африки [Nabozhenko, 2013, 2015; Nabozhenko, Keskin, 2016; Nabozhenko et al., 2016]. Личинки Helopini обитают в почве или на границе почвы и трухлявой древесины [Бызова, Гиляров, 1956; Purchart, Nabozhenko, 2012] и являются, вероятно, сапроризофагами.

Анатолия является одним из центров многообразия трибы Helopini и содержит в своей фауне 18 родов (больше, чем в любой области земного шара), включая 4 эндемичных, и рекордное количество видов (более 100). Причины такого разнообразия, вероятно, кроются в хорошей сохранности реликтовых лесов, покрывавших территорию Анатолийской суши в позднем палеогене – раннем неогене и переживших плейстоценовые оледенения [Biltekin et al., 2015; Bagnoli et al., 2015; Nabozhenko, Keskin, 2016 и др.]. Именно в лесных массивах из *Cedrus libani*, *Pinus nigra*, *Juniperus excelsa*, *Quercus cerris* сосредоточено наибольшее количество узлокальных эндемичных видов Helopini в Анатолии [Абдурахманов и др., 2016; Nabozhenko, Keskin, 2016], и все они являются лихенофагами.

Из 68 видов жуков-чернотелок трибы Helopini, изученных нами в Турции, 79% питаются лишайниками-эпифитами, из них 62% связаны с реликтовыми лесами и

редколесьями. Треть видов чернотелок (37%), питающихся эпифитными лишайниками, найдена только на одном виде дерева в разных частях ареала, что косвенно свидетельствует о возможной монофагии (по крайней мере, в природных условиях). Остальные виды являются неизбирательными лишайнофагами и питаются на многих видах деревьев, а также на камнях и скалах либо имеют очень ограниченный спектр питания и обитают на 2–3 видах деревьев. Необычную нишу занимают представители рода *Turkonalassus* Keskin, Nabozhenko et Alpagut Keskin, 2017, большинство из которых связано со стелющимися кустарниками *Juniperus communis*. Эти виды могут питаться лишайниками не только на ветвях *J. communis*, но и на стволах *Pinus nigra*, но лишь в местах совместного произрастания этой сосны и можжевельника. Из всех турецких видов Helopinii только *Probotaticus granosus* питается исключительно лишайниками-эпигеидами.

Чернотелки этой группы имеют три основных стратегии, обеспечивающие дополнительные межвидовые барьеры и позволяющие снизить конкуренцию за ресурсы для видов, обитающих на одном дереве, камне, участке скалы или почве: различия в кормовых лишайниках, диверсификация жизненных форм (крупные лазающие виды «хелопиоидного» типа (hel), питающиеся кустистыми лишайниками, и мелкие лазающие виды «налассоидного» типа (nal), питающиеся листоватыми лишайниками), различная суточная активность у имаго. В старых реликтовых лесах из *Cedrus libani* и *Juniperus excelsa* в Южной Анатолии формируются уникальные политаксонные сообщества чернотелок лишайнофагов трибы Helopinii, состоящие из 3 и более родов и видов двух жизненных форм, встречающихся на одном дереве: *Helops* (hel) + *Probotaticus* (hel) + *Odocnemis* (nal), *Helops* (hel) + *Probotaticus* (hel) + *Taurohelops* (nal) + *Odocnemis* (nal), *Helops* (hel) + *Probotaticus* (hel) + *Pseudoprobotaticus* (hel) + *Odocnemis* (nal). Однако наиболее часто в лесах из *Pinus nigra* и *Quercus cerris* встречаются битаксонные сообщества чернотелок-лишайнофагов разных жизненных форм (на одном дереве с разными формами лишайников): *Odocnemis* (nal) + *Probotaticus* (hel) и *Armenohelops* (nal) + *Turkonalassus* (hel).

Хотя личинки Helopinii изучены очень слабо, некоторая пластичность трофики у имаго по сравнению с личинками, как в случае со многими жуками [Кирейчук, 1989], наблюдается и в этой группе. Недавно показано, что виды, обитающие в степи, могут полностью поменять кормовые степные лишайники-эпигеиды на эпифиты при деградации синузий первых [Набоженко и др., 2016]. Нами были проведены эксперименты с лабораторным содержанием двух видов *Probotaticus* (*P. subrugosus* Duft.) и *P. granicollis*), *Odocnemis aegaica* и двух видов *Nalassus* (*N. brevicollis* Stev. и *N. sareptanus* Alld.). Турецкие эндемичные виды *P. granicollis* и *O. aegaica*, в природе питающиеся соответственно кустистыми и листоватыми лишайниками на *Pinus nigra*, в лабораторных условиях потребляли эпифитные лишайники *Physcia* sp., произрастающие почти на всех видах деревьев в Ростове-на-Дону. *Nalassus brevicollis* и *N. sareptanus* в процессе эксперимента кроме лишайников поедали свежие и подсохшие фрукты. Первый вид имеет наиболее широкий пищевой спектр среди всех изученных нами видов трибы. В природе *N. brevicollis* питается, кроме лишайников, генеративными и вегетативными органами сосны, побегами липы и берёзы, подбродившими стволовыми выделениями берёзы.

