

СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА ЛЯБЗИНА

кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет
slyabzina@petrsu.ru

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА КОМПЛЕКСА ЧЛЕНИСТОНОГИХ-НЕКРОБИОНТОВ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Изучен видовой состав некрофильных членистоногих Южной Карелии, насчитывающих 136 видов. Рассматривается структура комплекса, трофические связи некробионтов.

Ключевые слова: членистоногие-некробионты, некрофаги, трупы, редуценты, Карелия

Среди огромного числа членистоногих существует группа некробионтов, связанная с трупами. В процессе их деятельности происходит разложение мертвой органики до простых минеральных веществ, которые становятся доступными для других организмов. Кроме того, утилизируя гнилостные ткани, некробионты выполняют санитарную функцию. Полное разложение трупов в природных условиях происходит за счет деятельности целого комплекса организмов: микроорганизмов, плесневых грибов, водорослей, членистоногих и позвоночных-мусорщиков, но членистоногие являются самыми эффективными утилизаторами тканей.

Видовой состав членистоногих-некробионтов на трупах животных подробно рассмотрен в работах ряда авторов [14], [23], [33]. На севере Европейской части России изучение в целом комплекса некробионтов в наземных экосистемах ранее не проводилось. Имеются данные по энтомофауне трупов животных в Ленинградской области [11]; эти сведения касаются преимущественно отдельных групп насекомых и предназначены для практического применения в судебной медицине [17].

Цель работы состояла в изучении членистоногих-некробионтов Южной Карелии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Место исследований

Работа проводится в весенне-осенние периоды с 2000 года в южных районах Карелии: Кондопожский район (биологическая станция ПетрГУ в с. Кончезеро, заповедник «Кивач»), Прионежский район (с. Лососинное), Сортавальский район (о. Ваалам) и окрестности г. Петрозаводска.

Исследования некрофильного комплекса проводили по общепринятым методикам, выкладывая трупы на поверхность почвы или помещая их в почвенные ловушки Барбера. В качестве ло-

вушек использовали банки объемом 0,5 л, дно которых присыпали землей и сверху укладывали трупы мелких животных (лягушки, птицы, землеройки). Это позволяло проследить весь цикл разложения и ограничивало вероятность утаскивания позвоночными. Приманки средних и крупных размеров позвоночных животных (массой до 20 кг) выкладывались на поверхность почвы, предварительно очищенной от растительности и дерна. Для снижения влияния приманок друг на друга их размещали на расстоянии более 100 м. Некрофильные насекомые имеют очень хорошо развитое обоняние: ориентируясь по запаху, жуки-некрофаги способны находить труп в радиусе до 90 м, а падальные мухи в лиственном лесу – на расстоянии 80 м [28]. Д. Вилсон и Дж. Фудже [36] рекомендуют располагать приманки на расстоянии не менее 90 м, а при использовании банки-ловушки с приманками – более 100 м.

Материал раскладывался в различных типах лесных (сосняки, ельники, березняки), открытых (влажноразнотравные, суходольные луга) биогеоценозов и в агроценозах.

Сбор насекомых производился общепринятыми методами: энтомологическим сачком, пробиркой и эксгаустером. Обследование и сбор материала осуществляли ежедневно в течение всего периода разложения. С крупной падали на последних стадиях до полной утилизации мягких тканей сбор проводился раз в неделю. Все наблюдения проводились в дневное время, когда отмечался наибольший пик активности животных.

Для идентификации видов двукрылых и жесткокрылых, связанных с трупом личинок их собирали и выращивали в лабораторных условиях по методике Е. Б. Виноградовой [4] на кусочках сырого мяса, печени или фрагментах тканей, взятых вместе с ними. Личинок собирали с различных участков трупа и почвенного слоя под ним.

При изучении разложения трупов в естественных условиях были проведены исследования по выявлению роли муравьев в утилизации мертвой органики. Трупы животных (рыжей полевки массой 35–40 г) выкладывали на различных участках: на верхушку наружного купола муравейника, самую оживленную тропу и вдалеке от муравейника. В этих экспериментах использовали как «свежие» трупы (менее 1 дня разложения), так и протухшие (с 9-дневным сроком) с сильным запахом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав некрофильных членистоногих

В наземных биоценозах на трупных приманках зарегистрированы 136 видов членистоногих из 9 отрядов 2 классов (табл. 1). Основу комплекса составляют отряд Жесткокрылые (78 видов) и отряд Двукрылые (43 вида). Численное преобладание двукрылых и жесткокрылых в комплексе отмечено во всех работах, рассматривающих комплекс, но в разных районах их роль как утилизаторов неодинакова. В засушливых местах и аридных районах основная роль принадлежит жесткокрылым и их личинкам [14], [16]. Напротив, в районах с избыточной влажностью (Европейская часть России, Дальний Восток) процесс разложения осуществляется главным образом за счет личинок двукрылых [11], [12].

