

УДК 591.5: 591.53: 595.7

## ИЗУЧЕНИЕ АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЙ КОПРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ: НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Псарев А.М.

ФГБОУ ВПО «Алтайская государственная академия образования имени В.М. Шукшина»,  
Бииск, e-mail: [apsarev@mail.ru](mailto:apsarev@mail.ru)

Помет животных – это особое местообитание, где формируются небольшие специфические сообщества, для нормального существования которых необходимо развитие адаптаций и коадаптаций, позволяющих снизить конкуренцию и обеспечить выживание видам со сходными экологическими потребностями. Этот процесс идет в двух направлениях: 1) развитие адаптаций к физико-механическим свойствам субстрата: приспособлений для респирации в жидкой среде; приспособлений для передвижения по поверхности субстрата или внутри него; адаптаций, позволяющих избежать налипания частиц помета или прилипания к ним самого насекомого; приспособлений к поиску субстрата; использование неоднородности структуры и температурного режима различных слоев помета, динамики температуры в течение суток; образование агрегаций при понижении температуры; крупные яйца и ускоренные сроки развития преимагинальных стадий в связи с эфемерностью субстрата; 2) выработка приспособлений к различным формам биотических отношений, складывающихся между видами и их группировками: у хищных форм разделение по размерам и местообитанию пищевых объектов; у копрофагов, кроме субстратного распределения, разделение по времени заселения и продолжительности использования пищевого субстрата; в паразитоидном комплексе – использование разными видами для яйцекладки различные фазы развития копрофильных мух; синхронизация жизненного цикла специализированных паразитоидов с циклом хозяев; приспособления, снижающие конкуренцию между Hymenoptera и стафилинидами рода Aleochara; у личинок насекомых-хозяев защитные физиологические реакции против эндопаразитов в виде «меланирования»; образование скоплений при питании, затрудняющих выбор жертвы самке паразитоида, расползание перед окукливанием. В целом можно заключить, что относительно хорошо изученными приспособлениями насекомых к обитанию в помете животных являются морфологические. Отмечено, что многие вопросы, касающиеся структурной и функциональной организации сообществ копрофильных насекомых, остаются еще слабо изученными. Мало сведений о жизненных циклах Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae. Изучение этологии копрофильных насекомых находится в начальной стадии.

**Ключевые слова:** экология насекомых, копрофильные насекомые, адаптации

## STUDY OF ADAPTIVE REACTIONS OF COPROPHILOUS INSECTS: SOME RESULTS AND PERSPECTIVES

Psarev A.M.

Altay State Academy of Education after V.M. Shukshin, Biysk, e-mail: [apsarev@mail.ru](mailto:apsarev@mail.ru)

Dung of the animals is a special habitat where specific communities forms. The main tendencies of evolutionary process in such communities are directed adaptations and coadaptations allowing reduce the competition and provides survival of species that have the same ecological needs. Review considered two main direction of development of such adaptations that forms in the communities of coprophilous insects – 1) adaptation to physico-mechanical properties of substratum: adaptations for respiration in fluid; adaptations for locomotion on the surface of substratum or inside the substratum; adaptations allowing to avoid sticking of bits of dung or sticking to these bits the insects; adaptations for search of substratum; usage of inhomogeneity of structure and temperature regime of different layers of dung, dynamics of temperature during the day; formation of aggregations at low of temperature; big eggs and accelerated terms of development of preimaginal stages in connection with ephemerality of substratum; 2) production of adaptation to different forms of biotic relations between the species and their groups: predatory forms has separation by size and by habitats of food; for coprophilous besides substrate distribution – distribution by time of settlement and distribution by duration of usage of food substratum; in parasitoid complex – different species uses different phases of development of coprophilous flies for oviposition; synchronization of life cycle of specialized parasitoids with cycle of host; adaptations that reduce the competition between Hymenoptera and the genus Aleochara of road beetles; larvae of the host-insects has protective physiological reactions against entozoons – such as «melanization»; formation of congestions when parasitoid's female eats and it makes the choice of the victim more difficult, crawling away before pupation. Concluded that relatively well-studied adaptations of insects for habitation in dung of animals are morphological. There was noted that many questions relating to structural and functional organization of communities of coprophilous insects still remains poorly studied. A little information about life cycles of Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae. Studying of ethology of coprophilous insects is in the early stages.

**Keywords:** ecology of insects, coprophilous insects, adaptations

Отдельные порции экскрементов животных давно рассматриваются как особые, «островные местообитания» (Беклемишев, 1959; Джиллер, 1988), которые населяет обширная группа разнородных организмов, формирующих сообщества, системы, состоящие из большого числа элементов, находя-

щихся в разнообразных взаимоотношениях между собой. В таких сообществах основными тенденциями эволюционного процесса являются направленные адаптации и коадаптации, позволяющие снизить конкуренцию и обеспечить выживание видам, обладающим сходными экологическими по-

требностями. Процесс развития таких приспособлений обычно идет в двух направлениях – адаптации к физико-механическим свойствам среды и выработке приспособлений к различным формам биотических отношений, складывающихся между видами и их группировками. В данном обзоре мы рассмотрим основные адаптации, складывающиеся в одной из основных системобразующих группировок организмов, связанных с отдельными порциями экскрементов домашних животных – в сообществе насекомых. Основой для сообщения послужили многолетние исследования этой уникальной экологической группировки, проводившиеся нами на горных и предгорных пастбищах юга Западной Сибири.

