

УДК 595.767.29:(591.52+591.53): 591.951

**ТАКСОЦЕН ЧЕРНОТЕЛОК-ЛИХЕНОФАГОВ  
(COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE: HELOPINI)  
В ЭКОТОНЕ «ЛЕС—СТЕПЬ»**

**М. В. Набоженко,<sup>1, 2</sup> Н. В. Лебедева,<sup>1, 3</sup> С. В. Набоженко,<sup>1</sup> В. Д. Лебедев<sup>4</sup>**

<sup>1</sup> Институт аридных зон Южного научного центра РАН  
пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону, 344006, Россия

<sup>2</sup> Южный федеральный университет  
пр. Стачки, 194/2, Ростов-на-Дону, 344090, Россия  
E-mail: nalassus@mail.ru

<sup>3</sup> Азовский филиал Мурманского морского биологического института  
Кольского научного центра РАН  
пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону, 344006, Россия  
E-mail: lebedeva@ssc-ras.ru

<sup>4</sup> Северо-Кавказское управление по гидрометеорологии  
и мониторингу окружающей среды  
ул. Ереванская, 1/7, Ростов-на-Дону, 344025, Россия  
E-mail: victor222@live.ru  
Поступила 22.06.2015

Исследован таксоцен чернотелок-лихенофагов трибы Helopini в степях юга Ростовской обл. Впервые установлены виды лишайников, которыми питаются представители этой трибы, показана зависимость суточной активности и пространственного распределения имаго от температуры и влажности воздуха. Потепление климата и хозяйственная деятельность человека могли стать причинами деградации сообществ степных лишайников — трофической базы чернотелок-лихенофагов в естественных экосистемах. В результате 3 из 4 видов жуков полностью перешли из степных биотопов в лесополосы. Это привело к изменению трофических связей (переходу с эпигейных на эпифитные лишайники) и пространственного распределения чернотелок, установлению конкурентных отношений, увеличению продолжительности суточной и сезонной активности за счет удлинения периодов оптимума температуры и влажности воздуха для каждого вида.

*Ключевые слова:* экотон «лес—степь», лесополосы, Tenebrionidae, Helopini, изменение климата, суточная активность, трофические связи.

Разветвленная сеть полезащитных лесонасаждений (лесополос), созданная в засушливой зоне европейской части России к 1952 г., заметно преобразовала степной ландшафт. Свою роль в снижении воздействия пыльных бурь, почвенной эрозии и дефицита влаги на сельскохозяйственных полях лесополосы выполнили. Вместе с тем лесонасаждения способствовали возникновению искусственных путей миграции для мезофильных лесных видов в преимущественно широтном направлении и способствовали смещению естественных биогеографических границ, расширению ареалов и изменению пространственного распределения и численности многих животных

(Лаврова, 1955; Опарин, 2008), в том числе и герпетобионтных насекомых (Арзанов, Шохин, 2003). Кроме того, лесонасаждения существенным образом повлияли на биотопическое распределение степных животных, так как в условиях доминирования агроландшафтов лесополосы нередко служат единственным убежищем даже для некоторых ксерофильных видов. В ряде случаев наблюдается полная смена группой предпочитаемого ландшафта. Ярким примером этого служат степные чернотелки трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae), в условиях Сальских степей почти полностью отсутствующие в агроландшафтах и на немногочисленных прилегающих целинных участках, но имеющие высокую численность в лесополосах. Причинами перемещения чернотелок-лихенофагов из степных биотопов в искусственные лесонасаждения могут быть как антропогенные факторы, так и глобальные изменения климата, влияющие на трофическую базу этих жуков — степные эпигейные и эпилитные лишайники.

Именно эта группа жесткокрылых была выбрана нами в качестве объекта исследований. В отличие от многих ксерофильных степных насекомых, исчезающих после распашки целины либо меняющих состав сообществ при пастбищной нагрузке (Опарин и др., 2004; Лебедева и др., 2010, 2011), жуки-чернотелки трибы Helopini переместились в искусственные лесонасаждения, что позволяет проследить изменения в степных экосистемах, а также существенно пополнить знания о структурных перестройках в искусственных экстразональных ландшафтах степной зоны.

Триба Helopini — почти всесветно распространяющаяся группа, насчитывающая более 780 видов преимущественно в Голарктике (Purchart, Nabozhenko, 2012). Большинство представителей группы лишено способности к полету, хотя многие из них имеют крылья с разной степенью редукции. Трофические связи подробно не изучены. Установлено, что виды этой трибы — преимущественно лихенофаги, и лишь немногие ксерофильные группы (виды родов *Hedyphanes* Fischer de Waldheim, 1820, *Entomogonus* Solier, 1848, *Raiboscelis* Allard, 1876, некоторые виды рода *Catomus* Allard, 1876) — фитофаги (Набоженко, 2007; Steiner, 2009). Имаго питаются и спариваются на субстрате с лишайниками (стволох деревьев и кустарников, камнях, почве) и откладывают яйца в почву, где проходит развитие личинок и куколок большинства видов (Бызова, Гиляров, 1956; Набоженко, 2011).

Согласно классификации В. Б. Чернышева (1984, 1996), суточную активность жуков-чернотелок трибы Helopini можно охарактеризовать как «ночную кратковременную». Продолжительность суточной активности жуков бывает от очень значительной (3—7 ч) до очень малой (от 20 мин до 1 ч). Вероятно, она зависит от конкурентных отношений с другими видами и в значительной степени — от сезонной и кратковременной (суточной) динамики климатических факторов — температуры и влажности воздуха и почвы. Helopini — одна из немногих групп насекомых, имеющих на надкрыльях целококонические сенсиллы (рис. 1, см. вкл.). У большинства насекомых они расположены на антеннах и содержат гигро- и терморцепторы. Локализация целококонических сенсилл на надкрыльях позволяет имаго Helopini очень чутко реагировать на изменения температуры и влажности. Активность имаго большинства чернотелок этой трибы в северном полушарии приходится на весенний период, некоторые виды активны весной и осенью. У видов с весенней активностью фенология жизненного цикла следующая: спаривание имаго и откладывание яиц — весна, развитие личинок и летняя диапауза — лето, окукливание — поздняя осень, выход имаго — весна следующего года. Виды с весенне-осенней активностью имеют иной цикл: спаривание имаго и откладывание яиц — осень, диапауза личинок — зима и лето, рост и питание личинок — весна, окукливание — начало осени, выход имаго — осень.

Мы предполагаем, что концентрация степных видов чернотелок трибы Helopini в ограниченном пространстве полезащитных лесонасаждений способствовала изменению структуры таксоценоза: появлению конкурентных отношений между таксонами, смене пространственно-временного распределения видов и трофических связей. Одной из задач нашего исследования стало установление указанных изменений и влияющих на них факторов в экотоне «лес—степь». Поскольку полная смена биотопического предпочтения может быть причиной перестроек в суточном ритме активности, другой задачей было изучение динамики суточной активности у чернотелок трибы Helopini в условиях искусственных экстразональных биотопов (лесополос) степного плакора.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

**Место исследований.** Исследования проводились 10—12.IV.2015 г. и 1—3.VI.2015 г. в Сальском р-не Ростовской обл. в 2 лесополосах с небольшими прилегающими участками целины.