Таблица 1

Состав некрофильных членистоногих

Класс, отряд	Количество семейств	Количество видов
кл. Паукообразные (Arachnida)		
отр. Пауки (Aranei)	1	1
отр. Паразитиформные клещи (Parasitiformes)	1	1
кл. Насекомые (Insecta)		
отр. Тараканы (Blattodea)	1	1
отр. Клещи (Hemiptera)	1	1
отр. Жесткокрылые (Coleoptera)	13	78
отр. Перепончатокрылые (Hymenoptera)	3	6
отр. Скорпионообразные мухи (Mecoptera)	1	1
отр. Чешуекрылые (Lepidoptera)	3	4
отр. Двукрылые (Diptera)	13	43
Всего	37	136

Среди жесткокрылых наибольшее число видов представлено сем. Коротконадкрылые жуки (Staphylinidae) – 29 видов (табл. 2). На трупах Staphylinidae преобладает не только по видовому составу, но и по численности. В большом количестве встречаются хищные виды *Philonthus succicola*, *Ph. marginatus*, *Ontholestes tessulatus*. Их численность зависит от обилия личинок дву-

крылых, которыми они питаются. Крупные виды (*Ontholestes* spp.) способны нападать на мелких падальных жуков и имаго двукрылых. В почве, пропитанной трупным соком, обильны мелкие сапрофаги *Omalium septentrionis*, *Megarathrus denticollis*, *Proteinus brachypterus* и др.

Среди жесткокрылых имеется и специализированная группа некрофагов – семейство Мертвоеды (Silphidae). На трупных приманках отмечено 11 видов. Виды *Nicrophorus vespilloides*, *N. vespillo*, *N. invetstigator*, *Necrodes littoralis*, *Thanatophilus sinuatus*, *Th. rugosus*, *Oiceoptoma thoracica* распространены очень широко и зарегистрированы на всех приманках, другие – *Silpha carinata* и *S. tristis* – приурочены к открытым хорошо инсолированным участкам, но на падали отмечаются редко.

Жуки-могильщики активно питаются на трупах, здесь также проходит размножение жуков и развитие их личинок. Представители р. *Nicrophorus* обнаруживают трупы быстро, и в первые сутки на приманках мышей можно отловить в среднем до 10 особей, но из-за жесткой конкуренции остается только одна пара (более сильные самец и самка). Чтобы отложить яйца и ухаживать за своими личинками, могильщики могут зарывать небольшие трупы массой до 80 г и оставаться на них до окукливания личинок. Такое субсоциальное поведение характерно только для жуков-могильщиков и не отмечено у поверхностно-падальных мертвоедов этого семейства (родов *Necrodes*, *Thanatophilus*, *Oiceoptoma*, *Silpha*).

Семейство Карапузики (Histeridae) представлено 9 видами (табл. 2). На падали в большом числе встречаются имаго *Margarinotus cadaverinus*, *Saprinus semistriatus*, *S. immundus* и *S. planiusculus*. В районах исследования эти виды составляют основу некрофильных гистерид и обильны на всех трупах животных. Реже встречаются виды, которые отмечены как обитатели других эфемерных субстратов, такие как *Hister unicolor*, *Margarinotus ventralis*, обычные в навозе, *M. striola* – в грибах, и нидикольный вид *Gnathoncus nanus*.

В течение всего периода разложения мягких тканей многочисленны мелкие падальные жуки семейства Leiodidae. *Catops nigrita* доминирует в еловых лесах, а *Sciodrepoides watsoni* – в сосновых и лиственных. Жуки, как правило, избегают открытых пространств, но последний вид может встречаться на низинных участках лугов. Жуки в массе присутствуют как на крупной, так и на мелкой падали, при этом больше предпочитают трупы с волосатым покровом.

Фауна Кожееда семейства Dermestidae небогата, на приманках отмечены три вида (табл. 2). Их присутствие зависит от влажности воздуха: в сухую погоду жуки могут встречаться как на «свежем» трупе, так и на последних стадиях его разложения, а при избыточной влажности они исчезают.

