

На правах рукописи

**ЛЯБЗИНА Светлана Николаевна**

**БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ-НЕКРОБИОНТЫ И ИХ УЧАСТИЕ  
В УТИЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
В НАЗЕМНЫХ И ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ  
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА**

03.00.08 - зоология

03.00.16 - экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Петрозаводск - 2003



Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Петрозаводского государственного университета

**Научные руководители:** доктор биологических наук,  
чл.-корр.РАН, профессор  
Ивантер Эрнест Викторович

кандидат биологических наук  
Узенбаев Сергей Давлетьянович

**Официальные оппоненты** доктор биологических наук  
Китаев Станислав Петрович

кандидат биологических наук  
Полевой Алексей Владимирович

**Ведущая организация:** Карельский государственный педагогический университет.

Защита состоится « 23 » апреля 2003 г. в 14<sup>00</sup> ч. на заседании диссертационного Совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185640, Петрозаводск, пр.Ленина 33, Эколого-биологический факультет, ауд.326

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан « \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2003 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета



С.Д.Узенбаев

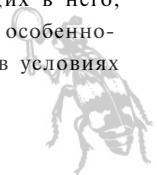


## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Беспозвоночные-некробионты, входящие в комплекс разрушителей (деструкторов) являются неотъемлемым компонентом любой экосистемы, они производят полное разложение мертвого органического вещества и тем самым выполняют санитарную функцию. «Этот процесс абсолютно необходим для жизни, т.к. без него все питательные вещества оказались бы связанными в мертвых телах, и никакая новая жизнь не могла бы возникнуть» (Одум, 1986). В природе постоянно происходит отмирание или гибель животных, и их трупы становятся ресурсом для микроорганизмов, беспозвоночных-некрофагов либо позвоночных-мусорщиков. В наземных экосистемах среди всего комплекса некробионтов основную часть тканей утилизируют насекомые, а именно двукрылые и жесткокрылые (Paune, 1965; Early, Goff, 1986 и др.). В водной среде (пресные водоемы) специализированной группы некрофагов нет, и разложение трупов животных осуществляется за счет всеядных беспозвоночных организмов (Бигон и др., 1989). Но во всех случаях, благодаря согласованной деятельности некробионтов происходит быстрое и полное разложение трупов животных. Насекомые-некробионты в наземных биоценозах также включены в процесс минерализации, разрушая сложные гнилостные вещества до простых компонентов, они делают их доступными для других организмов.

На севере европейской части России изучение комплекса некробионтов в наземных и водных экосистемах ранее не проводилось. Приводятся только данные по энтомофауне трупов животных в Ленинградской области (Марченко 1980-1992), но эти сведения касаются преимущественно отдельных групп насекомых и предназначены для практического применения в судебной медицине. Что касается Фенноскандии в целом, то имеются работы, посвященные экспериментальному изучению двукрылых некробионтов, синантропной фауны (Nuorteva, 1963-1966; Hanski, Kuusela, 1980) и биологии отдельных видов некрофильных насекомых (Nuorteva, 1970; Otronen, 1988).

Без знания состава и структуры отдельных групп организмов, биоценологических связей между ними, нельзя дать общую картину и оценку всей экосистемы и происходящих в ней изменений. Поэтому изучение комплекса некробионтов, всех компонентов, входящих в него, роли отдельных видов и групп в комплексе, биологических особенностей, участия их в процессе разложения трупов в природе и в условиях



повышенной антропогенной нагрузки является, несомненно, важной задачей экологии.

**Цель работы.** Цель работы состояла в изучение состава и структуры комплексов беспозвоночных-некробионтов в наземных и водных экосистемах и их участия в разложении мертвой органики в условиях таежной зоны европейской части России.

**Задачи исследования.**

1. Выявить видовой состав беспозвоночных-некробионтов в наземных и в водных экосистемах.
2. Изучить структуру комплекса некробионтов и определить пищевую специализацию основных групп насекомых, связанных с трупами.
3. Изучить биотопическое распределение некробионтов, сходство и различие между комплексами по биотопам, сезонную активность некробионтов.
4. Изучить аттрактивность трупов животных для некробионтов, проследить ход разложения трупов и выявить смену населения некробионтов в процессе разложения.
5. Изучить комплекс насекомых-некробионтов в городских экосистемах и выявить изменения, происходящие под воздействием антропогенного фактора.

**Научная новизна.** В данной работе впервые для таежной зоны Северо-Запада европейской части России проведено детальное изучение комплексов беспозвоночных-некробионтов в различных типах наземных и водных экосистем. Установлен состав комплекса в наземных биоценозах, включающий 122 вида, относящихся к 2 классам и в водных экосистемах - 28 видов из 6 классов животных. Изучено биотопическое распределение некробионтов и сезонные изменения в комплексе. Проведено изучение хода разложения трупов позвоночных и беспозвоночных животных и оценена роль различных групп некробионтов в процессе гетеротрофной сукцессии, а также выявлена избирательность некробионтов по отношению к трупам животных, относящихся к различным классам. Впервые проведено изучение процесса разложения трупов животных в водной среде. Выявлены основные группы беспозвоночных животных, участвующие в процессах разложения. Проведены исследования по изучению состава насекомых-некробионтов в условиях повышенной антропогенной нагрузки.



**Практическая значимость работы.** Результаты исследования могут быть использованы при составлении кадастра животного мира, организации экологического мониторинга, осуществлении программ по сохранению биоразнообразия лесных экосистем севера европейской части России. Полученные данные позволяют оценить санитарную роль беспозвоночных-некробионтов в природе и изменение ее в условиях антропогенной нагрузки.

Материалы, полученные в ходе исследования, используются в учебном процессе на эколого-биологическом факультете ПетрГУ в лекционных курсах «Зоология беспозвоночных», «Энтомология», «Фауна Карелии», при проведении учебной и производственной практики студентов, выполнении курсовых и дипломных работ.

**Апробация работы.** Результаты работы представлены на следующих научных собраниях: 5-я и 6-я Пушкинские конференции молодых ученых «Биология - наука 21<sup>ст</sup> века» (Пушино, 2001, 2002); международная конференция "Биоразнообразие Европейского Севера (теоретические основы изучения, социально-правовые аспекты использования и охраны)" (Петрозаводск, 2001); IX молодежная научная конференция Актуальные проблемы биологии и экологии (Сыктывкар, 2001); XII Съезд РЭО (Санкт Петербург, 2002); III (XXVI) Межд. конф «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера». (Сыктывкар, 2003). II Межд. конф. «Разнообразие беспозвоночных животных на севере» (Сыктывкар, 2003).

