

УДК 595.7

ЭНТОМОКОМПЛЕКС ТРУПОВ КРУПНЫХ ЖИВОТНЫХ И ОСОБЕННОСТИ ИХ РАЗЛОЖЕНИЯ НА СЕВЕРЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2019 г. С. Н. Лябзина^{1, *}, О. С. Лаврукова¹, А. Н. Приходько^{2, **},
А. И. Азовский³, В. Л. Попов⁴

¹Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск 185910, Россия

²Бюро судебно-медицинской экспертизы Республики Карелия, Петрозаводск 185035, Россия

³Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

⁴Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет им. И.П. Павлова, Санкт-Петербурге 197022, Россия

*e-mail: slyabzina@petsu.ru

**e-mail: andrey_prihodko@list.ru

Поступила в редакцию 01.04.2018 г.

После доработки 24.06.2018 г.

Принята к публикации 08.07.2018 г.

На примере домашней свиньи (*Sus scrofa domesticus* L.) рассмотрен энтомокомплекс трупов крупных животных севера европейской части России (Республика Карелия) в двух типах биотопов. Некрофильный энтомокомплекс насчитывает 100 видов членистоногих, относящихся к 25 семействам и пяти отрядам. Между биотопами имеются различия по видовому и количественному составу фауны некрофилов. Анализируются структура комплекса и сукцессия сообществ насекомых в процессе разложения трупа.

Ключевые слова: некробионты, труп, разложение, сукцессия, судебная энтомология

DOI: 10.1134/S0044513419040093

В природе трупы или их останки чаще всего подвергаются воздействию некробионтов, которые приводят материал к деструкции и минерализации. Основную роль в этих процессах выполняют двукрылые и жесткокрылые. Состав фауны трупа часто исследуется на небольших приманках или фрагментах органических субстратов (печень, фарш) (Nuorteva, Hasanen, 1972; Kozminykh, Esynin, 1994; Минаев, Пушкин, 2016 и др.). Однако особый интерес представляет изучение процесса разложения туш крупных животных (свыше 50 кг), который приравнивают к процессам гниения человеческих тел. В последнее время было выполнено несколько работ в этом направлении (Caballero, León-Cortés, 2014; Anderson et al., 2015; Matuszewski et al., 2017). Результаты этих экспериментов позволяют выявить не только разнообразие насекомых-некробионтов, но и определить их участие в ходе разложения для возможного применения в экспертных случаях судебной энтомологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в течение 2015–2017 гг. в Прионежском р-не Карелии (Лососинное, 61.3° с.ш., 34.0° в.д.). Район характеризуется преобладанием старых (до 140 лет) еловых лесов с елью обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) и сибирской (*P. obovata* Ldb.), в подросте преобладают береза повислая (*Betula pendula* Roth), ольха серая (*Alnus incana* L.). Открытые биотопы представлены большей частью болотами и, в меньшем количестве, разнотравными лугами, которые, как правило, граничат с ельниками.

Исследования проводили на четырех трупах домашней свиньи (*Sus scrofa domesticus* L.) массой 65–100 кг. По две приманки были размещены в двух биотопах (в ельнике черничном и на разнотравном лугу). Закладку туш осуществляли в июне 2015 и 2016 гг. Умерщвление животных было произведено без нарушения анатомической целостности кожных покровов, после чего в течение двух часов их размещали в местах исследований.

Методика постановки опыта описана нами ранее (Лябзина и др., 2016). Приманку помещали в



Рис. 1. Проведение исследований на трупе свиньи в ельнике черничном.

металлическую клетку (120 × 80 × 60 см, размер ячеек сверху и сбоку 10 см, снизу 20 см), которую прочно фиксировали с помощью длинных металлических прутьев (рис. 1). Только такие меры защиты позволяют уберечь ее от позвоночных и провести длительные наблюдения. Изначально, в первых двух опытах, эти условия полностью не были соблюдены и крупные падальщики смогли утащить заложенные туши свиней.

Сбор материала проводили с помощью двух типов ловушек (пирамидальной, почвенной) и ручным способом. Пирамидальную ловушку использовали для отлова летающих насекомых, привлеченных разлагающейся органикой. Ловушка представляла собой капроновую сеть, которую с помощью шеста устанавливали на высоту около 1,5 м. Сеть закрывала клетку с четырех сторон так, чтобы снизу оставался небольшой зазор для проникновения к приманке. Через отверстие в вершинной части ловушки летающие насекомые попадали в ловчий стакан, наполненный водой для фиксации. Такой тип ловушек считается одним из самых эффективных способов отлова с трупов как двукрылых, так и большинства жесткокрылых (Cruise et al., 2018). Для сбора напочвенных насекомых использовали пол-литровые банки, которые заполняли наполовину водой и размещали на расстоянии до 0,5 м от трупа.

Во время исследований вели количественный учет и собирали насекомых, находящихся на трупе, в его ложе и пойманных в ловушки, а для сохранения естественного хода разложения, изымали не более 5–10% особей. Исключением являлись муравьи, которые присутствовали в большом количестве, поэтому учитывали только их наличие. Сбор проводили регулярно три раза в неделю в течение месяца после закладки и в дальнейшем один раз в неделю до полного разложения. Личинок насекомых (двукрылых, жесткокрылых), со-

бранных с трупа, дорастивали в лабораторных условиях в термостате на кусочках куриной или говяжьей печени, рыбе, либо на фрагментах гниющей органики, изъятых непосредственно с приманки. Исследования проводили в весенне-осенний период в течение трех лет. Всего было собрано более 25000 особей имаго и преимагинальных стадий, из них более четверти выведено в лабораторных условиях.

Определения видов отдельных семейств проверены специалистами: Carabidae – С.Д. Узенбаевым (Петрозаводский государственный университет); Staphylinidae – В.Б. Семеновым (Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского, ПМГМУ им. И.М. Сеченова); Histeridae и Leiodidae – В.К. Зинченко (Институт систематики и экологии животных Сибирского отделения РАН), Sepsidae и Piophilidae – А.Л. Озеровым (Зоологический музей Московского государственного университета).