Таблица 2

Видовой состав и тип питания членистоногих, связанных с трупом

Царство Животные (Zoa) Раздел Билатеральные (Bilateria) П/раздел Первичноротые (Protostomia) тип Членистоногие (Arthropoda)		
Семейство	Вид	Тип питания
кл. Паукообразные (Arachnida)		
отр. Пауки (Aranei)		
Clubionidae	Clubiona sp.	зоофаг
отр. Паразитиформные клещи (Parasitiformes)		
Parasitidae	<i>Poecilochirus necrophori</i> * (Vitzthum, 1930)	зоофаг
кл. Насекомые (Insecta)		
отр. Тараканы (Blattodea)		
Blattellidae	<i>Ectobius lapponicus</i> (Linnaeus, 1758)	сапрофаг
отр. Клещи (Hemiptera)		
Pyrrhocoridae	<i>Pyrrhocoris marginatus</i> (Kolenati, 1845)	зоофаг
отр. Жесткокрылые (Coleoptera)		
Carabidae	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	зоофаг
Hydrophilidae	<i>Cercyon crenatum</i> (Kugelann, 1794)	сапрофаг
	<i>C. impressus</i> (Sturm, 1807)	сапрофаг
	<i>C. lateralis</i> (Marsham, 1802)	сапрофаг
	<i>C. unipunctatus</i> (Linnaeus, 1758)	сапрофаг
	<i>Cryptopleurum minutum</i> (Fabricius, 1775)	сапрофаг
	<i>Megasternum obscurum</i> (Marsham, 1802)	сапрофаг
Histeridae	<i>Gnathonus nanus</i> (Scriba, 1790)	зоофаг
	<i>Hister unicolor</i> (Linnaeus, 1758)	зоофаг
	<i>Margarinotus cadaverinus</i> (Hoffmann, 1803)	зоофаг
	<i>M. striola</i> (Sahlberg, 1834)	зоофаг
	<i>M. ventralis</i> (Marseul, 1854)	зоофаг
	<i>Saprinus aeneus</i> (Fabricius, 1775)	зоофаг
	<i>S. immundus</i> (Gyllenhal, 1808)	зоофаг
	<i>S. planiusculus</i> (Motschulsky, 1849)	зоофаг
	<i>S. semistriatus</i> (Scriba, 1790)	зоофаг
	<i>Anisotoma humeralis</i> (Fabricius, 1792)	сапрофаг / некрофаг
Silphidae	<i>Catops coracinus</i> (Kellner, 1846)	сапрофаг / некрофаг
	<i>Catops neglectus</i> (Kraatz, 1852)	сапрофаг / некрофаг
	<i>Catops picipes</i> (Fabricius, 1792)	сапрофаг / некрофаг
	<i>Sciodrepoides watsoni</i> (Spence, 1815)	сапрофаг / некрофаг
	<i>Necrodes littoralis</i> * (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>Nicrophorus investigator</i> * (Zetterstedt, 1824)	некрофаг
	<i>N. vespillo</i> * (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>N. vespilloides</i> * (Herbst, 1783)	некрофаг
	<i>Oiceoptoma thoracica</i> * (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>Silpha carinata</i> * (Herbst, 1783)	сапрофаг / некрофаг
	<i>S. obscura</i> (Linnaeus, 1758)	сапрофаг / некрофаг
	<i>S. tristis</i> (Illiger, 1798)	сапрофаг / некрофаг
	<i>Thanatophilus dispar</i> * (Herbst, 1793)	некрофаг
	<i>Th. rugosus</i> * (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>Th. sinuatus</i> * (Fabricius, 1775)	некрофаг
Staphylinidae	<i>Aleochara curtula</i> (Goeze, 1777)	паразитоид
	<i>Atheta cadaverina</i> (Brisout, 1860)	сапрофаг
	<i>A. crassicornis</i> (Fabricius, 1792)	сапрофаг
	<i>A. subtilis</i> (Scriba, 1866)	сапрофаг
	<i>A. trinotata</i> (Kraatz, 1856)	сапрофаг
	<i>Creophilus maxillosus</i> * (Linnaeus, 1758)	зоофаг / некрофаг
	<i>Deliphrum tectum</i> (Paykull, 1789)	сапрофаг
	<i>Gyrophypnus fracticornis</i> (Miiller, 1776)	зоофаг
	<i>Megarhtrus denticollis</i> (Beck, 1817)	сапрофаг
	<i>M. nitidulus</i> (Kraatz, 1858)	сапрофаг

Продолжение табл. 2

	<i>Omalium rivulare</i> (Paykull, 1789)	сапрофаг
	<i>O. septentrionis</i> (Thomson, 1857)	сапрофаг
	<i>Ontholestes murinus</i> (Linnaeus, 1758)	зоофаг
	<i>O. tessulatus</i> (Geoffroy, 1785)	зоофаг
	<i>Oxytelus rugosus</i> (Fabricius, 1775)	зоофаг
	<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius, 1792)	сапрофаг
	<i>Philonthus aeneus</i> (Rossi, 1790)	зоофаг
	<i>Ph. addendus</i> (Sharp, 1867)	зоофаг
	<i>Ph. albipes</i> * (Gravenhorst, 1802)	зоофаг
	<i>Ph. rotundicollis</i> (Menetries, 1832)	зоофаг
	<i>Ph. carbonarius</i> (Gravenhorst, 1802)	зоофаг
	<i>Ph. fimetarius</i> * (Gravenhorst, 1802)	зоофаг
	<i>Ph. marginatus</i> (Stroem, 1768)	зоофаг
	<i>Ph. nitidus</i> (Gravenhorst, 1802)	зоофаг
	<i>Ph. sanguinolentus</i> (Gravenhorst, 1802)	зоофаг
	<i>Ph. succicola</i> * (Thomson, 1860)	зоофаг
	<i>Ph. varians</i> (Paykull, 1789)	зоофаг
	<i>Tachinus laticollis</i> (Gravenhorst, 1802)	сапрофаг
	<i>T. lignorum</i> (Linnaeus, 1758)	сапрофаг
	<i>T. marginellus</i> (Fabricius, 1792)	сапрофаг
	<i>T. pallipes</i> (Gravenhorst, 1806)	сапрофаг
	<i>T. signatus</i> (Gravenhorst, 1802)	сапрофаг
Ptiliidae	<i>Acrotrichis parva</i> (Rosskothien, 1935)	сапрофаг
Scarabaeidae	<i>Aphodius rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	сапрофаг / некрофаг
	<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	сапрофаг / некрофаг
	<i>G. stercorosus</i> (Scriba, 1791)	сапрофаг / некрофаг
Dermestidae	<i>Anthrenus scrophulariae</i> (Linnaeus, 1758)	кератофаг
	<i>Dermestes ater</i> (Degeer, 1774)	кератофаг
	<i>D. murinus</i> (Linnaeus, 1758)	кератофаг
Cleridae	<i>Necrobia violacea</i> (Linnaeus, 1758)	кератофаг
Elateridae	<i>Prosternon tessellatum</i> (Linnaeus, 1758)	некрофаг
Nitidulidae	<i>Omosita depressa</i> * (Linnaeus, 1758)	кератофаг
	<i>O. colon</i> (Linnaeus, 1758)	кератофаг
	<i>Nitidula bipunctata</i> * (Linnaeus, 1758)	кератофаг
Cryptophagidae	<i>Atomaria sp.</i>	мицетофаг
отр. Перепончатокрылые (Hymenoptera)		
Apidae	<i>Vespula vulgaris</i> (Linnaeus, 1758)	зоофаг
Formicidae	<i>Formica polycetena</i> (Forster, 1850)	зоофаг / некрофаг
	<i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758)	зоофаг / некрофаг
	<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758)	зоофаг / некрофаг
Braconidae	<i>Alysia manducator</i> * (Panzer, 1799)	паразитоид
отр. Скорпионозные мухи (Mecoptera)		
Panorpidae	<i>Panorpa communis</i> (Imhoff, Labram, 1845)	некрофаг
отр. Чешуекрылые (Lepidoptera)		
Tineidae	sp.	кератофаг
Nymphalidae	<i>Argynnis aglaja</i> (Linnaeus, 1758)	**
	<i>Limenitis populi</i> (Linnaeus, 1758)	**
Satyridae	<i>Erebia ligea</i> (Linnaeus, 1758)	**
отр. Двукрылые (Diptera)		
Phoridae	<i>Aneurinae unispinosa</i> * (Zetterstedt, 1838)	некрофаг
	<i>Megaselia sp.</i>	некрофаг
Dryomyzidae	<i>Neuroctena anilis</i> * (Fallén, 1820)	некрофаг
Sepsidae	<i>Nemopoda nitidula</i> * (Fallén, 1820)	некрофаг
Piophilidae	<i>Mycetaulus bipustulatus</i> (Fallén, 1823)	некрофаг
	<i>Parapiophila vulgaris</i> * (Fallén, 1820)	некрофаг
Helomyzidae	<i>Helomyza serrata</i> (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>Suillia inornata</i> (Loew, 1862)	некрофаг