Широкое распространение чернотелок-лишайнофагов трибы Helopinii ставит вопрос о необходимости коррекции методов лишайноиндикации, особенно в южных широтах. Использование в лишайноиндикации некоторых показателей (число видов лишайников, высота заселения и плотность колоний лишайников в баллах) без учёта пресса макроартропод-лишайнофагов может давать результаты с существенными погрешностями. В данном случае необходимо скорректировать подходы к проблеме. Установлено, например, что в лабораторных условиях одна крупная самка рода *Probotaticus* может съесть за сутки молодой таллом *Physcia adscondens* площадью 5 см² [Набоженко и др., 2016], примерно такую же площадь таллома выедают 5–7 особей *Odocnemis* или *Nalassus*. Учитывая данные этих наблюдений, не сложно понять, что покрытие лишайников в местах обитания Helopinii

имеет мозаичный, а не сплошной характер. При чрезвычайно высокой численности (до 20 особей *Helopini* двух жизненных форм на одно дерево) лишайники выедаются жуками на стволах полностью (наблюдения в провинции Бурдур в Турции на *Quercus cerris*).

Наши наблюдения свидетельствуют о том, что *Helopini* очень чувствительны к пестицидным обработкам. Если покрытие лишайников сплошное, а толщина талломов достигает 3 см, то это часто бывает свидетельством многолетнего применения пестицидов, в результате чего сообщества лихенофагов полностью исчезают, в то время как большинство фоновых герпетобионтных видов чернотелок быстро восстанавливает свою численность. При использовании традиционных методов лихеноиндикации территории с такой плотностью и проективным покрытием лишайников можно назвать благополучными в связи с отсутствием урбанистического загрязнения воздуха, но с точки зрения устойчивости экосистемы, это может свидетельствовать о снижении биоразнообразия и разрушении трофических связей. Обработки полей и пастбищ (например, в Турции) часто не регламентированы, а интенсивность и длительность применения пестицидов можно установить по отсутствию живых лихенофагов на стволах деревьев, на камнях и скалах и по наличию старых сухих остатков жуков. Такая ситуация наблюдалась нами неоднократно в регионах с большой пастбищной нагрузкой и широким применением пестицидов. Без сомнения, поправка на пресс макроартропод-лихенофагов должна применяться при использовании лихенометрии в местах их массового обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдурахманов Г.М., Набоженко М.В., Абдурахманов А.Г. и др.** 2016. Географические связи жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae) Тетийской пустынно-степной области Палеарктики с историческим обзором. *Юг России: экология, развитие*. 11(3): 35–89.
- Бызова Ю.Б., Гиляров М.С.** 1956. Почвообитающие личинки чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae). *Зоологический журнал*. 35(10): 1493–1509.
- Бязров Л.Г.** 1988. Беспозвоночные животные в эпифитных лишайниках разных жизненных форм в лесах Подмосковья. *В кн.: Биология почв Средней Европы*. М: Наука: 149–154.
- Бязров Л.Г., Мартынова Е.Ф., Мелведев Л.Н.** 1976. Ногохвостки (Collembola) в лишайниковых синузиях Хангая (МНР). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 81(3): 66–73.
- Кирейчук А.Г.** 1989. О становлении филофагии (филофагизации) среди жуков (Coleoptera). *В кн.: Труды Зоологического института АН СССР*. Т. 202. Л.: изд-во ЗИН АН СССР: 147–182.
- Набоженко М.В.** 2007. Ландшафтно-биотопическое распределение и трофические связи жуков-чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae) на Кавказе и в Предкавказье. *В кн.: Биоразнообразие и трансформация горных экосистем Кавказа*. Труды Южного научного центра Российской академии наук. Т. 3. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН: 242–252.
- Набоженко М.В., Лебедева Н.В., Набоженко С.В., Лебедев В.Д.** 2016. Таксоцены чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: *Helopini*) в экотоне «лес-степь». *Энтомологическое обозрение*. 95(1): 137–152.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф.** 1992. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах. *Журнал общей биологии*. 53(5): 715–729.
- Стебаева С.К., Седельникова Н.В.** 1999. Население коллембол (Hexapoda, Collembola) лишайниковых консорциев нагорья Сангилен. *Сибирский экологический журнал*. 5: 509–513.
- Стебаева С.К., Седельникова Н.В., Андриевский В.С., Волойнихина И.И.** 2001. Сообщества микроартропод под лишайниками на хребте Восточный Тану-Ола (Тува). *Зоологический журнал*. 80(2): 170–182.