**Лесополоса 1.** Расположение: окрестности пос. Ясенево (46°33'06.00" с. ш., 41°19'39.55" в. д.). Направленность широтная, длина 550 м, ширина 13—15 м; с восточной стороны прилегает степь, используемая под выпас, с западной стороны — поле под чистым паром. Состав: скумпия *Cotinus coggygia* Scop., робиния ложноакациевая *Robinia pseudoacacia* L., спорадично клен ясенелистный *Acer negundo* L. и лох узколистый *Elaeagnus angustifolia* L. Лесополоса преимущественно кустарниковая, густая, с буреломом, большинство старых деревьев вырублено. К лесополосе прилегает молодая поросль робинии и клена ясенелистного, образующая отдельный биотоп разреженной древесно-кустарниковой растительности в степи.

**Лесополоса 2.** Расположение: окрестности пос. Гигант (46°29'40.00" с. ш., 41°17'28.25" в. д.). Направленность долготная, длина 1140 м, ширина 26 м; с северной стороны прилегает степь, используемая под выпас, с юга — поле озимой пшеницы. Состав: скумпия *Cotinus coggygia*, робиния ложноакациевая *Robinia pseudoacacia*, спорадично клен ясенелистный *Acer negundo*. Лесополоса образована преимущественно деревьями возраста более 60 лет, без густого подлеска, бурелома и без дополнительного ряда молодых деревьев в степи.

Для сравнения были также использованы наблюдения предыдущих лет из этих же лесополос.

**Сканирующая электронная микроскопия** выполнена К. В. Двадненко в аналитической лаборатории Южного научного центра РАН (Ростов-на-Дону) с помощью микроскопа SEM EVO-40 XVP (LEO 1430VP). В работе использован материал из коллекции М. В. Набоженко.

**Подсчет численности жуков-чернотелок трибы Helopini** осуществлялся методом трансект. Трансекта составляла 100 м в длину и 15 м в ширину. Регистрировали время выхода жуков из дневных укрытий и высоту их местоположения на деревьях, численность каждого вида, время прекращения активности. Численность на графиках отражает количество особей на трансекту.

**Климатические данные.** Для анализа климатических данных использованы архивные материалы Северо-Кавказского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды за март—май 1930—1940, 1960—1970 и 2005—2014 гг. (среднесуточные температуры атмосферного воздуха ( $T$ , °C), месячные суммы атмосферных осадков ( $RRR$ , мм), относительная влажность атмосферного воздуха ( $RH$ , %), минимальные температуры почвы ( $T_{s\min}$ , °C)) для пос. Гигант (Ростовская обл.) и метеорологиче-

ские данные с 1.III.2015 по 31.V.2015, доступные в Интернете на Геоинформационном портале ГИС-Ассоциации ООО «Расписание погоды» по адресу: <http://www.rp5.ru>.

Для контроля локальных температур и влажности воздуха в лесополосах и на степных участках применяли регистраторы ТРВ-2, которые представляют собой двухканальный микроконтроллер с полупроводниковым датчиком температуры и датчиком относительной влажности. Измерения проводились в диапазоне от  $-10$  до  $+65$  °С и влажности от 0 до 100 % каждые 10 мин. Погрешность регистрации температуры и влажности составляла соответственно  $\pm 0.5$  °С и  $\pm 0.04$  % RH. Отдельно анализировали значения температуры и влажности, полученные с датчиков в местообитаниях жуков, в период активности видов с 19.00 до 1.00. В лесополосе 1 регистраторы выставляли в середине лесополосы на высоте 0.5 м, на вторичном ряду молодых деревьев в 5 м от лесополосы на высоте 0.5 м и в степи — в 50 м от лесополосы на высоте 0.2 м от земли. В лесополосе 2 регистраторы закрепляли на стволе дерева на высоте 0.5 м, под отступающей корой пня с имаго исследуемых жуков-чернотелок (высота 0.5 м) и в степи — в 40 м от лесополосы на высоте 0.1 м от земли.

**Статистический анализ** данных проведен общепринятыми методами (Лакин, 1990) с использованием статистических процедур Microsoft® Office Excel® 2010 и пакета статистических программ Statistica 8.0. Применяли параметрический (ANOVA) и непараметрический дисперсионный анализ (критерий Краскела—Уоллиса ( $K-W$ )),  $t$ -критерий Стьюдента, линейный регрессионный анализ, предварительно проверяя соответствие эмпирических распределений нормальному. Нулевые гипотезы отклоняли на уровне значимости менее 0.05.

Определение термина «таксоцен» мы принимаем по работе Николаева (1977).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Таксономический состав жуков-чернотелок трибы Helopini** исследуемых лесополос.

*Probaticus (Pelorinus) subrugosus* (Duftschmidt, 1812). Ксерофильный вид, распространенный в степных и средиземноморских ландшафтах от Венгрии и Греции до Северо-Западного Казахстана на северо-восток до Оренбурга (Абдурахманов, Набоженко, 2011). В Ростовской обл. он известен из южных и центральных районов на север до Миллерово и Кашар, населяет каменистые биотопы, где питается лишайниками на камнях. В полупустынях и сухих степях Нижнего Поволжья, Калмыкии и Ставропольского края *P. subrugosus* питается лишайниками — эпигеидами и эпилитами. В Сальских степях вид отмечен в искусственных лесопосадках на стволах деревьев. *Probaticus subrugosus* занесен в Красную книгу Ростовской области (Набоженко, 2014).

*Odocnemis (Heloponotus) gracilis* (Fischer von Waldheim, 1823). Степной ксерофильный вид, ареал которого охватывает степную зону от Одессы до Башкирии (Nabozhenko et al., 2012). Северная граница ареала проходит по линии Курск — Липецк — Саратов, южная — по линии Крым — юг Ростовской обл. — Калмыкия. За пределами Крыма вид распространен мозаично, разрозненными популяциями. На севере ареала населяет только ксерофитные известняковые склоны, на юге встречается на ксерофитных участках степного плакора с почвенными лишайниками. В Сальских степях характерен для искусственных лесопосадок, примыкающих к целинным участкам. В целинных степях вид питается кустистыми лишайниками-эпигеидами.

*Nalassus (Helopondrus) sareptanus* (Allard, 1876). Широко распространенный вид, обитающий в степных ландшафтах от северо-восточной Румынии до Среднего Поволжья (Ульяновская обл.) (Абдурахманов, Набоженко, 2011). На севере ареал достигает Липецкой обл., на юге — Черноморского побережья Абхазии. На Северо-Западном Кавказе вид характерен для низкогорного пояса с дубовыми лесами. В целинных степях питается лишайниками-эпигеидами, в лесополосах — эпифитными лишайниками. В Сальских степях *N. sareptanus* обычен как на степном плакоре, так и в лесополосах.