Окончание табл. 2		
Sphaeroceridae	<i>Copromyza sp.</i>	некрофаг
	<i>Leptocera sp.</i>	некрофаг
	<i>Sphaerocera sp.</i>	некрофаг
Drosophilidae	<i>Drosophila busckii</i> * (Coquillett, 1901)	некрофаг
Chloropidae	<i>Stearibia nigriceps</i> * (Meigen, 1826)	некрофаг
Anthomyiidae	<i>Antomyia procellaris</i> (Rondani, 1866)	некрофаг
Fanniidae	<i>Fannia canicularis</i> * (Linnaeus, 1761)	некрофаг / зоофаг
	<i>F. coracina</i> * (Loew, 1873)	некрофаг / зоофаг
	<i>F. manicata</i> * (Meigen, 1826)	некрофаг / зоофаг
	<i>F. scalaris</i> * (Fabricius, 1794)	некрофаг / зоофаг
	<i>F. serena</i> * (Fallén, 1825)	некрофаг / зоофаг
Muscidae	<i>Hydrotaea borussica</i> (Stem, 1899)	некрофаг / зоофаг
	<i>H. dentipes</i> * (Fabricius, 1805)	некрофаг / зоофаг
	<i>Graphomyia maculata</i> * (Scopoli, 1763)	некрофаг / зоофаг
	<i>Muscina assimilis</i> * (Fallén, 1823)	некрофаг / зоофаг
	<i>M. pabulorum</i> * (Fallén, 1817)	некрофаг / зоофаг
	<i>Mydaea urbana</i> (Meigen, 1826)	некрофаг / зоофаг
	<i>Ophyra leucostoma</i> * (Wiedemann, 1817)	некрофаг / зоофаг
	<i>Orthellia caesarion</i> (Meigen, 1826)	некрофаг
Calliphoridae	<i>Lucilia caesar</i> * (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>L. illustris</i> * (Meigen, 1826)	некрофаг
	<i>L. silvarum</i> * (Meigen, 1826)	некрофаг
	<i>Calliphora loewi</i> (Enderlein, 1903)	некрофаг
	<i>C. subalpina</i> (Ringdahl, 1931)	некрофаг
	<i>C. uralensis</i> * (Villeneuve, 1922)	некрофаг
	<i>C. vomitoria</i> (Linnaeus, 1758)	некрофаг
	<i>C. vicina</i> * (Robineau-Desvoidy, 1830)	некрофаг
	<i>Cynomya mortuorum</i> * (Linnaeus, 1761)	некрофаг
	<i>Protophormia terraenovae</i> * (Robineau-Desvoidy, 1830)	некрофаг
Sarcophagidae	<i>Helicophagella melanura</i> * (Meigen, 1826)	некрофаг
	<i>Parasarcophaga albiceps</i> * (Meigen, 1826)	некрофаг / зоофаг
	<i>P. caerulea</i> * (Zetterstedt, 1838)	некрофаг / зоофаг
	<i>P. portchinskyi</i> * (Rohdendorf, 1937)	некрофаг / зоофаг
	<i>P. similis</i> * (Meade, 1876)	некрофаг / зоофаг
	<i>Pierretia socrus</i> (Rondani, 1860)	некрофаг

Примечание. * – личинки, выведенные с трупов в лабораторных условиях.

** – отмечено питание трупным соком.

Наоборот, в аридных условиях кожееды являются основными утилизаторами трупов и занимают доминирующее положение среди некробионтов [14]. Сухожилия и останки трупов перерабатываются кератофагами (семейства Cleridae, Nitidulidae). На приманках встречаются как взрослые жуки, так и их личинки (*Omosita depressa*, *O. colon*, *Nitidula bipunctata*, *Necrobia violacea*).