- Alouquo S., Lopes-Andrade C.** 2016. Redescription of immature stages and adults of *Nilio (Nilio) brunneus* (Coleoptera: Tenebrionidae: Nilioninae). *Zoologia*. 33(1): 191 p.
- Bagnoli F., Tsuda Y., Fineschi S., Bruschi P., Magri D., Zhelev P., Paule L., Simeone M.C., González-Martínez S.C., Vendramin G.G.** 2015. Combining molecular and fossil data to infer demographic history of *Quercus cerris*: insights on European eastern glacial refugia. *Journal of Biogeography*. 43(4): 679–690.
- Biltekin D., Popescu S.-M., Suc J.-P., Quézel P., Jiménez-Moreno G., Yavuz N., Namık Çağatay M.** 2015. Anatolia: a long-time plant refuge area documented by pollen records over the last 23 Million years. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 215: 1–22.
- Brightman F.H.** 1965. Insect on lichens. *Lichenologist*. 3(1): 154.
- Chahartaghi M., Langel R., Scheu S., Ruess L.** 2005. Feeding guilds in Collembola based on nitrogen stable isotope ratios. *Soil Biology & Biochemistry*. 37: 1718–1725.
- Gerson U.** 1973. Lichen-arthropod associations. *Lichenologist*. 5: 434–443.
- Gerson U., Seaward M.R.D.** 1977. Lichen-invertebrate associations. *In: Lichen Ecology*. London: Academic Press: 69–119.
- Moskowitz D.P.** 2002. Notes on the larval diet of the painted lichen moth *Hypoprepia fucosa* Hubner (Arctiidae: Lithosiinae). *Journal of the Lepidopterists' Society*. 56(4): 289–290.
- Nabozhenko M.V.** 2013. New taxa of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 from Georgia. *Caucasian Entomological Bulletin*. 9(2): 261–264.
- Nabozhenko M.V.** 2015. To the knowledge of Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Morocco. *Caucasian Entomological Bulletin*. 11(1): 33–37.
- Nabozhenko M.V., Keskin B.** 2016. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits. *Zootaxa*. 4202(1): 1–97.
- Nabozhenko M.V., Keskin B., Alpagut Keskin N.** 2016. Taxonomic review of the genus *Armenohelops* Nabozhenko, 2002 (Coleoptera: Tenebrionidae) with additional support of the mitochondrial COI gene sequences. *Caucasian Entomological Bulletin*. 12(2): 255–268.
- Pöykkö H.** 2005. Host range of lichenivorous moths with special reference to nutritional quality and chemical defence in lichens. Academic Dissertation to be presented with the assent of the Faculty of Science, University of Oulu, for public discussion in Kuusamonsali. Oulu: University of Oulu: 49 p.
- Pöykkö H., Bačkor M., Bencúrová E., Molcanová V., Bačkorová M., Hyvärinen M.** 2010. Host use of a specialist lichen-feeder: dealing with lichen secondary metabolites. *Oecologia*. 164(2): 423–430.
- Pöykkö H., Hyvärinen M.** 2003. Host preference and performance of lichenivorous *Eilema* spp. larvae in relation to lichen secondary metabolites. *Journal of Animal Ecology*. 72: 383–390.
- Purchart L., Nabozhenko M.V.** 2012. Description of larva and pupa of the genus *Deretus* (Coleoptera: Tenebrionidae) with key to the larvae of the tribe Helopini. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*. 52(Suppl. 2): 295–302.
- Schneider K., Migge S., Norton R.A., Scheu S., Langel R., Reineking A., Maraun M.** 2004. Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology & Biochemistry*. 36: 1769–1774.
- Seyd E.L., Seaward M.R.D.** 1984. The association of oribatid mites with lichens. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 80(4): 369–420.
- Wagner D.L.** 2008. The immature stages: structure, function, behavior, and ecology. *In: Tiger Moths and Woolly Bears: Behavior, Ecology, and Evolution of the Arctiidae*. Oxford: Oxford University Press: 31–53.
- Watt J.C.** 1992. Fauna of New Zealand. Number 26. Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera): catalogue of types and keys to taxa. Auckland: DSIR Plant Protection: 72 p.