В качестве характеристик разнообразия некробионтного сообщества использовали число видов на пробу и индекс Шеннона–Уивера (H').

Для анализа изменений в составе некробионтов и выделения основных этапов сукцессии применяли анализ соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis, DCA). Этот метод непрямой ординации позволяет упорядочивать распределение объектов (видов и описаний) вдоль осей ординации, максимально сохраняя взаимное расположение описаний, оцененное как сходство между ними по видовой структуре. Достоинством метода является использование нелинейной (унимодальной) модели отклика, т.е. распределения обилия видов вдоль осей ординации (Джонгман и др., 1999). Кроме того, процедура удаления тренда (detrending) устраняет “эффект арки”, свойственный простому анализу соответствий. Однако этот метод может сглаживать реально существующие изменения и скрытые градиенты, которые формируют группировки, и границы между ними не всегда могут быть выявлены достоверно (Шитиков и др., 2003).

Для интерпретации осей ординации использовали величины линейной корреляции между положением проб на оси, сроком отбора (в сутках с момента закладки эксперимента) и накопленной суммой эффективных положительных температур. Последний показатель характеризует количество тепла и выражается суммой средних суточных температур воздуха за рассматриваемый период, превышающих 0°C – температурный порог развития личинок и лета насекомых. Информацию по температуре воздуха района исследования получали с официального сайта по погодным условиям Гисметео (<http://gismeteo.ru>). Расчеты проведены в программе PAST 3.14 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего было зарегистрировано 100 видов насекомых, относящихся к 25 семействам и шести отрядам (табл. 1). Большая часть по видовому составу представлена двумя отрядами — жесткокрылые (65) и двукрылые (27). Остальные восемь видов принадлежат к отрядам перепончатокрылых, клопов, тараканов и чешуекрылых. Среди отмеченных насекомых на трупах преобладали жесткокрылые (*Necrobia violacea*, *Sciodrepoides watsoni*, *Aleochara curtula*, *Atheta aeneipennis*) и двукрылые (*Protophormia terraenovae*, *Hydrotaea dentipes*) и два вида из семейства Piophilidae (табл. 1).

Наибольшее число (93 вида) некрофильных представителей выявлено в ельнике черничном (табл. 1). Кроме общих доминирующих видов, здесь преобладали также жуки *Atheta paracrassicornis*, *A. dadopora*, *Philonthus politus*, *Tachinus laticollis* и двукрылые *Sepsis punctum*. Для этого биотопа характерен 21 вид, из них восемнадцать жесткокрылых (табл. 1). Например, представители *Tachinus pallipes*, *T. proximus*, *Oxypoda alternans* и *Lypoglossa lateralis* могут быть связаны не только с трупами, но и с почвенным покровом, разлагающимися растительными остатками или грибами. Также выраженную приуроченность к лесным ландшафтам проявляли жесткокрылые *Oiceoptoma thoracica*, *Apocatops nigrita* и *Sciodrepoides alpestris*. В течение всего длительного процесса разложения на приманках были многочисленны личинки жуков рода *Philonthus* и лесные муравьи рода *Formica*.

На лугу отмечено меньшее число (79 видов) некробионтов (табл. 1). Исключительно в открытых ландшафтах встречались поверхностно-падальные мертвоеды рода *Thanatophilus*, из стафилинид чаще отлавливали *Atheta crassicornis* и *A. nigripes*. В таких биоценозах в теплую погоду на приманках иногда попадался *Geotrupes stercorarius*.

В целом состав некрофильных насекомых в ельнике черничном и на разнотравном лугу весьма схож: 72 вида встречены в обоих исследованных биотопах. Наибольшая доля эврибионтов среди некрофильных двукрылых — 99% (26 видов). Высокая степень сходства связана с активным перемещением насекомых в поисках гниющих субстратов.

Насекомые связаны с трупом на разных стадиях развития: неполовозрелой — яйцо, личинка, куколка (Im — immature) и половозрелой (имаго A — adult) (табл. 1). При этом для одних видов труп может быть источником пищи, для других — местом обитания преимагинальных стадий. Известно, что для полноценного овогенеза самкам насекомых необходимо белковое питание. Вероятно, поэтому имаго некоторых жуков, например водолюбов (*Hydrophilidae*) и навозников (*Scarabaeidae*), оказываются привлеченными разлагающимся веществом в качестве питательного субстрата.

Среди насекомых выявлено более 40 видов, часть жизненного цикла которых проходит на трупе, это жуки *Silphidae*, *Nitidulidae* и *Staphylinidae*, а также большая часть двукрылых (табл. 1). Муха *P. terraenovae* одна из первых обнаруживает падаль и откладывает яйца в большом количестве в виде комочков разных размеров, располагая их по всему телу. В дальнейшем её личинки остаются на поверхности трупа, активно питаются и тут же пупаризируются, образуя массовое скопление. Представители семейства Piophilidae также обильно колонизируют трупы, но перед пупаризацией всегда перемещаются в его ложе. Куколок некоторых жесткокрылых (*Necrodes littoralis*, *Philonthus succicola*, *Creophilus maxillosus*) также можно найти в верхнем почвенном слое вблизи трупа, а другие виды *N. violacea*, рода *Omosita* перезимовывают на поверхности останков кожи и костей.

Во время тления меняются состояние и структура всех тканей, а также их химический состав, все это приводит к изменению видового состава в количественном и качественном отношении. Анализ соответствий с удаленным трендом выявил общие и специфические черты изменения состава насекомых в процессе разложения трупов свиней в двух исследуемых биотопах (рис. 2). Первая ось ординации объясняет большую часть (более 60%) общей изменчивости (собственное число оси равно 0.22) и отражает главным образом ход сукцессии (справа налево). Это подтверждается и тем, что положение последовательных сборов на этой оси сильно коррелирует со сроком сбора (в сутках от начала эксперимента, $r = -0.935$ и -0.636 для луга и леса, соответственно) (рис. 3). Еще теснее положение сборов на первой оси коррелирует с суммой эффективных (неотрицательных) температур: $r = -0.930$ и -0.932 , соответственно). В целом смена состава некробионтов ярче выражена на лугу. Вторая (вертикальная) ось ординации объясняет существенно меньший процент изменчивости (собственное число — 0.07) и в основном отражает различия между биотопами (лес и луг), особенно заметные на ранних стадиях сукцессии (рис. 2).

