

На правах рукописи

A small rectangular piece of paper with a handwritten signature in blue ink. The signature is written in a cursive style and appears to be 'Лябина'.

Лябина Светлана Николаевна

**Экология комплекса некрофильных беспозвоночных
Северо-Запада европейской части России**

03.02.08 – экология (биологические науки)

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени доктора биологических наук

Москва – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Петрозаводский государственный университет»

Научный консультант

Ивантер Эрнест Викторович,
доктор биологических наук профессор, член-корреспондент РАН, профессор кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

Официальные оппоненты

Долгин Модест Михайлович,
доктор биологических наук, профессор, академик РАЕН, главный научный сотрудник Отдела экологии животных, ФГБУН Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН;

Псарёв Александр Михайлович,
доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры естественно-научных дисциплин, безопасности жизнедеятельности и туризма ФГБОУ ВО "Алтайский государственный гуманитарно-педагогический университет им. В.М. Шукшина";

Ягмуров Оразмурад Джумаевич,
доктор медицинских наук, профессор заведующий кафедрой судебной медицины и правоведения Лечебного факультета, ФГБОУ ВО «Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет им. И.П Павлова»

Ведущая организация

Институт экологии Волжского бассейна РАН филиал ФГБУН Самарского федерального исследовательского центра РАН

Защита состоится «28» марта 2019 г. в 12 ч. на заседании диссертационного совета по защите докторских и кандидатских диссертаций Д 212.203.38 при Российском университете дружбы народов по адресу: 115093, г. Москва, Подольское шоссе, д. 8/5, экологический факультет.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в научной библиотеке ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов» по адресу: 117198, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6 и на сайте dissovet.rudn.ru.

Автореферат разослан « _____ » января 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Е. А. Ванисова

ОБЩАЯ СТРУКТУРА РАБОТЫ

Актуальность и степень разработанности темы. В сложившихся биоценозах (или экосистемах) существуют многообразные взаимосвязи среди организмов (продуцентов, консументов, редуцентов), обеспечивающие нормальное функционирование среды. При таких условиях трупы (или останки) всегда утилизируются до неорганических соединений, тем самым обеспечивается возврат химических элементов в окружающую среду и ограничение развития патогенных организмов. В природе разложение протекает за счет деятельности целого комплекса живых существ: микроорганизмов, плесневых грибов, водорослей, позвоночных-мусорщиков и членистоногих, причем последние являются самыми эффективными утилизаторами тканей. Главная задача деструкторов — вызвать диссоциацию сложных органических компонентов, которая в дальнейшем делает эти вещества самыми активными участниками жизненного процесса.

Имеются сведения по составу насекомых, населяющих небольшие трупы животных, в Ленинградской области (Марченко М.И., 1973–2001) и Карелии (Лябзина С.Н., 2003). Подробно изучены экологические особенности некрофильных двукрылых на Дальнем Востоке (Озеров А.Л., 1987; Артамонов С.Д., 2011), Южном Ямале (Басихин П.В., Петрова А.Д., 1991) и жесткокрылых на Кавказе (Пушкин С.В., 2002 – наст. время).

Особый интерес представляют исследования разложения туш крупных животных (свыше 50 кг), являющегося аналогом процесса гниения человеческих тел. В последнее время работы в этом направлении ведутся как у нас, так и в других странах, в частности Польше (Matuszewski S. et al., 2017) и Канаде (Anderson G.S. et al., 2017). Полученные сведения используются для определения структуры комплекса беспозвоночных животных, участвующих в разложении большой массы органического материала в различных условиях, а также выявления состава некробионтов в отдельных стадиях гниения. Результаты подобных экспериментов позволяют выявить участие некробионтов в разложении трупов для возможного применения в практике судебной медицины.

Эти материалы используются при установлении давности наступления смерти в условиях неочевидности и доказательствах перемещения тел (Megnin P., 1894; Goff M.L., 1993; Amendt J. et al.,

2010; George K., 2013 и др.). Применение энтомологических данных в судебно-медицинской практике рекомендовано и в нашей стране (Марченко М.И., Кононенко В.И., 1991; Богомолов Д.В. и др., 2014).

Существенно дополняют понимание структуры некрофильного комплекса исследования по отдельным представителям: их меж- и внутривидовые взаимоотношения, встречаемость на других эфемерных субстратах, продолжительность развития. Это позволяет оценить не только экологическую характеристику вида в регионе, но и его роль в процессе утилизации мертвого вещества.

Среди огромного числа представителей комплекса, которые в большинстве относятся к почвенным обитателям, имеющим скромную криптическую окраску, большинство жуков рода *Nicrophorus* отличаются ярко-оранжевым насыщенным цветом рисунка надкрылий. Связано это с защитными свойствами и является предупреждающим сигналом для других животных. Как и для многих видов (например, колорадского жука, восковика обыкновенного), элементы рисунка также могут изменяться. При анализе изменчивости рисунка некоторые исследователи (Anderson R. , Peck S.B., 1986; Трофимов И. Е., 2008) используют частоты отдельных вариантов по пятнам, что чаще всего приводит к формированию огромного числа групп с фенотипической изменчивостью. Однако иной подход в данном исследовании позволяет значительно минимизировать количество выявленных групп и отобразить общий фенооблик популяции в регионе.

Основная цель исследования: экологический анализ некрофильного комплекса беспозвоночных животных в различных наземных и водных биогеоценозах европейской части России и применение этих данных в судебно-медицинской практике.

Задачи исследования:

1. Изучение фаунистического состава беспозвоночных некробионтов в наземных и водных средах, установление особенностей их населения.
2. Изучение трофической структуры комплекса некробионтов, анализ их пищевой специализации и взаимоотношений.
3. Исследование особенностей структуры населения трупов животных, относящихся к различным классам.

4. Выявление состава некробионтов при разложении туш крупных животных, установление циклов их развития и соответствия видового состава степени разложения тканей.

5. Установление комплекса некрофильных насекомых в населенных пунктах и условия его формирования.

6. Выявление экологических особенностей основных представителей некрофильной фауны.

7. Разработка практических рекомендаций по сбору некробионтов для экспертной оценки при решении прикладных задач в судебно-медицинской экспертизе.

Научная новизна. Впервые рассмотрены особенности фауны некрофильных беспозвоночных европейской части России и проведено детальное изучение комплекса некрофильных членистоногих населяющих трупы крупных млекопитающих (до 100 кг). Выявлен видовой состав членистоногих в наиболее характерных биоценозах для средней тайги и в условиях антропогенной нагрузки. Установлены этапы разложения и состав некробионтов, соответствующий каждому периоду. Приводятся данные по сукцессии видов в лесных и открытых биоценозах.

Предложены новые подходы для изучения фауны трупов крупных животных и выявления видового и количественного состава двукрылых, связанных с эфемерными субстратами. Разработана энтомологическая укладка, позволяющая врачам-экспертам проводить достаточно полный сбор материала на месте происшествия для транспортировки живых и фиксированных образцов на экспертизу.

Рассмотрен состав беспозвоночных, участвующих в разложении трупов в литорали водных биоценозов. Изучен процесс утилизации вещества и особенности состава в трех типах водоемов, различных по трофности. Прослежено разложение туш животных, рассмотрена роль некробионтов в процессе гетеротрофной сукцессии, выявлены основные закономерности изменения их состава.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты исследования могут использоваться для определения количественного состава и экологической структуры детритно-пищевого уровня природных комплексов изучаемого региона и осуществления экологического мониторинга с целью сохранения биоразнообразия северных экосистем. Полученные данные позволяют оценить роль беспозвоночных в процессе разложения трупов и происходящие изменения в условиях высокой антропогенной нагрузки.

Сведения по видовому составу некробионтов, их последовательной смене во время разложения и фаунистическим особенностям региона могут быть использованы в практике судебно-медицинской энтомологии. В частности, на основе этих сведений назначен ряд судебно-энтомологических экспертиз для установления давности наступления смерти в условиях неочевидности, а также факта перемещения трупа. Все проведенные исследования были регламентированы в правовом отношении и соответствовали принятым нормам для решения конкретных вопросов, возникших при расследовании. Выполненные экспертизы приняты и оценены следствием и судом, как следует из документированных материалов Приложения, в качестве допустимых доказательств, имеющих существенное, а иногда и главное значение в уголовных делах.

Предложенные новые подходы и методы исследований по изучению разложения в водной и наземной средах позволили выявить группы животных, участвующих в утилизации и деструкции органического материала в исследуемых биоценозах. Прослежена сукцессия некробионтного состава до полного разложения в естественной среде в условиях рассмотренного региона.

Разработанная укладка для врачей-экспертов позволяет провести на месте происшествия достаточно полный сбор материала, обеспечивая его сохранность при транспортировке, для дальнейшей идентификации специалистом в лабораторных условиях.

Полученные данные могут быть также использованы в учебном процессе (биологические и медицинские направления подготовки) и включены в разделы курсов по зоологии, энтомологии, судебной медицине. Изучение гетеротрофной сукцессии на примере разложения небольших трупов животных может быть внедрено в курс летних полевых учебных практик по специальности «биология» и «экология и природопользование».

Методология и методы исследования. Исследования проводили более чем на 1 300 трупных приманках, принадлежащих восьми классам животных (массой до 100 кг), и некоторых гниющих субстратах (печень, потрошенная курица и пр.). В работе применяли классические и общеизвестные методы по изучению фауны некробионтов (Фасулати К.К., 1971; Цуриков М.И., 2006; Зинченко В.К., 2007; Matuszewski S. et al., 2013 и др.), а также оригинальные устройства.

Разработаны и внедрены в практику два устройства для изучения трупной фауны. Первое позволяет изучить состав насекомых на тушах крупных животных и проследить процесс разложения до конца. Устройство состоит из металлической клетки (для защиты приманки от позвоночных-падальщиков) и двух типов ловушек: пирамидальной (для отлова активно летающих) и почвенной (для герпетобионтных видов). Второе устройство предназначено для изучения двукрылых, заселяющих небольшие эфемерные субстраты (до нескольких килограммов). Оно позволяет полноценно установить видовой и количественный состав двукрылых-некробионтов, повышает достоверность собранного материала. Устройство состоит из двух сосудов и гибкой трубки, соединяющей их. Ловушка с приманкой устанавливается для заселения двукрылыми, а после в лаборатории соединяется с другим сосудом с помощью гибкой трубки. В дальнейшем производится сбор материала. В зависимости от целей и задач эксперимента, можно выставлять приманку, менять месторасположение, сезон или длительность колонизации насекомыми, а также моделировать состояние тканей (например, изучение населения трупа после термической обработки).

Положения, выносимые на защиту.

1. На севере европейской части России процесс утилизации органического вещества животного происхождения в наземных условиях осуществляется за счет особой группы насекомых (преимущественно из отрядов жесткокрылых и двукрылых), формирующей комплекс некробионтов. В него включены облигатные представители, которые в своем развитии связаны только с трупами; факультативные используют трупы как дополнительный источник питания и развития (по количеству видов их большая часть) и случайные посетители. Присутствие некробионтов с разнообразными трофическими взаимосвязями приводит к быстрой и полной утилизации вещества.

2. Во время разложения прослеживаются четыре стадии, которые отличаются не только состоянием трупных тканей, но и видовым составом некробионтов. Скорость разложения трупов в естественных условиях зависит от их местонахождения. В открытых биоценозах, где абиотические факторы (инсоляция, перепады температур) очень динамичны, происходит ускоренное разложение начальных стадий, и наоборот, сглаженность условий в лесах замедляет его протекание.

3. В пресных водоемах отсутствует специализированный комплекс некробионтов и утилизация органического материала происходит при участии беспозвоночных животных с различной трофической специализацией.

4. При рассмотрении видовой структуры сообщества населения трупa, сукцессии некробионтов в наземной и водной средах полученные данные допустимо использовать в практике судебно-медицинских экспертиз для установления постмортального интервала и факта перемещения трупa.

Личный вклад. Работа является результатом исследований за период 2000–2017 гг. Автором разработана стратегия и план исследований. Выполнены полевые работы, определен собранный материал и составлены справочные энтомологические коллекции по некрофильным видам. Проведен анализ и обобщение полученных результатов. Предложены оригинальные методы по изучению состава некрофильных беспозвоночных животных в наземных и водных экосистемах. Впервые на территории Республики Карелия внедрены в практику комплексные энтомологическая и судебно-медицинская экспертизы по установлению давности наступления смерти в условиях неочевидности.