**Публикации.** Материалы исследований отражены в 10 печатных работах.

**Структура и объем диссертации:** Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов, списка литературы и приложения; изложена на 132 страницах; содержит 29 рисунков, 23 таблицы. В списке цитируемой литературы 197 источников, в том числе 64 на иностранных языках. В приложении приводятся таблицы, фотографии.

**Благодарности:** Автор выражает искреннюю благодарность научным руководителям и специалистам за помощь в определении насекомых-некробионтов: А.Ю. Солодовникову (ЗИН РАН) (Staphylinidae), С.В. Пушкину (Ставропольский госуниверситет) (Dermestidae), А. Полилову (МГУ) (Ptiliidae), В.Д. Иванову, В.Н. Григоренко (С-Петербург) (Trichoptera); за консультации и советы по определению двукрылых А.В. Полевому (КарНЦ РАН), А.Л. Озерову (Зоомузей МГУ).



## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ НЕКРОБИОНТОВ

Наряду с норами, плодовыми телами грибов, помётом, микроводоёмами трупы животных можно определить, как микросистемы, которые, несмотря на непродолжительное существование и относительную автономность хорошо сохраняют свою индивидуальность и характеризуются тем, что пространственно ограничены (Беклемишев, 1959, Дажо, 1975). Разложение трупов в природе является комплексным процессом, состоящим из деятельности микроорганизмов, плесневых грибов, водорослей, беспозвоночных животных. Видовой состав некробионтов в наземных экосистемах рассмотрен во многих работах (Reed, 1958; Payne, 1965; Озеров, 1989 и др.), в водной среде такие работы единичны (Klades et al., 2001).

В главе приводятся обзор литературных источников по биологии водных и наземных некрофагов, трофической структуры комплекса, этапов разложения, сукцессии населения некробионтов в процессе разложения.

### ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Карелия располагается в пределах подзоны северной и средней тайги таежной зоны (60°41'-66°39'с.ш.). В главе дана физико-географическая характеристика районов исследований (растительность, почва, климат, рельеф), приводится описание биотопов, выбранных для работы (сосняк- и ельник зеленомошные, березняк разнотравно-черничный, мелколесье, влажно-разнотравный и суходольный луга, агроценозы). Приводится описание озер, в которых проводились исследования по изучению водных некробионтов - оз. Пертозеро (олиготрофный, местами мезотрофный водоем) и оз. Кончезеро (мезотрофный водоем), расположенные в южной Карелии.

Для изучения комплекса насекомых-некробионтов в городских условиях (г. Петрозаводск) были выбраны различные участки, с разной степенью антропогенной нагрузки. В главе приводится описание зеленой зоны (окраина города), парка в центре города и района новостроек.



### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы материала проводились автором в течение 2000 - 2002 гг. на территории Северо-Западного Прионежья (южная Карелия), в г. Петрозаводске.

В качестве объектов использовались трупы животных, которые являются обычной средой для питания и развития некрофагов: беспозвоночные (дождевые черви, водные моллюски, насекомые), позвоночные мелких размеров (массой до 50 г) - рыбы, амфибии, рептилии, птицы, грызуны и средних (0.5-3,5 кг) - птицы и млекопитающие.

В наземных экосистемах трупные приманки раскладывали на поверхность почвы на расстояние 100 м друг от друга. Сбор насекомых с трупа проводился общепринятыми энтомологическими методами, также исследовали почвенный слой под трупом и окружающую труп растительность, наблюдения вели до полного разложения.

Для изучения роли муравьев, как наиболее многочисленной группы животных в лесных экосистемах на процесс разложения, были проведены специальные исследования. Трупы мышей разных сроков «свежести» выкладывались на верхушку наружного купола муравейника, самую оживленную тропу и вдалеке от муравейника.

В водных экосистемах исследование некробионтов проводили в летний период по оригинальной методике. Трупные приманки размещали в прибрежной литорали в зоне надводных растений. В кюветы или садки с крупными ячейками помещали приманки и погружали их на глубину 15-20 см на расстоянии 4 м друг от друга. В работе использовали трупы беспозвоночных животных и мелких позвоночных (до 50 г), также проводили наблюдения по питанию беспозвоночных-некробионтов в лабораторных условиях.

Во время сбора некробионтов подсчитывали общее их количество и отлавливали 20-25 % от общего числа зарегистрированных. В результате 976 учетов было зарегистрировано 15300 особей беспозвоночных некробионтов, относящихся к 150 видам.

Весь материал обработан вариационно-статистическим методом (Зайцев, 1990; Ивантер, Коросов, 1992). Рассматривая стациальное распределение некробионтов, использовали показатель относительной биотопической приуроченности и высчитывали её степень (Песенко, 1982). Биотопическое распределение насекомых-некробионтов также оценива-



ли с помощью кластерного анализа по индексу Чекановского-Сьеренсена ( $I_{csb}$ ) (для количественных и качественных данных). Видовое разнообразие ( $\alpha$ -разнообразие) оценивалось с помощью индекса Бриллюэна ( $H'$ ) (Песенко, 1982). Математические расчеты и графические построения выполнены с помощью компьютерных программ BIODIV v. 4, Microsoft Excel 7.

## ГЛАВА 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ НЕКРОФИЛЬНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Видовой состав членистоногих-некробионтов в наземных экосистемах Северо-Западного Прионежья включает 122 вида, относящихся к 35 семействам, 8 отрядам, 2 классам (табл. 1). Видовой состав беспозвоночных-некробионтов водных экосистем включает 28 видов из 13 семейств, 10 отрядов, 6 классов, 4 типов (табл.1).

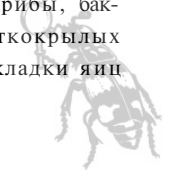
Таблица 1.  
Состав беспозвоночных-некробионтов Северо-Западного Прионежья.