В ходе сукцессии прослеживаются несколько стадий, отличающихся друг от друга количественным и видовым составом некробионтов, а также состоянием трупных тканей. В ранний период разложения, который начинается от момента смерти и длится в течение нескольких дней, на трупах отмечали лишь отдельные виды (табл. 1). В первые дни (спустя сутки после закладки эксперимента) на тушах в обоих биотопах зарегистрированы лишь двукрылые *Lucilia caesar* и *L. illustris*. Самки активно откладывали яйца в слизистые участки головы, забираясь глубоко внутрь носовой и ротовой полостей, либо около ресниц. Все это позволяло личинкам младших возрастов быстро перейти на питание мягкими тканями.

Таблица 1. Видовой состав насекомых, их обилие в исследуемых биоценозах и присутствие на различных этапах в процессе разложения трупа домашней свиньи (*Sus scrofa domestica*)

Таксон	Стадии насекомых, встречающиеся на трупе	Численность насекомых в исследуемых биоценозах		Этапы разложения			
		ельник черничный	разнотравный луг	раннего	активного	позднего	распад костной ткани
Blattodea							
Ectobiidae							
<i>Ectobius lapponicus</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	10	—		+	+	
Hemiptera							
Pyrrhocoridae							
<i>Pyrrhocoris</i> sp.	A, Im	9	2		+	+	
Coleoptera							
Carabidae							
<i>Carabus glabratus</i> (Paykull 1790)	A	6	4		+	+	
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer 1797)	A	5	—		+	+	
<i>P. niger</i> (Schaller 1783)	A	10	14		+	+	
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius 1787)	A	4	2		+	+	
Cleridae							
<i>Necrobia violacea</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	800	500		+	+	+
Elateridae							
<i>Prosternon</i> sp.	Im	4	8			+	
Histeridae							
<i>Hister unicolor</i> (Linnaeus 1758)	A	36	55		+		
<i>Margarinotus brunneus</i> (Fabricius 1775)	A, Im	130	86		+	+	
<i>M. striola</i> (Sahlberg 1819)	A, Im	24	5		+	+	
<i>Saprinus semistriatus</i> (Scriba 1790)	A, Im	123	260		+	+	
Hydrophilidae							
<i>Ceryon lateralis</i> (Marsham 1802)	A	15	9		+	+	
<i>Cryptopleurum crenatum</i> (Panzer 1794)	A	6	—		+	+	
<i>C. minutum</i> (Fabricius 1775)	A	45	—		+	+	
<i>Megasternum obscurum</i> (Marsham 1802)	A	25	—		+	+	
Leiodidae							
<i>Apocrotopis nigrita</i> (Erichson 1837)	A	460	40	+	+	+	
<i>Sciodreporoides alpestris</i> (Jeannel 1934)	A	98	—		+	+	
<i>S. fumatus</i> (Spence 1815)	A	140	—		+	+	
<i>S. watsoni</i> (Spence 1815)	A	1470	450	+	+	+	
Nitidulidae							
<i>Nitidula bipunctata</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	230	500		+	+	+
<i>Omosita colon</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	60	10			+	

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Стадии насекомых, встреченные на трупе	Численность насекомых в исследуемых биоценозах		Этапы разложения			
		ельник черничный	разнотравный луг	раннего	активного	позднего	распад костной ткани
<i>O. depressa</i> (Linnaeus 1758)	A, im	90	60			+	+
Scarabaeidae							
<i>Aphodius rufipes</i> (Linnaeus 1758)	A	5	60		+		
<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus 1758)	A	—	5				
<i>G. stercorosus</i> (Scriba 1791)	A	500	140			+	
Silphidae							
<i>Necrodes littoralis</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	170	150		+		
<i>Nicrophorus investigator</i> (Zetterstedt 1824)	A	25	12		+		
<i>N. vespillo</i> (Linnaeus 1758)	A	2	3		+		
<i>N. vespilloides</i> (Herbst 1793)	A	40	30		+		
<i>Oiceoptoma thoracta</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	165	—		+		
<i>Thanatophilus dispar</i> (Herbst 1793)	A, Im	—	130		+		
<i>Th. rugosus</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	—	5		+		
<i>Th. sinuatus</i> (Fabricius 1775)	A, Im	—	205		+		
Staphylinidae							
<i>Aleochara curtula</i> (Goeze 1777)	A, Im	390	340		+		
<i>Anthobium atrocephalum</i> (Gyllenhal 1827)	A	5	—		+		+
<i>Altheta aeneipennis</i> (Thomson 1856)	A	530	490		+		
<i>A. corvina</i> (Thomson 1856)	A	15	—		+		
<i>A. crassicornis</i> (Fabricius 1792)	A	420	600		+		
<i>A. dadopora</i> (Thomson 1867)	A	43	—		+		
<i>A. gagatina</i> (Baudi 1848)	A	430	250		+		
<i>A. nigripes</i> (Thomson 1856)	A	—	42		+		
<i>A. paracrassicornis</i> (Brundin 1954)	A	680	450		+		
<i>A. subtilis</i> (Scriba 1866)	A	260	200		+		
<i>Creophilus maxillosus</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	135	80		+		
<i>Lypoglossa lateralis</i> (Mannerheim 1830)	A	1	—		+		
<i>Megarthus depressus</i> (Paykull 1789)	A	120	85		+		
<i>Omalius rivulare</i> (Paykull 1789)	A	110	75		+		
<i>O. septentrionis</i> (Thomson 1857)	A	40	15		+		
<i>Ontholestes murinus</i> (Linnaeus 1758)	A	65	70		+		
<i>O. tessulatus</i> (Geoffroy 1785)	A	95	80		+		
<i>Oxyopa alternans</i> (Gravenhorst 1802)	A	1	—		+		
<i>Pella humeralis</i> (Gravenhorst 1802)	A	13	—		+		
<i>Philonthus addendus</i> (Sharp 1867)	A	76	40		+		
<i>Ph. decorus</i> (Gravenhorst 1802)	A	12	—		+		