Достоверность полученных результатов. Данные доказаны различными методами вариационной статистики с использованием программ биометрического анализа. Выводы по основным положениям подтверждены результатами статистической обработки. Математический анализ выполняли в средах Microsoft Excel и программе PAST 3.14. Определения членистоногих подтверждены ведущими специалистами: В.Б. Семеновым, ст. науч. сотрудником (Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марцинковского, ПМ ГМУ им. И.М. Сеченова, г. Москва), А.Ю. Солодовниковым, канд. биол. наук (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург, University of Copenhagen Natural History Museum of Denmark, Germany) и А.В. Дерунковым, канд. биол. наук (НАН Республики Беларусь, г. Минск) — представители сем. Staphylinidae; В. К. Зинченко, канд. биол. наук (Институт Систематики и Экологии животных СО РАН, г. Новосибирск) — сем. Histeridae и Leiodidae; А.А. Полиловым, д-ром биол. наук, профессором (МГУ, г. Москва) — сем. Ptiliidae; А.Э. Хумалой, канд. биол. наук (КарНЦ РАН, г. Петрозаводск) — сем. Braconidae; С.Д. Узенбаевым, канд. биол. наук, доцентом (ПетрГУ,

г. Петрозаводск) — отр. *Aganea* и сем. *Formicidae*, сем. *Carabidae*; В.Д. Ивановым, канд. биол. наук, доцентом (СПбГУ, г. Санкт-Петербург) — отр. *Trichoptera*; Н.М. Калинкиной, д-ром биол. наук, профессором (Институт водных проблем севера КарНЦ РАН, г. Петрозаводск) — кл. *Crustacea*; А.Л. Озеровым, канд. биол. наук (МГУ, г. Москва) — сем. *Sepsidae* и *Piophilidae*; А.В. Полевым, канд. биол. наук (КарНЦ РАН, г. Петрозаводск) — некоторые семейства двукрылых; Т.Н. Поляковой, ст. науч. сотрудником (Институт водных проблем севера КарНЦ РАН, г. Петрозаводск) — сем. *Chironomidae*; Б.К. Котти, д-ром биол. наук, профессором (Северо-Кавказский федеральный университет, г. Ставрополь) — клещи сем. *Parasitidae*.

Апробация работы. Результаты работы представлены на конференциях и симпозиумах по биологическим и судебно-медицинским направлениям: X Международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов» (Минск, 2009); II и VI Полевых школах по почвенной зоологии и экологии (Пенза, 2011; Новосибирск, 2015), XIII Конгрессе МАМ (Международная ассоциация морфологов) (Петрозаводск, 2016); конференции «История Российского центра судебно-медицинской экспертизы в лицах и фактах, к 85-летию со дня образования» (г. Москва, 2016); XII–XV Съездах РЭО (г. Санкт-Петербург, 2002 и 2012; г. Краснодар, 2007 г; г. Новосибирск, 2017), XVIII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (г. Москва, 2018) и др., тематических семинарах кафедры зоологии и экологии ПетрГУ.

Публикации. Материалы исследований отражены более чем в 60 печатных работах, из них 24 рекомендованы ВАК РФ. Зарегистрировано три патента полезной модели.

Структура диссертации. Работа состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Диссертация изложена на 404 страницах (основной текст 355 страниц, приложение 47). По тексту работа содержит 58 рисунков и 42 таблицы. Список цитируемой литературы включает 630 источников, из них 305 на иностранных языках. В приложении представлены документы, таблицы, рисунки, аннотированный список видов некрофильных насекомых.

Глава 1. Комплекс некрофильных беспозвоночных животных в наземных и водных биоценозах. Поздние трупные явления. Энтомологические данные в судебно-медицинской практике

Основные сведения по видовому составу некробионтов в различных странах представлены в табл. 1. Все проведенные исследования отражают необходимость изучения сообщества, процессов разложения и применение данных в судебно-медицинской практике. Однако, в некоторых случаях, исследователи не указывают точное количество видов, отмеченных на трупах. Например, в работе Пьера Меньина (Megnin P., 1894) хотя и упоминается состав членистоногих, участвующих в разложении, а также их экологические свойства, но не приводится общее число. Также многие авторы, регистрируя на трупе «огромное число посетителей», не всегда конкретно оценивают их связь с субстратом и участие в утилизации.

Наиболее эффективными деструкторами в разложении трупа во всех наземных биоценозах являются насекомые. Они уничтожают основную его массу и осуществляют практически полную переработку. По некрофильным двукрылым на территории России приводятся сведения в диссертационных работах М. И. Марченко (1987) — Ленинградская область, А. Л. Озерова (1988) — Дальний Восток. Имеются сведения по составу отдельных семейств, связанных с трупами, в Мурманской области (Kozlov M., Whitworth T., 2002), Воронеже (Труфанова Е.И., Хицова Л.Н., 2001), Татарстане (Хасанова Р.Д., Шулаев Н.В., 2015). Особенности состава некрофильных видов, входящих в фауну двукрылых, рассмотрены в Предуралье – Оренбургская область (Агеева Т. Ю., 2007; 2009), на северо-востоке России (Пестов С.В., 2009), в Самарской области (Любвина И.В., 2011), Центральной Якутии (Потапова Н. К., Багачанова А.К., 2005) и среди насекомых Южного Ямала (Ольшванг В.Н., 1992). Видовой состав некрофильных жесткокрылых изучается на Алтае (Еремеев Е.А. и др., 2016; Псарёв А.М., 2017), в Ставрополье (Пушкин С.В. 2002 – наст. время), имеются сведения по экологии кожеедов фауны СССР и зоны Палеарктики (Жантиев Р.Д., 1978 – наст. время), стафилинид северо-востока России, в том числе видов, обитающих на эфемерных субстратах (Колесникова А.А., 2002 – наст. время).

Таблица 1 – Сводные данные (основные) по изучению некрофильного комплекса членистоногих в различных странах

Автор	Регион	Тип приманки (группа)	Количество видов некрофильных членистоногих
Зинченко В. К. (2009)	Хабаровск, Россия	Мелкие и средние позвоночные	46
Лябзина С. Н. (2003, 2011)	Карелия, Россия	Мелкие и средние позвоночные	136
Марченко М. И. (1987)	Ленинградская обл., Россия	Кролик, собака	Нет общего вывода
Озеров А. Л. (1987)	Дальний Восток, Россия	Мелкие позвоночные, кошка	Нет общего вывода
Пушкин С. В. (2002, 2015)	Ставропольский край, Россия	Мелкие позвоночные	215
Рубежанский А. Ф. (1962-1978)	Обзор разных типов почв, Россия	Погребенные трупы, человек	Нет общего вывода
Anderson G. S. et al. (1996)	Британская Колумбия, Канада	Свинья	Нет общего вывода
Anderson G. S. et al. (2014–2017)	Море Селиш, пролив Джорджия, Канада	Свинья (погруженная на дно водоема)	Нет общего вывода
Braack L. E. O. (1986)	Африка	Импала	227
Coe M. (1978)	Африка	Слон	Нет общего вывода
Davis J. B., Goff M. L. (2000)	Гавайские острова, США	Свинья (вдоль береговой линии моря)	85
Fenoglio S. et al. (2010)	Италия	Рыба (погруженная в реку)	68
Kočařek, P., (2003)	Чехия	Лабораторная мышь	145
Matuszewski S. et al. (2008–2016)	Польша	Свинья	Нет общего вывода
Megnin P.(1894)	Франция	Человек	Нет общего вывода
Rodriguez W., Bass W. (1983)	Теннесси, США	Человек	Нет общего вывода
Shean B. S. et al. (1993)	Вашингтон, США	Свинья	48

Глава 2. Физико-географическая характеристика районов исследования

Работа проводилась в Северо-Западном округе РФ (67° 56' с. ш., 32° 54' в. д. – 61° 05' с. ш. 33° 01' в. д.): Мурманской области (г. Мончегорск) и районах Республики Карелия: Костомукшском гор. округе (заповеднике «Костомукшский», г. Костомукша); Беломорском (г. Беломорск); Кондопожском (с. Кончезеро, гос. заповедник «Кивач»); Прионежском (г. Петрозаводск, с. Лососинное, с. Шелтозеро); Сортавальском (г. Сортавала); Олонецком (дер. Коткозеро). Состав некробионтов изучался в четырех типах биоценозов: сосняке лишайниковом, сосняке и ельнике кустарничковом, разнотравном лугу. Разложение в воде выполняли в водоемах, разных по трофности: оз. Пертозеро – олиготрофный, оз. Кончезеро – мезотрофный и мелководный бессточный водоем дистрофного типа (Кондопожский р-н).

Глава 3. Методы исследований, сбор некробионтов. Анализ данных. Определение материала

Отлов беспозвоночных осуществляли с трупных приманок животных, принадлежащих к семи классам, и некоторых органических компонентов (печень говяжья, потрошенная курица). Было использовано 1 375 различных субстратов и объектов (табл. 2). В работе анализируется собранный материал, представленный ГБУЗ «Бюро судебно-медицинской экспертизы» РК за период 2014–2016 гг. Всего обследовано 17 трупов людей в стадии ранних и поздних постмортальных изменений.

Приманки небольших и средних размеров выкладывали непосредственно на почву или помещали в почвенную ловушку. При изучении комплекса на трупах крупных животных совместно с коллективом авторов было разработано специальное устройство (патент RU168 060 25.04.2016) (рис. 1). Конструкция включает несколько частей: железную клетку, прутья для ее фиксации, пирамидальную и почвенную ловушки. Пирамидальная ловушка из капрона располагается над клеткой на высоте до 1.5 м, закрепляется с помощью шеста, а снизу остается небольшой зазор для проникновения некробионтов; верхней ее части через округлое отверстие насекомые попадают в ловчий стакан. В качестве фиксирующей жидкости применяли воду. Вдоль ложа трупа (на расстоянии 0.5 м) размещаются почвенные ловушки, заполненные водой или песком.

Таблица 2 – Количество и типы приманок, использованных в работе

Приманки	Масса (кг)	Количество приманок	
Мелкие	Кусочки органических субстратов (треска, потрошенная курица, печень говяжья)	0,05–2,5	100
	Черви дождевые (<i>Lumbricus spp.</i>)	Навеска 0,03–0,05	30
	Моллюски наземные (<i>Helix spp.</i>)	Навеска 0,03–0,05	30
	Насекомые: шмели (<i>Bombus spp.</i>)	Навеска 0,03–0,05	20
	Рыба: плотва (<i>Rutilus rutilus</i>), речной окунь (<i>Perca fluviatilis</i>), лещ (<i>Ambramis brama</i>) мойва (<i>Mal-lotus spp.</i>), налим (<i>Lota lota</i>)	0,03–0,5	140
	Амфибии: лягушки (<i>Rana spp.</i>)	0,05–0,15	80
	Рептилии: уж (<i>Natrix natrix</i>), гадюка обыкновенная (<i>Vipera berus</i>)	0,05–0,15	5
	Птицы: воробьи (<i>Passer spp.</i>), трясогузка (<i>Motacilla spp.</i>), сорока (<i>Pica spp.</i>), ворона (<i>Corvus cornix</i>), чайка (<i>Larus spp.</i>)	0,025–0,75	150
	Млекопитающие: бурозубки (<i>Sorex spp.</i>), полевка <i>Myodes spp.</i> , лабораторная мышь (<i>Mus musculus cf.</i>), крот (<i>Talpa europaea</i>), заяц (<i>Lepus timidus</i>)	0,25–2,0	800
	Средние	Кошка (род <i>Felis</i>), собака (род <i>Canis</i>)	3–25
Крупные	Свинья домашняя (<i>Sus scrofa f. domestica</i>)	65–100	5
Всего			1 375

При изучении видового и количественного состава двукрылых, развивающихся на небольших эфемерных субстратах, было применено оригинальное устройство (патент N RU176 474 15.02.2017), состоящее из двух сосудов, соединенных с помощью гибкой трубки (рис. 2).

Использование этой конструкции позволило стандартизировать эксперименты и проводить их в шести пунктах одновременно (Мончегорск, Беломорск, Костомукша, Сортавала, Петрозаводск, Шелтозеро). Для заселения двукрылыми приманка выставлялась на семь дней с 10-го числа каждого месяца в весенне-осенний период (май – октябрь). В дальнейшем сосуд транспортировался в лабораторию для выведения двукрылых и установления количественного и качественного состава. В качестве приманки использовали потрошеную тушку домашней курицы (массой 1.5-2.0 кг).

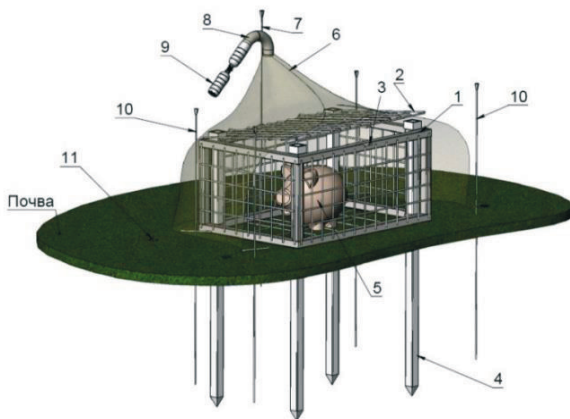


Рисунок 1 – Схема устройства для изучения населения на трупах крупных животных (вид спереди). Обозначения: 1 – металлическая клетка, 2 – крышка, 3 – ушки для замка, 4 – прутья для фиксации клетки, 5 – приманка, 6 – пирамидальная ловушка из капрона, 7 – шест для крепления пирамидальной ловушки, 8 – ловчий стакан, 9 – емкость с фиксатором, 10 – колышки для натягивания пирамидальной ловушки, 11 – почвенные банки-ловушки

Изменчивость рисунка надкрылий изучали у могильщика-исследователя (*Nicrophorus investigator*). Пойманных жуков фотографировали, располагая на миллиметровой бумаге, ставили индивидуальную метку и отпускали обратно на приманку, тем самым сохраняя особей в биоценозе и не учитывая повторно встреченных. Фотографировали с помощью фотокамеры Canon EOS 600D (объектив EFS 18-135 мм) с применением режима макросъемки. Снимки внедряли в программу Quantum GIS 2.2.0-Valmiera.

