

# ОЦЕНКА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ РОЛИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ-НЕКРОФАГОВ В ГОРНЫХ БИОЦЕНОЗАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

## THE FUNCTIONAL ROLE OF NECROPHAGOUS INVERTEBRATES IN MOUNTAIN ECOSYSTEMS OF THE NORTHERN URALS

*А.И. Ермаков*

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург  
ermakov@ipae.uran.ru*

### ВВЕДЕНИЕ

О значении организмов-редуцентов в природных сообществах довольно метко написал в своей монографии Роберт Уиттекер: «по выполняемой ими функции эти организмы являются ферментами сообщества: малая масса редуцентов через ряд реакций трансформирует очень большую массу органического вещества до неорганических остатков» (Уиттекер, 1980). Продолжая это образное высказывание, можно вспомнить о том, что активность «ферментов» во многом зависит от условий среды, где происходит реакция: в некоторых случаях они попросту остаются инактивными или ингибируются.

Вопрос: «Могут ли «нормально» функционировать биологические системы в условиях «ненормальных», далеких от оптимума?» — закономерно возникает у любого исследователя, как только он сталкивается с подобной ситуацией. Актуальность и первоочередность этого вопроса особенно остро проявились в современную эпоху, сопровождаемую стремительным и неизбежным изменением окружающей среды. Настоящая работа лежит в русле таких исследований и связана с изучением функциональной роли беспозвоночных-потребителей мертвой животной органики в условиях влияния «высотного фактора».

Здесь мы вынуждены сделать небольшое пояснение. Высотный фактор взят нами в кавычки неспроста. Во-первых, под этим естественным фактором понимается не один, а целая совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих факторов абиотической и биотической природы. Во-вторых, количественно оценить влияние этого фактора представляется нам мало осуществимым. И, в-третьих, на Урале, где перепады абсолютных высот в центральной горной части не превышают 1000–1500 м, по мнению некоторых исследователей влияния положения над уровнем моря на биоту, такого как, например, в Альпах или на Кавказе, нет.

Однако все же влияние высотного фактора в уральских высокогорьях несомненно есть и объективным доказательством этого служит существование четкого дифференцированных высотных поясов растительно-

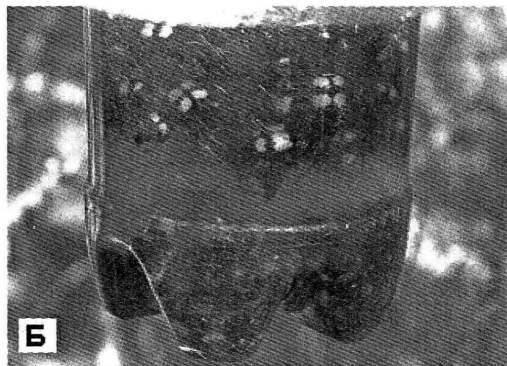
сти, опоясывающих горные массивы от основания до вершины: горно-лесного, подгольцового, горно-тундрового и гольцового. Высота влияет на животное население горных экосистем опосредованно, через биоценотическое окружение и специфический климатический режим, приводя к трансформации его структуры, к морфологическим и экологическим преобразованиям его представителей.

Функциональная роль любого компонента экосистемы складывается из его количественной (обилие) и качественной составляющей (функциональная активность). Цель настоящего исследования: оценить эти два параметра для беспозвоночных-некрофагов и сделать заключение о биоценотической роли этой группы в горных экосистемах Северного Урала.

### РАЙОН И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для данной работы получен в ходе полевых учетов летом 2005 г. на Северном Урале в государственном заповеднике «Денежкин Камень». Исследования проводились на северных отрогах горного массива Денежкин Камень, на высотном трансекте: основания горы — северный склон — платообразная вершинная ложбина Большой Шарпинской Сопки. Перепад абсолютных высот на этой трансекте составляет 700 м (320–530 м над ур. м. — горно-лесной пояс, 630–760 м — подгольцовый, 1020 м — горно-тундровый). В каждом высотном поясе на удалении 300–1000 м друг от друга, в типичных биотопах, были заложены по три учетных площадки. На всех площадках, в линию через 30–40 м были установлены по десять подвесных ловушек: восемь с трупной приманкой, две — «холостые», без приманки. Пустые ловушки в дальнейшем мы использовали как контрольные при разделении пойманных беспозвоночных на некрофильную фауну и случайных посетителей ловушек.