#### **Адаптации к физико-механическим свойствам среды**

*Приспособления для респирации в жидкой среде, позволяющие переносить затопление*

Двукрылые заселяют свежий помет одними из первых, поэтому яйца мух развиваются в довольно жидком субстрате, особенно это касается видов, заселяющих коровий помет, в связи с чем у них развиваются адаптации для респирации яиц в жидкой среде в виде специальных приспособлений для дыхания, позволяющих переносить затопление. У *Muscidae*, *Anthomyiidae*, *Scathophagidae* на поверхности яйца образуется медиальная пластинчатая зона, состоящая из полигональных структур и отверстий, пропускающих воздух во внутренние слои яйца при его погружении в жидкость (Гапонов, 1999; Hinton, 1961, 1981 и др.). У *Sphaeroceridae* и части *Muscidae* при затоплении вся поверхность яйца или большая ее часть покрывается воздухом (Hinton, 1961).

У части видов личинок мух имеются различные выросты, на вершине которых расположены отверстия дыхалец (*Milichiidae*, *Phoridae*, *Sepsidae*). У других (*Sarcophagidae*) дыхание осуществляется по принципу физической жабры, состоящей из тонких щетинок и особых желез, располагающихся на дыхальцевой пластинке. Образующаяся с их помощью воздушная подушка служит источником кислорода, запасы которого восполняются путем диффузии газа из окружающей жидкости (Зимин, 1951; Гиляров, 1970). Личинки жесткокрылых (*Scarabaeidae*, *Staphylinidae*, *Histeridae*, *Hydrophilidae*) появляются в помете, когда субстрат содержит большое количество воздухоносных полостей, степень аэрации его высока и для дыхания не требуется специальных приспособлений.

*Приспособления для передвижения по поверхности субстрата или внутри него и адаптации, позволяющие избежать налипания частиц помета или прилипания к ним самого насекомого*

Как среда обитания помет животных отличается многими показателями от граничащих с ним сред, что вызывает необходимость развития специфических адаптивных качеств у населяющих его организмов, но в то же время помет обладает сходными с почвой физическими характеристиками, что также находит отражение в морфологии, характере передвижения копробионтов в субстрате.

Безногие личинки мух при перемещении в экскрементах, как и в почве, используют «сократительное движение» (Гиляров, 1949), основанное на раздвигании субстрата путем перекачивания полостной жидкости. В продвижении тела помогают расположенные на брюшных сегментах валики, различные кутикулярные выросты и разнонаправленные шипики, выполняющие опорную функцию при движении (Штакельберг, 1956).

Морфологические особенности личинок копробионтных жесткокрылых тесно связаны с типом питания и способом добывания пищи, что в свою очередь определяет характер передвижения и уровень мобильности личинок.

Миграции личинок пластинчатоусых ограничиваются объемом порции помета и связаны, главным образом, с изменениями температуры и влажности, происходящими в течение суток и в ходе трансформации субстрата. Уровень мобильности личинок пластинчатоусых-копрофагов более низкий, чем у почвообитающих личинок, что объясняется отсутствием необходимости в поиске пищи, однако движения, совершаемые личинками, сходны – это вгрызание в субстрат, при котором большое значение имеет прочность головной капсулы, которая сильно склеротизирована и без швов, а также мощные челюсти. Личинки *Scarabaeidae* имеют три пары ног, которые могут быть примерно равной длины (*Aphodius* spp.), либо третья пара короче остальных (*Geotrupes* spp.). Несколько отличаются морфологически от типичных С-образных личинок скарабейд личинки, которые развиваются под пометом в норках (*Geotrupes*, *Onthophagus*, *Euoniticellus*). Их движения минимальны, и поэтому конечности развиты слабее, чем у *Aphodiinae*, а у *Geotrupes* третья пара ног примерно в два раза короче остальных. У *Onthophagus*, *Euoniticellus* передние брюшные тергиты сильно расширены, что невозможно у ли-

чинок, перемещающихся путем прокладывания ходов. Кроме того, для личинок этой группы характерно развитие «анальной площадки», служащей для утрамбовывания стенок в кормовой камере (Медведев, 1952).

Камподиевидные личинки Staphylinidae образуют две отличающиеся габитуально и экологически группы – стафилиноморфные (Staphylininae, Paederinae) и алеохароморфные (Oxytelinae, Tachyporinae, Aleocharinae и др.) (Потоцкая, 1967). Первые – хищные, мобильные, начинающие свое развитие в помете, а заканчивающие, как правило, в подстилке и почве, так как на стадии их третьего возраста личинки большинства видов копрофильных мух – основная пища крупных хищных личинок Staphylinidae – заканчивают развитие и покидают субстрат. В связи с этим, стафилиноморфные личинки несут черты адаптации к передвижению как в помете, так и в подстилке, в верхних слоях почвы. Тело их вытянутое, уплощенное и относительно узкое. Головная капсула и грудные сегменты сильно склеротизированы, что защищает тело от повреждений при передвижении в узких местах. Высокая мобильность обеспечивается длинными бедрами и голенелапками, вооруженными опорными щетинками. Такое строение тела личинки способствует ее передвижению в узких извилистых ходах копробионтов и, совместно с развитыми органами обоняния и осязания, обеспечивает успех в поисках добычи.