Путем ректификации по условно контрольным точкам растровые снимки (фотографии жуков) привязывали к единому контуру надкрылий. Метод ректификации (геометрической коррекции) позволяет исправлять пространственные искажения на снимках, при этом информация о расположении пикселей образцового изображения используется для изменения позиций пикселей других снимков (Коросов А.В., Зорина А.А., 2017). С помощью программы рассчитывалась площадь темного пигмента от общей площади надкрылья, далее определяли его долю (%). Сравнение рисунка проводили у жуков, собранных в г. Петрозаводске и Кондопожском р-не.

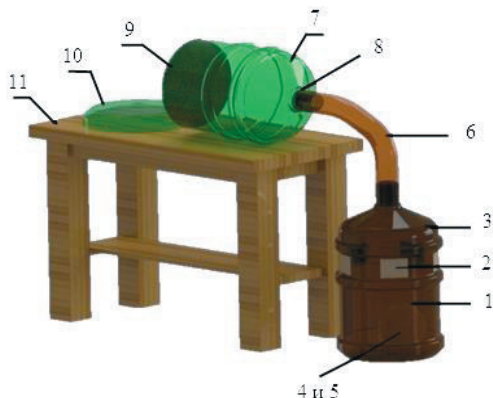


Рисунок 2 – Устройство для изучения видового и количественного состава двукрылых на эфемерных субстратах. Обозначения: 1 – ловушка для размещения приманки; 2 – вентиляционные отверстия ловушки с сеткой; 3 – крышка ловушки; 4 – подстилка; 5 – приманка; 6 – трубка; 7 – ловчий сосуд; 8 – отверстия для трубки в ловушке и в ловчем сосуде; 9 – вентиляционное отверстие ловчего сосуда с сеткой; 10 – дно ловчего сосуда; 11 – подставка для ловчего сосуда

Некрофильных беспозвоночных **в водной среде** исследовали по оригинальной методике. Труп животного (до 1 кг) помещали в пластмассовый сосуд, в котором предварительно было сделано несколько боковых отверстий разного диаметра (рис. 3). Эти поры необходимы для проникновения внутрь животных, привлеченных гниющей органикой. Состав населения изучали в прибрежной литорали озер на расстоянии >1 м от береговой линии. Устройства погружали в воду на глубину 20–30 см и для разграничения взаимного влияния их располагали на расстоянии более 4 м друг от друга. Некробионтов собирали непосредственно с трупа и под ним с помощью пинцета, сачка, промывного мешка из мелкой капроновой сетки с ячейей 0.5–0.7 мм.

Определение материала. Для определения видовой принадлежности у собранных экземпляров выполняли генитальные препараты и при необходимости их монтировали. Весь материал хранится в коллекции Петрозаводского государственного университета.

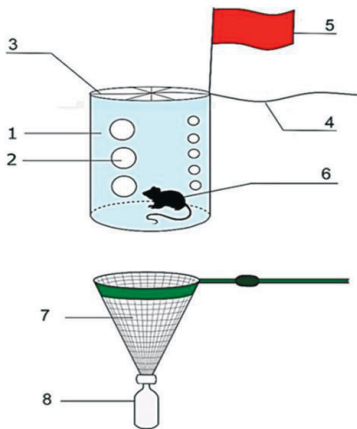


Рисунок 3 – Устройство для изучения некробионтов в воде. Обозначения: 1 – сосуд; 2 – отверстия разного диаметра; 3 – крышка с отверстиями; 4 – бечевка для фиксации сосуда в воде; 5 – флажок; 6 – приманка; 7 – сачок с мелкоячейистой сеткой; 8 – сосуд для сбора животных

Анализ данных. В основу проведенных исследований разнообразия некрофильных животных, распространения, экологических особенностей были положены сравнительно-аналитические методы. При построении графиков извлекали корень квадратный абсолютной величины. Статистическую оценку полученных значений проводили с помощью методов описательной статистики в среде Microsoft Excel и программе PAST 3.14 (Hammer Ø. et al., 2001). Исследовали видовой состав, относительную численность особей и видовое разнообразие каждой биотопической группировки, оценивали степень их общности (α -разнообразие) с использованием индексов Шеннона – Уивера, Симпсона, Пиелу и Бергера – Паркера. Списки видов некрофильных беспозвоночных разделяли с помощью кластерного анализа, описывая признаки по количеству. Кластеризацию группировок проводили методом среднего присоединения по мере сходства Уорда.

Выявление направлений изменчивости населения на трупах животных, проводили **методом главных компонент**. Для выделения состава группировок некрофильных двукрылых по отношению к основным абиотическим факторам использовали канонический **анализ соответствий**. Для изучения изменения состава некробионтов в процессе разложения и выделения основных этапов хода сукцессии применяли **анализ соответствий с удаленным трендом**.

Глава 4. Видовой состав некрофильных беспозвоночных животных Северо-Запада европейской части России

В наземных биоценозах. Видовой состав членистоногих-некробионтов в наземных биогеоценозах включает 170 видов из 85 родов, относящихся к 33 семействам, 8 отрядам и 2 классам. Из жесткокрылых преобладают семейства Staphylinidae, Silphidae, Hydrophilidae и Histeridae; из двукрылых — Fanniidae, Calliphoridae и Sarcophagidae.

В пресных водоемах. Видовой состав беспозвоночных-некробионтов в водных экосистемах включает 47 видов, относящихся к 37 родам, 14 отрядам, 6 классам и 4 типам. В составе сообщества в видовом отношении преобладают брюхоногие моллюски (Gastropoda) и отряды насекомых (Coleoptera, Trichoptera).

Глава 5. Видовое разнообразие и биотопическое распределение некрофильных насекомых в наземных биоценозах Карелии.

Видовое разнообразие некрофильных насекомых

Исследования по видовому и количественному составу членистоногих-некробионтов проводили в трех районах Республики Карелии: на севере — Костомукшском, средней части — Кондопожском и юге — Прионежском. Среди жесткокрылых основу комплекса составляет семейство коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) — 77 видов из 24 родов. В наибольшем числе представлены рода *Atheta* (23 вида), *Philonthus* (14) и *Tachinus* (6). К видам с высокой численностью в сборах относятся *Atheta crassicornis*, *A. gagatina*, *A. strandiella* и *A. subtilis*, которые обычны на трупах как в южных, так и северных районах республики. Богатый видовой состав коротконадкрылых жуков в комплексе представлен благодаря многообразию их трофических связей (зоо-, некро-, мицето-, сапрофаги; кроме того, во многих случаях встречается и смешанный тип). Двукрылых зарегистрировано 37 видов из 12 семейств. Большая часть представителей принадлежит к семействам Calliphoridae (7 видов), Fanniidae (7), Sarcophagidae (7) и Muscidae (5). Эти семейства составляют основу некрофильного комплекса и в других регионах (например, на Дальнем Востоке и Южном Ямале). Основная роль в деструкции органического вещества принадлежит личинкам *Calliphora vicina*, *Protophormia terraenovae*, *Lucilia caesar*, *Hydrotaea dentipes*, *Muscina levida* *Parapiophila vulgaris* и *Stearibia nigriceps*.

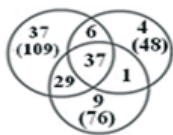
По видовому и количественному составу исследуемые три района имеют как общие черты сходства, так и отличия (табл. 3). Индексы, характеризующие α -разнообразие отличаются. Например, доминирования Бергера – Паркера в коллекционном сборе имеет наибольшее значение в северном районе (Костомукшский гор. округ), что подтверждает скудность видового состава и преобладание нескольких видов. На юге республики (Прионежский р-н), где выявлено большее число видов, индексы Шеннона – Уивера и Пиелу отличаются высокими показателями.

Таблица 3 – Количественные данные видового богатства некрофильного комплекса в исследуемых районах

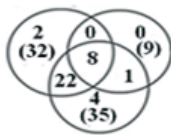
Индексы	Кондопожский	Прионежский	Костомукшский гор. округ
Разнообразия Шеннона – Уивера, H'	3.6	3.5	2.5
Разнообразия Пиелу, E	0.72	0.75	0.63
Доминирования Бергера – Паркера, d	0.24	0.16	0.27
Количество видов, S	141	112	57

Общее количество между списками некрофильных жесткокрылых и двукрылых из трех районов исследования составляет 47 видов (28 %) (рис. 4).

Кондопожский р-н Костомукшский гор. округ Кондопожский р-н Костомукшский гор. округ



Прионежский р-н
жесткокрылые



Прионежский р-н
двукрылые

Рисунок 4 – Сходство некрофильных насекомых в исследуемых районах по числу общих видов (в скобках указано количество видов)

Среди жесткокрылых общих отмечено 37 видов и больше всего представителей из семейства стафилинид. Среди двукрылых выявлено совпадающих восемь видов (*Cynomya mortuorum*, *Calliphora vomitoria*, *C. vicina*, *P. terraenovae*, *Lucilia illustris*, *L. caesar*, *Sarcophaga similis*, *Fannia sp.*), их широкое распространение

ние связано с возможностью развития во многих гниющих субстратах.

Наибольшее сходство отмечено между Кондопожским и Прионежским районами, где общее число среди жесткокрылых составляет 66 видов, а двукрылых – 30 (рис. 4). Единство списка происходит благодаря отсутствию барьеров для активного перемещения некробионтов, а также близких типов биоценозов в районах.

Специфика видового состава в Костомукшском гор. округе складывается как результат преобладания бедных по мезофауне почвенных беспозвоночных типов биоценозов (сосняк лишайниковый зеленомошный, ельник черничный сфагновый). Этот район характеризуется относительно невысоким таксономическим разнообразием и по другим группам беспозвоночных животных (Козловская Л.С. и др., 1978; Rybalov L.V., 2003; Камаев И.О., 2012).

Биотопическое распределение некрофильных насекомых

Особенности некробионтного состава, рассмотренные в лесных и открытых биоценозах, выражаются в соотношении таксономических групп и численности видов. По видовому составу и богатству наибольшее число представителей трупной фауны отмечено в сосняке (124 вида) и ельнике (99 видов) кустарничковом. Особые условия в сосняке лишайниковом (обилием лишайников и негустое разнотравье) приводят к качественному и количественному обеднению всего комплекса (53 вида).

Сходные значения индекса α -разнообразия Шеннона – Уивера некрофильного сообщества выявлено между двумя биотопами: ельником и сосняком кустарничковым (3.4 и 3.6 соответственно). Некоторые виды жесткокрылых, например стафилиниды (*Lypoglossa lateralis*, *Philonthus rectangulus*) и падальные жуки (*Sciodrepoides alpestris*), отмечены только в ельнике кустарничковом. Наименее ровная структура населения выявлена для сосняка лишайникового: здесь отмечено доминирование немногих видов на общем фоне бедности населения.

По структуре населения некробионтов исследуемые биотопы ясно распадаются на три обособленных кластера (рис. 5). Наиболее сходные комплексы сформированы между биотопами – сосняк и ельник кустарничковые. Более специализирована группа выявлена в сосняке лишайниковом. Отличия преимущественно выражены по семействам, содержащих наибольшее число видов. Средний уро-

вень сходства структуры населения характерен для разнотравного луга, а самый низкий — для сосняка лишайникового.

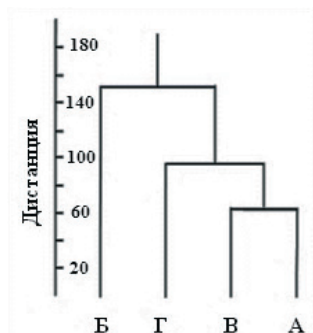


Рисунок 5 – Сходство обилия видов некрофильных насекомых в исследуемых биотопах. В качестве мер отличий между биотопами принята евклидово расстояние, кластеризация проведена по методу Уорда (абсолютные значения численности видов переведены в квадратный корень). Обозначения: А – сосняк кустарничковый; Б – сосняк лишайниковый; В – ельник кустарничковый; Г – луг разнотравный

Глава 6. Комплекс членистоногих-некробионтов в наземных биоценозах. Структура комплекса и трофические связи

Среди посетителей выделяется три группы:

1. **Облигатные некробионты** — специализированная группа животных, развитие которых связано исключительно с трупами. По типу питания представители этой группы могут быть некро-, кератофагами и ксерофильными некрофагами. Состав немногочислен и представлен 17 видами.

2. **Факультативные некробионты** — виды, которые встречаются нерегулярно, и трупы служат для них дополнительным источником питания или развития. Факультативные некробионты могут обитать на других гниющих субстратах, таких как экскременты, навоз, гнезда и норы животных, растительные остатки, кухонные отбросы или грибы. Группа представлена широким спектром трофических взаимосвязей: некро-, зоо-, сапрофаги, паразитоиды, а также виды со смешанным типом питания. Самой многочисленной группой являются сапрофаги (45 видов) и зоофаги (35). Семейство коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) характеризуется многообразием трофических групп, например, в пределах рода *Atheta* встречается несколько типов. У *A. fungi* и *A. paracrassicornis* отмечено сочетание сапро- и зоофагии (Hanski I., Kuusela S., 1977; Kočárek P., 2003; Бельская Е.А., Колесникова А.А., 2011), *Bolitochara pulchra* — некро-и

мицетофагии (Siitonen J., 1993). Спектр паразитирования *Alysiina manducator* довольно широк — это личинки двукрылых и некоторых коротконадкрылых жуков. 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 (Черногуз Д.Г., 1987).