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Стадии насекомых, встреченные на трупе	Численность насекомых в исследуемых биоценозах		Этапы разложения			
		ельник черничный	разнотравный луг	раннего	активного	позднего	распад костной ткани
<i>Ph. fumarius</i> (Gravenhorst 1802)	A	7	—		+		
<i>Ph. marginatus</i> (Müller 1764)	A	10	65		+		
<i>Ph. politus</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	145	120		+	+	
<i>Ph. rectangulus</i> (Sharp 1874)	A	1	—		+	+	
<i>Ph. succicola</i> (Thomson 1860)	A, Im	137	105		+	+	
<i>Ph. varians</i> (Paykull 1789)	A	34	7		+		
<i>Proteinus brachypterus</i> (Fabricius 1792)	A	155	70		+	+	
<i>Quectus lucidulus</i> (Erichson 1839)	A	22	6		+	+	
<i>Tachinus laticollis</i> (Gravenhorst 1802)	A	225	125		+	+	
<i>T. marginellus</i> (Fabricius 1781)	A	90	2		+	+	
<i>T. pallipes</i> (Gravenhorst 1806)	A	17	—		+	+	
<i>T. proximus</i> (Kraatz 1855)	A	135	—		+	+	
Diptera							
Calliphoridae							
<i>Calliphora vicina</i> (Robineau-Desvoidy 1830)	A, Im	230	300		+		
<i>C. vomitoria</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	400	430		+		
<i>Cynomya mortuorum</i> (Linnaeus 1761)	A, Im	70	80		+		
<i>Protophormia terraenovae</i> (Robineau-Desvoidy 1830)	A, Im	830	750	+	+		
<i>Lucilia caesar</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	400	530		+		
<i>L. silvarum</i> (Meigen 1826)	A, Im	75	420		+		
<i>L. illustris</i> (Meigen 1826)	A, Im	112	580		+		
Dryomyzidae							
<i>Dryomyza anilis</i> (Fallén 1820)	A	2	1		+		
Fanniidae							
<i>Fannia canicularis</i> (Linnaeus 1761)	A, Im	270	540		+	+	
<i>F. coracina</i> (Loew 1873)	A, Im	10	50		+	+	
<i>F. scalaris</i> (Fabricius 1794)	A, Im	20	54		+	+	
<i>F. serena</i> (Loew 1873)	A, Im	9	7		+	+	
<i>Fannia</i> spp.	A, Im	20	200		+	+	
Helomyzidae							
<i>Helomyza serrata</i> (Linnaeus 1758)	A, Im	270	180		+	+	+
Muscidae							
<i>Hydrotaea dentipes</i> (Fabricius 1805)	A, Im	340	160		+		
<i>Hydrotaea</i> spp.	A, Im	175	530		+		
<i>Muscina levida</i> (Harris 1780)	A, Im	420	560		+		

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Стадии насекомых, встреченные на трупе	Численность насекомых в исследуемых биоценозах		Этапы разложения			
		ельник черничный	разнотравный луг	раннего	активного	позднего	распад костной ткани
Prophiliidae							
<i>Parapiophilis vulgaris</i> (Fallén 1820)	A, Im	450	400		+	+	
<i>Stearibia nigriceps</i> (Meigen 1826)	A, Im	500	550		+	+	+
Sarcophagidae							
<i>Helicophagella melanura</i> (Meigen 1826)	A, Im	125	55		+		
<i>Sarcophaga albiceps</i> (Meigen 1826)	A	55	152		+		
<i>S. carnaria</i> (Linnaeus 1758)	A	20	60		+		
<i>S. caerulescens</i> (Zetterstedt 1838)	A, Im	20	106		+		
Sepsidae							
<i>Nemopoda nitidula</i> (Fallén 1823)	A	105	165			+	
<i>Sepsis punctum</i> (Fabricius 1794)	A	50	145			+	
Sphaeroceridae							
<i>Sphaerocera</i> sp.	A	4	4			+	
Tipulidae							
<i>Tipula</i> sp.	A, Im	5	—			+	
Нymenoptera							
Vespidae							
<i>Vesputa vulgaris</i> (Linnaeus 1758)	A	6	12		+		
Braconidae							
<i>Alysia manducator</i> (Panzer 1799)	A, Im	56	120		+		
Formicidae							
<i>Formica polyctena</i> (Forster 1850)	A	*	—		+	+	
<i>Lasius niger</i> (Linnaeus 1758)	A	—	*		+	+	
<i>Mymica rubra</i> (Linnaeus 1758)	A	—	*		+	+	
Lepidoptera							
Tineidae							
sp.	A	6	2			+	
Количество видов		93	79	9	74	65	6
Количество особей		14181	13205				

Примечания. A — имаго (взрослое насекомое), Im — неполовозрелые стадии насекомых (яйцо, личинка, куколка). Прочерк — вид не отмечен, “+” — вид присутствует на этой стадии разложения, * — количество особей не подчитывалось из-за их многочисленности.