Большинство личинок алеохароморфного типа мелкие, ноги их короче, общая склеротизация покровов выражена слабее, чем у стафилиноморфных личинок, так как почти все они, за редким исключением, завершают свое развитие в субстрате, где отсутствуют твердые минеральные частицы, повреждающие тело.

Личинки Histeridae и Hydrophilidae – хищники, внешне напоминают алеохароморфных личинок стафилинид, но с более короткими ногами, с более склеротизированной головой и переднеспинкой. Характер передвижений в субстрате такой же, как у стафилиноморфных личинок Staphylinidae, но личинки Histeridae, а в большей мере Hydrophilidae, значительно уступают в скорости перемещений хищным личинкам стафилинид.

Имаго мух контактируют только с поверхностью помета и большинство из них лишь в начале его существования, когда экскременты еще жидкие. Мелкие виды Sepsidae, Sphaeroceridae, некоторые Anthomyiidae и др. при передвижении используют силу поверхностного натяжения жидкости, их лапки имеют относи-

тельно короткие щетинки. Лапки крупных Sarcophagidae, Scatophagidae, Muscidae, связанных преимущественно с коровьими экскрементами, вооружены длинными гидрофобными опорными щетинками, значительно увеличивающими площадь соприкосновения конечности с поверхностью помета.

Большая часть имаго Coleoptera связана с пометом на всех стадиях жизненного цикла и связи эти хронологически более растянуты, более тесные, чем у других копробионтных насекомых. Вместе с тем, часть их жизни проходит в миграциях в поисках субстрата, и поэтому габитус жесткокрылых отражает черты специализации не только к перемещению внутри помета, но, в не меньшей мере, и к полету, и к передвижению по поверхности и в верхних слоях почвы. Морфология имаго Scarabaeidae, Histeridae, Staphylinidae достаточно полно описана в сводках по этим таксонам жесткокрылых (Яблоков-Хнозорян, 1967; Проценко, 1968; Тихомирова, 1973; Крыжановский, Рейхард, 1976; Blackwelder, 1936 и др.), поэтому в данной работе мы затронем лишь те особенности внешней организации, которые связаны с обитанием в помете.

К видам, связанным главным образом с поверхностью помета, относятся некоторые стафилиниды (*Emus hirtus* L., *Ontholestes* spp.). Их тело сильно опущено, удлинненное, гибкое, что позволяет им, несмотря на крупные размеры, проникать в щели и полости при добывании пищи, избегая при этом налипания частиц субстрата. Длинные лапки ног вооружены опорными щетинками.

Среди Staphylinidae есть виды, в равной мере встречающиеся как на поверхности помета, так и в его толще. К этой группе относятся некоторые крупные крупные *Philonthus* (*Ph. nitidus* F., *Ph. splendens* F. и др.). Специализация к помету в этой группе выражена слабо, это универсальные эврибионтные хищники, которые встречаются в других подобных субстратах (падаль, отбросы, компосты и т.д.), где присутствуют скопления личинок двукрылых. Они лишены густого опушения, ноги, как и у предыдущей группы хищных стафилинид, достаточно длинные, бегательные, с удлинненными лапками средних и задних ног. С их помощью, а также используя голову, виды этой группы могут протискиваться между частицами субстрата.

Наиболее богатая в видовом отношении группа насекомых, населяющих толщу помета, которые после обнаружения субстрата стремятся проникнуть в его внутренние слои. Адаптации, позволяющие избежать

намокания тела и налипания частиц помета или прилипания к ним самого насекомого, у них проявляются в виде гладких покровов, опушения всего тела или его отдельных частей, наличия длинных щетинок. Сильная склеротизация защищает тело от повреждений при продвижении в почве под субстратом и в его толще. Для перемещений в толще субстрата применяют копание, используют естественную скважность и ходы других копробионтов или их расширение с помощью головы и ног. Группа довольно разнообразна по трофике и характеру передвижения.

Хищные Staphylinidae, добывающие себе пищу в ходах копробионтов и естественных скважинах субстрата (*Philonthus agilis* Grav., *Ph. varius* Gyll., *Ph. varians* Payk., *Ph. albipes*.), имеют бегательные ноги, но меньшей длины, чем у видов, связанных с поверхностью, так как им не требуются высокие скоростные качества. Стафилиниды-копрофаги с помощью ног и большой уплощенной головы способны расширять щели в субстрате (*Oxytelus piceus* L., *Aploderus caelatus* Grav., *Platystethus arenarius* Geoffr., и др.). Тело их широкое, параллельностороннее, слегка сплющено дорсовентрально. Ноги ходильные, приспособлены для копания, слегка уплощены и несут по внешнему краю ряд мелких зубцов. При движении они не расставляются в стороны, а выбрасываются вперед, что облегчает продвижение в узких ходах (Тихомирова, 1973).

Histeridae (*Hister* spp., *Atholus* spp. и др.) – ходящие и роющие хищники, с слитным, гладким, обтекаемым и выпуклым телом. В помете и верхних слоях почвы под ним передвигаются либо используя ходы копрофагов, либо раздвигая частицы субстрата. Ноги относительно короткие, сильные, ходильно-копательные, приспособленные к отгребанию субстратных частиц.