Среди двукрылых по отношению к трупам большинство являются факультативными некрофагами и утилизируют различные гниющие вещества (навоз, экскременты, кухонные отбросы и пр.). Падаль привлекает мух более чем из 15 родов. Для личинок серых мясных мух характерен смешанный тип питания — они сочетают некро- и зоофагию. Некрофагия присуща личинкам первого возраста, лишь потом они становятся зоофагами. При содержании их в лаборатории они нападали на личинок синих мясных мух.

3. **Случайные посетители** (пауки, тараканы, клопы и пр.) на трупах попадают непреднамеренно и в иных местах обитания встречаются чаще.

Разложение трупов животных

Среди сообществ наземных беспозвоночных, населяющих различные местообитания, наиболее специфичны по составу, а также по своим морфо-экологическим адаптациям обитатели эфемерных субстратов. Животные приспособлены к обитанию в кратковременном промежутке существования трупа и многочисленной конкуренции за гниющий компонент.

Наибольшее число некробионтов среди приманок беспозвоночных отмечено на дождевых червях — 33 вида (табл. 4). В большинстве случаев эти приманки посещают сапрофаги. При гниении мясные ткани червей часто покрываются плесенью, что создает благоприятные условия для посетителей *Atheta picipes*, *A. pseudotenera* и *Liogluta microptera*.

Анализ сообщества некрофильных жесткокрылых на трупных приманках, принадлежащих к различным классам животных, и компонентный анализ позволили выявить основные направления изменчивости. Две значимые главные компоненты, отражающие все самые существенные отличия, учитывают 80 % общей дисперсии выборки (табл. 4).

Таблица 4 – Количество некрофильных видов, дисперсия и факторные нагрузки главных компонент распределения трупов животных (при условии одинаковой массы навески 30 г)

Факторные нагрузки (класс, группы животных)	Кол-во видов	ГК-1	ГК-2
Насекомые (шмели)	21	-0.13	-0.14
Кольчатые черви (дождевые черви)	33	-0.15	-0.48
Моллюски (наземные брюхоногие)	28	0.15	-0.33
Рыбы (плотва)	63	0.17	0.01
Амфибии	30	0.16	0.46
Рептилии	19	0.14	0.51
Птицы	61	-0.21	-0.07
Млекопитающие (грызуны)	69	0.19	0.14
Дисперсия		5.2	1.1
Дисперсия, %		65.8	14.5

Ведущая роль в формировании сообщества некрофильных жесткокрылых на различных «типах» приманок принадлежит первой компоненте (более 65 %). Факторные нагрузки примерно одинаковы, что отражает общность населения по структуре доминирования некрофильных видов. Так, на всех приманках наибольшая численность представлена у видов *Sciodrepoides semistriatus*, *Aleochara curtula*, *Atheta aeneipennis*, *A. subtilis*, *Philonthus succicola*, *Tachinus laticollis*. Все эти виды по координатным значениям ГК располагаются в правой части графика. По второй компоненте дисперсия составляет 14.5 %. Наибольшие отличия и разнонаправленность трендов изменчивости отмечены для четырех приманок: червей, моллюсков, амфибий и рептилий. При этом векторы имеют максимальные отрицательные значения и противопоставляются положительным величинам позвоночных. Такая ординация указывает на особый состав населения этих трупов животных. Так, на приманках беспозвоночных присутствуют преимущественно мелкие жуки сапрофильной группы, а отсутствие личинок двукрылых ограничивает заселение зоофагами.

При разложении крупной падали зарегистрировано 100 видов насекомых, относящихся к 25 семействам и шести отрядам. Большая часть в видовом составе – это представители жесткокрылых (64) и двукрылых (28). Среди отмеченных

насекомых на трупах преобладали *Necrobia violacea*, *Sciodrepoides watsoni*, *P. terraenovae* и *Stearibia nigriceps*.

Во время тления меняется состояние тканей, химический состав, что приводит к изменению видового состава в количественном и качественном отношении. Анализ соответствий с удаленным трендом выявил изменения состава насекомых в процессе разложения трупов свиней в двух исследуемых биотопах (рис. 6). Первая ось ординации объясняет большую часть (более 60 %) общей изменчивости и отражает главным образом ход сезонной сукцессии (справа налево). В целом смена состава некробионтов ярче выражена на лугу. Вторая (вертикальная) ось ординации объясняет существенно меньший процент изменчивости (19 %) и в основном отражает различия между биотопами (лес и луг), особенно заметные на ранних стадиях сукцессии.

В ходе разложения прослеживается четыре стадии. На самом **начальном этапе** (спустя сутки после закладки эксперимента) на тушах в обоих биотопах были зарегистрированы отдельные особи *Lucilia caesar* и *L. Illustris*. Самки активно откладывали яйца в слизистые участки лица, что позволяло личинкам быстро перейти на питание мягкими тканями.

Вторая стадия — **активное разложение** — наступает на 3–4-е сутки и длится около одного-двух месяцев. В этот период доминировали представители синих мясных мух из родов *Calliphora*, *Cynomya*, *Lucilia* и *Protophormia*, суммарно составлявшие около четверти всей численности посетителей. Несколько позже попадались серые мясные (*Sarcophagidae*) и настоящие мухи (*Muscidae*). На разных стадиях развития личинки выделяют пищеварительные ферменты, которые разжижают мягкие ткани трупа. Находясь в таком «бульоне», они впитывают его всей поверхностью тела, активно перемещаются, делая в трупе многочисленные отверстия, что нарушает его целостность. В период, когда ткани сильно разжижены, всегда многочисленны муравьевидки (*Sepsidae*) и гнильницы (*Helomyzidae*).

Жесткокрылые появлялись на два-три дня позже, чем двукрылые. Их появление связано как с состоянием трупных тканей, так и присутствием других посетителей, которые являются для них пищей.

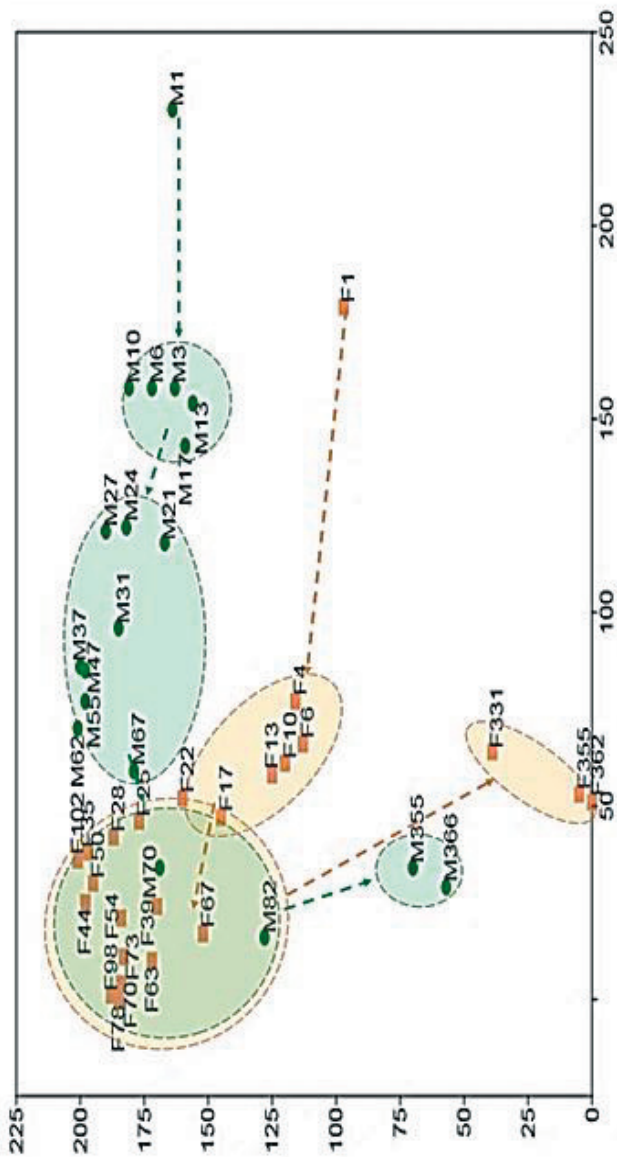


Рисунок 6 – Пространственно-временная изменчивость населения некрофильных насекомых в исследуемых биотопах и основные этапы сукцессии (анализ соответствий с удалением тренда). Первая (горизонтальная) ось ординации описывает изменение состава некробитонтов в процессе разложения и ход сукцессии (справа налево), вторая (вертикальная), ось отражает различия в составе некрофильных сообществ в двух биотопах между биоценозами. Обозначения: F (forest) – лес, M (meadow) – луг; цифры – день разложения; овалами выделены основные стадии

Например, представителей из родов *Oiceoptoma*, *Tachinus*, *Necrodes*, *Geotrupes* привлекали слегка подгнившие мягкие ткани, а из родов *Philonthus* и *Aleochara* отлавливали, когда биомасса личинок двукрылых была наибольшей. Однако некоторые виды жесткокрылых, например, *N. violacea*, *Apocatops nigrita*, *S. watsoni*, *Atheta aeneipennis* и двукрылых *Stearibia nigriceps*, а также муравьи на приманках находились большую часть времени разложения. На этой стадии широко представлены различные трофические группы насекомых: некро-, сапро-, зоофаги и паразитоиды. Такое разнообразие приводит к быстрой утилизации тканей.

В течение второй стадии резко меняется состояние трупа. К концу первой недели развивалась трупная эмфизема, обусловленная формированием гнилостных газов по всему телу, что приводит к набуханию и значительному увеличению объема туловища. При высокой влажности воздуха происходил процесс омыления, и в этой образующейся пене скапливались личинки двукрылых. Несмотря на кажущуюся общую бесформенную личиночную массу, находящуюся на гниющем субстрате, многие виды двукрылых локализовались в определенных местах с учетом своих экологических особенностей: около трупа скапливались личинки мухи новоземельской, личинки младших возрастов люцилий и мухи мертвых группировались вместе, а подросшие особи самостоятельно активно перемещались, углубляясь в почву на несколько сантиметров. Личинки серых мясных мух всегда располагались отдельно от других некробионтов и при малейшей тревоге впадали в танатоз.

Следующая стадия – **позднее разложение** – наблюдалась через один-два месяца: в лесу продолжалась до конца летнего сезона, а на лугу длилась несколько недель. В ходе этого этапа численность и разнообразие некробионтов на лугу постепенно снижается, тогда, как в лесу количественные показатели остаются высокими. Длительность 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. На последних этапах в утилизации участвовало лишь небольшое число видов — это жуки-кератофаги (*Omosita*, *Necrobia*,

Nitidula) и личинки двукрылых (рода *Helomyza*, *Stearibia*). Кроме того, среди всех этапов разложения он самый продолжительный. Например, в экспериментах на лугу в течение двух лет не завершилась полная утилизация останков свиньи.

Проведенные эксперименты в открытых и лесных биотопах позволили отметить общие и специфические закономерности заселения видов. Обнаружение приманок некробионтами и их колонизация в местах исследования отличались: 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. Однако быстрое протекание стадий активного и позднего разложения сокращало время присутствия большинства особей. В лесу, наоборот, умеренные колебания температуры воздуха, повышенная влажность заметно затягивали колонизацию трупов, и гниющая органика достаточно длительный период времени привлекала посетителей. Общая тенденция разложения между биотопами – встречаемость одних и тех же видов жесткокрылых и двукрылых в ложе трупа на следующий год.

Выявлено более 40 видов насекомых, которые проходят на трупе часть жизненного цикла — это жуки-мертвоеды (*Silphidae*), блестянки (*Nitidulidae*), а также большая часть двукрылых. Например, муха новоземельская одна из первых обнаруживает падалю и откладывает яйца в большом количестве, в дальнейшем ее личинки остаются на поверхности трупа, активно питаются и тут же пупарируются. Куколки некоторых жесткокрылых (*Necrodes littoralis*, *Philonthus succicola*, *Creophilus maxillosus*) можно найти в верхнем почвенном слое вблизи трупа, а другие виды (*N. violacea*, *O. colon*) и *O. depressa* перезимовывают на поверхности гниющих останков.

Разложение в **осенне-зимний период** происходит без участия массовых видов некрофильных насекомых. Низкие температуры окружающей среды также не способствовали возникновению внутренних гнилостных процессов. После таяния снега (в начале мая) отмечали, что мягкие ткани туши свиньи полностью утилизировались и на ложе трупа находились лишь останки: кожные покровы, некоторые кости лицевого (нижние челюсти) и осевого скелета (шейные позвонки, ребра). Из некробионтов в почвенном слое регистрировали лишь жуков рода *Atheta*. В последующие месяцы эти останки никто не посещал.

Комплекс некрофильных насекомых в населенных пунктах и условия его формирования

Экологическое своеобразие отдельных городских местообитаний зависит, прежде всего, от естественных остаточных ландшафтов и антропогенных форм их использования. Микроклиматические условия среды в чертах города в сочетании с антропогенной нагрузкой несколько изменяют привычный состав некробионтного комплекса естественных биотопов.