*Nalassus (Helopocerodes) faldermanni* (Faldermann, 1837). Вид широко распространен в Закавказье, Восточной Турции и Северном Иране. В России многочислен на Восточном Кавказе и в Предкавказье, в Нижнем Поволжье. Изолированные популяции *N. faldermanni* известны из Ростовской обл. (Ростовский заповедник, Казацьи Лагери, восточное побережье Таганрогского залива, пос. Гигант). Пластичный вид, питающийся широким спектром эпигейных, эпилитных и эпифитных лишайников.

В результате исследований обнаружены 3 вида трибы Helopini (*Probatiscus subrugosus*, *Odocnemis gracilis* и *Nalassus sareptanus*) в лесополосе 1 и 4 вида в лесополосе 2 (те же виды и *Nalassus faldermanni*). По крайней мере три первых вида — типичные обитатели степей и на нетронутых целинных участках питаются листоватыми и кустистыми эпигейными и эпилитными лишайниками. *Nalassus faldermanni* в Ростовской обл. встречается преимущественно в лесополосах и садах. Возможно, этот вид расселился через Предкавказье в Восточное Приазовье именно по лесополосам. По классификации экологических групп чернотелок (Мордкович, 2011) *Nalassus faldermanni* можно отнести к лесным психромезофилам, в то время как 3 остальные вида в условиях целинных степей являются травяными термофилами, а в искусственных лесополосах — лесными психромезофилами.

Помимо Helopini в исследованных лесополосах отмечен комплекс степных (*Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1760), *Gonocephalum granulatum pusillum* (Fabricius, 1792), *Oodescelis polita* (Sturm, 1807)) и лесных (*Platydemia violaceum* (Fabricius, 1790), *Scaphidema metallicum* (Fabricius, 1792), *Diaclina testudinea* (Piller et Mitterpacher, 1783), *Tenebrio obscurus* Fabricius, 1792) видов чернотелок.

**Трофические связи.** До настоящего времени о трофических связях имаго Helopini было известно лишь то, что большинство представителей трибы питается лишайниками (Набоженко, 2007). До 1948 г. окрестности пос. Гигант представляли собой степной агроландшафт с сетью пологих безлесных балок с сохранившимися целинными не каменистыми степями. Соответственно, степные Helopini питались эпигейными лишайниками. Материал по *Odocnemis gracilis*, собранный в окрестностях пос. Гигант, с этикетками «Гигант, 22.04.1970, степь, сб. Казадаев» и «Ростовская область, Гигант, 10.10.1972, залежь, сб. Казадаев» свидетельствует о том, что по крайней мере до начала 1970-х годов представители трибы Helopini обитали в степи или на залежных землях, где около 40 лет назад еще существовал их пищевой ресурс — эпигейные лишайники. К сожалению, установить видовой состав этих лишайников не представляется возможным, так как степные синузии эпигейдов к настоящему времени почти полностью деградировали. В результате чернотелки-лихенофаги полностью сменили степные биотопы и рацион, перейдя на питание эпифитными лишайниками. В табл. 1 впервые показан спектр питания 4 видов Helopini.

Имаго этих чернотелок питаются леканоромицетами. Наиболее предпочитаемым оказался космополитный лишайник *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier — кормовое растение для всех 4 видов. Многие представители рода *Probatiscus*, в том числе и *P. subrugosus*, потребляют крупные кустистые лишайники. При небольшом проективном покрытии или редкости крупных

Трофические связи 4 видов чернотелок трибы Helopini в лесополосах, пос. Гигант

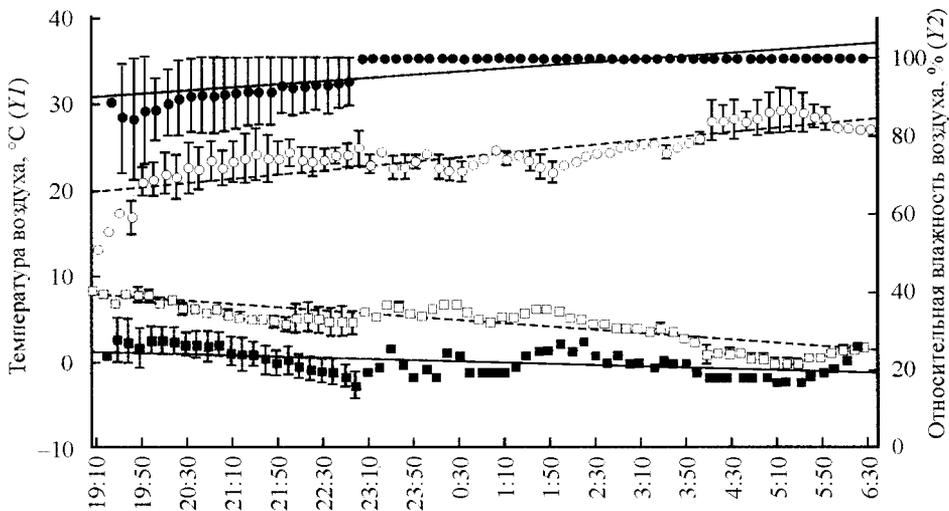
Вид чернотелки	Вид лишайников		
	<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Acharius, 1810	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier, 1882	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fries, 1860
<i>Nalassus sareptanus</i>		+	
<i>N. faldermanni</i>		+	+
<i>Odocnemis gracilis</i>		+	
<i>Probaticus subrugosus</i>	+	+	

кустистых форм, например, *Ramalina farinacea* (L.) Acharius, в исследованных посадках *P. subrugosus* переходит на питание более мелкими листоватыми формами (*Physcia*). *Nalassus faldermanni* — единственный вид, для которого установлено питание широко распространенной и устойчивой к загрязнениям окружающей среды ксанторией настенной *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fries, чем, вероятно, и обусловлен его обширный ареал. Питание *N. faldermanni* этим лишайником отмечено нами в Азербайджане (Тальши), Дагестане (повсеместно), Астраханской обл. (Прикаспийские ильмени) и Восточной Турции (провинции Ван и Битлис).

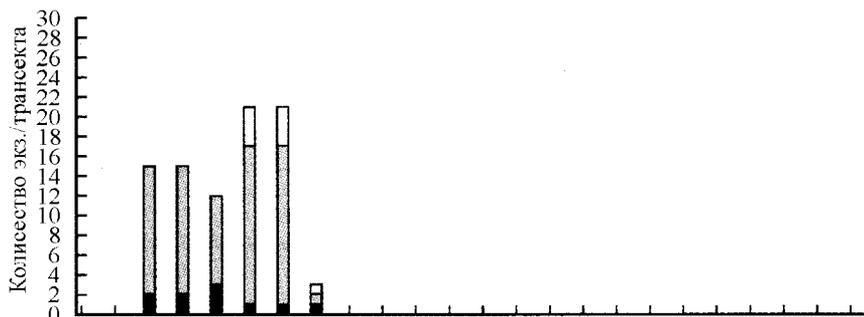
При таких высоких численности и разнообразии, как на исследуемой территории, представители трибы Helopini могут оказывать серьезное воздействие на синузии лишайников. Лабораторные наблюдения показали, что одна самка *P. subrugosus* за сутки съедает таллом *Physcia adscendens* с площади 5 см<sup>2</sup>. В течение 2 весенних месяцев, когда жуки активны, одна особь *Probaticus* съедает лишайники на площади около 0.03 м<sup>2</sup>. Стоит учитывать, однако, пресс хищников (пауков, жужелиц) и то, что активность жуков не всегда сопровождается питанием. Таким образом, при исследовании лишенофлоры или при лишеноиндикации в средних и южных районах Северного полушария необходимо обязательно учитывать пресс насекомых-лихенофагов на сообщества лишайников.