Подвесная ловушка авторской конструкции (рис. 1) представляет собой прозрачную пластиковую емкость с прорезями в боковых стенках, внутри которой подвешивается приманка. В качестве трупной приман-



**Рис. 1.** Подвесная ловушка с приманкой для учета некрофильных беспозвоночных (А — общий вид ловушки; Б — отловленные беспозвоночные в пробоотборнике).

ки мы использовали свежие не вскрытые тушки домашних мышей. Снизу к горловине основной ёмкости прикрепляется меньшая сменная ёмкость — пробоотборник с фиксирующей жидкостью (1%-ный раствор формальдегида). Принцип действия ловушки такой же, как у рыболовной верши: внутрь ловушки попасть проще, чем из нее. Привлечённое насекомое проникает через прорези в ёмкость с приманкой, а затем, пытаясь выбраться наружу, попадает в пробоотборник с фиксатором. Проверку ловушек и изъятие проб осуществляли через 5–6 суток. Всего проведено четыре учетных тура общей продолжительностью 20–23 суток. За этот период приманка проходит через основные этапы трупной сукцессии: заселение некробионтами, биохимические изменения, утрату основной массы, начало процессов мумификации.

Общий объём работ — 1169 ловушко-суток, объём материала — более 30 тыс. различных беспозвоночных. Несмотря на наши старания уберечь ловушки и приманки от позвоночных падальщиков, до последнего учетного тура сохранились лишь 57 ловушек из 72 установленных изначально: 17 в лесном поясе, 18 — в подгольцовом и 22 — в тундровом.

Относительное обилие учетных беспозвоночных приводится в показателях их попадаемости в ловушки, выраженной числом экземпляров на одну ловушку за суточный период (экз./л.-сут.). Функциональную активность некрофагов выражали как скорость потребления (убыль от исходной массы за весь учетный период, в %) трупной приманки. Для этого, собирали остатки приманки, высушивали их при  $t=110\text{ }^{\circ}\text{C}$  в те-

чение 24 ч в сушильном шкафу и по разнице начальной массы приманки (тоже переведенной в значения сухого веса) и массы остатка судили об пищевой активности её потребителей. Безусловно, у такой методики есть целый ряд недостатков и допущений, однако при репрезентативной выборке, мы вправе рассуждать о достоверности результатов.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Разложение трупов небольших животных в природе происходит относительно быстро и закономерно, хотя реализуемых схем этого процесса может быть очень много. Практикуемое нами и практически не встречаемое в природе, подвешенное положение трупной приманки (на высоте 1,5–2 м) вносит в процесс трупной микросукцессии некоторые коррективы. С одной стороны, конструкция ловушки, рассчитанная на защиту приманки от крупных падальщиков (птиц, бурозубок и пр.), ограничивает доступ и некоторым некрофильным беспозвоночным. Главным образом учитываются виды, способные к активному полету (к каким и принадлежит большинство некробионтов), но отмечаются и некоторые «древозазы»: муравьи, пауки и, даже, слизни. С другой стороны, защищенная от почвенной и атмосферной влаги, постоянно проветриваемая приманка быстрее мумифицируется и теряет привлекательность для некрофильной фауны.

С учетом этих поправок, нашими трехнедельными наблюдениями были выделены следующие этапы трупной микросукцессии:

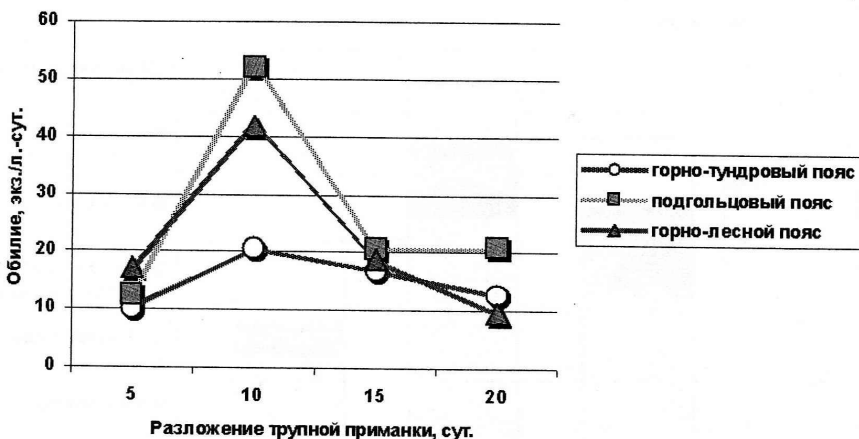


Рис. 2. Изменение общего обилия комплекса некрофильных беспозвоночных в высотном градиенте на разных стадиях трупной микросукцессии (июль 2005 г.; приведены средние значения по всем высотным поясам).