наземные экосистемы		водные экосистемы	
Классы, отряды	Кол-во видов	Классы	Кол-во видов
кл. Arachnida	2	Turbellaria	3
Кл. Insecta-Ectognatha		Hirudinea	1
отр. Hemiptera	1	Bivalvia	1
Blattoptera	1	Gastropoda	12
Coleoptera	70	Crustacea	1
Diptera	41	Insecta-Ectognatha	10
Hymenoptera	5	всего	28
Lepidoptera	2		
всего	122		

## ГЛАВА. 5. СТРУКТУРА КОМПЛЕКСА НЕКРОБИОНТОВ

### 5.1. Наземные экосистемы

Фауна трупа характеризуется многообразием форм насекомых, для которых падаль может служить пищевым субстратом в виде гниющих тканей для некрофагов, развивающейся микрофлорой (грибы, бактерии) для мицетофагов, обилием личинок двукрылых и жесткокрылых как потенциальных жертв для зоофагов, либо местом для откладки яиц





При описании структуры комплекса за основу была принята классификация, предложенная Брааком (Braack, 1987), характеризующая экологические связи имаго насекомых с трупом (трофическую специализацию видов и использование трупа для развития), которая включает три группы: облигатные некрофаги, факультативные некробионты и случайные посетители трупов.

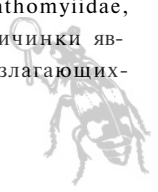
Первая группа **облигатные некрофаги** тесно связаны в своем развитии с трупами и представлена 19 видами - Coleoptera (13), Diptera (5), Lepidoptera (1). Среди всего комплекса эта группа составляет 16% от видового состава (рис.1). Личинки жуков pp. Nicrophorus, Thanatophilus, Necrodes, Oiceoptoma развиваются исключительно в трупах животных и являются **некрофагами**, в то время как имаго могут встречаться в различных субстратах и некрофагия чаще сочетается с другим источником питания. К группе облигатных некробионтов относятся также **кожееды** и **кератофаги** из семейств Dermestidae, Nitidulidae и Tineidae (рис.1).

К **облигатным** двукрылым-некробионтам относятся пять видов из семейств Calliphoridae, Sarcophagidae, Chloropidae и Phoridae. Личинки *Cynomya mortuorum*, *Parasarcophaga portchinsky* и *P. caerulea* способны развиваться в трупах различных животных и реже в мясных отбросах, а *Stearibia nigriceps* и *Aneurinae unispinosa* - в трупах грызунов (Штакельберг, 1956; Зайцев, 1969; Озеров, 1989; Pape, 1987, Rognes, 1991).

Вторая группа **факультативные-некробионты** среди всего комплекса является самой многочисленной (74%) и включает 90 видов из отрядов клещи, жесткокрылые, двукрылые и перепончатокрылые. В группу объединены виды, для которых трупные ткани могут служить дополнительным источником питания или развития (факультативные некрофаги), истребляющие личинок и имаго некрофильных насекомых (зоофаги), виды, потребляющие гниющие остатки (сапрофаги) и паразитирующие на некрофагах (паразиты).

Среди жесткокрылых к **факультативным некрофагам** относятся виды из pp. Silpha, Catops, Scioldreoides и Necrobia. Кроме некрофагии для всех этих видов свойственна и зоофагия (Kozminykh, Esjunin, 1994).

**Факультативные двукрылые-некробионты** включают 33 вида отмеченных на трупах из семейств: Fanniidae, Phoridae, Dryomyzidae, Sepsidae, Piophilidae, Hclomyzidae, Stratiomyidae, Anthomyiidae, Sphaeroceridae, Muscidae, Calliphoridae и Sarcophagidae. Их личинки являются полифагами и кроме трупов развиваются в других разлагающих-



ших растительных остатках и грибах). Приспособленность личинок развиваться в субстратах самой различной консистенции способствует более полной утилизации трупных тканей.

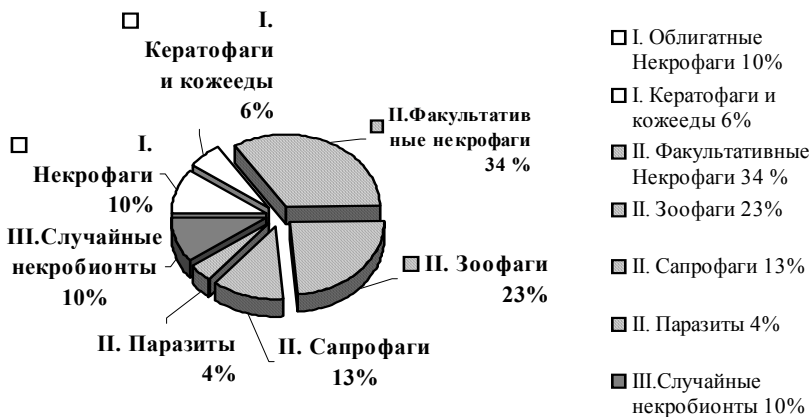


Рис. 1. Соотношение (%) групп членистоногих-некробионтов (по видовому составу).

**Зоофаги** в группе представлены 29 видами из семейств Parasitidae (1), Histeridae (9) и Staphylinidae (п/с Tachiporinae (5), Staphylininae (14); без р. Atheta). На трупах зоофаги активно питаются яйцами, личинками, имаго двукрылых и жесткокрылых. Среди видов сем. Staphylinidae выявить типичных копро- и некрофилов трудно. Даже часто встречающиеся на трупах *Creophilus maxillosus*, *Philonthus succicola* и жуки р. *Ontholestes* являются также обычными видами в навозе и в экскрементах. Высокая степень предпочтения к падали (некрофилия) отмечена для *Margarinotus cadaverinus*, *Saprinus semistriatus*, *S. immundus* и *S. planisculus*, эти виды всегда присутствуют на трупах в большом числе. Обитатели других эфемерных субстратов (навоз, грибы) *Margarinotus ventralis* и *Hister unicolor* встречаются на трупах реже.

Среди зоофагов некоторые виды также способны к некрофагии, например, имаго *S. maxillosus* питается мягким и жидкими тканями трупа (Бабенко, 1991), а *Margarinotus striola* может разрывать и соскабли-



вать твердые ткани (Lindner. 1967). По мнению Мамаева и др. (1977) некрофагия встречается у целого ряда групп насекомых с различной пищевой специализацией и необходима для восполнения белковых веществ в процессе жизнедеятельности.

**Сапрофаги** в комплексе составляют 13 % и представлены 15 видами из семейств Hydrophilidae, Scarabaeidae, Leiodidae, Staphylinidae (п/с Oxytelinae, Omaliinae). Во время процесса разложения происходит гниение растительного покрова под трупом, поэтому многочисленны виды, обитающие под гниющими растительными веществами и влажном дерне - рр. Megarthrus, Deliphrum Omalium, а также населяющие разнообразный разлагающийся материал - рр. Cercyon, Cryptopleurum. Сапрофаги появляются на поздних стадиях разложения, и завершают утилизацию мягких тканей на поверхности почвы.