**Суточная активность.** Исследования суточной активности Helopini показали, что значительное воздействие на нее оказывают экзогенные факторы — температура и влажность воздуха. В апреле все 4 вида были активны с 19.50 до 22.30 в лесополосе 1 и с 19.40 до почти 0.00 в лесополосе 2 (рис. 2). Пик численности (оптимум) в двух лесополосах приходился на время с 21.30 до 22.15 при средней температуре 5.3 °С и влажности 72 % (табл. 2; рис. 2). Различия связаны с разными погодными условиями в апреле при исследовании двух лесополос. По данным из лесополосы 1 установлено, что лимитирующим фактором для исследованных видов чернотелок является температура ниже 2 °С (22.30) при влажности более 77 %. Именно при таких условиях имаго 3 видов повсеместно уходили в укрытия. В лесополосе 2 температура понизилась до 2 °С только к 4.00, но уже к 0.00 численность имаго уменьшилась (рис. 2), а спаривание и питание не наблюдались, т. е. активность существенно снизилась.

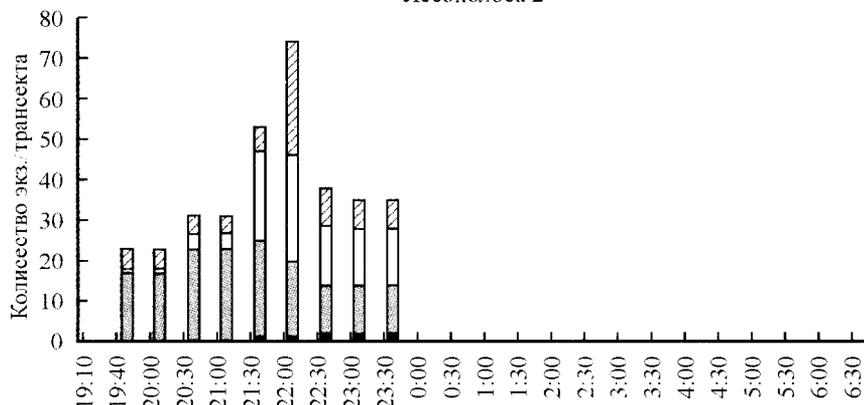
Рис. 2. Динамика средних значений (маркеры — средние значения; отрезки — стандартные ошибки) температуры и влажности в лесополосах и в степи в окрестностях пос. Гигант 10—12 апреля 2015 г. по данным датчиков температуры и влажности (верхний график) и численность жуков-чернотелок трибы Helopini (нижние графики).



Лесополоса 1



Лесополоса 2



Время суток

- |   |                               |   |  |
|---|-------------------------------|---|--|
|  | <i>Nalassus faldermanni</i>   |  | Температура, лесополоса, $Y1 = 8.1 + 0.1x$ |
|  | <i>Nalassus sareptanus</i>    |  | Температура, степь, $Y1 = 1.6 - 0.04x$     |
|  | <i>Odoenemis gracilis</i>     |  | Влажность, лесополоса, $Y2 = 65.8 + 0.3x$  |
|  | <i>Probatiscus subrugosus</i> |  | Влажность, степь, $Y2 = 89.7 + 0.2x$       |

Температура и влажность воздуха, при которых проявляется активность 4 видов чернотелок-лихенофагов в районе исследований

Показатель	<i>Probaticus subrugosus</i>	<i>Odocnemis gracilis</i>	<i>Nalassus sareptanus</i>	<i>Nalassus faldermanni</i>
10—12 апреля				
Т, °С	$n = 20$	$n = 32$	$n = 23$	$n = 16$
	$4.9 \pm 0.4$ 2.0—7.6	$5.3 \pm 0.3$ 2.0—8.1	$5.1 \pm 0.4$ 2.0—8.1	$6.0 \pm 0.3^*$ (P. s.) 4.6—8.1
RH, %	$68.3 \pm 1.8$ 58.7—84.6	$71.2 \pm 1.4$ 58.7—84.6	$74.7 \pm 1.7^{**}$ (P. s.) 63.1—84.6	$75.7 \pm 1.4^{**}$ (P. s.) 63.5—83.7
	1—3 июня			
Т, °С	$n = 30$	$n = 11$	$n = 33$	—
	$16.8 \pm 0.2$ 15.1—20.6	$17.8 \pm 0.3^*$ (P. s.) 16.1—20.6	$16.2 \pm 0.1^*$ (P. s.), *** (O. g.) 14.6—17.6	—
RH, %	$85.1 \pm 0.8$ 67.8—91.2	$81.1 \pm 1.4^*$ (P. s.) 67.8—85.1	$87.1 \pm 0.6^*$ (P. s.), *** (O. g.) 81.5—93.4	—

Примечание. Верхняя строка для апреля и июня — количество измерений в период активности, верхний показатель ячейки — среднее и стандартная ошибка среднего, нижние показатели ячейки — минимум и максимум; уровни значимости различий средних (t-критерий — температура, K—W-критерий — осадки, влажность): \* —  $P < 0.05$ ; \*\* —  $P < 0.01$ ; \*\*\* —  $P < 0.001$ . В скобках — первые буквы названия вида, с которым сравнивали.

В условиях предполагаемой жесткой конкуренции при концентрации на ограниченной площади наблюдается разделение видов *Helopini* по времени суточной активности. Так, значительно позже остальных видов в лесополосе 1 вышел из укрытий малочисленный *Nalassus sareptanus*, а в лесополосе 2 другой малочисленный вид — *Probaticus subrugosus*. Кроме того, наблюдаются различия между видами по оптимумам температуры и влажности. В апреле *Probaticus subrugosus* появлялся при самых низких температурах и относительной влажности, тогда как *Nalassus faldermanni* — при самых высоких значениях этих параметров. Оптимумы температуры и влажности для активности этого вида были выше и варьировали в менее широких пределах. В июне *Probaticus subrugosus* выходил из укрытий при достоверно более низкой температуре и более высокой влажности, чем *Odocnemis gracilis*, тогда как *Nalassus sareptanus* — при самых высоких температуре и влажности (табл. 2).