У копробионтных пластинчатоусых верх тела либо почти голый (*Aphodius sordidus* F., *Geotrupes baicalicus* Rtt. и др.), либо частично покрыт волосками разной длины (*Aphodius scrofa* F., *A. carinatus* Germ. и др.). У всех Scarabaeidae ноги копательного типа, с относительно короткими, расширенными посередине бедрами, передвигаются они путем прокладывания ходов, сочетая раздвигание частиц субстрата с копанием. Продвижение в этом случае обеспечивается работой головы и ног, однако в разных группах скарабейд значение этих частей тела в перемещении насекомого не одинаково. У *Onthophagus*, *Copris*, *Aphodius* голова активно участвует в копании и несет выступ – наличник, с выемками или зубчи-

ками по внешнему краю. У *Geotrupes*, выкапывающих глубокие норки под субстратом для питания и заготовки пищи, при продвижении основную функцию выполняют ноги, а не голова, поэтому наличник развит слабее, все пары ног хорошо развиты, голени передних ног вооружены многочисленными зубцами, средние и задние голени несут кили, шпоры и щетинки, что усиливает их прочность, опорность и способствует рытью. У *Onthophagus*, *Euoniticellus*, выкапывающих неглубокие норки с помощью головы и ног, передние голени меньше расширены, несут небольшое количество зубцов, их средние и задние ноги служат преимущественно для отгребания частиц субстрата, поэтому вооружены слабее. *Aphodius* не делают норок в почве и связаны преимущественно с пометом или рыхлым верхним слоем почвы под ним, что не требует мощных конечностей для рытья, поэтому ноги тоньше и длиннее.

Hydrophilidae филогенетически близки Histeridae, а их копробионтные виды (Sphaeridiinae) обладают и морфологическим сходством с гистеридами. Тело их обтекаемое, округлое или каплевидное, от слабо выпуклого (*Sphaeridium*), до выпуклого (*Cercyon*) и сильно выпуклого (*Cryptopleurum*, *Pachysternum*). Верх тела у большинства видов гладкий, блестящий, лишь у *Cryptopleurum* в тонких прилегающих волосках. Ноги копательные, с уплощенными бедрами и голеними.

У Hydrophilidae можно проследить зависимость степени развития вооружения голени от размеров тела и структурных особенностей субстрата в момент его заселения жуками. *Sphaeridium* появляются в первые часы, когда субстрат еще жидкой консистенции, и передвижение в нем напоминает скорее плавание, чем копание или ходьбу. Ноги их длиннее, голени менее уплощенные, чем у других копробионтных Hydrophilidae, и вооружены рядами хорошо развитых крупных шипов, длина которых приближается к ширине голени. При передвижении в конском помете *Sphaeridium* перемещаются, раздвигая частицы субстрата, а шипы выполняют опорную функцию. Мелкие *Cercyon*, *Cryptopleurum*, *Pachysternum* более обычны и многочисленны в конском помете, структура которого представлена отдельными конгломератами и мало напоминает экскременты коров. В коровьем помете они появляются чуть позже *Sphaeridium*, когда субстрат теряет большую часть влаги и становится вязким. Передвигаются мелкие Hydrophilidae с меньшими усилиями, чем *Sphaeridium*, преимущественно расширяя имеющиеся естественные скважины. Ноги



их ходильно-копательные, имеют плоские голени (особенно передние) с мелкими шипиками.

Паразитические Hymenoptera непосредственно с пометом связаны лишь факультативно на стадии имаго, и поэтому приспособления к специфическим особенностям субстрата у преимагинальных фаз четко не выражены. Адаптации к передвижению в помете у копрофильных паразитоидов можно выделить лишь у Figitidae и Eucoliidae, встречающихся в свежих экскрементах. Они имеют голые гладкие покровы, что препятствует прилипанию жидкости, и определенным образом складывают крылья, переломив их в задней трети, что облегчает передвижение. В поисках личинок мух они перемещаются в существующих ходах и скважинах, реже продвигаются, раздвигая мягкий субстрат головой. Периодически цинипоиды выползают на поверхность субстрата и чистят лапками тело и придатки. К моменту появления Ichneumonidae, Braconidae, Pteromalidae помёт обладает большой пористостью, и поэтому передвижение в нем не требует специальных приспособлений. Ichneumonidae и Braconidae перемещаются по существующим ходам, Pteromalidae, пользуясь малыми размерами тела, способны передвигаться между частицами субстрата и проникать на в почву на глубину до 10 см.

#### *Приспособления к поиску субстрата*

Успех в поисках мест концентрации пищи обусловлен у копрофильных насекомых выработанной способностью к полету, который у большинства видов Coleoptera прямолинеен, а у Diptera маневрен. Расстояния, которые пролетают насекомые в поисках субстрата, обычно ограничены пределами пастбища и прилегающих к нему участков, однако есть данные, что в некоторых случаях отдельные виды могут преодолевать и большие дистанции. Так, *Stomoxys calcitrans* L. за 24 часа способны пролететь около 30 км (Досжанов, Бусалаева, 1989). Расстояния, на которые перемещаются насекомые, значительно увеличиваются при перегонах скота, во время которых мухи используют животных в качестве средства передвижения, а жесткокрылые продвигаются вперед от одной порции субстрата к другой.

В поисках субстрата обоняние превагирует над зрением. Независимо от формы и длины усиков они несут большое количество хеморецепторов, помогающих копробионтам обнаруживать запахи аммиака и других специфических соединений, присутствующих в свежем помете и разлагающейся органике. При передвижении в субстрате усики большинства видов прячутся в спе-

циальные желобки на нижней части головы и переднегруди, у факультативных копробионтов прижимаются к телу со стороны спины и при выходе на поверхность тщательно очищаются с помощью лапок.