I. Заселение трупной приманки (первые двое суток). Начинается практически сразу после развешивания свежих приманок: на глаза, нос свежей тушки, начинают садиться и откладывать яйца мухи семейств Calliphoridae, Muscidae и др. Возможность дополнительного белкового питания привлекает на свежем трупе такие группы, как булавоусые чешуекрылые, осы (Vespidae), клопы, скорпионовые мухи. Последние две группы сосут лимфу и тканевые жидкости мертвого животного через его покровы. На вторые-третьи сутки на трупе появляются жесткокрылые сем. Silphidae.

II. Этап активного потребления приманки (первая-вторая неделя). Характеризуется тем, что на трупе и, главным образом, внутри его развиваются личинки некробионтных двукрылых и менее многочисленных реже жуков. Значительно возрастает разнообразие некрофильной фауны, появляются жуки сем. Staphylinidae, Leiodidae, Histeridae, хищные беспозвоночные (муравьи, мягкотелки, пауки и хищные, форезирующие на мертвоедах, клещи), паразиты (перепончатокрылые и мухи). К этому этапу приурочен максимум численности учтенных беспозвоночных (рис. 2).

III. Выход личинок двукрылых из трупа для окуливания в почву (вторая-третья недели). К этому времени некрофагами утилизируются практически все мягкие ткани трупа. Численность населения уменьшается, появляются кератофаги (Dermeestidae) и потребители плесневых грибов (сеноеды, жуки Lathridiidae и Strophagidae).

IV. Стадия мумификации (конец третьей недели), когда приманка перестает быть привлекательной и доступной (в силу своей сухости и пищевой непригодности) для большинства групп некробионтов.

Представленная схема достаточно условна, поскольку, вероятно, сильно зависит от климатических условий учетного периода (дождливая погода в первую неделю и сухая теплая погода в оставшийся срок). Более того, такая периодизация справедлива лишь для подвешенных и защищенных приманок. При помещении приманки на почву или в толщу подстилки, её деструкция происходит значительно быстрее. Отчасти это связано с её большей доступностью для деструкторов, отчасти — с более полным протеканием процессов с участием микробиального и грибного звена. Высыхание приманки не всегда является завершающей стадией трупной микросукцессии: в естественных условиях размачивание сухих остатков может способствовать привлечению некрофагов, в том числе, характерных для начальных стадий разложения трупа.

Мы не ставим перед собой задачу в данном очерке привести видовой состав всех отмеченных некрофильных беспозвоночных, этому будет посвящена отдельная работа. Но для более ясной трактовки полученных результатов, в общих чертах охарактеризуем таксономическую структуру некрофильного комплекса беспозвоночных в высотном градиенте (рис. 3).

Во всех высотных поясах население трупа слагают одни и те же таксоны. Ядро комплекса некрофильных беспозвоночных составляют представители двух отрядов насекомых: двукрылые (главным образом некрофильные короткоусые и, отчасти сапромицетофильные виды длинноусых) и жесткокрылые (некрофаги, мицетофаги и зоофаги из десяти семейств). На рисунках 2 и 3 видно, что наибольшая численность некрофильного комплекса наблюдается в подгольцовом по-

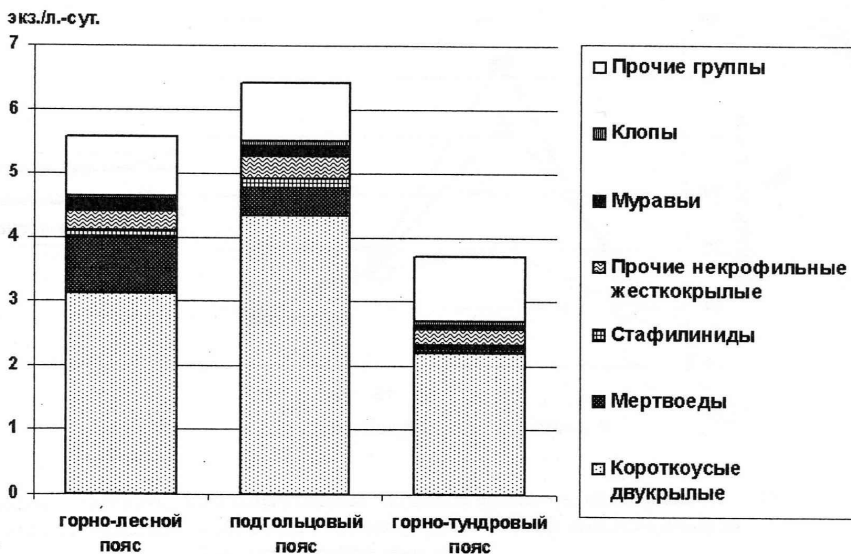


Рис. 3. Структура некрофильного комплекса беспозвоночных в разных высотных поясах горного массива Денежкин Камень (средние данные за 3-недельный учетный период подвесными ловушками с трупной приманкой, июль 2005 г.).