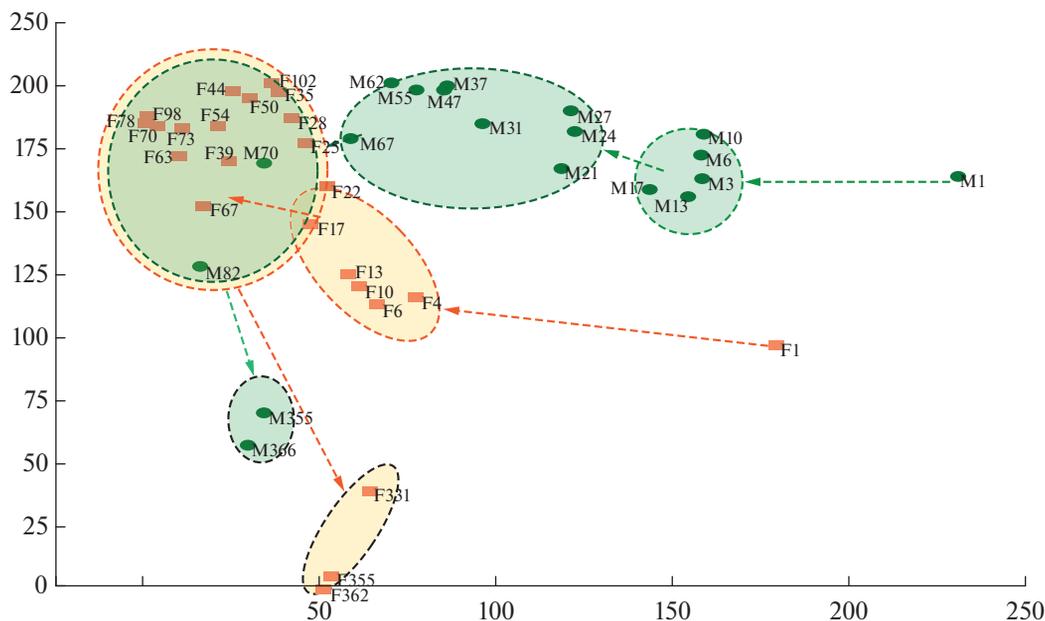


Рис. 2. Пространственно-временная изменчивость населения некрофильных насекомых в исследуемых биотопах и основные этапы сукцессии (анализ соответствий с удалением тренда). Первая (горизонтальная) ось ординации описывает изменение состава некробионтов в процессе разложения и ход сукцессии (справа налево), вторая (вертикальная), ось отражает различия в составе некрофильных сообществ в двух биотопах между биоценозами. Обозначения: F (forest) – лес, M (meadow) – луг, F(или M)1–366 – день разложения, овалами выделены основные стадии сукцессии, стрелки показывают направление хода сукцессии.

Через два дня в ложе трупа отлавливали падальных жуков из семейства Leiodidae. В этот период процесс гниения не вызывал видимых внешних изменений трупа, и разложение сопровождалось аутолизом внутренних тканей и охлаждением тела.

Вторая стадия активного разложения наступает на 3–4-е сутки и длится около месяца в открытых биоценозах и около двух месяцев в лесных. В видовом и количественном соотношении она отличается наибольшим числом некробионтов, а индекс Шеннона-Уивера имеет максимальные значения (рис. 4). Наблюдался стремительный рост обилия посетителей трупа (табл. 1).

В этот период доминировали представители синих мясных мух из родов *Calliphora*, *Cynomya*, *Lucilia* и *Protophormia*, суммарно составлявшие около четверти всей численности посетителей. Способность этих двукрылых быстро обнаруживать и колонизировать труп позволяет относить их к числу видов, имеющих важное судебно-медицинское значение. Несколько позже попадались Sarcophagidae и Muscidae. Других представителей – *Fannia canicularis*, *Parapiophila vulgaris* – также обильно отлавливали на приманках через неделю. В период, когда ткани сильно разжижены, всегда многочисленны Sepsidae и Helomyzidae. Большинство присутствующих двукрылых откладывали яйца или отрождали личинок, постепенно заполняя всю поверхность туловища.

Жесткокрылые появлялись на два–три дня позже двукрылых, и в процессе разложения наблюдалась смена их видового состава. Время появления жуков было связано как с состоянием трупных тканей, так и присутствием других посетителей, для которых эти ткани непосредственно являются пищей. Например, представителей родов *Oiceoptoma*, *Tachinus*, *Necrodes*, *Geotrupes* привлекали слегка подгнившие мягкие ткани, а виды родов *Philonthus* и *Aleochara* обнаруживались, когда биомасса личинок двукрылых была наибольшей. Однако некоторые виды жесткокрылых (например, *Necrobia violacea*, *Apocatops nigrita*, *Sciodrepoides watsoni*, *Atheta aeneipennis*) и двукрылых (*Stearibia nigriceps*), а также муравьи находились на приманках в течение большей части времени разложения. На этой стадии широко представлены различные трофические группы насекомых: некро-, сапро-, зоофагов и паразитоидов, и такое разнообразие приводило к утилизации основной массы мягких тканей.

В течение второй стадии резко менялось состояние трупных тканей. К концу первой недели развивалась трупная эмфизема, обусловленная формированием гнилостных газов по всему телу, это приводило к набуханию и значительному увеличению объема туловища. Поверхности кожи становилась осклизлой и грязно-зеленого цвета, а вследствие гниения внутренних органов из естественных отверстий обильно вытекала грязно-