*Использование неоднородности структуры и температурного режима различных слоев помета, его динамики в течение суток; образование агрегаций при понижении температуры*

Как показали измерения, температура на поверхности субстрата и внутри – его существенно отличаются от температуры окружающего воздуха и поверхности почвы, превышая их на несколько градусов (Псарев, 2006). Это объясняется высокой влажностью и проходящими здесь процессами бактериального брожения. Различен и температурный режим разных слоев, что является причиной вертикальных миграций насекомых в течение дня, позволяющих выбирать участки с наиболее оптимальной температурой в данное время суток, что создает благоприятные условия для развития личинок и поддержания активности имаго даже при низких значениях температуры воздуха и почвы. Кроме того, при значительных понижениях температуры, которые не редки на горных пастбищах, личинки склонны к образованию агрегаций в центре помета, что также способствует сохранению активности.

Локализация насекомых в помете динамична во времени и определяется распределением трофических ресурсов, влажностью и температурным режимом. Личинки-копрофаги большинства видов мух обычно образуют одновидовые агрегации и совершают вертикальные перемещения, выбирая слой субстрата с оптимальной температурой. Хищные личинки мух (*Mesembrina* spp., *Hydrotaea dentipes* Fll. (Muscidae), *Scatophaga stercoraria* L. (Scatophagidae) и некоторые др.) не образуют скоплений, но их распределение и перемещения подчиняются тем же закономерностям, которые определяют миграции личинок мух-копрофагов. Личинки жесткокрылых – части Scarabaeidae (*Aphodius* spp.), Staphylinidae (*Aploderus caelatus* Grav., *Oxytelus piceus* L., *Platystethus cornutus* Grav., *P. arenarius* Four. и др.), Hydrophilidae, Histeridae – появляются позже личинок мух, когда за счет скважности и циркуляции воздуха температура разных слоев не имеет резких различий, и фактором, определяющим их локализацию, становится влажность. По уровню мобильности личинки пластинчатых мух, и протяженные миграции им не свойственны, располагаются они обычно ближе

к центру и в нижних слоях помета. Личинки некоторых Scarabaeidae (*Onthophagus* spp., *Geotrupes* spp.) развиваются в запасах корма, сделанных родителями в норках под субстратом. Хищные личинки Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae в поисках добычи перемещаются по всей толще субстрата, используя ходы других копробионтов и естественную скважность.

Субстратное распределение имаго копробионтных насекомых в помете определяется преимущественно их трофической специализацией. Копрофаги *Aphodius* (Scarabaeidae), *Sphaeridium* (Hydrophilidae), часть *Oxytelus*, *Platystethus* (Staphylinidae) питаются в толще субстрата ближе к поверхностному слою, причем *Aphodius* могут образовывать агрегации, связанные с копуляцией, и в дальнейшем рассредоточиваются. *Onthophagus*, *Geotrupes* проникают вглубь до границы «помет-почва», где роют наклонные и вертикальные норки для питания и развития потомства. *Cercyon* spp., *Pachysternum haemorrhoum* Motsch., *Cryptopleurum minutum* F. (Hydrophilidae) в 2–3-суточном коровьем помете локализуются под коркой или на границе «помет-почва», в подсыхающих участках, где могут образовывать небольшие скопления. Здесь же охотятся *Hister*, *Atholus* (Histeridae). Хищные *Philonthus*, *Aleochara* мобильны и перемещаются по всему субстрату, однако в свежем помете не проникают в глубинные слои, а перемещаются либо в полостях под поверхностной коркой, либо на границе «помет-почва» на разном удалении от внешнего края. По мере высыхания помета, они, как и Histeridae, проникают в его толщу, используя ходы копрофагов.

В конском помете из-за большого объема и неоднородности структуры наблюдается большая дифференциация условий среды в вертикальном и горизонтальном направлениях, чем в коровьем. В связи с этим имаго и личинки насекомых более склонны к агрегированию в отдельных локусах, отличающихся, главным образом, уровнем влажности. На подсыхающих участках можно встретить более десятка мелких *Philonthus* (*Ph. albipes* Grav., *Ph. agilis* Grav., *Ph. varius* Gyll., *Ph. lepidus* Grav. и др.), *Aleochara* (*A. bipustulata* L., *A. bilineata* Gyll., *A. intricata* Mnnh.), *Hister sibiricus* Mars., *Atholus bimaculatus* L., *Cercyon* spp., *Pachysternum haemorrhoum*, *Cryptopleurum minutum*; в более увлажненных местах, кроме концентрации личинок мух, можно обнаружить до 20 особей *Aphodius rectus* Motsch., *A. immundus* Cr., несколько десятков *Platystethus cornutus*.

К группе адаптаций, связанных со спецификой субстрата, можно отнести

и биологические особенности, характерные для копрофильных насекомых – крупные яйца и ускоренные сроки развития преимагинальных стадий в связи с эфемерностью субстрата.