Некрофильные жесткокрылые. В городской среде некрофильных жесткокрылых отмечено 45 видов. При разложении небольших трупов позвоночных животных в черте города основная роль в утилизации принадлежит жесткокрылым. Для некоторых видов антропогенные биоценозы более приемлемы. Например, тонкий неоднородный слой почвы не ограничивает обитание могильщика рыжебулавого (*N. vespillo*): здесь его численность выше, чем в естественных биотопах.

Некрофильные двукрылые. Для изучения видового и количественного состава двукрылых в шести населенных пунктах было применено оригинальное устройство (см. рис. 3). Выявлено 13 видов некрофильных двукрылых (из 4 семейств). Массовых отмечено пять видов – *P. terraenovae*, *C. vicina*, *L. caesar*, *L. silvarum*, *L. illustris*, в меньшем числе встречались виды из родов *Muscina*, *Fannia* и *Sarcophaga*. По результатам канонического анализа соответствий выделено две оси ординации (рис. 7). В сумме они отражают около 80 % различий между пробами (первая ось – 58 %, вторая – 19.6 % общей дисперсии).

Первая ось показывает сезонность и метеоусловия в районе отбора проб (температура, влажность и сила ветра), вторая преимущественно связана с расстоянием до водоема. Пробы из разных населенных пунктов не образуют выраженных групп, а равномерно рассеяны вдоль первой оси. В левой части поля ординации находятся пробы, заселявшиеся при теплой, влажной, безветренной погоде, преимущественно осенью. Они наиболее богаты видами из семейств Sarcophagidae и Calliphoridae.

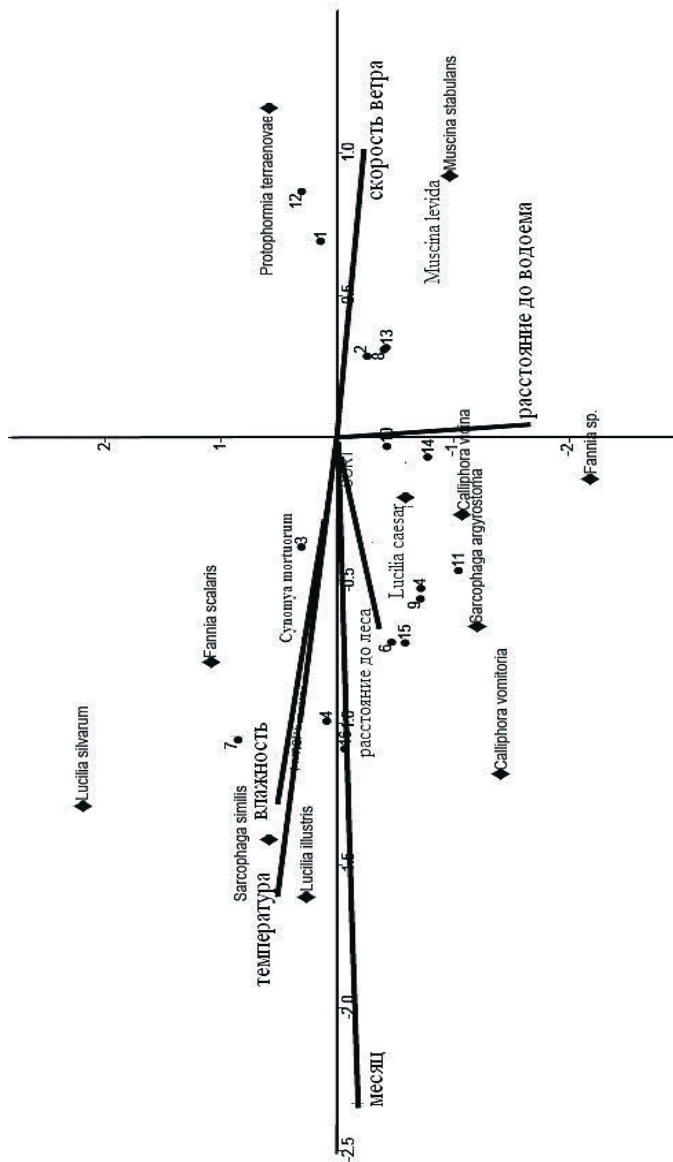


Рисунок 7 – Ординация видов некрофильных двукрылых в зависимости от факторов среды. Черные точки – положение проб, ромбы – положение «условных оптимумов» для каждого вида. Жирные линии - влияние факторов среды (протяженность пропорциональна вкладу фактора)

В правой части – пробы, заселявшиеся насекомыми при холодной, сухой, ветреной погоде, преимущественно весной — в начале лета. В таких условиях преобладают *P. terraenovae* и оба вида рода *Muscina*. Вторая ось менее значима, но коррелирует с расстоянием до водоема. Общая численность выявленных двукрылых обратно коррелирует с логарифмом расстояния до воды ($r = -0.69$; $p < 0.01$) (рис. 8А).

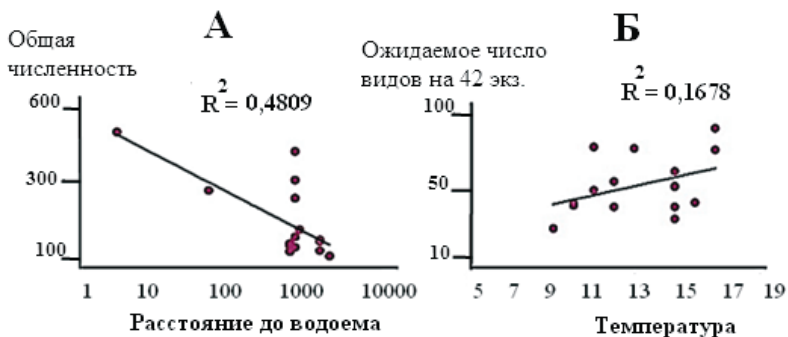


Рисунок 8 – А — зависимость общей численности некрофильных двукрылых от расстояния до ближайшего водоема; Б — зависимость ожидаемого числа видов от температуры воздуха

Общее число учтенных насекомых сильно варьировало от пробы к пробе. Поэтому, чтобы нивелировать влияние объема выборки на видовое богатство, оценивали ожидаемое число видов на 42 особи, $ES(42)$ (где 42 – объем наименьшей выборки). Ни число видов, ни среднее ожидаемое число видов на некоторый стандартный объем выборки N ($ES(N)$), в нашем случае $ES(42)$, ни с одним фактором среды достоверно не коррелируют, хотя последний показатель несколько растет с температурой (рис. 8Б). Какой-либо связи обилия либо видового состава двукрылых с географическим положением точек пробоотбора также не выявлено.

Некоторые аспекты экологии отдельных видов некрофильных насекомых

Жесткокрылые. В результате повторного отлова при индивидуальном мечении особей было установлено, что в популяциях *N. investigator* и *N. vespilloides* часть особей встречалась

на второй год. Вторично отлавливалось около 1 % (например, из 393 особей, помеченных в 2004 г., на следующий год отловлено 5). У жуков на второй год жизни происходили изменения: увеличение массы (на 70–120 мг) и часто отмечали тусклую окраску надкрылий.

Рисунок надкрылий жуков-могильщиков. У могильщика-исследователя (*Nicrophorus investigator*) темный окрас рисунка формируется за счет трех черных горизонтальных перевязей, находящихся параллельно друг другу в верхнем, срединном и нижнем участке надкрылья; они разделены яркими оранжевыми полосами. Перевязи состоят из пятен, сближенных друг с другом.

Фенотипическую изменчивость устанавливали по доли темного участка рисунка от общей площади надкрылья. Сравнение выборок по рассматриваемому признаку из двух районов по теоретическим частотам определило наличие значимых различий между ними (табл. 5).

Таблица 5 – Параметры выборок жуков-могильщиков (*Nicrophorus investigator*) из двух районов исследования

Параметры	г. Петрозаводск	Кондопожский р-н	Обобщение
Объем выборки, n	265	146	411
Мин. значение, x_{min}	46	46	46
Макс. значение, x_{max}	66	61	66
Средняя арифметическая, M	56.3	53.8	55.4
Критерий Пирсона, χ^2	14.8	15.79	11.77
Число степеней свободы, df	18	13	18
Вероятность, p	0.67	0.26	0.86

При рассмотрении фенотипических особенностей рисунка надкрылий у *N. investigator* выявлено два типа — типичный и абerrационный. Типичный рисунок имеет непрерывную изменчивость исследуемого признака, характеризуется долей темных участков 46–66 % (с вероятностью $p=0.99$) от общей площади надкрылья и встречается у основного числа особей ($n = 411$). Наиболее часто темный контур занимает 52–62 % (отмечен у 352 особей) (рис. 9). Абerrационный тип характеризуется небольшой долей темных пя-

тен (42 %) и преобладанием оранжевого цвета. Такой рисунок зарегистрирован единично, а в общей гистограмме распределения доли темных участков он является дискретной величиной. Вероятно, появление этой особи связано с особыми (нестандартными) условиями нахождения в период метаморфоза. Известно, что на формирование полифенизма влияет как гормональная система насекомого, так и внешние факторы (Hartfelder K., Emlen D.J., 2012). Таким образом, в популяции *N. investigator* рисунок надкрылий представлен монотипичным, а крайние его варианты встречаются редко.

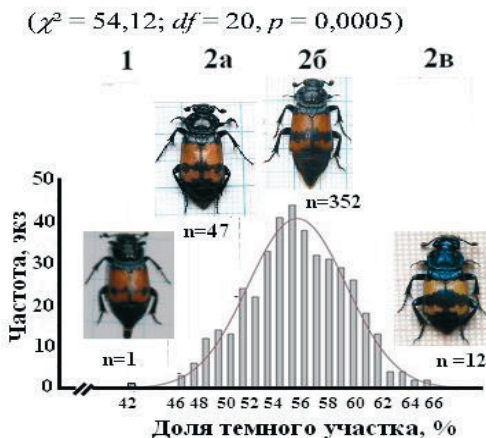


Рисунок 9 – Гистограмма распределения доли меланизированных участков надкрылья *Nicrophorus investigator* (при $n = 412$) с выявленными формами рисунка надкрылий: 1 – абберрационный; 2а-в – вариации типичной формы

Отличия между эмпирическими распределениями определяют диспропорциями крайних их частот, прежде всего встречаемостью жуков с долей темных элементов 49 и 62 %. Баланс в первом случае (49 %) сильно смещен присутствием таких особей в биоценозах Кондопожского р-на, а во втором (62 %) — в парках г. Петрозаводска. Изменчивость изучаемого признака – доля темного участка рисунка — соответствует нормальному распределению (рис. 9). В центральной зоне графика (включающей более 85 % всех вариантов) отличия распределений случайны ($\chi^2 = 11,9; df = 11,$

$p = 0,37$). Диапазон нормальной изменчивости составляют вариации с долей темных участков 45–66 % (с вероятностью 99 %), а дискретная величина 42 % меланизированного участка является аберрационной.

Изменение пигментации относится к пластичным признакам, меняющиеся под влиянием условий окружающей среды, однако эта изменчивость не беспредельна и ограничена нормой реакции (Тимофеев-Ресовский Н.В., 1925; Глотов Н.В., Тараканов В.В., 1985).

Двукрылые. Муха мертвых (*C. mortuorum*) относится к видам, имеющим важное судебно-медицинское значение, и предполагает применение для установления продолжительности постмортального интервала (Судебная медицина..., 2014).

Самым привлекательным субстратом для откладки яиц является рыба: на тушке (массой 30 г) развивалось более 20 личинок. Развитие мухи мертвых от яйца до имаго в летний период (при температуре воздуха 20–21 °С) и в условиях естественного (переменного) освещения происходило за 20–21 день. В лабораторных условиях имаго питались хлебом около двух недель.

Глава 7. Разложение трупов в пресных водоемах.

Видовой состав и структура некробионтного комплекса

В водной среде специализированная группа некробионтов отсутствует, и в процессе разложения участвуют всеядные животные, относящиеся к различным классам. В исследованных трех типах водоемов на трупах животных выявлено 47 видов. По видовому разнообразию (18) и численности доминировали насекомые. Личинки хирономид (*Polypedilum convictum* *Pentapedilum exectum*) встречались на различных трупах позвоночных и поселялись быстро (в первые сутки разложения, при этом на приманках рыб одновременно встречалось >50 особей).

На трупах отмечаются животные с различной трофической специализацией: размельчители (пиявка, личинки и имаго жесткокрылых, питаясь мягкими тканями трупов они наносят сильные механические повреждения); соскребатели (имеют ротовой аппарат, приспособленный к соскабливанию детрита так питаются некоторые виды брюхоногих моллюсков *Planorbarius corneus* и личинки ручейников *Limnophilus marmoratus*); собиратели (например, личинки хирономид *Polypedilum convictum* и остракоды *Cypridopsis sp.*); отцеживание очень мелких пищевых частиц характерно для

фильтраторов – двустворчатых моллюсков (*Pisidium sp.*) и ветвистоусых ракообразных (*Ceriodaphnia reticulata*); обилие некробионтов на приманках привлекает хищников (родов *Acilius*, *Dytiscus* и *Ilybius*), сочетающих некрофагию.