На крупной падали всегда присутствуют копробионты из скарабейд *Aphodius rufipes*, навозники *Geotrupes stercorosus*, *G. stercorarius*. Навозники делают неглубокие норки вблизи трупа или под ним, затаскивая туда части тканей или шерсть. По мнению Ю. Л. Абрамова [1], копрофагия у личинок и имаго некоторых видов навозников не является облигатным типом питания, и в определенных условиях они могут переходить к некрофагии. В лесах они также встречаются в гниющих плодовых телах грибов.

Довольно часто при избытке влажности трупы покрываются плесневыми грибами, что привлекает большое число мелких жуков мицето- и сапрофагов из семейств Cryptophagidae, Ptilidae, Hydrophilidae (табл. 2).

Основную роль в процессе деструкции органического вещества выполняют двукрылые и их личинки. В различных типах биоценозов зарегистрированы 43 вида некрофильных двукрылых из 13 семейств (табл. 2). Большая часть принадлежит семействам Calliphoridae (10 видов), Muscidae (8 видов) и Sarcophagidae (6 видов). Аналогичная картина некрофильного состава двукрылых отмечена для Средней и Северной Финляндии [25], [29]. Преобладание каллифорид в некрофильных комплексах характерно для зоны тайги и лесотундры. Например, на Южном Ямале основу некрофильного диптероидного комплекса составляют два семейства – Calliphoridae и Muscidae [2].

Комплекс некрофильных двукрылых в каждом биоценозе складывается соответственно условиям, характерным для данного биотопа. Повышенная инсоляция на открытых пространствах в летний период приводит к высыханию трупа и обеднению видового состава некробионтов. Высокая затененность в мелколиственном лесу не позволяет светолюбивым видам (*Graphomyia maculata*, *Muscina assimilis*) активно колонизировать трупы. Такие эврибионтные и обладающие высокой плодовитостью виды, как *Hydrotaea dentipes*, *Protophormia terraenovae*, *Parapiophilus vulgaris*, *Nemopoda nitidula*, активно заселяющие трупы в открытых биотопах, также являются основными утилизаторами и в лесах [9].

Встречаемость двукрылых на приманках различных животных различна. Мелкие трупы грызунов колонизируют мушки *Aneurina unispinosa* из семейства Горбатки (Phoridae), которые могут откладывать яйца на тушки, уже зарытые жуками-могильщиками. Представителей семейства Муравьевидок (Sepsidae) привлекают трупы, которые способны дольше сохранять влагу за счет волосаного покрова, замедляющего испарение, поэтому они чаще встречаются на крупных трупах млекопитающих и птиц.

Двукрылые активно колонизируют трупы во всех типах биоценоза, и главную роль в процессе утилизации принадлежит их личинкам. За период исследований из различных трупов выведены имаго 28 видов мух (табл. 2). В огромном количестве присутствуют личинки *Calliphora vicina*, *P. terraenovae*, *Lucilia caesar*, *Hydrotaea dentipes*, *Muscina assimilis*, *Fannia manicata*, *Helicophagella melanura*, *Parasarcophaga albiceps* и плодовых мушек *Drosophila busckii*. Их высокое обилие определяется и тем, что большинство видов являются полифагами и способны развиваться не только на трупах, но и в навозе, фекалиях и кухонных отбросах [5], [8].

Личинки разжижают ткани, выделяя секрет из пищеварительных желез, и питаются образовавшимся трупным бульоном. В период активного роста температура внутри трупа увеличивается за счет метаболического тепла до 30–35 °C (при температуре воздуха 23 °C, почвы – 19 °C) и поддерживается круглосуточно в течение нескольких дней. Это создает благоприятные микроклиматические условия, которые ускоряют развитие насекомых [4].

Для некрофильных двукрылых также характерна межвидовая конкуренция. Крупные мухи *Parasarcophaga spp.*, *Calliphora spp.* на трупах агрессивны и изгоняют более мелких двукрылых. Личинки некоторых родов *Fannia*, *Parasarcophaga*, *Muscina*, *Hydrotaea* сочетают некрофагию с хищничеством и уничтожают яйца и личинок других мух [8], [30].

В составе комплекса некрофильных членистоногих отмечены паразитоиды – *Alysia manducator* (отряд Перепончатокрылые) и *Aleo-*

chara curtula (отряд Жесткокрылые). Спектр паразитирования *A. manducator* довольно широк: они паразитируют на личинках двукрылых и некоторых коротконадкрылых жуков [27]. Самки способны откладывать яйца в личинок хозяев почти любого возраста, при этом у зараженных особей происходит изменение гормональной системы и метаморфоза, что необходимо для успешного завершения развития паразита [18]. Личинки жуков *Aleochara curtula* являются паразитами пупариев двукрылых. Пупарий поражает только одна личинка, которая начинает питаться содержимым, растет и для окукливания уходит в почву [31].

Почти все жуки приносят с собой на труп паразитиформных клещей *Poecilochirus necrophori*. Имеется две точки зрения на форетические отношения клещей с мертвоведами. Согласно первой из них, клещи уменьшают конкуренцию между жуками и личинками двукрылых, уничтожая последних. В эксперименте Спрингет [34] показал, что при отсутствии клещей пара жуков не могла дать никакого потомства, но если жуки вместе приносили 30 клещей, то клещи уничтожали все яйца падальных мух и потомство жуков выживало. Согласно второй точке зрения, клещи – паразиты жуков, которые поедают отложенные яйца своих хозяев и тем самым снижают их численность [35].