ясе, а наименьшая — в горных тундрах. Большое обилие некрофильных беспозвоночных в подгольцовом березовом криволесье связано с повышенной активностью короткоусых двукрылых, свойственных этому разреженному экотонному биоценозу на границе горной тайги и горной тундры.

Для выявления значимости высотного фактора на фауну некрофильных беспозвоночных проведен дисперсионный анализ. Его результаты (табл. 1) показывают, что положение над уровнем моря достоверно влияет на все основные группы беспозвоночных, но все же более значимым фактором для формирования некрофильного комплекса является стадия трупной сукцессии (состояние трупной приманки). Лишь для жуков-мертвоедов высотный фактор оказывается более значимым, чем состояние приманки. Это объясняется тем, что Silphidae — типично лесная группа, не-

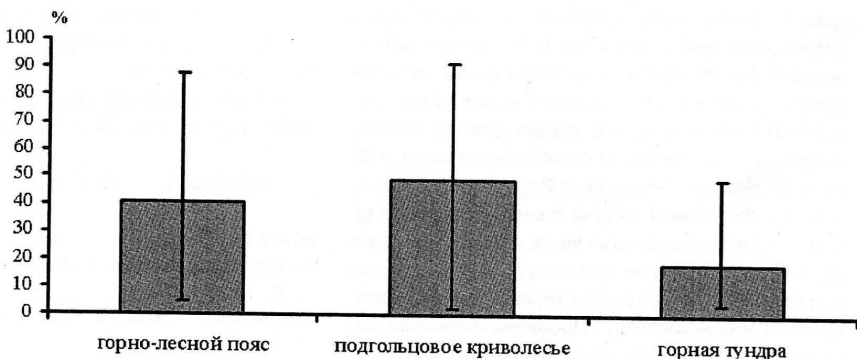
способная развиваться в суровых условиях горных тундр с маломощной почвой, пессимальными гидро-термическими условиями и постоянным дефицитом пищевого ресурса. Представители этого семейства, отмеченные выше верхней границы леса, проникают туда из нижележащих поясов: подгольцового и горно-таежного. Их присутствие в уловах из горных тундр больше свидетельствует об их способности к активному полету нежели, чем их обитанию в этом высотном поясе.

Похожую картину, как в случае с обилием различных групп некрофильного комплекса беспозвоночных в высотном градиенте, мы получили при анализе их функциональной активности (рис. 4).

Скорость деструкции трупной приманки беспозвоночными для утилитарных и репродуктивных целей достоверно отличалась на площадках, расположенных

Таблица 1  
Влияние высотного фактора и состояния трупной приманки на основные компоненты некрофильного комплекса беспозвоночных (данные 2005 г.; ANOVA:  $F(2, 276)$ ,  $p << 0,0001$ )

Группа	Факторы и их взаимодействие		
	высотный пояс	стадия разложения трупной приманки	высота + стадия
Короткоусые двукрылые	9,66	66,17	4,46
Жуки-мертвоеды	91,83	40,51	8,64
Жуки-стафилиниды	40,27	28,25	7,99
Жуки-лейоидиды	26,58	14,06	9,83
Общая численность	17,51	51,96	5,81



**Рис. 4.** Скорость деструкции трупов мышей за 3-недельный срок в подвесных ловушках (% от исходной массы приманки) в высотном градиенте (горный массив Денежкин Камень, июль 2005 г.; планками показаны минимальные и максимальные отмеченные значения).