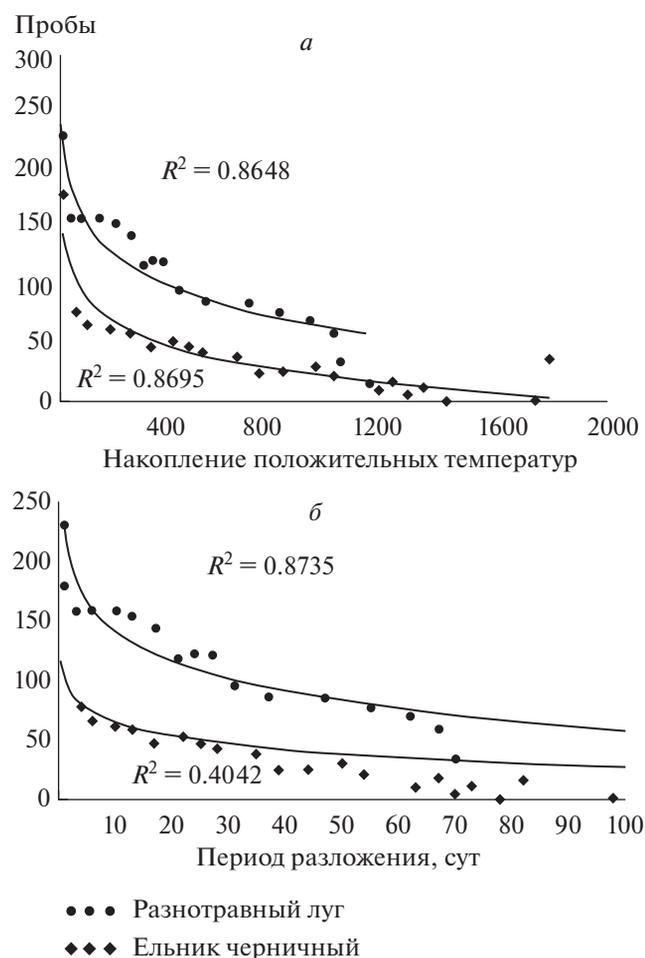


Рис. 3. Связь положения проб на первой оси ординации с накопленной суммой положительных температур (а) и периода разложения (сут) (б).

то-бурая жидкая масса. В дальнейшем за счет пищеварительных ферментов некробионтов, субстрат сильно размягчался, а активное их перемещение образовывало многочисленные отверстия и нарушалась целостность кожных покровов.

При высокой влажности происходил процесс омыления, при этом в образующейся пене скапливались личинки двукрылых, что вероятно, защищало их от пересыхания и других воздействий факторов внешней среды. Несмотря на кажущуюся общую бесформенную личиночную массу, находящуюся на гниющем субстрате, многие виды двукрылых локализовались в определенных местах с учетом своих экологических особенностей. В большом числе около трупа скапливались личинки мух *P. terraenovae*; видимо, такое совместное обитание облегчает протекание метаболических процессов в организме. Личинки младших возрастов из родов *Lucilia* и *Synotua* группировались вместе, а подростки особи самостоятельно активно перемещались, углубляясь в почву на не-

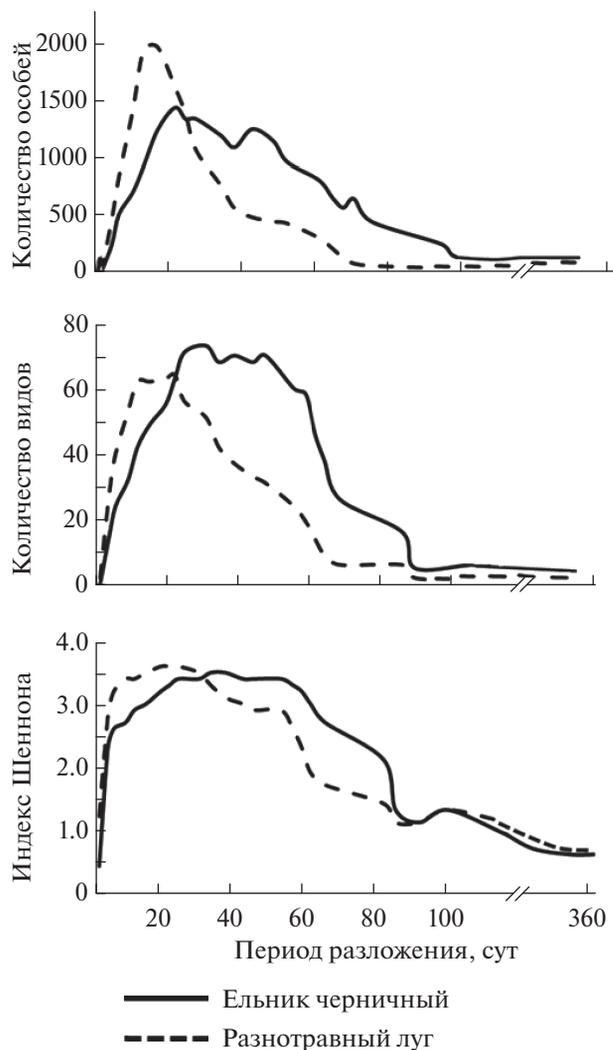


Рис. 4. Динамика общей численности насекомых некробионтов, видов и индекса Шеннона с продолжительностью периода разложения (сут) в двух биотопах трупа домашней свиньи (*Sus scrofa domestica*).

сколько сантиметров. Наоборот, личинки *Sarcophagidae* всегда располагались отдельно от других некробионтов и при малейшей тревоге впадали в танатоз.

Активное воздействие разлагающегося органического вещества и обитателей приводило к образованию хорошо выраженного ложа трупа. Местоположение приманки можно было обнаружить и на следующий год по поврежденному растительному и почвенному покровам.

Следующая стадия — позднего разложения — наступала через один-два месяца и в лесу продолжалась до конца летнего сезона, а на лугу несколько недель. В ходе этого этапа численность и разнообразие некробионтов на лугу постепенно снижалась, тогда как в лесу количественные показатели продолжали оставаться высокими (рис. 4).

Процессы деструкции наружных покровов и сухожилий происходили за счет жуков и их личинок сапро- и кератофагов (рода *Atheta*, *Omalium*, *Tachinus*, *Geotrupes*, *Omosita*, *Necrobia*, *Nitidula*). На этом этапе также встречалось незначительное количество хищных личинок жесткокрылых (*Philonthus* spp., *Creophilus maxillosus*) и двукрылых (родов *Sarcophaga*, *Fannia*).

В этот период происходит разрушение покровов, и продолжительность этапа зависит от обилия осадков и их интенсивности. Например, частые дожди приводили к быстрому размыванию последних связующих элементов трупа.