Температура и влажность оказывают также существенное влияние на пространственное распределение чернотелок-лихенофагов в течение сезона. Весенние исследования показали, что в апреле местообитания достоверно различались по температуре (ANOVA:  $F = 134.8$ ;  $df = 161 + 3$ ;  $P < 0.001$ ) и влажности (ANOVA:  $F = 282.1$ ;  $df = 161 + 3$ ;  $P < 0.001$ ). В лесополосе 2 температура и влажность были выше, чем в лесополосе 1. Значимые различия между 2 местообитаниями в температуре и влажности сохранились в июне (соответственно ANOVA:  $F = 33.9$ ;  $df = 147 + 3$ ;  $P < 0.001$  и ANOVA:  $F = 63.7$ ;  $df = 147 + 3$ ;  $P < 0.001$ ). Сравнивая условия в конце сезона активности чернотелок в местообитаниях с древостоями, можно отметить, что отно-

Температура и влажность воздуха в различных местообитаниях во время активности чернотелок с 19:00 до 1:00 10—12 апреля и 1—3 июня 2015 г.

Местообитание	10—12 апреля			1—3 июня		
	Объем выборки, экз.	T, °C	RH, %	Объем выборки, экз.	T, °C	RH, %
Степь	54	-0.2 ± 0.3 -4.0—4.5	99.3 ± 0.3 87.5—100.0	27	14.7 ± 0.1 14.0—16.5	100.0 ± 0
Лесополоса 1	57	5.9 ± 0.2 1.5—9.6	71.8 ± 1.1 51.1—84.6	29	17.1 ± 0.2 14.6—21.6	83.5 ± 1.4 63.2—93.4
Лесополоса 2	33	6.2 ± 0.2 4.6—8.1	73.3 ± 0.9 63.5—83.7	49	17.9 ± 0.2 14.0—21.6	82.8 ± 0.7 71.2—100.0
Граница лесополосы со степью (разреженный ряд деревьев, далее — редколесье)	21	3.1 ± 0.3 0.56—5.1	74.7 ± 0.9 68.8—81.9	46	17.0 ± 0.2 14.6—20.1	84.4 ± 0.9 71.6—95.0

Примечание. В верхних строках ячеек показаны средние и стандартные ошибки среднего, вторая строка — минимум и максимум.

сительно прохладными и самыми увлажненными в этот период были разреженные границы лесополос (табл. 3).

В апреле в местообитании с лесополосой 1 все виды *Helopini* обитали в пределах лесополосы, так как в прилегающем редколесье было существенно прохладнее и влажнее, а в степи температура вообще достигала отрицательных отметок (рис. 2, табл. 3). В июне представители трибы (за единичным исключением) переместились в редколесье, где влажность была выше, чем в лесополосе (рис. 3, 1). В более широкой и мощной лесополосе 2 в апреле и июне единичные представители *Helopini* обитали в посадке (рис. 3, 2). Численность всех видов в июне была очень низкой, однако в лесополосе 1 заметно выше (*P. subrugosus* — 5 экз./трансекта, *N. sareptanus* — 3, *O. gracilis* — 1), чем в лесополосе 2 (*P. subrugosus* — 2 экз./трансекта, *N. sareptanus* — 1, *N. faldermanni* — 1), что может быть связано с более благоприятными условиями в редколесье возле лесополосы 1.

Различия наблюдались также в распределении видов. В лесополосе 2 только *Nalassus faldermanni* заселял ее восточную часть длиной 40 м, тогда как остальная часть лесополосы была занята 3 другими видами *Helopini* (рис. 3, 3). К сожалению, этот факт пока не находит удовлетворительного объяснения, однако в остальных частях ареала *N. faldermanni* также вытесняет другие виды *Helopini* из совместных местообитаний. Возможно, это связано с наличием у этого вида веществ-репеллентов.

Таким образом, смена биотопов у видов трибы *Helopini* привела к возникновению различий в их временном и пространственном распределении, а также к изменению трофических связей. Сравнение современных условий обитания видов этой трибы в лесополосах Сальских степей и агроландшафтах с условиями в нетрансформированных степных экосистемах в других регионах юга России показывает, что вынужденная концентрация 4 видов *Helopini* на узком пространстве лесополос привела к глубоким изменениям в

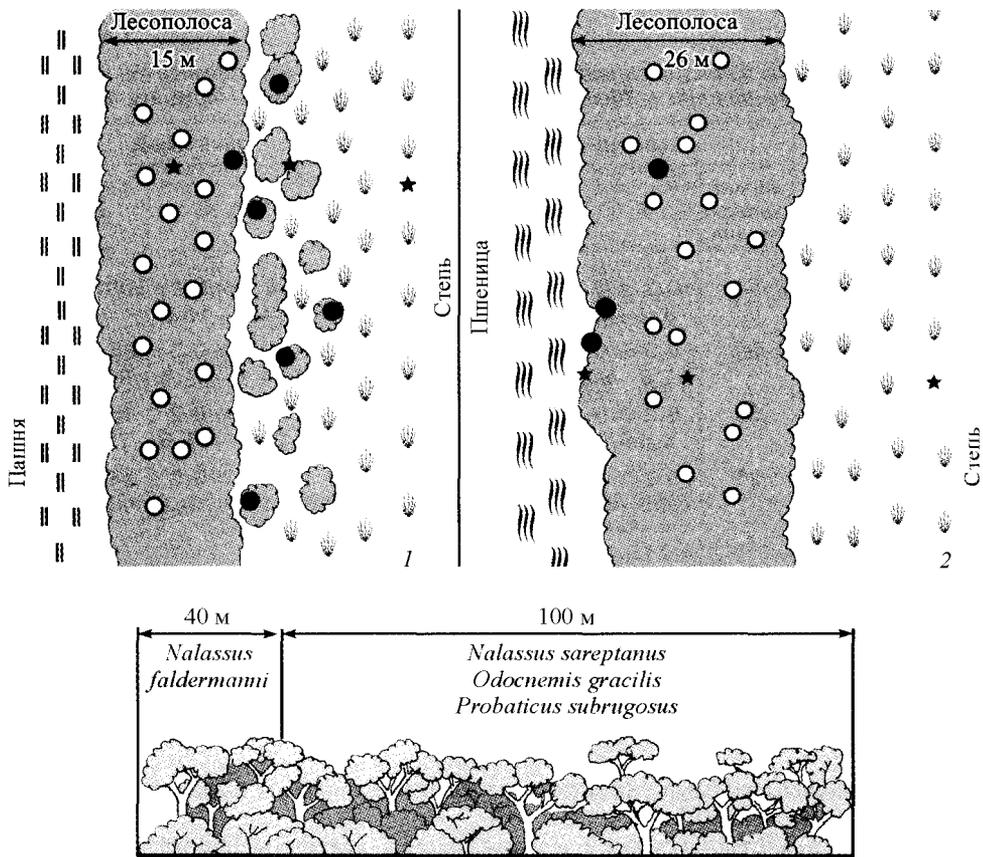


Рис. 3. Схема пространственного распределения жуков-чернотелок трибы Helopini в лесополосах.

1 — распределение видов в лесополосе 1 в апреле (белые кружки) и в июне (черные кружки); 2 — то же в лесополосе 2; 3 — распределение таксонов в лесополосе 2 в апреле. Звездочками обозначены места установки регистраторов с датчиками влажности и температуры.