**Паразитические** виды насекомых среди жесткокрылых (р. Aleochara) и перепончатокрылых (п/с Alysiinae) встречающиеся на падали, являются эндопаразитами личинок и пупариев двукрылых (Стриганова, 1960 и др.).

**Случайные некробионты** в комплексе составляют 10%. Группу формируют виды, которые обычны в почвенной подстилке и их чаще привлекает не сам труп, а обилие доступной пищи (личинки двукрылых, развивающиеся на трупах грибы, бактерии). К ним относятся полифаги, зоонекрофаги, мицетофаги из семейств Carabidae, Ptiliidae, Pyrrhocoridae, Blattellidae, Formicidae.

## 5.2 Водные экосистемы.

Процессы разложения и утилизации трупов в водной среде достаточно сложны и протекают при участии не только животных питающихся непосредственно трупными тканям, но и тех организмов, которых привлекают мелкий детрит, грибы и водоросли, обрастающие труп. Рассматривая структуру комплекса, мы использовали классификацию Камминса (Cummins, 1974), которая основана на функциональной роли беспозвоночных животных в водоемах и способах их питания. Всех водных некробионтов, отмеченных на трупе (28 видов) можно разделить на 3 группы: размельчители, соскребатели и фильтраторы.

Группа животных **размельчителей** представлена 12 видами и в комплексе составляет 44% (от видового состава) (табл. 2). В эту группу включены организмы с хорошо развитым ротовым аппаратом (планарии,



пиявки, прудовики, водные жуки). Они являются основными утилизиато-рами трупов, поедая целиком или выгрызая небольшие кусочки, либо наносят грубые механические повреждения тканям, что ещё быстрее способствуют процессу разложения. Потребители крупных разлагающих органических остатков главным образом сосредоточены в прибрежной зоне водоемов и на мелководье.

Таблица 2.  
Группы водных беспозвоночных некробионтов

Группы	Виды
Размельчители (44%)	Планарии: <i>Planaria torva</i> , <i>Dugesia lugubris</i> , <i>Dendrocoelum lacteum</i> ; пиявки: <i>Haemopsis sanguisuga</i> ; моллюски <i>Limnaea stagnalis</i> , <i>L. palustris</i> . <i>Radix ovata</i> ; жесткокрылые <i>Acilius canaliculatus</i> , <i>Ilybius ater</i> . <i>I. subaeneus</i> . <i>Nolerus crassicornis</i> , <i>Dytiscus marginalis</i> .
Соскребатели (36%)	Моллюски: <i>Amphipepla glutinosa</i> , <i>Anisus contortus</i> , <i>A. spirorbis</i> , <i>A. vortex</i> , <i>Planorbis carinatus</i> , <i>Planorbarius corneus</i> Личинки ручейников <i>Anabolia laevis</i> , <i>Phacopteryx brevipennis</i> , <i>Limnephilus sp.</i> , <i>Asynarchus sp.</i>
Фильтраторы (20%)	Моллюски: <i>Sphaerium corneum</i> , <i>Valvata cristata</i> . <i>V. pulchella</i> . <i>Bithynia tentaculata</i> ; ракообразные: <i>Cypridopsis sp.</i> Личинки комаров: <i>Chironomus sp.</i>

Среди беспозвоночных-некробионтов **соскребатели** представлены 10 видами (табл. 2), и в комплексе составляют 36%. Соскребатели питаются мягкими разлагающимися тканями или соскабливают налет водорослей и грибов, обрастающих труп. Обилие такой пищи привлекает катушек и личинок ручейников.

Группа **фильтраторов** в комплексе составляет 20% и включает 6 видов (табл. 2). Отмеченные на трупах моллюски рр. *Sphaerium*, *Valvata*, *Bithynia* и личинки двукрылых питаются в основном за счет отцеживания мелкого детрита, образующегося во время разложения. Характер питания остракод может меняться от фильтрации до размельчения небольших кусочков. Используя зубцы протоподита мандибул, остракоды способны собирать и разгрызать твердую пищу (Луферова, 1974). В лабораторных условиях рачки *Cypridopsis sp.* в основном питались тканями животных.



## ГЛАВА 6. БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАСЕКОМЫХ-НЕКРОБИОНТОВ

### 6.1 Биотопическая приуроченность некробионтов

Некробионты являются обязательным компонентом любого биоценоза и многочисленны в самых разнообразных местообитаниях. Для всех исследуемых биотопов характерна высокая численность на приманках представителей семейств Calliphoridae и Staphylinidae. Для 17 видов двукрылых и 26 видов жесткокрылых некробионтов выявлена приуроченность к биотопам, при этом для многих двукрылых и жесткокрылых некробионтов характерна высокая степень приуроченности к трём типам биотопов. Своеобразные экологические условия в каждом типе биотопов формируют определенный по составу и структуре комплекс некробионтов. Для лесных биоценозов среди жесткокрылых характерна высокая численность на приманках представителей семейств Catopidae - в ельниках доминируют виды р. *Catops*, а в сосняках и березняках р. *Sciodrepoides*. Затененность и влажность в ельнике способствуют повышению обилия на трупах группы жуков-сапрофагов, а среди двукрылых - увеличению численности сем. Helomyzidae и Sphaeroceridae. Напротив, присутствие Muscidae и Sarcophagidae в таких условиях становится незначительным.

В малозатененном биотопе - сосняке зеленомошном, на приманках увеличивается численность Muscidae, Sarcophagidae, Fanniidae, Piophilidae, могут встречаться некробионты открытых ландшафтов. Среди всех групп комплекса особенно широко представлены зоофаги. Самым бедным по видовому составу среди лесных биотопов - мелколесье. Комплекс резко отличается доминированием на приманках мелких жуков сапрофагов (Hydrophilidae, Staphylinidae), которые кроме трупов встречаются в растительном опаде. Высокая численность отмечена для поверхностно-падального мертвоеда *Oiceoptoma thoracica*, а жуки-могильщики р. *Nicrophorus* в этом биотопе встречаются редко. Меняется состав двукрылых-некробионтов - основными утилизаторами трупных тканей являются *Neuroctena analis* (Dryomyzidae) и *Nemopoda nitidula* (Sepsidae).

Фауна некробионтов открытых ландшафтов отличается от лесных биоценозов присутствием на трупах незначительного числа представителей сем. Catopidae, Nitidulidae и отсутствием сем. Cleridae и Ptilidae.