Структура комплекса некробионтов

При анализе комплекса членистоногих-некробионтов использована классификация, предложенная Брааком [20], которая основана на экологических связях отмеченных видов с трупом. Автор выделяет три группы:

1. **Облигатные некрофаги** – виды, специализирующиеся на падали, питание и развитие которых связано с трупами животных;

2. **Факультативные некрофаги** – виды, для которых трупные ткани являются дополнительным источником питания и местом развития личинок, и **факультативные некробионты** – виды, которых привлекает обилие насекомых, грибов, водорослей, связанных с разлагающимися тканями;

3. **Случайные посетители трупов.**

Группа облигатных некрофагов немногочисленна. Она включает жуков-могильщиков, мертвеедов, кожеедов и кератофагов (жуки семейств Cleridae, Nitidulidae и моли Tineidae). Их личинки развиваются исключительно на мертвых тканях и останках животных.

Самой многочисленной группой являются виды, **факультативно связанные с трупами**. Факультативная некрофагия отмечена у целого ряда насекомых и сочетается с основным типом питания у лесного таракана (*Ectobius lapponicus*), имаго и личинок шелкоунов (*Prosternon tessellatum*), хищника серого (*Creophilus maxillosus*), скорпионницы обыкновенной (*Panorpa communis*).

По мнению Б. М. Мамаева и др. [10], питаются мертвыми тканями, животные восполняют недостаток белковых веществ. Ко второй группе также относятся личинки некрофильных двукрылых, паразитоиды, мицетофаги, сапрофаги и зоофаги. Эти насекомые обладают широкой экологической пластичностью и могут встречаться и питаться в других разлагающихся субстратах (в грибах, гниющих растительных остатках, экскрементах человека и животных) [6], [13].

Состав третьей группы небогат, находки ее представителей на приманках единичны. Обилие доступной пищи привлекает некоторых зоофагов: пауков (*Clubiona* sp.), клопов (*Pyrrhocoris marginatus*), жукелиц (*Pterostichus niger*) и ос (*Vespa vulgaris*). Осы активно нападают как на небольших (*Fannia*, *Muscina*), так и на крупных мух (*Protophormia*, *Calliphora*), однако добычей чаще становятся двукрылые небольшого размера. Осы преимущественно встречаются на крупных трупах, но также находились на мышах [19]. Жукелицы могут уничтожать личинок могилищников и мертвоедов. В период активного разложения, когда сильно разжижены ткани, трупный сок может привлекать дневных чешуекрылых (ленточника тополевого *Limenitis populi*, перламутровку аглая *Argynnis aglaja*, чернушку лигея *Erebia ligea*).

Среди трофических групп наибольшую долю видов в комплексе составляют облигатные и факультативные некрофаги – 47 % (рис. 1). Они утилизируют основную массу трупа. Питаются тканями, некрофаги нарушают их целостность и создают благоприятные условия для проникновения и развития микроорганизмов, что приводит к ускорению процесса разложения.

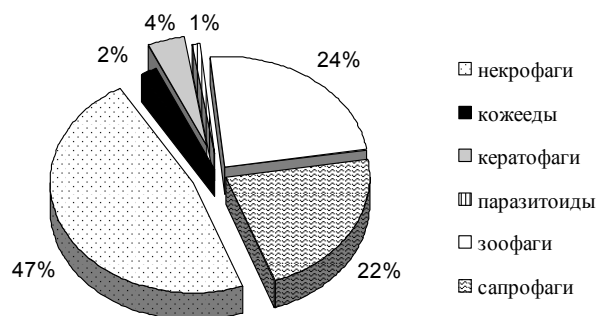


Рис. 1. Трофическая структура комплекса членистоногих-некробионтов

Около трети видового состава представлено зоофагами (24 %), которые регулируют численность некробионтов (особенно личинок двукрылых). Например, среднее количество яиц, отложенных мясной мухой *S. vicina* на труп мыши массой 25–35 г, составляет от 100 до 300, но в результате развивается не более 50, то есть 17 % [32]. Многие виды жесткокрылых и личинки двукрылых совмещают некрофагию с зоофагией (табл. 2).

На последних стадиях, а также весной и осенью разложение происходит за счет сапрофагов. Сапрофильный комплекс включает в себя почвенных беспозвоночных, потребляющих гниющую органику, питающихся водорослями и микроскопическими грибами [15]. Утилизация волос, перьев, рогов, костной ткани протекает медленно. Небольшой видовой состав и численность кератофагов и кожеедов не позволяют им самостоятельно полностью завершить этот процесс, и утилизация происходит с участием микроорганизмов [3], а также под воздействием абиотических факторов.

На трупах всегда присутствуют муравьи: на лугах и в агроценозах *Lasius niger*, *Myrmica rubra*, в хвойных лесах *Formica polyctena*, *F. aquilonia*. Трупы мышей, расположенные в 50 м от муравейника, муравьи-фуражиры *F. polyctena* обнаруживают в течение нескольких минут. Появление муравьев всегда приводит к резкому обеднению состава некробионтов и затягиванию всего процесса разложения в 2–3 раза. Муравьи уничтожают некрофильных личинок, могут нападать на имаго двукрылых и жуков, особенно легкая добыча для них – только что вышедшие мухи из пупариев.