ниже (горно-лесной и подгольцовый пояса) и выше (горно-тундровый пояс) верхней границы леса. В тундровых биоценозах деструкция мертвой зоогенной органики происходит в два-три раза медленнее, и эти различия подтверждаются статистически (ANOVA:  $F(2;56)=5.06, p=0,0095$ ). Скорость деструкции трупной приманки, вычисленная нами на всех учетных площадках (табл. 2) варьирует в достаточно широких пределах: от 18 до 64% или от 1 до 10 мг в пересчете на сухой вес. Причем, эта величина показательна лишь в плане сравнения различных высотных поясов в конкретной смоделированной ситуации. Напомним, что планирование наших учетов изначально подразумевало безвозвратное изъятие значительной части утилизаторов приманки, а это, несомненно, занижает полученный результат.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На трупах мелких позвоночных в условиях горных биоценозов массива Денежкин Камень формируется

характерный некрофильный комплекс беспозвоночных со сравнительно схожей структурой в различных высотных поясах. Скорость потребления трупной приманки некробионтными беспозвоночными, трактуемая нами как их функциональная активность, складывается из двух посылок: способности и возможности беспозвоночных использовать эту приманку. Первая связана со структурой некробионтного комплекса — количественным соотношением различных групп, вторая — с доступностью и физико-химическими характеристиками пищевого субстрата для утилитарных и репродуктивных целей. Наиболее благоприятно эти условия складываются в подгольцовом поясе: доминирование мух (как наиболее эффективных деструкторов), сглаженные климатические условия (отсутствие ветра и резких суточных перепадов температуры) способствуют более полной утилизации трупной приманки.

Однако, размах скорости деструкции приманки в пределах даже одного высотного пояса достигает больших значений: от 5 до 90% в подгольцовом криволесье и горной тайге, от 5 до 40% — в горной тундре

**Таблица 2**

Скорость деструкции трупов мелких млекопитающих (по данным 3-недельных учетов в подвесных ловушках, июль 2005 г.) в биоценозах горного массива Денежкин Камень, % от исходной массы в пересчете на сухой вес

Высотный пояс	площадки (абсолютная высота, м)	N	Скорость деструкции (среднее ± ошибка), %
Горно-лесной пояс	Л1 (325 м)	6	37,6±9,1
	Л2 (470 м)	5	49,0±10,7
	Л3 (530 м)	6	36,5±14,0
Подгольцовый пояс	К1 (630 м)	6	42,6±13,2
	К2 (735 м)	6	41,4±12,0
	К3 (760 м)	6	64,0±5,7
Горно-тундровый пояс	Т1 (1022 м)	7	18,1±5,9
	Т2 (1020 м)	8	20,0±2,3
	Т3 (1025 м)	7	19,3±4,6

(рис. 4). Что это: существующая в природе реальность, результат недоработки учетной методики или другой, независимой от нас причины? На сегодняшний день, ответа, на этот вопрос дать мы не можем. В качестве одной из возможных причин существующего явления, можно привести цитату из одного популярного учебника по экологии: «заселение [трупов животных — *A.E.*] в значительной степени зависит от случая; первый, кто доберется до источника, имеет богатый ресурс, но такими удачливыми могут оказаться различные виды и поэтому на разных трупках будут встречаться свои комплексы видов.... Поскольку источники детрита часто оказываются «островами» среди неисполь-

зуемой среды, при их изучении приходится сталкиваться с проблемами, близкими к ... островной биологии» (Бигон и др., 1989).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 04-04-96104-р2004урал).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.*, 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т. 1. 667 с.
- Уиттекер Р.*, 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 327 с.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт экологии горных территорий  
Кабардино-Балкарского научного центра  
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова  
Ботанический институт им. В.Л. Комарова  
Программа Отделения биологических наук РАН  
"Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы  
рационального использования"

*Посвящается 75-летию со дня рождения  
члена-корреспондента РАН А.К. Темботова*

# Горные экосистемы и их компоненты

Труды международной конференции  
13-18 августа 2007 г.

Часть 2

Товарищество научных изданий КМК

Москва • 2007

**Горные экосистемы и их компоненты.** Труды международной конференции. Часть 2. М.: Т-во научных изданий КМК. 2007. 182 с.

В сборнике представлены материалы докладов, заслушанных на международной конференции, которая состоялась 13-18 августа 2007 г. в Институте экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик) при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Представленные работы отражают различные аспекты экологии, морфологии, систематики, эволюции, охраны и рационального использования растений и животных горных территорий.

Для ботаников, зоологов, экологов, специалистов по охране природы.

Ответственные редакторы: д.б.н. В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН)  
д.б.н. Ф.А. Темботова (ИЭГТ КБНЦ РАН)  
к.б.н. К.Г. Михайлов (Зоологический музей МГУ)

Конференция поддержана РФФИ (проект № 07-04-06064)  
и Программой Отделения биологических наук РАН  
"Биологические реурсы России: Фундаментальные основы  
рационального использования"

© Т-во научных изданий КМК, 2007  
© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2007  
© Институт экологии горных территорий  
КБНЦ РАН, 2007