таксоцено чернотелок-лихенофагов. Наблюдения в Верхнедонском, Шолоховском, Матвеево-Курганском районах Ростовской обл., а также в Калмыкии показали, что в естественных степных ландшафтах виды Helopini почти не вступают в конкуренцию между собой, заселяя разные биотопы. Так, *Odocnemis gracilis* обитает на ксерофитных не каменистых участках степи или на известняковых склонах, *Probaticus subrugosus* населяет только каменистые склоны либо участки с подушкой изо мха и кустистых лишайников-эпигейдов, а *Nalassus sareptanus* встречается на луговых участках степи, где питается листоватыми эпигейными лишайниками.

Существуют и положительные последствия смены биотопов степных Helopini на лесные. В первую очередь это увеличение продолжительности суточной и сезонной активности имаго за счет удлинения периодов оптимума температуры и влажности для каждого вида. Так, в степи оптимальные для Helopini показатели температуры и влажности в апреле не достигались, тогда как в лесополосах они регистрировались в течение 4 и более часов в сутки. Таким образом, в степных биотопах (при наличии трофической базы) те же виды чернотелок вышли бы из укрытий только в конце апреля—мае и период их суточной активности был бы более коротким.

Наиболее сложен вопрос о причинах деградации в степи трофической базы чернотелок-лихенофагов. Известно, что лишайники чувствительны к изменению температуры воздуха в приземном слое атмосферы и количества осадков (Инсаров, 2002; Nauck, 2009, и др.), поэтому в последние годы они используются для оценки глобальных климатических изменений. Кроме того, существенное влияние на лишайнофлору оказывает деятельность человека, особенно выпас домашнего скота и степные пожары (Меркулова, 2006; Галанина, 2009). Исследования в степных ландшафтах Ононской Даурии показали, что совместное влияние перевыпаса и иссушения климата приводит к почти полной деградации степных эпигейных и эпилитных лишайников (Галанина, 2009). Частые степные пожары также оказывают существенное влияние на лишайники. Степные синузии эпигейд восстанавливаются при отсутствии дополнительной антропогенной нагрузки в лучшем случае в течение 10 лет (Меркулова, 2006). Можно предположить, что совместное воздействие двух факторов (антропогенная нагрузка и повышение средней температуры воздуха) привело к деградации сообщества степных лишайников, что повлияло на пространственно-временное распределение чернотелок-лихенофагов.

В исследуемом районе постоянный выпас крупного рогатого скота на оставшихся участках целины ведется со времени основания совхоза «Гигант» (1928 г.), результатом чего стало доминирование на многих участках рудеральной растительности. Пал степной растительности на этих участках не проводился по крайней мере с 1960-х годов (устное сообщение жителя пос. Гигант и работника местных агропредприятий В. П. Галушко). Анализ климатических показателей в районе исследований в весенние месяцы (время активности *Helopini*) трех периодов за последние 85 лет (до создания лесополос, на ранних стадиях их существования и в настоящее время) показал, что средняя температура воздуха за этот срок заметно возросла (табл. 4; рис. 4).

Климат в районе исследования умеренно-континентальный, с недостаточным увлажнением, жарким и сухим летом и сравнительно теплой зимой (Панов и др., 2006). По данным метеостанции пос. Гигант, среднегодовая температура равна 9 °С, средние месячные температуры воздуха в весенние месяцы приведены в табл. 4. Среднее годовое количество осадков — 450 мм, устойчивый снежный покров в 38 % зим здесь не формируется. Территория засушлива: 64 дня в году влажность воздуха составляет менее 30 %, максимальные температуры воздуха превышают 25 °С 103 дня в году. Вероятность сильных и очень сильных засух — соответственно 10 и 3 %. Орographicкие особенности территории (высота 83 м над ур. м.) объясняют относительно большое среднее количество туманных дней в году (47) (Панов и др., 2006).

В последние десятилетия происходит изменение климатических условий на территории Ростовской обл.: среднегодовая температура повысилась на 0.7—0.9 °С в основном за счет повышения среднезимней температуры (1925—1970 и 1971—2005 гг.), а годовое количество осадков увеличилось (Панов и др., 2009). В 1996—2000 гг. в районе исследований (пос. Гигант) средние температуры в теплый период года превышали многолетние на 1 °С, а зимой на 1.8 °С; количество атмосферных осадков увеличилось в среднем на 123 мм/год по сравнению с многолетним показателем. Как показал анализ весенних температур в районе исследований, различия между ходом среднесуточных температур с марта по май для периодов 1930—1940 и 2005—2015 гг. ( $K-W: P = 0.001$ ) и 1960—1970 и 2005—2015 гг. ( $K-W: P < 0.0001$ ) были достоверны. Средние температуры марта, апреля и мая также стали выше в последние 11 лет. Средняя сумма атмосферных осадков в весенний период также увеличилась в последние годы по сравнению с анализируемыми предыдущими десятилетиями, хотя статистические разли-

Характеристики климатических условий местообитания чернотелок  
(метеостанция Гигант)

Месяц	Периоды			Многолетний показатель (по: Панов и др., 2006)
	1930—1940	1960—1970	2005—2015	
Средняя температура воздуха, °С				
Март	1.5 ± 0.3	1.4 ± 0.3	3.4 ± 0.2 <sup>***, ***</sup>	0.6
Апрель	10.1 ± 0.3	10.4 ± 0.2	11.1 ± 0.2 <sup>**</sup> , *	9.2
Май	17.6 ± 0.2	16.8 ± 0.2 <sup>**</sup>	18.0 ± 0.2 <sup>NS, ***</sup>	16.3
Средняя температура весны	12.4 ± 0.2	12.4 ± 0.2	10.8 ± 0.2 <sup>***, ***</sup>	8.7
Средняя сумма осадков, мм				
Март	29 ± 6	34 ± 7	45 ± 7	27
Апрель	38 ± 11	25 ± 5	33 ± 4	36
Май	48 ± 14	51 ± 8	56 ± 10	45
Сумма осадков весной	114 ± 17	110 ± 10	133 ± 15	108
Средняя относительная влажность воздуха, %				
Март	81 ± 1	81 ± 1	75 ± 1 <sup>***</sup>	82
Апрель	70 ± 1	44 ± 1 <sup>***</sup>	63 ± 1 <sup>***, ***</sup>	66
Май	60 ± 1	42 ± 1 <sup>***</sup>	64 ± 1 <sup>**</sup> , ***	60
Средние минимальные температуры почвы, °С				
Март	—	-1.9 ± 0.3	-2 ± 0.3	—
Апрель	—	3.1 ± 0.2	3.4 ± 0.3	—
Май	—	8.7 ± 0.2	10.2 ± 0.2 <sup>***</sup>	—

Примечание. Звездочками показан уровень значимости межгодового варьирования показателей (*t*-критерий (температура), *K-W*-критерий (осадки, влажность): *NS* — различия не значимы; \* —  $P < 0.01$ ; \*\* —  $P < 0.001$ ; \*\*\* —  $P < 0.0001$ ). В колонке «1960—1970» показаны уровни значимости при сравнении со статистиками «1930—1940», в колонке «2005—2015» — через запятую при сравнении со статистиками «1930—1940» и «1960—1970» соответственно.