Участие муравьев в разложении трупов отмечено многими авторами и учитываются в судебной медицине [21], [22], [24]. По литературным данным, некрофагия встречается и у других видов муравьев. Например, Кларк и Блом [23] отмечают питание трупами позвоночных животных у красных огненных муравьев (*Solenopsis invicta* Buren). В экспериментах по питанию *F. polyctena* также установлен факт некрофагии. Муравьи питаются как «свежими», так и сильно разложившимися трупными тканями. Трупы мышей, расположенные на муравьиной тропе, полностью перерабатываются муравьями в течение 5 дней (при температуре воздуха 18 °C), на куполе муравейника – за сутки. Муравьи либо заносят в муравейник волоски, кусочки тканей, либо обкладывают трупы хвоинками.

Сукцессия некробионтов

В процессе разложения происходит изменение состояния трупных тканей, которые вызывают смену населения 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 лучше проследить изменения в составе населения некробионтов и выделить основные этапы разложения.

Первыми трупы обнаруживают двукрылые Calliphoridae, жуки-могилищники Silphidae и мелкие падальные жуки Leiodidae (рис. 2). Двукрылых из семейств Mucidae, Fanniidae и Sarcophagidae привлекают слегка разложившие-

ся трупы, но численность Calliphoridae при этом остается очень высокой. Обилие личинок двукрылых увеличивает присутствие зоофагов и паразитов (Histeridae, Staphylinidae, подсемейство Alysiina). Когда ткани сильно разжижены, на трупах среди двукрылых многочисленны Piorhilidae и Sepsidae. Последующие этапы характеризуются усилением активности жуков сапрофагов и кератофагов и снижением привлекательности трупа для двукрылых.

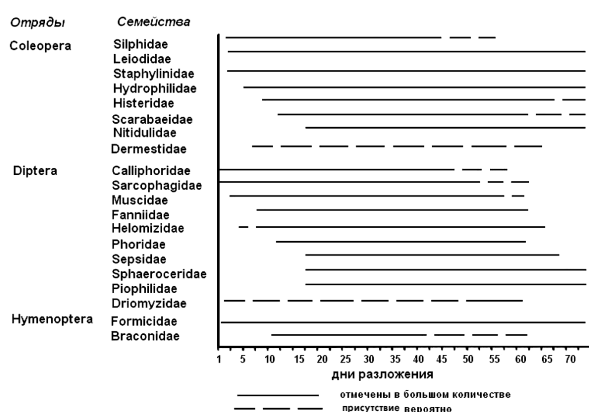


Рис. 2. Смена состава некрофильных насекомых в процессе разложения (в летнее время, масса трупа – 5 кг)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Южной Карелии на трупах животных зарегистрированы 136 видов некрофильных членистоногих из 9 отрядов 2 классов, в основном представители отрядов Жесткокрылые (78 видов) и Двукрылые (43 вида). На трупах развивается огромное количество личинок жуков из семейств Мертвоеды, Блестянки, Коротконодрылые, но основная часть тканей утилизируется двукрылыми. Из различных трупных приманок выведе-

ны имаго 28 видов двукрылых. Личинки массовых видов (*Protophormia terraenovae*, *Lucilia caesar*, *Hydrotaea dentipes*, *Nemopoda nitidula*, *Fannia manicata*, *Parasarcophaga albiceps*) участвуют в разложении во всех типах биоценоза.

Комплекс некробионтов состоит из трех групп. Первая группа – небольшое число **облигатных видов**, специализирующихся на падали кожеедов, кератофагов и некрофагов. Их питание и развитие тесно связано с трупами. Вторая группа **факультативных некрофагов и некробионтов** включает большое число членистоногих (47 %). Для них трупные ткани являются дополнительным источником питания и развития; также некробионтов привлекает обилие организмов, обитающих на разлагающихся останках. Третья группа – **случайные** посетители, которые не участвуют в разложении и не относятся к трупной фауне.

В комплексе некробионты представлены разнообразными трофическими группами (некро-, зоо-, керато-, сапрофаги, кожееды, паразитоиды), которые используют различные ткани трупа на разных стадиях разложения. Тем самым достигается наиболее полная утилизация. Некоторые некробионты сочетают основной тип питания с некрофагией. Например, рыжие лесные муравьи на трупах ведут себя как зоофаги, уничтожая личинок и имаго насекомых, как и некрофаги, способные утилизировать трупы мышей за короткий срок (24 ч).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность за помощь в определении и ценные советы А. Ю. Солодовникову (ЗИН РАН), А. В. Полевому (КарНЦ РАН), А. Л. Озерову (Зоомузей МГУ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов Ю. Л. О некрофагии (*Corpus lunaris* L., Coleoptera: Scarabaeidae) // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. № 8. С. 1251–1252.
- Басихин П. В., Петрова А. Д. Некрофильные двукрылые (Diptera) лесотундры Южного Ямала // Зоологический журнал. 1991. Т. 70. № 7. С. 68–72.
- Белова Э. В., Манучарова Н. А., Степанов А. Л., Полянская Л. М. Разложение хитина микробами в различных почвах // Почвоведение. 2006. № 9. С. 1082–1087.
- Виноградова Е. Б. Диапауза мух и ее регуляция // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 214.
- Дербенева-Ухова В. П. Мухи и их эпидемиологическое значение. М.: Медгиз, 1952. 271 с.
- Кривошеина Н. П., Зайцев А. И., Яковлев Е. Б. Насекомые – разрушители грибов в лесах Европейской части СССР. М., 1986. 390 с.
- Лиховидов В. Е. О питании муравьев в период депрессии численности массовых видов вредителей в лесах Приамурья // Вопросы степного лесоведения. 1972. № 3. С. 84–87.
- Лобанов А. М. Потенциальная плодовитость, типы созревания и откладки яиц у мух семейства Fanniidae и Calliphoridae // Двукрылые насекомые. М.: МГУ, 1984. С. 58–69.
- Лябзина С. Н. Некрофильные двукрылые Южной Карелии и их участие в утилизации трупов животных // Вопросы популяционной экологии животных: Труды Петрозаводского государственного университета. Сер. «Биология». Вып. 2. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. С. 101–109.
- Мамаев Б. М., Кривошеина Н. П., Потоцкая В. А. Определитель личинок хищных насекомых – энтомофагов стволовых вредителей. М.: Наука, 1977. 392 с.
- Марченко М. И. Влияние климатических факторов на продолжительность биологического разложения трупа насекомыми-некробионтами в условиях Северо-Запада Европейской части России // Энтомологическое обозрение. 1992. Т. 63. № 4. С. 557–568.