Особенности кожных покровов и масса разлагающегося вещества влияют на обилие видов из различных трофических групп: на приманках беспозвоночных доминируют размельчители, на приманках птиц и млекопитающих — фильтраторы (табл. 6).

В экспериментах не обнаружены виды, которые встречались бы только на одном из предложенных “типов” приманок позвоночных животных, что указывает на отсутствие специализированной группы некробионтов в водной среде, однако наиболее привлекательными были рыбы.

Видовой состав и количество некробионтов зависят от размеров трупa, возрастая с увеличением массы разлагающегося вещества. На приманках беспозвоночных животных (массой < 15 г) отмечено 8 видов, на позвоночных (массой < 3 кг) – 46 видов.

Таблица 6 – Средняя доля (%) некробионтов на приманках

Трофическая группа	Группные приманки				
	Беспозвоночные	Рыбы	Амфибии	Птицы	Млекопитающие
Размельчители	67	18	18	9	15
Фильтраторы	–	35	37	39	41
Соскребатели	29	26	30	35	23
Собиратели	–	14	9	12	9
Хищники	4	7	6	5	12

Сукцессия и скорость утилизации трупов животных

Во время разложения происходило последовательное заселение некробионтами трупов животных. В первые сутки на приманках обнаруживали размельчителей. Эти посетители сильно разрушали покровы, выедая внутренности, и тем самым выступали основными деструкторами мягких тканей. Активное заселение субстрата некробионтами отмечено на 10–15-е сутки разложения, когда трупные ткани становились доступными для многих некробионтов (собирателей, соскребателей). На более поздних стадиях разложения (через месяц) появлялись водоросли и грибы, что привлекало фильтраторов. Они собирались в большом количестве около или

под трупами и, отцеживая очень мелкие детритные частицы, осуществляли окончательную утилизацию. Скорость утилизации трупов различных животных в воде неодинакова: приманки беспозвоночных (черви и моллюски) в летний период утилизируются пиявками в течение часа, мягкие ткани рыб (налим и плотва) массой 30 г разлагались от 2 недель до 1 месяца, а птиц и мышей той же массы — в 2 раза дольше.

Глава 8. Практические рекомендации по экспертной оценке последствий деятельности некробионтов на примере решения прикладных задач судебно-медицинской экспертизы

Особенности состава некробионтов. Важнейшим прикладным аспектом исследования энтомофауны трупа является использование полученных результатов в судебно-медицинской экспертной практике.

На объектах, находящиеся в различных условиях и стадии развития связано девять видов некрофильных двукрылых (табл. 7). Численность видов на трупах неодинакова — в большом количестве встречались типичный эусинантропный вид синяя падальница (*C. vicina*), а также гемисинантропные виды: зеленая падальница (*L. caesar*) и мясная муха новоземельская (*P. terraenovae*).

Компонентный анализ позволил выявить основные направления изменчивости сообщества некрофильных двукрылых при формировании населения трупов. Четыре значимые главные компоненты, отражающие все самые существенные отличия, учитывают 74 % общей дисперсии выборки. Ведущую роль в формировании населения двукрылых играют условия нахождения трупа. Наибольшие значения факторных нагрузок по первой компоненте получили виды, которые находились в помещениях, — это *S. argyrostoma* и *Fannia spp.* Двукрылые, получившие отрицательные величины, более характерны для участков на открытом воздухе. Во второй компоненте отражена общая структура доминирования – многочисленны виды *L. caesar* и *L. silvarum*. Другой вид – синяя падальница – занимает промежуточное положение, одинаково активно заселяя трупы в городских условиях как на открытом воздухе, так и в помещении. Дисперсия третьей и четвертой компоненты близки по значениям. Третья компонента выявляет сезонные особенности населения: здесь плеяду сформировали двукрылые (*L. illustris* и *C. vomitoria*), которые преобладали во второй половине лета.

В четвертой главной компоненте выявилась асимметрия факторных нагрузок. Противопоставление *P. terraenovae* и *Megaselia scalaris* наиболее ярко характеризует различные стадии разложения трупов. Первый вид встречался на трупах с начальными и резко выраженными признаками гниения. Личинки и пупарии *Megaselia scalaris* отмечались на скелетированных трупах с частично сохранными мягкими тканями.

Таблица 7 – Факторные нагрузки главных компонент распределения некрофильных видов двукрылых по трупам

Факторные нагрузки	Количество особей	Главные компоненты (ГК)			
		ГК-1	ГК-2	ГК-3	ГК-4
<i>Calliphora vicina</i>	175	0.392	0.464	-0.080	0.089
<i>C. vomitoria</i>	9	-0.266	0.059	0.730	0.148
<i>Fannia spp.</i>	118	0.943	0.067	0.137	0.063
<i>Lucilia caesar</i>	4	-0.236	0.945	0.060	0.064
<i>L. illustris</i>	65	-0.140	-0.152	0.757	-0.262
<i>L. silvarum</i>	98	-0.207	0.840	-0.108	-0.050
<i>Megaselia scalaris</i>	3	-0.060	-0.174	-0.298	-0.753
<i>Protophormia terraenovae</i>	70	-0.254	-0.353	-0.217	0.698
<i>Sarcophaga argyrostoma</i>	15	0.949	0.048	0.128	0.048
Дисперсия		2.20	2.00	1.30	1.17
Дисперсия, %		24.4	22.3	14.4	12.9

Примечание. Факторные нагрузки представлены произведением собственных векторов и стандартных отклонений соответствующих главных компонент. Жирным шрифтом выделены плеяды признаков, определяющие направления изменчивости в распределении видов по трупам

Среди выявленных некрофильных двукрылых четко прослеживается зависимость видового состава от состояния трупных тканей. Присутствие личинок мясной мухи новоземельской на свежем и гнилостно измененном трупе связано с тем, что они одними из первых находят и сразу колонизируют подобные объекты. Обнаружение *M. scalaris* на стадии скелетирования трупа объясняется тем, что ее личинкам достаточно для питания и развития незначительных по объему обезвоженных остатков мягких тканей. Горбатки (*M. scalaris*) отличаются максимальной устойчивостью к дегидратации заселяемых ею тканей (Riversa D.V. et al., 2013). Это соответствует способности имаго колонизировать труп на поздних стадиях.

Использование энтомологических данных в судебной экспертизе для установления постмортального интервала

В работе приводятся два экспертных случая по установлению давности наступления смерти (ДНС) в условиях неочевидности. Они основаны на сравнении отдельных видов с определенным сроком разложения. Применен анализ ретроспективного определения продолжительности посмортального интервала, который включает установление температурных параметров, регулирующих развитие насекомых (Марченко М.И., 1987).

Экспертный случай 1. Труп гр-на Т. обнаружен в подъезде жилого дома в сентябре 2015 г. На лице присутствовали личинки мясной мухи новоземельской (*P. terraenovae*) белого цвета, длиной 0,3–0,5 см. Личинок собрали через сутки в секционном зале морга и поместили на питательный субстрат для дорастивания в термостате при постоянной температуре (22 °С) и переменном освещении (12:12).

Известно, что у мясной мухи новоземельской тепловая постоянная составляет 251 градус-дней и нижний порог развития 7,8 °С (Марченко М.И., Кононенко В.И., 1991). Эти значения необходимы для определения количества дней нахождения личинок на трупе. Подставив в формулу продолжительности развития насекомого (Марченко М.И., Кононенко В.И., 1991), получаем 2,5 дня. Следовательно, личинки находились на трупе два дня до его обнаружения.

Полученные данные не противоречили материалам предварительной проверки сообщения о преступлении, из которых известно, что последний раз живым гр-на Т. видели за два дня до обнаружения его трупа.

Экспертный случай 2. В марте 2017 г. на открытой местности (окраина г. Петрозаводска) обнаружены костные останки человека. Большинство костей были растащены позвоночными-мусорщиками и находились в радиусе нескольких метров друг от друга. Влажные и тяжелые, они имели оттенок от светло-желтого до коричневатожелтого цвета, на некоторых еще присутствовали фрагменты мягких тканей в состоянии жировоска. В ходе судебно-медицинской экспертизы было сделано предположение, что сроки нахождения трупа на открытой местности составляют 6–24 месяцев с момента обнаружения останков.

На месте происшествия визуально определялось ложе трупа с изменением цвета травяного покрова на участке размером 1,5 x 1,0 м. В грунте на этом участке и на некоторых костях были обнаружены личинки двукрылых *S. nigriceps* и *Fannia vesparia*.

Для установления ДНС принимали во внимание результаты экспериментов по разложению туш свиней в летний и осенний периоды и трупных приманок средней массы. При осмотре места происшествия не были отмечены представители семейства синих мясных мух, которые колонизируют субстрат на ранних стадиях разложения, а лишь найдены двукрылые, заселяющие уже гниющие ткани. Вид *S. nigriceps* колонизирует труп в большом количестве и встречается в течение всего периода разложения. Биология другого выявленного вида – *F. vesparia* — фрагментарна, но, вероятно, его личинки, как и близкородственные виды, присутствуют на стадии позднего разложения. По этим признакам можно предположить, что труп находился во внешней среде в течение нескольких месяцев.

Из справки Карельского ЦГМС о погодных условиях района следовало, что прохладная температура окружающей среды и обильные осадки установились с 16 сентября 2016 г. Это и могло быть причиной, препятствующей заселению некробионтами осенью. Учитывая эти сведения, было сделано предположение, что двукрылые колонизировали субстрат до середины сентября 2016 г.

В ходе эксперимента по разложению на разнотравном лугу выявлено, что основная часть мягких тканей за счет личинок насекомых утилизируется в течение месяца. Из чего сделано предположение, что тело находилось во внешней среде не менее месяца до наступления холодов.

Личинки некрофильных мух *F. vesparia* и *S. nigriceps* из-за невысоких температур окружающей среды не смогли закончить полного цикла развития, и перешли в состояние диапаузы. Найденные преимагинальные стадии относились к раннему возрасту, что говорит об их недлительном периоде нахождения на трупе до наступления неблагоприятных условий. В лаборатории все собранные особи развивались в течение двух-трех недель. Таким образом, применяя энтомологический метод для определения ДНС, установлено, что тело находилось во внешней среде с августа 2016 г.

Заключение о том, что начало гниения трупа относится к августу 2016 г., полностью совпадало с данными следствия. В дальнейшем, учитывая все обстоятельства: предполагаемое время нахождения

ние тела в сочетании с данными судебно-медицинского заключения пола, возраста, роста — личность умершего была установлена.

Однако необходимо учитывать, что установленное время начала развития насекомых на трупе может не совпадать со временем попадания трупа на место его последующего обнаружения и со временем смерти человека.

Рекомендации по сбору основной фауны трупа на месте его обнаружения

По данным О.С. Лавруковой, А.Н. Приходько (2015), ГБУЗ «Бюро судебно-медицинской экспертизы» Республики Карелия ежегодно регистрирует 9 % умерших лиц, смерть которых наступила в условиях неочевидности. Точность установления ДНС, по данным авторов, варьировала от нескольких недель до нескольких месяцев, что затрудняло работу правоохранительных органов по установлению обстоятельств произошедшего. Энтомологический метод позволяет с высокой степенью достоверности установить время пребывания насекомых на трупах, которое может указывать на постмортальный интервал. Успех проводимой энтомологической экспертизы во многом зависит от правильной и целенаправленной работы эксперта на месте обнаружения трупа и оснащения его оборудованием для сбора материала.

М. И. Марченко (1987) предлагает внедрить в практику врачей-экспертов укладку, в которой находятся пробирки, инструменты для сбора насекомых, весом около 3 кг. Д. В. Богомолов с соавторами (2014) для сбора почвенной пробы и энтомологического материала используют «стандартное оборудование».

Разработанная укладка (патент RU 176 657 24.01.2017) включает в себя необходимые инструменты и емкости для сбора материала на месте происшествия основных посетителей и предполагает доставку в лабораторию. Она состоит из: коробки плотного картона с откидной крышкой, сбоку клейкая лента для обеспечения сохранности собранного материала и очевидности вскрытия. В специальных углублениях коробки находятся пять контейнеров: четыре (объемом до 100 мл) с фильтровальной бумагой (или лигнином) на дне для сбора и хранения живого материала (насекомых на различных стадиях развития), пятый содержит этиловый спирт (70–95°) (или его аналог) для фиксации. На внутренней поверхности крышки

коробки находятся инструменты и комплектующие: пакеты для почвенной пробы, кисточка для яиц насекомых, шпатель (или савок) для поиска внедрившихся в почву насекомых, ложка и пинцет для сбора личинок (пупарий), перчатки медицинские смотровые. Инструкция по применению энтомологической укладки располагается на внешней стороне коробки.

Заключение

На севере европейской части России утилизация трупов и их останков осуществляется за счет деятельности членистоногих, насчитывающих 170 видов из 85 родов, относящихся к 8 отрядам. Основу комплекса составляют два отряда — жесткокрылые (123 вида) и двукрылые (37 видов). Среди отмеченных семейств коротконадкрылые жуки (Staphylinidae) представлены наибольшим числом видов (77). Состав некрофильных двукрылых в европейской части России очень близок по составу в других регионах, например, на Дальнем Востоке и Южном Ямале. Основа комплекса представлена видами из семейств Calliphoridae, Sarcophagidae и Muscidae. Таким образом, можно утверждать, что в разных регионах действуют одни и те же регулирующие механизмы, осуществляющие полную деструкцию органического материала.