чия между количеством осадков весной 1930—1940, 1960—1970 и 2005—2014-х годов недостоверны (табл. 4).

Суточная амплитуда относительной влажности в теплый период года достигает в районе исследований 29 % (Панов и др., 2006). Отмечены достоверные различия между значениями относительной влажности воздуха в течение весны в разные десятилетия ( $K-W: P < 0.0001$ ). Так, в 2005—2015 гг. март характеризовался меньшей средней влажностью воздуха, тогда как май — наибольшей по сравнению с 1930—1940 и 1960—1970 гг., причем относительная влажность воздуха была существенно ниже в апреле и мае 1960—1970 гг. (табл. 4).

В целом анализ климатических условий свидетельствует о том, что весна в начале XXI в. стала более теплой (рис. 4) и влажной (табл. 4) по сравнению с 1960—1970 и 1930—1940 гг.

Средние минимальные температуры почвы в марте и апреле 2005—2014 гг. достоверно не отличались от температур в 1960—1970-е годы. Одна-

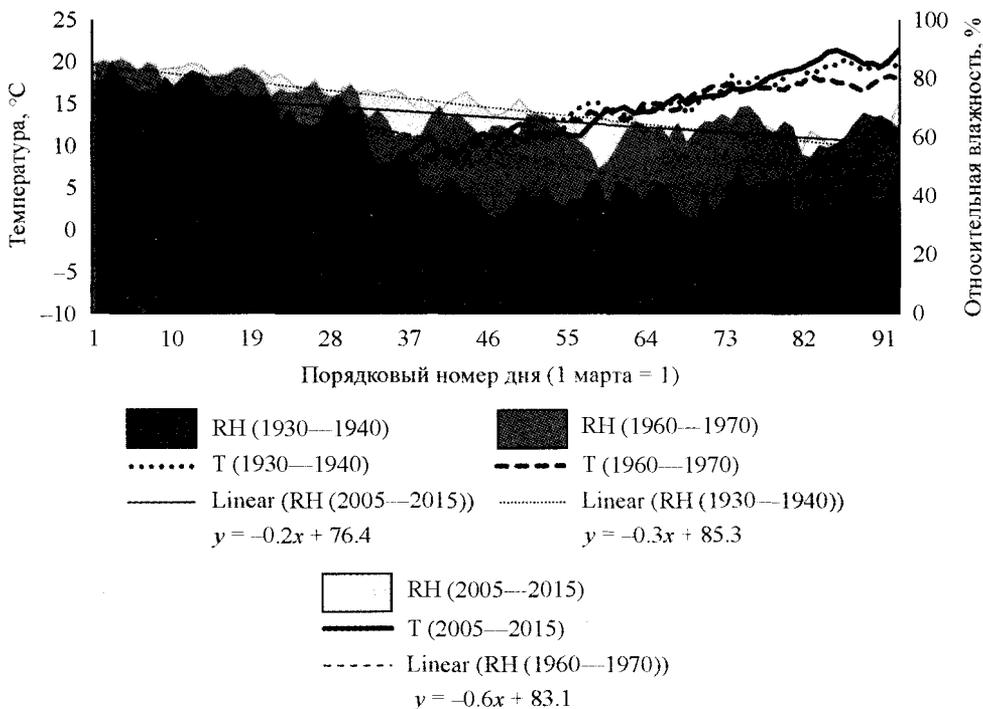


Рис. 4. Динамика хода весенних температур ( $T$ ) и относительной влажности ( $RH$ ) в периоды 1930—1940 г. (до создания лесополос в степи), 1960—1970 г. (сформирована мощная система лесополос возраста 30—40 лет) и 2005—2015 г. по данным метеостанции Гигант.

Для относительной влажности показаны линии регрессии.

ко в мае 2005—2014 гг. почва в среднем прогревалась существенно больше, чем в соответствующий период в 1960—1970-е годы (табл. 4). На температуру поверхности почвы влияют многие факторы. Почва на поверхности без растительности теплее, чем под естественным травяным покровом, на 1—1.5 °C весной и осенью и на 2—3 °C летом. Форма рельефа также оказывает влияние на температуру поверхности почвы (Панов и др., 2006). В лесу и лесополосах в холодный период температура поверхности почвы на 1—5 °C ниже, чем в открытой степи, что объясняется, с одной стороны, большей увлажненностью, а с другой — уменьшением притока тепла вследствие затененности почвы лесом. Летом контраст температур в биотопах с древесной растительностью выше на 10—17 °C, но в утренние часы различия в температуре ниже и не превышают 5—6 °C (Темникова, 1964).

Анализ хода температур в ночное время в лесополосах и степных биотопах показал, что и в степи, и в лесополосах температуры закономерно понижались к утру, тогда как влажность, напротив, нарастала (рис. 4). При этом изменение температуры воздуха было более значительным в местообитании с древесными растениями.

Температура воздуха изменялась в лесополосах от  $-0.4$  до  $9.6$  °C ( $4.8 \pm 0.2$  °C;  $n = 153$ ), в степи от  $-4.0$  до  $5.1$  °C ( $0.5 \pm 0.2$  °C;  $n = 107$ ). Средние температуры в лесополосах были существенно выше, чем в открытой степи (ANOVA:  $F = 218.3$ ;  $df = 258 + 1$ ;  $P < 0.001$ ). Относительная влажность воздуха в лесополосах, напротив, была ниже (от 51 до 92 %;  $75.3 \pm 0.6$  %;  $n = 153$ ), чем в степи (от 69 до 100 %;  $94.7 \pm 1.0$ ;  $n = 153$ ) (ANOVA:  $F = 317.3$ ;  $df = 258 + 1$ ;  $P < 0.001$ ).

Таким образом, в период наблюдений (табл. 3) условия обитания исследуемых жуков-чернотелок в лесополосах характеризовались повышенными температурами и относительно меньшей влажностью воздуха по сравнению со степными участками.

## ВЫВОДЫ

1. Освоение чернотелками-лихенофагами трибы *Helopini* искусственных лесонасаждений на границе агроландшафтов и остатков целины стало, вероятно, следствием деградации сообществ степных лишайников — трофической базы чернотелок-лихенофагов трибы *Helopini* в естественных экосистемах — в результате потепления климата и хозяйственной деятельности человека.

2. Температура и влажность воздуха являются важнейшими факторами, влияющими на суточную активность и пространственное распределение жуков-чернотелок трибы *Helopini*. Изменения во времени и пространственном распределении видов, а также переход с питания эпигейными лишайниками на лишайники-эпифиты в результате смены биотопов привели к возникновению конкурентных отношений у чернотелок-лихенофагов.