Особенно это характерно для Diptera, личинки которых имеют слабые челюсти и могут питаться только мягким субстратом. По нашим данным, яйца мух при благоприятных условиях развиваются в течение 2–3 часов, а продолжительность развития от яйца до формирования пупария составляет 5–8 дней. Яйца копробионтных жесткокрылых относятся к типу неклеидоичных яиц, которые характеризуются наличием необходимых зародышу питательных веществ, но бедны влагой и нуждаются в поступлении воды из окружающей среды (Гилларов, 1970). Свежие экскременты и почва под ними имеют высокую влажность, и поэтому через короткое время яйца, за счет впитывания влаги, значительно увеличиваются в размерах. Преимагинальные стадии развития жесткокрылых также менее продолжительны по сравнению с экологически близкими видами, развивающимися в подстилке или компостах. Так, например, у жука-носорога *Oryctes nasicornis* L., связанного с компостами, стадия личинки длится 3–4 года, для копрофильных видов Scarabaeinae, Aphodiinae характерна однолетняя генерация (Николаев, 1987; Берлов и др., 1989; Ахметова, 2010 – автореферат).

### Биотическая среда

Одним из направлений приспособительных реакций, обеспечивающих функционирование многовидового сообщества помета, является развитие коадаптаций, снижающих конкуренцию за ресурсы среды. Такие взаимные приспособления проявляются как у хищных форм, так и у копрофагов.

У хищников наблюдается разделение и по размерам, и местообитанию пищевых объектов. Основу питания крупных стафилинид (*Philonthus*) составляют личинки II–III возрастов, которых они находят в ходах, у поверхностной корки или во время расползания личинок перед окукливанием. Мелкие *Philonthus* питаются яйцами и небольшими личинками мух преимущественно в толще субстрата. Менее многочисленные Histeridae питаются в глубине помета и под ним, их линейные размеры также коррелируют с размерами тела личинок. Различны и способы добывания пищи. У поверхностных хищников (*Scatophaga stercoraria*, *Ontholestes* spp.) в окраске доминируют коричневые и золотистые тона с визуально расчленяющими пятнами и перевязями, эффективно маскирующими насекомое на

поверхности субстрата. Их охота складывается из коротких пробежек по поверхности субстрата, затаивания, прыжка-броска в сторону жертвы, в случае нескольких промахов они на некоторое время покидают поверхность субстрата, улетая или скрываясь в щелях. Крупные *Philonthus*, питающиеся личинками и яйцами – хищники-рейдеры, находящиеся в постоянном движении в ходах и по периметру субстрата в поисках добычи. Средние *Philonthus* способны нападать на имаго мух из засады в щелях на поверхности помета. *Histeridae* находят добычу, прокладывая ходы в толще помета или под ним, или расширяя ходы других копробионтов.

Подобные коадаптации можно отметить и у копрофагов, но в этой группе, кроме субстратного распределения, хорошо выражено разделение по времени заселения и продолжительности использования пищевого субстрата. У имаго первыми через несколько минут после появления помета его заселяют *Diptera*, которые питаются на поверхности в течение нескольких часов до образования твердой корки. Чуть позже появляются водолюбы рода *Sphaeridium* и некоторые *Aphodius* из скарабейд, *Oxytelus* из стафилинид. Численность этих копрофагов остается высокой на протяжении 1–3 дней, затем снижается, в это время увеличивается численность мелких копрофагов рода *Cercyon*, *Cryptopleurum* из *Hydrophilidae*, *Oxytelus* из *Staphylinidae*, появляются некоторые *Aphodius* (*A. foentes*, *A. fimetarius*). Подобное хронологическое разделение наблюдается и у личинок. Первыми появляются личинки мух, питающиеся жидким и влажным субстратом, потом личинки скарабейд и стафилинид-копрофагов, строение челюстей которых позволяет питаться подсыхающим пометом. Некоторые из них питаются в нижних слоях помета, где сохраняется влажность, другие под субстратом на границе с почвой или в норках под субстратом, поедая корм, запасенный родителями.

У копрофильных *Scarabaeidae*, катающих пищевые шары из помета, отмечен клептопаразитизм, при котором они воруют запасы друг у друга, но такие виды характерны для степных и аридных зон, среди западно-сибирских видов они отсутствуют.

В паразитоидном комплексе коадаптации проявляются в использовании разными видами для яйцекладки отдельные фазы развития копрофильных мух. Так, перепончатокрылые *Figitidae*, *Eucoliidae* инвазируют личинок мух I–II возрастов, *Ichneumonidae*, *Braconidae* – личинок II–III возраста, *Pteromalidae*, *Diapriidae*,

*Aleochara* из *Staphylinidae* откладывают яйца в пупарии мух.

Для специализированных паразитоидов характерна синхронизация жизненного цикла с циклом хозяев. Развитие копрофильных видов *Hymenoptera* заканчивается в среднем на 20–25 дней позже начала вылета мух. Благодаря такой сопряженности в системе «паразит – хозяин», имаго перепончатокрылых появляются на пастбищах после зимней диапаузы в тот момент, когда количество мух и их личинок в природе достаточно, чтобы обеспечить развитие нового поколения паразитоидов.

Известно, что в процессе эволюции у паразитических перепончатокрылых превращение первого сегмента брюшка в тонкий вытянутый стебелек и сильное уплощение с боков последующих сегментов развивается как адаптация к заражению подвижных хозяев (Малышев, 1966; Виктор, 1976). У копрофильных паразитоидов из разных систематических групп степень развития стебелька неодинакова, и можно проследить определенную зависимость строения брюшка от способа и места инвазирования хозяина. *Figitidae*, *Eucoliidae*, заражающие подвижных личинок I–II возраста в ходах, проложенных в помете, где двигательная активность ограничена, имеют короткий стебелек и брюшко с боковым уплощением. У *Pteromalidae*, откладывающих яйца в неподвижные пупарии мух, находящиеся в толще почвы или субстрата, брюшко овально-удлиненное, короче груди, с немного выдающимся яйцекладом, стебелек средней длины. *Ichneumonidae*, *Braconidae*, инвазирующие преимущественно активно двигающихся, способных сопротивляться личинок старших возрастов на поверхности или через тонкий слой субстрата, во время их расползания, имеют хорошо развитый длинный стебелек и удлиненное, подвижное брюшко.