Завершающий этап разложения – распад костной ткани – заключается в окончательной деструкции костных останков, волос и других кератинсодержащих компонентов. В лесных биоценозах он начинался на следующий год после закладки, а на лугу – через два месяца. Период отличался резким снижением количественного и видового состава насекомых и низкими показателями индекса разнообразия (рис. 4). На последних этапах в утилизации участвовали лишь небольшая группа некробионтов – это жуки–кератофаги (*Omosita*, *Necrobia*, *Nitidula*) и личинки двукрылых (рода *Helomyza*, *Stearibia*) (табл. 1). Кроме того, среди всех этапов разложения этот этап самый продолжительный. Например, в экспериментах на лугу в течение двух лет наблюдений не завершилась полная утилизация останков свиньи, и на ложе оставались клочки волос, кости скелета и черепа (верхняя и нижняя челюсти, ребра).

Проведенные эксперименты в открытых и лесных биотопах позволили отметить общие и специфичные закономерности заселения трупов видами. Обнаружение приманок некробионтами и их колонизация в местах исследования различались – на лугах эти процессы происходили значительно быстрее. Например, наибольшее видовое и количественное разнообразие жесткокрылых и двукрылых на разнотравном лугу регистрировали на 15–20-е сутки (рис. 4). Однако быстрая смена стадий активного и позднего разложения сокращало время присутствия большинства видов. В лесу, наоборот, умеренные колебания температуры воздуха и повышенная влажность заметно затягивали колонизацию трупов свиней, и гниющая органика достаточно длительный период времени привлекала посетителей. Одной из общих тенденций разложения является то, что одни и те же виды жесткокрылых и двукрылых встречались в ложе трупа на следующий год; в почве в большом количестве находились преиминальные стадии и имаго *Necrobia violacea* и *Stearibia nigriceps*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленный видовой состав некробионтов на крупных приманках дополняет список насекомых, ранее отмеченных в южной Карелии на тушках средних размеров (Лябзина, 2011). Общий список некрофауны пополнился за счет Staphylinidae, а длительный период разложения позволил более полно выявить разнообразие двукрылых, связанных в своем развитии с гниющими субстратами. В целом на севере европейской части России состав насекомых некробионтов незначительно уступает разнообразию в центральной Европе. Например, на севере Чешской Республики фауна жесткокрылых-некробионтов насчитывает 145 видов (Košárek, 2003).

Трофические взаимоотношения членистоногих с трупом и друг с другом очень разнообразны. Среди них выделяют некро-, керато-, сапрофагов, кожеедов, паразитоидов, а также группы со смешанным типом питания – некро-зоофаги и др. (Bгааск, 1987; Марченко, 1992). Такое многообразие способствует полной и достаточно быстрой утилизации в природе различных органических компонентов. Кроме того, по степени приуроченности к этому типу местообитаний выделяют три группы (Smith, 1986). Облигатные некробионты развиваются исключительно в трупах, факультативные могут обитать на различных эфемерных субстратах (экскременты, навоз, гнезда, растительные остатки, грибы и т.д.), случайные посетители чаще встречаются в иных местобитаниях. Первая группа некробионтов, личинки которых развиваются только в трупных тканях, представлена одиннадцатью видами, из которых большая часть – жесткокрылые, это (представители родов *Nicrophorus*, *Thanatophilus*, *Necrodes*, *Oiceoptoma*, *Nitidula*, *Omosita*) и два вида двукрылых (*Synomya mortuorum* и *Sarcophaga caerulea*). Их личинки являются облигатными некрофагами, а взрослые особи – полифаги и могут встречаться на разнообразных эфемерных субстратах. Например, *O. thoracica* и *N. vespilloides* обитают на грибах, другие виды рода *Nicrophorus* при конкуренции на трупе нападают на двукрылых (Kozminykh, Esynin, 1994), а самцы и самки *S. mortuorum*, питаясь только черным хлебом в лабораторных условиях, могут быть активны более десяти дней (Лябзина и др., 2016а). В эту группу включены представители семейства кожеедов (Dermestidae), но их присутствие на субстратах находится в прямой зависимости от влажности (Жантеев, 2009). В исследуемых биотопах виды этого семейства не отмечены, но в северных районах республики в сухих биоценозах, например в сосняке черничном, они попадают на трупных приманках средней массы (Лябзина, 2011).

Наиболее многочисленна группа факультативных некробионтов. В неё входят жуки, пере-

пончатокрылые и большинство двукрылых. Из встреченных нами, стафилиниды также характеризуются сочетанием различных типов имагинального питания и встречаются на иных гниющих субстратах. Например, *A. paracrassicornis* обитает на грибах, в навозе и сочетает сапро- и зоофагию, для *Creophilus maxillosus* и некоторых видов рода *Tachinus* характерна некро- и зоофагия (Тихомирова, 1973; Kozminykh, Esynin, 1994; Kočárek, 2003; Бельская, Колесникова, 2011). Паразитоиды *Alysia manducator* и *Aleochara curtula* развиваются в основном в личинках двукрылых.

Группа случайных посетителей немногочисленна и включает представителей нескольких отрядов, например таракана (*Ectobius lapponicus*), клопа (*Pyrrhocoris* sp.), жуелиц (рода *Carabus*, *Pterostichus*) и осу (*Vespula vulgaris*). Их трофические взаимосвязи с трупом определяются как сапро- и зоофагия, но из-за низкой численности воздействовать на скорость утилизации тканей они не могут.

Описанный выше ход некробиотической сукцессии сходен с процессом разложения, описанным другими исследователями. Во всех случаях отмечают несколько стадий разложения, каждой из которых соответствует определённый видовой состав посетителей (Smith, 1986; Anderson, 2015; Matuszewski, 2017; Марченко, 1992). Изменение тканей, происходящее в процессе разложения субстрата, приводит к хорошо выраженному последовательному заселению некробионтами.

Различия между биотопами проявляются не только в видовом составе некробионтов, но и в скорости утилизации тканей. Динамические абиотические факторы открытых биоценозов (инсоляция, перепады температур и влажности и проч.) ускоряют ход начальных стадий сукцессии и, наоборот, сглаженность этих условий в лесах замедляют протекание этого этапа. Прежде всего, различия выражаются в укорочении второй стадии разложения (Марченко, 1992; Caballero, León-Cortés, 2014).