3. В естественных ландшафтах конкуренция между видами в таксоценах *Helopini* сведена к минимуму благодаря обитанию в различных биотопах, тогда как в ограниченном пространстве искусственных лесонасаждений в одном биотопе конкуренция между видами проявляется в разделении по времени пиков активности жуков и в различиях в пространственном распределении видов. Положительный эффект при изменениях в таксоцене *Helopini* заключается в расширении временных рамок суточной и сезонной активности за счет удлинения периодов оптимума температуры и влажности воздуха.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность А. М. Веденееву (Волгоградский социально-педагогический университет, Волгоград) за определение лишайников, В. В. Стахееву (Институт аридных зон ЮНЦ РАН, Ростов-на-Дону) за информационную помощь, В. П. Галушко и В. А. Галушко (пос. Гигант, Ростовская обл.) за всестороннюю помощь в организации экспедиций и подробную (в том числе и историческую) информацию о хозяйственной деятельности в районе исследования, Л. В. Егорову (Государственный заповедник «Присурский», Чувашская Республика), В. Г. Мордковичу (Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск) и Б. А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за обсуждение работы и ценные комментарии.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 13-05-00467).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г. М., Набоженко М. В. 2011. Определитель и каталог жуков-чернотелок (Coleoptera: Tenebrionidae s. str.) Кавказа и юга европейской части России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 361 с.
- Арзанов Ю. Г., Шохин И. В. 2003. Новые для Ростовской области жужелицы рода *Carabus* L. Природничий альманах. Биологічні науки. Вип. 3. Збірник наукових праць. Херсон: Персей. 27—30.

- Бызова Ю. Б., Гиляров М. С. 1956. Почвообитающие личинки чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae). Зоологический журнал. 35 (10): 1493—1509.
- Галанина И. А. 2009. Лихенобиота Даурии как индикатор природных и антропогенных изменений растительного покрова. В кн.: Ритмы и катастрофы в растительном покрове II. Опустынивание в Даурии. Материалы второй научной конференции, 20—23 октября 2008 г., Благовещенск. Владивосток: Издательство Ботанического сада-института ДВО РАН. 230—239.
- Инсаров Г. Э. 2002. Лишайники в условиях глобального изменения климата. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 18: 109—141.
- Лакин Г. Ф. 1990. Биометрия. М.: Высшая школа. 352 с.
- Лаврова М. Я. 1955. Грызуны лесных полезащитных полос Ставропольских и Сальских степей. Труды Института географии. 66: 108—149.
- Лебедева Н. В., Пономарев А. В., Савицкий Р. М., Арзанов Ю. Г., Ильина Л. П. 2010. Наземная фауна как показатель пастбищной нагрузки. Вестник Южного научного центра РАН. 6 (4): 84—95.
- Лебедева Н. В., Ильина Л. П., Пономарев А. В., Савицкий Р. М. 2011. Влияние пастбищной нагрузки на трансформацию сухостепных наземных экосистем в долине Маныча. Аридные экосистемы. 17 (4) (49): 74—87.
- Меркулова О. С. 2006. Лишайники степной зоны Южного Урала и прилегающих территорий. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. СПб.: Ботанический институт РАН. 25 с.
- Мордкович В. Г. 2011. Экологические группы жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) равнин Западной Сибири и Центрального Казахстана. Евразийский энтомологический журнал. 10 (4): 409—414.
- Набоженко М. В. 2007. Ландшафтно-биотопическое распределение и трофические связи жуков-чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera, Tenebrionidae) на Кавказе и в Предкавказье. Труды Южного научного центра РАН. Т. 3. Биоразнообразие и трансформация горных экосистем Кавказа. Ростов-на-Дону: Издательство Южного научного центра РАН. 242—252.
- Набоженко М. В. 2011. Почвообитающие личинки жуков-чернотелок трибы *Helopini* (Coleoptera: Tenebrionidae): морфологическая специализация и таксономическое значение. В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Материалы XVI Всероссийского совещания по почвенной зоологии (Ростов-на-Дону, 4—7 октября 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 86—87.
- Набоженко М. В. 2014. Морщинистая чернотелка *Probraticus subrugosus* (Duftschmidt, 1812). В кн.: Красная книга Ростовской области. Т. 1. Животные. Ростов-на-Дону: Донской издательский дом. 65.
- Николаев И. И. 1977. Таксоцен как экологическая категория. Экология. 5: 50—55.
- Опарин М. Л. 2008. Современное население наземногнездящихся птиц степного Заволжья и его динамика в XX столетии. Известия РАН. Серия биологическая. 35 (4): 491—496.
- Опарин М. Л., Опарина О. С., Цветкова А. А. 2004. Выпас как фактор трансформации наземных экосистем семиаридных регионов. Поволжский экологический журнал. 2: 183—199.
- Панов В. Д., Базельюк А. А., Лурье П. М. 2009. Реки Западный и Восточный Маныч. Гидрография и режим стока. Ростов-на-Дону: Донской издательский дом. 431 с.
- Панов В. Д., Лурье П. М., Ларионов Ю. А. 2006. Климат Ростовской области: вчера, сегодня, завтра. Ростов-на-Дону: Донской издательский дом. 487 с.
- Темникова Н. С. 1964. Некоторые характеристики климата Северного Кавказа и прилегающих степей. Л.: Гидрометеиздат. 368 с.
- Чернышев В. Б. 1984. Суточные ритмы активности насекомых. М.: Издательство Московского университета. 216 с.
- Чернышев В. Б. 1996. Экология насекомых. Учебник. М.: Издательство Московского университета. 304 с.
- Nauck M. 2009. Global warming and alternative causes of decline in arctic-alpine and boreal-montane lichens in north-western Central Europe. Global Change Biology. 15: 2653—2661.

- Nabozhenko M. V., Bousquet Y., Bouchard P. 2012. Nomenclatural notes on the species recorded and described under the name «*Helops gracilis*» (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales Zoologici*. 62 (4): 725—731.
- 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. Supplementum 2: 295—302.
- Steiner W. E. 2009. The Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Virginia. Virginia Museum of Natural History Special Publications. 16: 331—339.

**TAXOCENE OF THE LICHENOPHAGOUS TENEBRIONIDS  
(COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE: HELOPINI)  
IN THE «FOREST—STEPPE» ECOTONE**

M. V. Nabozhenko, N. V. Lebedeva, S. V. Nabozhenko, V. D. Lebedev

*Key words:* «forest—steppe» ecotone, windbreaks, Tenebrionidae, Helopini, climate change, daily activity, trophic associations.

SUMMARY

The taxocene of lichenophagous tenebrionids was investigated in the steppes of the southern Rostov Province. Species of lichens on which representatives of the Helopini feed are recorded for the first time. The dependence of the daily activity and spatial distribution of the adults on the air temperature and humidity is shown. The degradation of the steppe lichen communities which are the trophic base for lichenophagous tenebrionids in the native ecosystems is probably due to the warming of the climate and human activity. As a result, three out of the four species of the Helopini have changed the steppe biotopes to the windbreaks. This has led to the change of the trophic associations (transition from epigeal to epiphytic lichens) and spatial distribution of the tenebrionids, arising of the competition between the species, extension of their daily and seasonal activity due to the elongation of the periods of the optimum temperature and humidity for all species in the windbreaks.