Среди двукрылых, кроме сем. Calliphoridae, высокая численность на приманках в этих биотопах отмечена у Muscidae. Повышенная инсоляция открытых ландшафтов приводит к быстрому высыханию покровных тканей и снижению аттрактивности приманок для двукрылых, в таких биоценозах разложение трупов мелких животных происходит в основном за счет личинок и имаго жесткокрылых.

## 6.2. Сходство экологических группировок

Кластерный анализ с использованием индекса сходства по обилию выявил две группы сообществ некробионтов: сообщество лесных биоценозов (ельник зеленомошный (Pch), березняк разнотравно-черничный (Bhm), сосняк зеленомошный (Ph) и мелколесье (S)) и сообщество открытых пространств (луга (Hg) и агроценоз (A)) и общее сходство составляет 44% (рис.2).

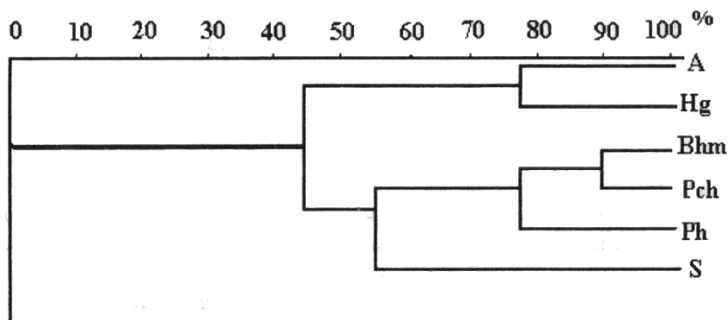


Рис.2 . Сходство фауны насекомых-некробионтов по обилию (индекс Чекановского-Съёренсена) ( $I_{csb}$ ) биотопы: Pch - ельник-зеленомошный, Ph - сосняк- зеленомошный, Bhm- березняк разнотравно-черничный, S - мелколесье, Hg - влажно-разнотравный луг, A - агроценоз;

Наибольшее сходство по численному обилию насекомых-некробионтов наблюдается между ельником и березняком, общность населения составляет 81%. Это можно объяснить тем, что в еловых и лиственных лесах создаются благоприятные условия для видов, которые



предпочитают увлажненные участки, могут развиваться в богатой лесной подстилке и заселять грибы (pp. *Deliphrum*, *Proteinus*, *Sphaerocera*, *Copromyza*). Комплекс некробионтов сосняка имеет сходство с этой группой 72%, а мелколиственные леса - 53%.

Вторую группу образуют открытые ландшафты - луга и агроценозы, общее сходство между ними составляет 77%.

При анализе общего сходства насекомых-некробионтов по видовому составу между биотопами выявлено, что из 111 видов двукрылых и жесткокрылых некробионтов 42 встречаются во всех типах. Среди двукрылых это представители семейств *Calliphoridae*, *Fanniidae*, *Sepsidae*, *Piophilidae*. Также эврибионтами являются большинство некрофильных видов из сем. *Muscidae* (*Hydrotaea dentipes*, *Muscina assimilis*, *Ophyra leucostoma*) и *Sarcophagidae* (*Helicophagella melanura*). Среди жесткокрылых-некробионтов во всех биотопах обязательным компонентом в комплексе являются могильщики р. *Nicrophorus*, среди зоофагов крупные хищники pp. *Ontholestes*, *Creophilus*, *Philonthus* и паразиты р. *Aleochara*. Наибольшее сходство по видовому составу между биотопами отмечено для березняка разнотравно-черничного и ельника зеленомошного - 76 видов (90,5%), наименьшее между агроценозом и мелколесьем - 45 видов (68,3%).

Видовое разнообразие насекомых-некробионтов зависит от экологических особенностей местообитаний. В лесах с более стабильными и благоприятными условиями (коренные типы леса, березняк) значительно расширяется возможность для обитания организмов, и индексы разнообразия в этих биотопах имеют наибольшие значения (табл. 3). Наименьшие показатели разнообразия отмечаются в мелколесье и агроценозе, где проявляется влияние ограничивающих факторов (высокая влажность, затененность, произрастание монокультур). Наибольшее число видов в сосняке зеленомошном, по-видимому, связано не только с разнообразием экологических условий и проникновением видов с открытых пространств, но и обилием зоофагов, которые, по мнению Уиттекера (1980) и Одума (1986), способствуют большему видовому разнообразию сообществ.

Видовое разнообразие сообществ также характеризуется и мерой выравненное™, которая основана на относительном обилии видов (Одум, 1986). Наибольшее количество доминантов отмечено в ельнике (15 видов), соответственно мера выравненное™ минимальная (0.785), в



березняке и мелколесье, где доминантов мало (11 и 8) значения выравненности максимальны (0.868 и 0.858 соответственно) (табл. 3)

Таблица 3.  
Видовое разнообразие насекомых-некробонтов по биотопам.

	Биотопы					
	Pch	Ph	Bhm	S	Hg	A
N (N <sup>d</sup> )	81(15)	89(12)	84(11)	66 (8)	79(14)	58 (8)
индекс НВ	3.739	3.864	3.770	3.241	3.548	3.044
Н <sub>вс</sub>	0.785	0.822	0.868	0.858	0.819	0.831

N - кол-во видов, N<sup>d</sup> - число доминантов. НВ - индекс Бриллюэна; Н<sub>вс</sub> - мера выравненности индекса, биотопы: обозначения см. к рис. 2

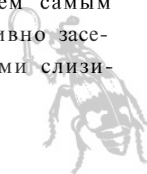
## ГЛАВА 7. РАЗЛОЖЕНИЕ ТРУПОВ ЖИВОТНЫХ В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ

### 7.1. Особенности населения и разложения трупов беспозвоночных и позвоночных животных

Главными условиями, которые влияют на формирование структуры сообщества некробионтов, является масса трупа и его кожные покровы. Чем больше гниющего органического вещества и чем дольше кожные покровы способны сохранять влагу в трупе, тем более он привлекателен для некробионтов.

В природе мелкие одиночные трупы беспозвоночных животных (черви, шмели и др.) не пригодны для обильного заселения некробионтами. Трупы этих животных за короткий срок высыхают и в большинстве случаев в течение 2-3 дней их растаскивают муравьи, либо на открытых участках они быстро разрушаются под воздействие абиотических факторов.