В естественных биоценозах при продвижении на север наблюдается уменьшение числа видов: на юге Карелии (Прионежский р-н) выявлено 112 видов (76 жесткокрылых и 36 двукрылых), на севере (Костомукшский гор. округ) – 66 видов (57 жесткокрылых и 9 двукрылых). Сходство некрофильного энтомокомплекса между тремя изученными районами (Прионежский, Кондопожский и Костомукшский гор. округ) составляет 28 % (или 47 видов, из них жесткокрылых 39). В лесных и луговых биоценозах различия выражены преимущественно по составу жесткокрылых, которые, кроме трупов, связаны с лесной подстилкой и другими разлагающимися веществами (грибы, норы и пр.).

Среди посетителей выделяют три группы: облигатные некробионты — личинки развиваются исключительно в трупных тканях (выявлено 17 видов жесткокрылых и двукрылых); факультативные – имеют широкий спектр обитания на различных эфемерных субстратах, это самая многочисленная группа по числу видов (более 130); случайные посетители — индифферентная группа животных, попадают непреднамеренно.

Главные условия, которые определяют формирование структуры сообщества, – это масса трупа и его кожные покровы. Чем больше масса, тем больше гниющего органического вещества и тем больше он привлекает некробионтов, и чем дольше кожные покровы сохраняют влагу в трупе, тем дольше он привлекателен. На приманках беспозвоночных (в работе рассматривались насекомые, брюхоногие моллюски, дождевые черви) отмечено 33 вида. На крупной падали (туши свиней) зарегистрировано 100 видов, из них более 40 видов в своем развитии связаны с мертвыми тканями.

Весь процесс разложения делится на четыре стадии, которые отличаются состоянием тканей и доминирующим составом некробионтов. Первая стадия – раннее разложение (продолжительность несколько дней) – характеризуется присутствием мух родов *Lucilia* и *Protophormia*. Гниение тканей в этот период сопровождается без внешних изменений. Во время второго этапа – активное разложение – происходит стремительный рост некробионтов в видовом и количественном составе. Преобладают виды родов *Calliphora*, *Protophormia*, *Muscina*, *Stearibia*, *Necrobia*, *Atheta*, суммарно составлявшие около четверти всей численности посетителей. Жесткокрылые появляются на приманках несколько позже – их привлекают слегка подгнившие ткани или обилие других посетителей, которые являются для них пищей. Разнообразие состава в этот период сопровождается многообразием трофических связей и органическим субстратом, что приводит к быстрой утилизации мягких тканей. Третий этап – позднее разложение – продолжается в течение нескольких недель. Преобладают представители семейств *Fanniidae*, *Helomyzidae*, *Sarcophagidae*. Этап зависит от обилия осадков и их интенсивности, которые приводят к окончательному разрушению связующих элементов трупа. Завершающий этап – распад костной ткани, деструкция останков, волос и других кератинсодержащих компонентов. В этот период присутствует небольшое число кератофагов (представители родов *Omosita*, *Necrobia*, *Nitidula*), которые завершают разложение очень медленно.

Последовательность смены населения определяется биохимическим состоянием тканей, которая, в свою очередь, формируется в результате жизнедеятельности различных групп организмов и воздействия метеорологических факторов.

Разложение при низких температурах (осенне-зимний период) происходит без участия массовых видов некрофильных насекомых, однако за это время осуществляется полная деструкция мягких тканей. В последующие месяцы эти останки малопривлекательны для большинства некробионтов.

Микроклиматические условия в изученных городах европейской части РФ в сочетании с антропогенной нагрузкой несколько изменяют привычный состав некробионтного комплекса. Разнообразие некрофильных жесткокрылых уменьшается, на трупах преобладают сапрофаги. Комплекс некрофильных двукрылых, формирующий в городских экосистемах, не зависит от географического положения, и основными условиями являются сезонные изменения температуры среды и влажность воздуха. Температура выступает как основной фактор, ее повышение увеличивает вероятность колонизации приманок *L. illustris*, *L. silvarum*, *C. vomitoria* и *S. similis*. Уровень влажности определяет возможность для всех двукрылых заселять гниющий субстрат — при низкой влажности самки не откладывают яйца на субстрат.

Изменчивость рисунка надкрылий у могильщика-исследователя (*Nicrophorus investigator*) проявляется в вариации меланизированных сегментов. Распределение вариант, долей (%) темного участка от общей площади надкрылья, подчиняется нормальному закону. Диапазон нормальной изменчивости этих участков (с вероятностью 99 %) ограничен 45–66 %. Дискретная величина 42 % в общем интервале классифицирована как аберрационная.

В водной среде в процесс разложения вовлечены 47 видов беспозвоночных. Видовой состав и количество некробионтов зависят от размеров трупа, возрастая с увеличением массы разлагающегося вещества. Скорость утилизации трупов животных в воде неодинакова: мягкие ткани рыб разлагаются быстрее, чем птиц и млекопитающих.

Важнейшим прикладным аспектом исследования энтомофауны трупа является использование полученных результатов в судебно-медицинской экспертной практике. Совместно с ГБУЗ «Бюро судебно-медицинской экспертизы» РК были проанализированы постмортальные случаи. Одно из важных условий формирования состава некрофильных двукрылых — это состояние трушных тканей: на свежем и гнилостно неизменном трупе отмечаются личинки мясных мух (*Lucilia*, *Protophormia*), на скелетированном — горбатов

(*Megaselia scalaris*); последние отличаются максимальной устойчивостью к дегидратации заселяемых ими тканей. Ведущую роль в формировании населения двукрылых играют условия нахождения трупа. В помещениях трупы колонизировали *Calliphora vicina*, *Sarcophaga argyrostoma*, вне помещения — *Lucilia illustris* и *Protophormia terraenovae*.

Выявленные особенности видового состава, последовательной колонизации, скорости разложения позволили применить данные сведения в нескольких экспертных случаях. При поступлении на экспертизу энтомологического материала расчетная методика позволяет определить возможности развития этих насекомых в конкретных условиях за определенный интервал времени, учитывая параметры их развития и данные метеорологической сводки. Вычисленные параметры доращиваемых в лаборатории личинок и куколок позволяют определить продолжительность нахождения их на трупе и предположить давность наступления смерти.

Выводы

1. Разложение является закономерным биологическим процессом и осуществляется за счет деятельности целой группы животных. На Северо-Западе европейской части России в наземных условиях в него вовлечено 170 видов членистоногих из 85 родов, относящихся к 8 отрядам. Основу энтомокомплекса (90 %) составляют отряды жесткокрылых (Coleoptera) и двукрылых (Diptera). В литоральной зоне пресноводных озер и неглубоких водоемов утилизация осуществляется за счет 47 видов беспозвоночных, относящихся к 14 отрядам и 4 типам. В составе сообщества в видовом отношении преобладают (70 %) легочные моллюски (Pulmonata) и насекомые (Insecta).
2. Фауна трупа по экологическим характеристикам обитателей делится на группы. В наземных биоценозах выделяют три группы некробионтов: облигатные (личинки развиваются исключительно в трупных тканях), факультативные (имеют широкий спектр обитания на различных эфемерных субстратах; эта самая многочисленная группа по числу видов) и случайные посетители (индифферентная группа животных; попадают непреднамеренно); внутри каждой происходит деление по трофическим специализациям. В водных биоценозах специализированных некробионтов не наблюдается, их

- разделение осуществляется по способу питания (размельчители, соскребатели, собиратели, фильтраторы и хищники).
3. В процессе разложения непогребенных трупов прослеживаются четыре этапа, каждый из которых характеризуется особенностями видового состава и состоянием тканей. Первая стадия – раннее разложение (продолжительность несколько дней) — характеризуется присутствием небольшого числа мух родов *Lucilia* и *Protophormia*, слабо выраженными внешними признаками гниения тканей. Во время второго этапа – активное разложение – происходит стремительный рост некробионтов в видовом и количественном составе. Разнообразии состава в этот период сопровождается многообразием трофических связей и гниющим субстратом, что приводит к быстрой утилизации мягких тканей. В этот период проявляются гнилостные процессы: трупная эмфизема, омыление, гнилостные пузыри, изменение цвета кожи. Третий этап – позднее разложение — продолжается в течение нескольких недель. Преобладают представители семейств Fanniidae, Helomyzidae, Sarcophagidae. Этап зависит от обилия осадков и их интенсивности, которые приводят к окончательному разрушению связующих элементов трупа. Завершающий этап — распад костной ткани, деструкция останков, волос и других кератинсодержащих компонентов – протекает очень медленно и осуществляется за счет небольшого числа кератофагов (представители родов *Omosita*, *Necrobia*, *Nitidula*). Продолжительность отдельных этапов может сильно варьировать и зависит от метеорологических факторов и типа биогеоценоза.
 4. Последовательность смены населения в процессе разложения в наземных и водных экосистемах определяется общим состоянием тканей, которая, в свою очередь, формируется в результате жизнедеятельности различных групп организмов и воздействия абиотических факторов.
 5. Условия, которые определяют формирование структуры сообщества, – это масса трупа и его кожные покровы. Чем больше масса, тем больше гниющего органического вещества и тем дольше труп привлекает некробионтов; чем дольше кожные покровы сохраняют влагу в нем – тем дольше он привлекателен. На небольших приманках беспозвоночных (дождевые черви) отмечено 33 вида, на крупной падали (туши свиней) — 100.

6. В процесс разложения вовлечены насекомые, которые участвуют в утилизации и деструкции мертвых тканей, что позволяет рассматривать их как важный аспект в судебно-медицинской практике. Энтомологический материал дает возможность определить давность наступления смерти, учитывая параметры развития насекомых и данные метеорологической сводки, а также определить факт перемещения трупа.
7. На основе проведенных исследований на трупах в стадии ранних и поздних постмортальных изменений выявлены основные факторы, влияющие на состав. Условия нахождения трупа (помещение или естественный биотоп) и гнилостно-измененное состояние тканей являются одним из важных факторов, определяющих состав насекомых на трупах.
8. Изменчивость рисунка надкрылий могильщика-исследователя (*Nicrophorus investigator*) проявляется в вариации меланизированных сегментов. Распределение вариант – долей (%) темного участка от общей площади надкрылья – подчиняется нормальному закону. Диапазон нормальной изменчивости этих участков (с вероятностью 99 %) ограничен 45–66 % и определяет основной тип рисунка. Дискретная величина 42 % в общем интервале классифицирована как аберрационная.
9. Разработанные устройства для проведения исследований на трупах в наземных и водных биоценозах способствуют длительному изучению группы животных, участвующих в деструкции вещества, сукцессии и на протяжении длительного периода проследить процесс разложения. Предложенная укладка для врачей-экспертов позволяет целенаправленно отобрать материал на месте обнаружения трупа, что даст возможность применить энтомологический метод с высокой степенью достоверности в экспертных случаях.

Публикации по теме диссертации

Перечень ВАК Минобрнауки РФ

1. **Лябзина, С.Н.** Видовой состав и структура комплекса членистоногих-некробионтов южной Карелии / С.Н. Лябзина // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2011. – № 4. – С. 10–19.
2. **Лябзина, С.Н.** Участие муравьев (Formicidae, Hymenoptera) в деструкции трупов животных / С.Н. Лябзина // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 383–385.

3. **Лябзина С. Н.** Экология жуков-мертвоедов (Coleoptera, Silphidae) в Карелии / С.Н. Лябзина, Узенбаев С.Д. // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2013. – № 2. – С. 27–33.
4. **Лябзина, С. Н.** Беспозвоночные-некробионты литоральной зоны пресных водоемов / С.Н. Лябзина // Биология внутренних вод. – 2013. – № 2. – С. 51–59. **Lyabzina S.N.** Invertebrate necrobionts in the littoral zone in freshwater lakes of Karelia // Inland Water Biology. – 2013. – Vol 6(2). – P. 131–139.
5. Толстогузова, О.А. Анализ изменчивости рисунка надкрылий *Nicrophorus vespilloides* (Coleoptera, Silphidae) с помощью программы Q-GIS/ О.А. Толстогузова, **С.Н. Лябзина** // Евразийский энтомологический журнал. – 2015. – № 14(5). – С. 500–504.
6. **Лябзина, С.Н.** Метод изучения некрофильных насекомых на трупах крупных животных / С.Н. Лябзина, А.Н. Приходько, О.С. Лаврукова // Принципы экологии. – 2016. – Т. 5. – № 2. – С. 91–99.
7. **Лябзина, С.Н.** Возможности использования энтомологических данных в судебно-медицинской экспертизе / С.Н. Лябзина, А.Н. Приходько // Медицинская экспертиза и право. – 2016. – Т. 4. – С. 38–41.
8. Толстогузова, О.А. Анализ рисунка надкрыльев могильщика чернобулавого *Nicrophorus vespilloides* (Silphidae, Coleoptera) из трех районов Карелии / О.А. Толстогузова, **С.Н. Лябзина** // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 4 (157). – С. 83–88.
9. **Лябзина, С.Н.** Эколого-биологические особенности мухи мертвых (*Synotus mortuorum*) в Карелии и применение этих данных в судебно-медицинской практике / С.Н. Лябзина, А.Н. Приходько, О.С. Лаврукова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2016. – № 6 (159). – С. 82–87.
10. Попов, В.Л. Установление времени заселения трупа некрофильной мухой *Protophormia terraenovae* (Diptera, Calliphoridae) для определения продолжительности постмортального интервала / В.Л. Попов, О.С. Лаврукова, А.Н. Приходько, С.Н. **Лябзина** // Вестник судебной медицины. – 2016. – № 3. – С. 4–8.
11. Приходько, А.Н. Судебно-медицинское значение определение видового состава некрофильных двукрылых / А.Н. Приходько, О.С. Лаврукова, **С.Н. Лябзина**, В.В. Горбач // Судебно-медицинская экспертиза. – 2016. – № 59 (5). – С. 53–56.
12. **Лябзина, С.Н.** Морфологические изменения трупов крупных животных и человека в результате повреждения их некрофильными двукрылыми / С.Н. Лябзина, О.С. Лаврукова, А.Н. Приходько, О.А. Толстогузова // Морфология. – 2016. – Т. 149 (3). – С. 149.
13. Лаврукова, О.С. Особенности разложения трупов, подвергшихся воздействию пламени / О.С. Лаврукова, **С.Н. Лябзина**, А.Н. Приходько, А.Ю. Поляков // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2017. – № 2 (163). – С. 77–82.
14. **Лябзина, С. Н.** Беспозвоночные некрофилы в водной среде и их судебно-медицинское значение / **С.Н. Лябзина**, О.С. Лаврукова, В.Л. Попов, А.Н. Приходько // Медицинская экспертиза и право. – 2017. – Т. 2. – С. 16–20.