Рассматривая взаимоотношения, складывающиеся в паразитоидном энтомокомплексе помета, можно отметить наличие приспособлений, снижающих конкуренцию между *Hymenoptera* и стафилинидами рода *Aleochara*. Наши данные показывают, что большая часть перепончатокрылых являются личиночно-куколочными паразитоидами, инвазирующими личинок мух в отдельных порциях помета на пастбищах и не встречающихся в скоплениях навоза, в местах ночных стоянок скота. Куколочные перепончатокрылые-паразитоиды (*Spalangia* spp., *Diapria conica* F., *Trichopria* spp.) приурочены к скоплениям навоза на небольших фермах, дойках, стоянках, где концентрация пупариев выше, чем на пастбищах. Стафи-



линиды рода *Aleochara*, благодаря наличию мобильной личинки I возраста, которая способна к активному поиску пупариев, заражают мух как на пастбищах, так и в местах скопления экскрементов, причем в последнем случае степень инвазии пупариев выше (Псарев, 2002).

У личинок насекомых-хозяев, в свою очередь, выявлены защитные физиологические реакции против эндопаразитов в виде «меланирования» – образования капсул вокруг яиц и личинок младшего возраста с отложением меланина на их поверхности. Такие образования приводят к асфиксии паразитоида. Можно отметить и этологические адаптации – образование скоплений при питании, что затрудняет выбор жертвы самке паразитоида; расползание перед окукливанием, что также позволяет снизить риск нападения самок, инвазирующих куколок.

Суммируя все вышесказанное, можно заключить, что основными и относительно хорошо изученными приспособлениями насекомых к обитанию в помете животных являются морфологические. Рассмотренные примеры затрагивают стороны их организации, связанные с обитанием в помете, и позволяющие, в то же время, заселять экологически сходные скопления мертвой органики в случае временного его отсутствия. Вместе с тем, эфемерность субстрата, сроки существования которого гораздо короче жизни имаго, являются причиной развития приспособлений, служащих для его поиска, перемещения в воздухе или по различным поверхностям – развитые органы обоняния, крылья, строение второй и третьей пары конечностей. Так формируется адаптивный комплекс, в котором габитуальные и экологические особенности копробионтов оказываются тесно связанными и составляют единое целое.

В заключение хочется заметить, что многие вопросы, касающиеся структурной и функциональной организации сообществ копрофильных насекомых, остаются еще слабо изученными. Большинство работ, посвященных этой тематике, носят фаунистическую направленность, однако по ряду территорий нашей страны существуют лишь отрывочные сведения по отдельным таксонам. Биология сравнительно хорошо изучена лишь у *Diptera*, главным образом имеющих медико-ветеринарное значение, и отдельных представителей *Scarabaeidae*. Мало сведений о жизненных циклах *Staphylinidae*, *Histeridae*, *Hydrophilidae*. Изучение этологии копрофильных насекомых, начатое еще Ж. Фабром, к сожалению, мало продвинулось вперед, хотя это одна из ин-

тереснейших составляющих адаптивного комплекса копробионтов, для некоторых из них отмечено субсоциальное поведение (Hinton, 1944; Babenko, 2007). Между тем, познание организации сообществ помета способствует пониманию механизмов процессов, протекающих не только в отдельной порции экскрементов, но и определяющих функционирование систем более высокого ранга.

### Список литературы

1. Ахметова Л.А. Жесткокрылые насекомые трибы Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae) России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2011. – 23 с.
2. Беклемишев В.Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов // Зоол. журн. – 1959. – Т. 38. – Вып. 8. – С. 1128–1136.
3. Берлов В.Я., Калинина О.И., Николаев Г.В. *Scarabaeidae – Пластинчатоусые / Определитель насекомых Дальнего Востока СССР*. Т.3. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1 – 1989. – С. 380–434.
4. Виктор Г.А. Экология паразитов-энтомофагов – М.: Наука, 1976. – 152 с.
5. Гапонов С.П. Морфология яиц некоторых семейств круглошовных двукрылых (*Diptera*, *Cyclorhapha*) // Зоол. журн. – 1999. – Т. 78. – № 4. – С. 467–472.
6. Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 280 с.
7. Гиляров М.С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 276 с.
8. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
9. Досжанов Т.Н., Бусалаева Н.Н. Мухи-жигалки Казахстана – Алма-Ата: Наука, 1989. – 64 с.
10. Зимин Л.С. Фауна СССР. Насекомые Двукрылые. Семейство *Muscidae*. – М.-Л.: Наука, 1951. – Т. 18. – Вып. 4. – 287 с.
11. Крыжановский О.Л., Рейхард А.Н. Фауна СССР. Жуки надсемейства *Histeroidea* (семейства *Sphaeritidae*, *Histeridae*, *Synteliidae*) – Л.: Наука, 1976. – 435 с.
12. Малышев С.И. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. – М.-Л.: Наука, 1966. – 330 с.
13. Медведев С.И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 242 с.
14. Николаев Г.В. Пластинчатоусые жуки Казахстана и Средней Азии. – Алма-Ата: Наука, 1987. – 232 с.
15. Потоцкая В.А. Определитель личинок коротконожчатых жуков (*Staphylinidae*) европейской части СССР. – М.: Наука, 1967. – 120 с.
16. Проценко А.И. Пластинчатоусые жуки Киргизии (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*). – Фрунзе, 1968. – 258 с.
17. Псарев А. М. К полевой оценке роли *Aleochara* spp. (*Coleoptera*, *Staphylinidae*) в динамике численности популяций копрофильных мух. – Проблемы ресурсосбережения и природопользования Алтайского региона // Известия Алтайского отдела Русского географического общества РАН. – 2002. – В. 21. – С. 129–134.
18. Псарев А.М. Сравнительная характеристика условий обитания и особенностей локализации насекомых-копробионтов в разных типах субстрата // Энтомологические исследования в Западной Сибири. Труды Кемеровского отделения Русского энтомологического об-ва. – Вып. 4. – Кемерово, 2006. – С. 53–58.
19. Тихомирова А.Л. Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). – М.: Наука, 1973. – 190 с.