Кожные покровы у позвоночных животных определяют состав некробионтов и влияют на скорость разложения. Наличие верхнего рогового слоя (перьев, волос) препятствует испарению влаги, тем самым сохраняет привлекательность для некробионтов, которые, активно заселяя труп, быстро его утилизируют. Напротив, трупы с мягкими слизи-





стыми покровами (рыбы, амфибии) в короткие сроки теряют свою привлекательность и разлагаются дольше. Трупы мелких животных в естественных условиях колонизируют представители двукрылых (сем. Calliphoridae, Phoridae) и заселяют жесткокрылые (сем. Silphidae), личинки которых успевают развиваться за непродолжительный период разложения мягких тканей. Питаясь трупными тканями имаго двукрылых-некрофагов (Dryomyzidae, Sepsidae Fanniidae, Sarcophagidae) и жесткокрылых кератофагов и сапрофагов, также способствует их быстрому разрушению. В летний период трупы мелких животных утилизируются в течение 15 дней.

Крупные трупы содержат больше разлагающейся органики и более привлекательны для некробионтов. На крупной падали отмечено обилие облигатных, факультативных и случайных некробионтов, основными деструкторами и утилизаторами мягких тканей трупа являются личинки двукрылых. Из двукрылых наиболее обильны имаго сем. Calliphoridae, Muscidae, Fanniidae, Sarcophagidae, Sepsidae, Piophilidae. Среди жесткокрылых-некробионтов всегда присутствуют представители сем. Silphidae, Histeridae, Staphylinidae, Scarabaeidae, Nitidulidae, Hydrophilidae. Мягкие ткани трупов в летний период разлагаются в течение двух месяцев, а разрушение частей скелета, перьев и волосяного покрова затягивается на несколько лет.

## **7.2. Сукцессия членистоногих-некробионтов на трупах позвоночных животных**

В процессе разложения происходит изменение состояния трупных тканей, которые вызывают смену в населении трупа. Последовательно сменяя друг друга, некробионты осуществляют полное разложение и утилизацию мертвых тканей. Сукцессия наблюдается на всех трупах позвоночных животных, но более длительный период разложения крупной падали позволяет более чётко проследить изменения в составе населения некробионтов.

Первыми трупы обнаруживают двукрылые Calliphoridae и мелкие падальные жуки Catopidae, Silphidae. Двукрылых из сем. Muscidae, Fanniidae и Sarcophagidae привлекают слегка разложившиеся трупы, но численность Calliphoridae при этом остается очень высокой. Обилие личинок двукрылых увеличивает присутствие зоофагов и паразитов (Histeridae, Staphylinidae, п/с Alysina). К концу второго этапа разложения (по Марченко, 1992), когда ткани сильно разжижены, на трупах среди дву-



крылых многочисленны Piophilidae и Sepsidae. Последующие этапы характеризуются усилением активности жуков сапрофагов и кератофагов и снижением привлекательности трупа для двукрылых.

### 7.3. Разложения трупов животных в водной среде

Разложение трупов в воде отличается от процессов, протекающих в наземных условиях не только отсутствием специализированной группы некрофагов, но и невозможностью перемешивания гниющего субстрата с частицами грунта. Также в воде трупы не мумифицируются и процесс гниения в той или иной степени происходит постоянно. Однако, как и в наземных экосистемах, в воде на состав и структуру сообщества некробионтов влияют масса разлагающейся органики и особенности кожных покровов (наличие перьев, волос).

Разложение мелких трупов беспозвоночных животных (червей, моллюсков и др.) в воде осуществляется за счет большой ложноконской пиявки *Haemopis sanguisuga*. В летний период (при  $t$  воды  $20^{\circ}\text{C}$ ) пиявки обнаруживают трупы и поедают их в течение часа.

Основными деструкторами мягких тканей позвоночных животных являются большая ложноконская пиявка и жуки плавунцы. Они первыми появляются на трупах и сильно разрушают покровы и внутренние ткани. Пиявки встречаются только на свежих трупах, а гниющие ткани их не привлекают. В дальнейшем разложение происходит за счет моллюсков (катушек, прудовиков), остракод и личинок ручейников. На последних стадиях гниения утилизацию остатков трупных тканей осуществляют фильтраторы.

Среди водных некробионтов не обнаружены виды, которые встречались бы только на каком-то конкретном типе трупа позвоночных животных, но на трупах рыб численность всех некробионтов была значительно выше, чем на амфибиях, птицах и мышах, что, по-видимому связано, с тем что рыбы являются обычным кормовым ресурсом, по сравнению с трупами наземных животных. Мягкие ткани трупов рыб утилизируются в течение двух недель, наземных животных - около месяца. Наличие перьев и волос препятствует разрушению внутренних тканей деструкторами и процесс разложения замедляется, при этом образуется много гниющей взвеси, которая привлекает фильтраторов и они собираются в большом количестве около и под трупом.



#### 7.4. Участие позвоночных-мусорщиков в утилизации трупов

Кроме основных утилизаторов трупов - некробионтных насекомых, в природе роль санитаров выполняют и позвоночные-мусорщики. В наземных условиях в среднем на их долю приходится 39% (от общего числа разложенных приманок), при этом в открытых ландшафтах позвоночные обнаруживают трупы чаще (48%), чем в лесах (31%). Трупы мелких животных мусорщики большей частью растаскивают в течение 24 часов, а на крупной падали следы повреждений заметны и на поздних стадиях разложения.

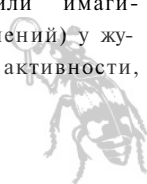
В водных экосистемах утилизация трупов животных за счет позвоночных составляет 22%. Трупы также в основном растаскивают в течение суток.

#### 7.5 Участие муравьев в утилизации трупов

В лесных и луговых биоценозах муравьи (*Formica potyctena* Forster., *Lasius niger* L., *Myrmica rubra* L.) одни из первых обнаруживают трупы. Появление их в большом количестве часто приводит к резкому обеднению состава некробионтов и затягиванию всего процесса разложения (особенно это заметно на мелких животных). Муравьи препятствуют насекомым заселять труп и уничтожают первых личинок. В литературе имеются указания на питание у некоторых видов муравьев мёртвыми тканями (Clark, Blom, 1991/В наших исследованиях мы выявили факт питания муравьев *F. potyctena* «свежими» и сильно разложившимися трупными тканями. Трупы мышей (35-40g), расположенные на муравьиной тропе полностью утилизируются муравьями (при t 18°C) в течение пяти дней. На куполе муравейника трупы перерабатываются до осевого скелета за сутки, при этом в течение первых четырех часов муравьи всегда обкладывают их хвоинками и затаскивают вглубь.