15. Лаврукова, О.С. Особенности состава некрофильных двукрылых на урбанизированных территориях южной Карелии / О.С. Лаврукова, **С.Н. Лябзина**, В.В. Горбач, А.Н. Приходько // Принципы экологии. – 2017. – № 2. – С. 28–37.
16. Лаврукова, О.С. Изменение температуры трупа в процессе его разложения (экспериментальное исследование) / О.С. Лаврукова, В.Л. Попов, **С.Н. Лябзина** // Судебно-медицинская экспертиза. – 2017. – Т. 60. – №3. – С. 19–22.
17. Приходько, А.Н. Состав некрофильных двукрылых южной Карелии, отмеченных на трупах людей, и их значение в судебно-медицинской практике / А.Н. Приходько, С.Н. **Лябзина**, О.С. Лаврукова // Вестник судебной медицины. – 2017. – №2. – С. 12–16.
18. Сидорова, Н.А. Специфика путрификации трупа под действием ферментативных систем некробиома / Н.А. Сидорова, В.Л. Попов, О.С. Лаврукова, А.Н. Приходько, **С.Н. Лябзина** // Судебно-медицинская экспертиза. – 2017. – № 5. – С. 18–22.
19. **Лябзина, С.Н.** Рекомендации по сбору основной фауны трупа на месте его обнаружения / С.Н. **Лябзина**, О.С. Лаврукова, А.Н. Приходько // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2017. – № 4 (165). – С. 44–47.
20. **Лябзина, С.Н.** Сообщество некрофильных двукрылых и условия его формирования в населенных пунктах Северо-Запада России / С.Н. **Лябзина**, А.И. Азовский, О.С. Лаврукова // Энтомологическое обозрение. – 2017. – Т. 96. – № 3. – С. 479–489. **Lyabzina S. N.**, Azovsky A. I., Lavrukova O. S. et al. The Structure of Carrion Fly (Diptera) Communities and Conditions of Their Formation in Towns of Northwestern Russia // Entomological Review. – 2017. – Vol. 97. – (6). – P.768–774.
21. Приходько, А.Н. Практика использования данных судебно-энтомологической экспертизы для определения давности наступления смерти при расследовании убийств / А.Н. Приходько, С.Н. **Лябзина**, В.Л. Попов, О.С. Лаврукова // Современные проблемы науки и образования. – 2018. – № 2. – С. 62.
22. Лаврукова, О.С. Разложение трупов крупных животных в условиях естественных биоценозов севера европейской части России / О.С. Лаврукова, А.Н. Приходько, С.Н. **Лябзина** // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2018. – № 8 (177). – С. 83–88.
23. Приходько, А.Н. Использование микробно-энтомологических данных для установления давности наступления смерти / А.Н. Приходько, О.С. Лаврукова, С.Н. **Лябзина**, Н.А. Сидорова, В.Л. Попов // Судебно-медицинская экспертиза. – 2018. – Т. 61(6). – С. 52–56.
24. Лаврукова, О.С. Энтомологические и микробиологические особенности разложения трупов, подвергшихся воздействию пламени / О.С. Лаврукова, С.Н. **Лябзина**, Н.А. Сидорова, А.Н. Приходько // Вестник судебной медицины. – 2018. – № 4. – С. 30–35.

Патенты

25. Патент на полезную модель RU 168 060 25.04.2016 «Устройство для изучения некробионтов на трупах крупных животных».

26. **Патент на полезную модель RU 176 474 22.01.2017** «Устройство для изучения видового и количественного состава двукрылых на эфемерных субстратах».
27. **Патент на полезную модель RU 176 657 24.01.2017** «Укладка для сбора и транспортировки энтомологических образцов с места обнаружения трупа».

Статьи и материалы конференций (основные)

28. **Лябзина, С.Н.** К изучению сообщества некробионтов в средней тайге / С.Н. Лябзина // Биораз. Европ. Севера. – Петрозаводск, 3-7 октября, 2001. – С.100.
29. **Лябзина, С.Н.** К вопросу об утилизации трупов животных в прибрежной зоне озер / С.Н. Лябзина // III (XXVI) Межд. конф. Биолог. рес. Белого моря и внутр. вод. Европ. севера. – Сыктывкар, 2003. – С. 52-53.
30. **Лябзина, С.Н.** Сукцессия животного населения на трупах при их разложении в водной среде / С.Н. Лябзина // Межд. конф. Трофические связи в водных сообществах и экосистемах. Борок, 28—31 октября, 2003. – С. 124.
31. **Лябзина, С.Н.** Насекомые - утилизаторы трупов животных / С.Н. Лябзина // Труды Ставропольского отдел. рус.энтомологического об-ва. – АГРУС, 2008. – Вып 4. – С.219–221.
32. **Лябзина, С.Н.** Некрофильные двукрылые южной Карелии и их участие в утилизации трупов животных / С.Н. Лябзина // Вопросы популяционной экологии животных. Труды Петрозаводского гос. ун-та. Серия Биология. Выпуск 2. – Изд-во ПетрГУ, 2008. – С. 101–109.
33. **Лябзина, С.Н.** К изучению состава насекомых, участвующих в разложении трупов животных в наземных биоценозах Карелии / С.Н. Лябзина // Фундаментальные проблемы энтомологии в XXI веке. С-Пб, 16–20 мая, 2011 г. – СПб: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2011. – С. 94.
34. **Лябзина, С.Н.** Насекомые-некробионты как компонент почвенной фауны и их воздействие на состав и структуру почвы / С.Н. Лябзина // VI съезд Общества почвоведов им. В. В. Докучаева. – КарНЦ, 13–18 августа, 2012. – С. 441.
35. **Лябзина, С.Н.** Некрофильный комплекс насекомых в подзоне средней тайги / С.Н. Лябзина // Прикладная энтомология. –2012. – № 4 (8). – С. 46–52.
36. **Лябзина, С.Н.** Оценка биоразнообразия жесткокрылых-некробионтов в Карелии / С.Н. Лябзина, А.В. Коросов // Принципы экологии. – 2013. – № 4. – С. 28–38.
37. **Приходько, А.Н.** Состав некрофильных двукрылых в европейской части России и их судебно-медицинское значение / А.Н. Приходько, О.С. Лаврукова, **С.Н. Лябзина** // Альманах судебной медицины. – 2015. – № 29. – С. 23–28.
38. **Лябзина, С.Н.,** Коротконадкрылые жуки (Coleoptera, Staphylinidae) органических субстратов заповедника «Кивач» / С.Н. Лябзина, Л.А. Горбунова // Труды Государственного природного заповедника «Кивач». – Петрозаводск, 2016. – Выпуск 7. – С. 72–77.
39. **Лябзина С.Н.,** Попов В.Л., Приходько А.Н., Лаврукова О.С. Некрофильные насекомые участвующие в разложении трупа и их судебно-медицинское значение / С.Н. Лябзина, В.Л. Попов, А.Н. Приходько, О.С. Лаврукова // История Российского центра судебно-медицинской экспертизы в лицах и фактах, к 85-

- летию со дня образования. Труды Всерос. науч.-прак. конф. с межд. участием. – Москва, 24-25 ноября, 2017. – Т. 1. – С. 253–258.
40. Лаврукова, О.С., Применение энтомологических данных в практике судебно-медицинской экспертизы в особых случаях / О.С. Лаврукова, **С.Н. Лябзина**, А.Н. Приходько // XV Съезд Русского Энтомологического Общества 31 июля - 07 августа. – Новосибирск: «Издательство Гарамонд», 2017. С. 285–286.
41. **Лябзина, С.Н.** Основные принципы изучения некрофильных насекомых / С.Н. Лябзина // Проблемы почвенной зоологии. – Москва, 22-26 октября, 2018. – С. 123–124.

Благодарность

Приношу благодарность своему наставнику и учителю зав. кафедрой зоологии и экологии ПетрГУ, чл-корр. РАН, проф., д-ру биол. наук Э.В. Ивантеру. Искренне признательна за внимание к работе и постоянную консультацию проф., д-ру биол. наук А.И. Азовскому (МГУ). Внедрение в практику энтомологического метода для установления давности наступления смерти в судебно-медицинской практике стало возможно благодаря проф., д-ру мед. наук В.Л. Попову (Первый Санкт-Петербургский государственный медицинский университет им. И.П. Павлова) и начальнику ГБУЗ «Бюро судебно-медицинской экспертизы» Республики Карелия А.Н. Приходько. Реализация идей и проектов осуществлялась совместно с коллегой, зав. курсом «Судебная медицина» канд. мед. наук, доцентом О. С. Лавруковой (ПетрГУ). Благодарна за помощь в вариационно-статическом анализе данных проф., д-ру биол. наук А.В. Коросову и д-ру биол. наук В.В. Горбачу (ПетрГУ). Выражаю благодарность за консультации вед. науч. сотруднику ЗИН РАН д-ру биол. наук Е. Б. Виноградовой, поддержку на первых этапах работы вед. науч. сотруднику ЗИН РАН д-ру биол. наук А.Г. Кирейчуку. Признательна за помощь в сборе материала студентам эколого-биологического факультета ПетрГУ, выполнявших научно-исследовательские работы под руководством автора, и врачам-экспертам ГБУЗ «Бюро судебно-медицинской экспертизы» РК. Выражаю признательность администрации Кончезерской биологической станции ПетрГУ, ГПЗ «Костомукшский» и сотрудникам ГПЗ «Кивач» за содействие в выполнении данной работы. Признательна за помощь в оформлении некоторых рисунков А. Маркеанову и Ю. Коросовой. Благодарна за переданный опыт, методическую консультацию и помощь в определении материала ведущим специалистам Российской академии наук и образовательных университетов.

Ecology of Carrion Fauna of North Western European Part of Russia

Svetlana Lyabzina

The aim of this paper is studying carrion fauna in water and terrestrial ecosystems. Studies have been conducted on more than 1,300 cadavers belonging to eight classes of animals (weighing up to 100 kg). The decomposition of the pig corpse is similar to the rotting of the human body. Four stages of decomposition are identified: initial (fresh) stage; active decay stage; tardy decay stage; bone tissue collapse and keratin-containing components. decay stage. The duration of the separate stages can vary greatly depending not only on meteorological factors, but on the type of biogeocenosis as well. According to the ecological characteristics of the inhabitants, in terrestrial biogeocenoses the carrion fauna is divided into three groups: obligate (species larva develop solely in cadaveric tissues), facultative (species larvae have a wide range of habitats on various ephemeral substrates), and adventive (omnivores, an indifferent group of animals). Within each there is a division by trophic specializations. There are no specialized necrobionts in water, Their division is carried out by the way of eating (crushers, scrapers, collectors, filters, and predators).

Экология комплекса некрофильных беспозвоночных Северо-Запада европейской части России

Светлана Лябзина

Целью данной работы является изучение состава некробионтов в водных и наземных экосистемах. Исследования были проведены более чем на 1300 трупах, принадлежащих к восьми классам животных (вес приманок до 100 кг). Разложение трупа свиньи аналогично гниению тела человека. Выделены четыре стадии разложения: начальная (свежая) стадия; стадия активного распада; стадия позднего разложения; разложение костной ткани и кератинсодержащих компонентов. Продолжительность отдельных этапов может сильно варьировать в зависимости не только от метеорологических факторов, но и от типа биогеоценоза. По экологическим характеристикам обитателей в наземных биогеоценозах фауна некробионтов делится на три группы: облигатные (виды личинки развиваются исключительно в трупных тканях), факультативные (виды личинок имеют широкий спектр мест обитания на различных эфемерных субстратах) и случайные (всеядные, безразличная группа животных). Внутри каждого есть разделение по трофическим специализациям. В воде нет специализированных некробионтов, их деление осуществляется по способу питания (размельчители, соскребатели, собиратели, фильтратора и хищники).