В течение всего времени разложения труп может функционировать как микробиотоп. Многообразии трофических связей и взаимоотношений посетителей, как с трупом, так и между собой, и позволяет какое-то время ему существовать автономно. Кроме того, на определенном этапе разложения температура внутри субстрата значительно выше, чем снаружи, за счет эндогенного тепла, выделяемого личинками двукрылых при их метаболизме (Anderson, 2015; Марченко, 1992; Лаврукова и др., 2017).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность за помощь в определении материала и цен-

ные советы ведущим специалистам С.Д. Узенбаеву, В.Б. Семёнову и В.К. Зинченко.

Статья подготовлена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках госзадания № 656-17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельская Е.А., Колесникова А.А., 2011. Видовой состав и экологическая характеристика стафилинид Coleoptera, Staphylinidae) южной тайги среднего Урала // Энтомологическое обозрение. Т. 90. Вып. 1. С. 123–137.
- Джонгман Р.Г.Г., Тер-Браак С. Дж.Ф., ван Тонгерен О.Ф.Р., 1999. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: Российская академия сельскохозяйственных наук. 306 с.
- Жантеев Р.Д., 2009. Экология и классификация жуков-кожедодов (Coleoptera, Dermestidae) фауны Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 88. Вып. 2. С. 176–192.
- Лаврукова О.С., Попов В.Л., Лябзина С.Н., Сидорова Н.А., Приходько А.Н., 2017. Изменение температуры трупа в процессе его разложения (экспериментальное исследование) // Судебно-медицинская экспертиза. Т. 60. Вып. 3. С. 19–22.
- Лябзина С.Н., 2011. Видовой состав и структура комплекса членистоногих-некробионтов Южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Т. 117. С. 10–19.
- Лябзина С.Н., Приходько А.Н., Лаврукова О.С., 2016. Метод изучения некрофильных насекомых на трупах крупных животных // Принципы экологии. Вып. 2. С. 91–98.
- Лябзина С.Н., Приходько А.Н., Лаврукова О.С., Сиккиля Н.С., 2016а. Эколого-биологические особенности мухи мертвых (*Synomya mortuorum*) в Карелии и применение этих данных в судебно-медицинской практике // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Т. 159. С. 82–87.
- Марченко М.И., 1992. Влияние климатических факторов на продолжительность биологического разложения трупа насекомыми-некробионтами в условиях Северо-Запада Европейской части России // Энтомологическое обозрение. Т. 63. Вып. 4. С. 557–568.
- Минаев Д.М., Пушкин С.В., 2016. Фауна некробионтных жесткокрылых Северного Кавказа // Научно-методический электронный журнал Концепт. Т. 11. С. 321–325.
- Тихомирова А.Л., 1973. Морфологические особенности и филогенез стафилинид. М.: Наука. 193 с.
- Шутиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д., 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН. 463 с.
- Anderson G.S., 2015. Human Decomposition and Forensics // Carrion ecology, evolution, and their applications. Benbow M.E., Tomberlin J.K., Tarone A.M. (Ed.). USA CRC Press: Boca Raton, FL. P. 541–560.
- Braack, L.E.O., 1987. Community dynamics of carrion-attendant arthropods in tropical African woodland // Oecologia. V. 72. P. 402–429.

- Caballero U., León-Cortés J.L.*, 2014. Beetle succession and diversity between clothed sun-exposed and shaded pig carrion in a tropical dry forest landscape in Southern Mexico // *Forensic Science International*. V. 245. P. 143–150.
- Cruise A., Hatano E., Watson D.W., Shal C.*, 2018. Comparison of Techniques for Sampling Adult Necrophilous Insects From Pig Carcasses // *Journal of medical entomology*. P. 1–8. doi 10.1093/jme/tjx255
- Hammer Ø., Harper D.A. T., Ryan P.D.*, 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. V. 4 (1). 9 p.
- Kočárek P.*, 2003. Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic // *European Journal of Soil Biology*. V. 39. P. 31–45.
- Kozminykh V.O., Esynin S.L.*, 1994. Spectra of ecological groups and the structure of Coleoptera necrobiont communities // *Russian Entomological Journal*. V. 3. P. 75–80
- Matuszewski S.*, 2017. A general approach for postmortem interval based on uniformly distributed and interconnected qualitative indicators // *International journal of legal medicine*. V. 131 (3). P. 877–884.
- Nuorteva P., Hasanen E.*, 1972. Transfer of mercury from fishes to sarcosaprophagous flies // *Annales Zoologici Fennici*. V. 9. P. 23–26.
- Smith K.G.V.*, 1986. *A manual of forensic entomology*. London, Trustees of the British Museum. 205 p.

AN ENTOMOLOGICAL COMPLEX OF LARGE ANIMAL CORPSES AND THE PECULIARITIES OF THEIR DECOMPOSITION IN NORTHERN EUROPEAN RUSSIA

S. N. Lyabzina^{a, *}, O. S. Lavrukova^a, A. N. Prichodko^{b, **}, A. I. Azovsky^c and V. L. Popov^d

^a*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk 185910, Russia*

^b*Forensic Medical Expertise Bureau of the Republic of Karelia, Petrozavodsk 185035, Russia*

^c*Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia*

^d*Pavlov First Saint Petersburg State Medical University, Saint-Petersburg 197022, Russia*

*e-mail: slyabzina@petsu.ru

**e-mail: andrey_prihodko@list.ru

An insect complex decomposing large animal corpses (the domestic pig, *Sus scrofa domesticus* L., taken as a model) in northern European Russia (Republic of Karelia) was studied in two habitat types. 100 species of arthropods belonging to 25 families and five orders were revealed on/in the corpses. Differences between the habitats in the species and quantitative composition were found. The structures of the complex, as well as insect successions in the process of decomposition were analyzed.

Keywords: carcass, decomposition, forensic entomology