### ГЛАВА 8. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЖУКОВ ссМ.SILPHIDAE

Снижение конкуренции за ограниченный ресурс у жуков-могильщиков осуществляется тремя способами: фенологически, сменой мест обитания и предпочтением трупов определенных размеров (Scott, 1998). Фенологические различия (зимовка в личиночной или имагинальной стадии, продолжительность развития и число поколений) у жуков мертвоедов препятствует полному совпадению периодов активности,



тем самым, уменьшая конкуренцию за падаль. Активность имаго *N. vespi/lo*, *N. vespilloides*, *O. thoracica*, *T. sinuatus* относится к весенне-осеннему типу, а *N. investigator* летнему. Мертвоеды начинают появляться в третьей декаде мая при средней температуре воздуха 10°C. Первыми на трупах на открытых и хорошо прогреваемых участках появляются *N. vespilloides*, *N. vespillo* и *Th. sinuatus*.

В течение всего вегетационного сезона *N. vespilloides* и *Th. sinuatus* имеют хорошо выраженных два пика активности: в середине июня и августа (рис. 3.А.,С). Активность *N. vespillo* также протекает в двух фазах, но во второй половине лета подъём численности на приманках жуков менее выражен и до конца сентября они встречаются редко (рис. 3.С.)

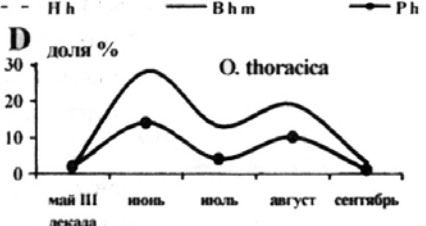
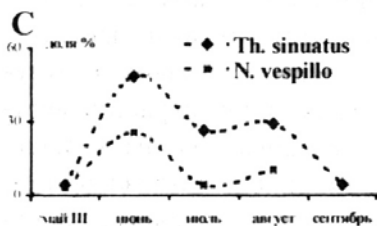
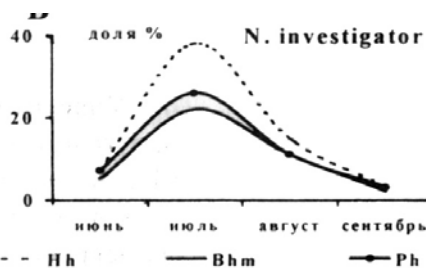
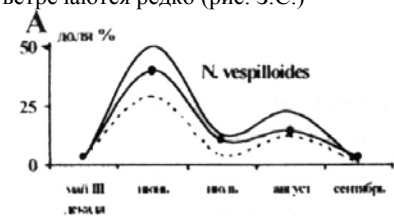


Рис.3. Сезонная динамика жуков-мертвоедов (сем. Silphidae) в южной Карелии. Обозначения биотопов см. к рис. 2.

Период активности *N. investigator* приходится на лето - с конца июня и до начала сентября с пиком в середине июля (рис.3 В.). Появление *N. investigator* и увеличение его численности во всех биотопах совпадает со снижением активности *N. vespillo* и *N. vespilloides*. В природе, если одновременно на падали встречаются *N. investigator* и *N. vespilloides*, то *N. investigator* на трупе остается один, вытесняя соперника и обычно *N. vespilloides* находится вблизи трупа.



Поверхностно-падальный мертвоед *O. thoracica* встречается в лесных стациях и на протяжении всего летнего периода имеет хорошо выраженных два пика (рис.3.О). Жуки встречаются с конца мая до середины сентября, первый подъем наблюдается в середине июня, второй - в середине августа. Сходный характер динамики активности отмечен у *Th. sinuatus*, который приурочен к открытым ландшафтам (рис.3. С).

Характер сезонной активности у могильщиков р. *Nicrophorus*, мертвоедов *Oiceoptoma* и *Thanatophilus* в южной Карелии схож с динамикой активности в Финляндии (Отронен, 1988) и в центральной Европе (Чехия) (Косарец, Benko, 1997). Последовательно сменяя друг друга, жуки-мертвоеды всегда остаются постоянным компонентом в комплексе некробионтов, играющим главную роль в процессе утилизации трупов животных.

## ГЛАВА 9. КОМПЛЕКС НАСЕКОМЫХ-НЕКРОБИОНТОВ В ГОРОДСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

Комплекс насекомых-некробионтов в городских экосистемах отличается обедненным видовым составом, по сравнению с естественными биотопами. В городских экосистемах из отр. *Coleoptera* отмечено 28 видов и из *Diptera* - 20. Состав жесткокрылых некробионтов на трупных приманках отличается высоким обилием группы сапрофагов 33% (от общего сбора) и уменьшением доли зоофагов. Численность поверхностно-падальных облигатных некрофагов (*Thanatophilus sinuatus*) выше, чем зарывающих трупы могильщиков (р. *Nicrophorus*). Группа факультативных некробионтов в городской среде представлена двумя видами - *Sciodrepoides watsoni* и *Silpha carinata*. Для урбанизированных территорий характерно выпадение из сообществ крупных видов некробионтов, обычных в естественных биотопах.

Среди двукрылых многочисленными видами в городской черте являются факультативные некрофаги (*Calliphora uralensis*, *Protophormia terraenovae*, *Parapiophila vulgaris*, *Nemopoda nitidula*), которые и являются основными утилизаторами трупных тканей. Облигатные некрофаги встречаются очень редко - отмечен лишь один вид *Cynomya mortuorum*.



В различных зонах города (парк, район новостроек, окраина) видовой состав комплексов насекомых-некробионтов отличается. Наибольшее число видов обнаружено на окраине города - 45. Видовой состав комплекса зоны близок с листовыми биотопами естественных ландшафтов, что связано с одинаковыми микроклиматическими условиями и растительностью. Наименьшее количество видов отмечено в районе новостроек 21. Здесь создаются неблагоприятные условия для существования многих видов в связи с нарушением почвенного покрова и скудностью растительности. Среди двукрылых преобладают виды, которые способны развиваться в пищевых отходах, мусорных контейнерах и др (*Lucilia caesar*, *Calliphora vicina*). Из жесткокрылых обычны поверхностно-падальные мертвееды и не отмечены могильщики. В центре города (Губернаторский парк) комплекс насекомых-некробионтов включает 36 видов. В городских экосистемах парки являются рефугиями для животного населения и, благодаря разнообразной растительности фауна отличается богатым видовым составом. Здесь отмечены виды, которые встречаются как в лесных биотопах (*N. nitidula*, *P. vulgaris*), так и на открытых ландшафтах (*Thanatophilus*, *Saprinus*).