12. Озеров А. Л. К изучению некробионтных двукрылых Дальнего Востока СССР // Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока. М.: МГУ, 1989. С. 114–142.
13. Псарёв А. М. Трофические группировки копробионтных насекомых пастбищ горного Алтая // Зоологический журнал. 2001. Т. 80. № 12. С. 1523–1527.
14. Пушкин С. В. Некробионтный энтомокомплекс высокогорий Северо-Западного Кавказа // Евразийский энтомологический журнал. 2004. Т. 3. № 3. С. 195–202.
15. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.
16. Цеденова Л. У., Сальникова В. Э. Зависимость видового состава жуков-некрофагов от давности трупа // Животный мир Калмыкии, его охрана и рациональное использование. Элиста, 1982. С. 135–138.
17. Чайка С. Ю. Судебная энтомология: Учеб. пособие. М.: Макс Пресс, 2003. 60 с.
18. Черногуз Д. Г. Эффект блокирования метаморфоза мух при паразитировании *Alysia manducator* Panzer (Hymenoptera, Braconidae) // Труды Всесоюзного энтомологического общества. Общая энтомология. Л.: Наука, 1986. С. 114–119.
19. Archer M. S., Elgar M. A. Effects of decomposition on carcass attendance in a guild of carrion-breeding flies // Medical and Veterinary Entomol. 2003. Vol. 17. P. 263–271.
20. Braack L. E. O. Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical African woodland // Oecologia. 1987. Vol. 72. № 3. P. 402–429.
21. Campobasso C., Marchetti D., Introna F., Colonna M. Postmortem artifacts made by ants and the effect of ant activity on decomposition rates // Am. J. Forensic Med. Pathol. 2009. Vol. 30. № 1. P. 84–87.
22. Chin Heo C., Marwi M., Hashim R., Abdullah N., Dhang C., Jeffery J., Kurahashi H., Omar B. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with pig carcasses in Malaysia // Tropical Biomedicine. 2009. Vol. 26. № 1. P. 106–109.
23. Clark W. H., Blom P. E. Observations of ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae) utilizing carrion // Southwest. Natur. 1991. Vol. 36. № 1. P. 140–142.
24. Devinder S., Bharti M. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with decaying rabbit carcasses // Uttar Pradesh J. Zool. 2001. Vol. 21. P. 93–94.
25. Hanski I. Carrion fly community dynamics: patchiness, seasonally and coexistence // Ecol. Entomol. 1987. Vol. 12. P. 257–266.
26. Kimberly L. T., Richard D. F., Carlyle C. B. Insect fauna visiting carrion in Southwest Virginia // Forensic Science Inter. 2005. Vol. 150. P. 73–80.
27. Laing J. Host-Finding by Insect Parasites. 1. Observations on the Finding of Hosts by *Alysia manducator*, *Mormoniella vitripennis* and *Trichogramma evanescens* // J. Animal Ecol. 1937. Vol. 6. № 2. P. 298–317.
28. Macleod J., Donnelly J. Natural feature and blowfly movement // J. Animal Ecol. 1960. Vol. 29. № 1. P. 85–93.
29. Nuorteva P. Local distribution of blowflies in relation to human settlement in an area around the town of Forsa in South Finland // Ann. Entomol. Fenn. 1966. Vol. 32. P. 128–137.
30. Pape T. The Sarcophagidae (Diptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomol. Scandinav. Leiden. Copenhagen, 1987. Vol. 19.
31. Peschke K. Chemical traits in sexual selection of the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera: Staphylinidae) // Entomologia Generalis, 1990. Vol. 15. P. 127–132.
32. Putman R. J. Dynamics of blowfly *Calliphora erythrocephala* within carrion // J. Animal. Ecol. 1977. Vol. 46. P. 853–866.
33. Reed H. B. A study of dog carcass communities in Tennessee with special reference to the insects // Am. Midland Naturalist. 1958. Vol. 59. P. 213–245.
34. Springett B. P. Aspect of the relationship between baring beetles *Necrophorus* spp. and the mite *Poecilochirus necrophori* Vitz. // J. Animal. Ecol. 1968. Vol. 37. P. 417–424.
35. Wilson D. S., Knollenberg W. G. Adaptive inderects: the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites // Evol. Ecol. 1987. Vol. 1. P. 139–159.
36. Wilson D. S., Fudge J. Burying beetles: intraspecific interaction and reproductive success in the field // Ecol. Entomol. 1984. Vol. 9. P. 195–203.