20. Штакельберг А.А. Синантропные мухи фауны СССР. – М.-Л., 1956. – 238 с.
21. Яблоков-Хнозорян С.М. Пластинчатосые // Фауна Армянской ССР. Т. 6. – Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1967. – 225 с.
22. Babenko A., Life history and habits of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae): laboratory study / 22nd International meeting on biology and systematics of Staphylinidae. – Stuttgart, 2007. – P. 2–4.
23. Blackwelder R.E. Morphology of Coleopterous family Staphylinidae // Smithsonian Misc. Collect. – 1936. – Vol. 94. № 13. – P. 2–202.
24. Hinton, H.E. Some general remarks on sub-social beetles with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius* // Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A). – 1944. – Vol. 19. – P. 115–128.
25. Hinton H.E. How some insects, especially the egg stage, avoid drowning when it rains // Proc. South London entomol. and Natur. Hist. Soc. – 1961. – P. 138–152.
26. Hinton H.E. Biology of insecta eggs. – Oxford: Pergamon press, 1981. – Vol. 2. – P. 118–120.
27. Malyshev S.I. *Stanovlenie pereponchatokrylykh I fazy ikh evolutsii* (Formation Hymenoptera and phases of their evolution). Moscow-Leningrad, 1966, 330 p.
28. Medvedev S.I. *Lichinki plastinchatousykh Zhukov fauny SSSR* (Larvae of Scarabaeidae of fauna SSSR). Moscow-Leningrad, 1952, 242 p.
29. Nikolaev G.V. *Plastinchatousye zhuki Kazakhstana I Sredney Azii* (Scarabaeidae of Kazakhstan and Central Asia). Alma-Ata, 1987, 232 p.
30. Pototskaya V.A. *Opredelitel lichinok korotkonadkrylykh Zhukov (Staphylinidae) evropeyskoy chasti SSSR* (Identification key of larvae Staphylinidae of European part of the SSSR). Moscow, 1967, 120 p.
31. Protsenko A.I. *Plastinchatousye zhuki Kirgizii* (Sracabaeidae of Kyrgyzstan). Frunze, 1968, 258 p.
32. Psarev A.M. *Izvestiya Altayskogo otdela Russkogo geograficheskogo obschestva RAN* (News of the Altay department of Russian geographical society of the Russian Academy of Sciences). Biysk, Vol. 21, pp. 129–134.
33. Psarev A.M. *Trudy Kemerovskogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obschestva* (Acta of the Kemerovo branch of Russian entomological society). Kemerovo, 2006, Vol. 4, 53–58 pp.
34. Tichomirova A.L. *Morfo-ekologicheskie osobennosti I filogenez staphilinid (s katalogom fauny SSSR)* (Morpho-ecological features and phylogenez of Staphylinidae (with the catalog of fauna of the USSR)). Moscow, 1973, 190 p.
35. Shtakelberg A.A. *Sinanotropnye mukhi fauny SSSR* (Sinantropic of a fly of fauna of the USSR). Moscow-Leningrad, 1956, 238 p.
36. Yablokov-Khnozoryan S.M. *Fauna Armyskoy SSR* (Fauna of Armenia). Vol. 6, Erevan, 1967, 225 p.
37. Babenko A. 22<sup>nd</sup> International meeting on biology and systematics of Staphylinidae. Stuttgart, 2007, pp. 2–4.
38. Blackwelder R.E. Smithsonian Misc. Collect. 1936, Vol. 94, no. 13, pp. 2–202.
39. Hinton, H.E. Some general remarks on sub-social beetles with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius*. Proc. R. Ent. Soc. Lond. 1944, Vol. 19 (A), pp. 115–128.
40. Hinton H.E. Proc. South London entomol. and Natur. Hist. Soc., 1961, pp. 138–152.
41. Hinton H.E. Oxford: Pergamon press, 1981, Vol. 2, pp. 118–120.

### References

### Рецензенты:

Рассыпнов В.И., д.б.н., профессор, Институт природопользования Алтайского государственного аграрного университета, г. Барнаул;

Комарова Л.А., д.б.н., профессор, кафедра биологии Алтайской государственной академии образования, г. Бийск.

Работа поступила в редакцию 24.08.2012.