Полное разложение трупов насекомыми-некробионтами в условиях города случается редко, т. к. большая часть растаскивается позвоночными-мусорщиками. В центре города на их долю приходится 90%, а в районе новостроек - 60% от общего числа разложенных приманок. Редкость и недоступность для заселения насекомыми разлагающихся трупов животных в городских экосистемах приводит к обеднению комплекса некробионтных насекомых, уменьшению численности облигатных некрофагов и увеличению роли в утилизации мертвого вещества факультативных видов.

## ВЫВОДЫ

1. Фауна беспозвоночных-некробионтов в наземных экосистемах включает 122 вида, относящихся к 36 семействам, 8 отрядам, 2 классам; в водных экосистемах - 28 видов из 13 семейств, 10 отрядов, 6 классов и 4 типов.
2. Комплекс некробионтов в наземных экосистемах состоит из облигатных некрофагов (19 видов), факультативных некробионтов (90 видов) и случайных посетителей (13 видов). Наибольшим числом



Наибольшим числом видов среди жесткокрылых представлены семейства Staphylinidae, Silphidae, Histeridae, из двукрылых – Calliphoridae, Muscidae и Sarcophagidae.

3. В водных системах комплекс некробионтов включает размельчителей (12 видов), соскребателей (10) и фильтраторов (6). Наибольшим числом видов представлены классы моллюски (Gastropoda) и насекомые (Insecta-Ectognatha).
4. Основными утилизаторами крупной падали в наземных экосистемах являются личинки двукрылых, трупы мелкие животных преимущественно перерабатываются жесткокрылыми (имаго и личинками). Основными деструкторами и утилизаторами мягких тканей трупов в воде являются представители семейств пиявки (Hirudinidae), прудовики (Lymnaeidae) и жуки-плавунцы (Dytiscidae).
5. Наибольшее видовое разнообразие насекомых-некробионтов отмечено в коренных и производных типах леса - сосняк (90 видов), ельник (80) березняк (87), наименьшее - в агроценозах (56). Наибольшее сходство наблюдается между комплексами некробионтов ельника и березняка. Для всех биотопов характерна высокая численность на приманках представителей семейств жесткокрылых Staphylinidae и двукрылых – Calliphoridae.
6. На формирование состава некробионтов и скорость утилизации влияют масса и структура кожных покровов трупа. В процессе разложения в наземных и водных экосистемах происходит последовательная смена некробионтов, обеспечивающая полную утилизацию трупов животных.
7. Утилизация трупов позвоночных животных в наземных экосистемах осуществляется за счёт насекомых (ими перерабатывается 61% трупов) и позвоночных-мусорщиков (39%). В водной среде на долю беспозвоночных-некробионтов приходится 78%, на позвоночных- 22%.

9. Влияние муравьев, как самой многочисленной группы в лесных экосистемах может проявляться либо в замедлении процесса разложения, когда муравьи выступают как зоофаги, либо в ускорении, когда муравьи являются некрофагами и сами перерабатывают трупы в короткие сроки.
10. Для массовых видов мертвоедов сем. Silphidae в условиях южной Карелии выявлено два типа сезонной активности: весенне-осенний с двумя пиками - в середине июня и августе, и летний - с пиком в середине июля.
11. Комплекс насекомых-некробионтов в условиях города отличается более бедным видовым составом (48 видов). Происходят изменения и в структуре комплекса: увеличивается присутствие сапрофагов, уменьшается представленность облигатных некрофагов. В пределах городской черты наиболее бедным является район новостроек.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации.**

1. **Лябзина С.Н.** Некоторые вопросы экологии насекомых-некробионтов в лесных экосистемах // Биология -наука 21 века. Тез. докл. 5-й Пущ. Конф. молод, уч. Пушино, 2001. С.254.
2. **Лябзина С.Н.** К изучению сообщества некробионтов в средней тайге // Биораз. Европ. Севера. Тез. докл. Междун. конф. Петрозаводск. 2001. С. 100.
3. **Лябзина С.Н., Лесонен А.А.** К вопросу об утилизации трупов беспозвоночных животных в условиях антропогенной нагрузки // VIII Молод, конф. Актуал. проб. биол. и экол. Тез. докл. Сыктывкар, 2002. С. 88-90.
4. **Лябзина С.Н., Тимофеева Н.С.** Некоторые особенности населения некробионтов трупов позвоночных животных // VIII Молод, конф. Актуал. проб. биол. и экол. Тез. докл. Сыктывкар, 2002. С. 90-91.
5. **Лябзина С. Н., Узенбаев С.Д.** Изучение аттрактивности трупов животных для насекомых-некробионтов // Биология - наука 21 века. 6-й Пущ. конф. молод, уч. Тез. докл. Пушино, 2002. Т.3. С. 108-109.





6. **Лябзина С.Н.,** Узенбаев С.Д. К изучению комплекса насекомых-некробионтов в условиях города // **XII** съезд Рус. Энтомол. Общества. Тез. докл. С Петербург, 2002. С. 216.
7. **Лябзина С.Н.** К вопросу об утилизации трупов животных в прибрежной зоне озёр // **III (XXVI)** Межд. конф. Биолог, рес. Белого моря и внутр. вод. Европ. севера. Тез. докл. Сыктывкар, 2003. С. 52-53 (рус), 144 (англ.)
8. **Лябзина С.Н.,** Узенбаев С.Д. К изучению комплекса беспозвоночных некробионтов в водной среде // **III (XXVI)** Межд. конф. Биолог, рес. Белого моря и внутр. вод. Европ. севера. Тез. докл. Сыктывкар, 2003. С. 53 (рус), 144 (англ.).
9. **Лябзина С.Н.** О роли насекомых в утилизации трупов животных // **II** Межд. конф. Разнообр. беспозвон. животных на севере. Тез. докл. Сыктывкар, 2003.С. 125.
10. **Лябзина С.Н.,** Узенбаев С.Д. К изучению структуры комплекса насекомых-некробионтов в Южной Карелии // **II** Межд. конф. Разнообр. беспоз. животных на севере. Тез. докл. Сыктывкар, 2003. С.126.

