

УДК 591.5: 591.53: 595.7

К ИЗУЧЕНИЮ НАПРАВЛЕННОСТИ И НАПРЯЖЕННОСТИ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В СООБЩЕСТВАХ КОПРОФИЛЬНЫХ НАСЕКОМЫХ

Псарев А.М.

*Алтайская государственная академия образования имени В.М. Шукшина,
Бийск, email: apsarev@mail.ru*

Многолетнее изучение копрофильных насекомых на пастбищах Горного Алтая и сопредельных территорий позволило выявить таксономический состав основных трофических группировок и установить направленность и напряженность трофических связей. Копрофаги представлены личинками и имаго Diptera, Coleoptera. Хищные виды Diptera личинками Muscidae (Diptera), имаго и Diptera Staphylinidae, Histeridae, личинками Hydrophilidae, паразитоиды – Hymenoptera и личинками Aleochara (Staphylinidae). Выявлены коадаптации в группах копрофагов, хищных и паразитических видов насекомых, позволяющие снизить напряженность конкуренции за ресурсы среды. В группе копрофагов – это ярусное распределение при питании, в разные сроки появления в субстрате, продолжительность связи с ним. У хищников – дифференциация по размерам и подвижности добычи, времени появления в субстрате, локализация, продолжительность связи с ним. В паразитоидном комплексе использование самками разных видов для яйцекладки различные фазы развития копрофильных мух, синхронизация жизненного цикла с циклом хозяев, локализация на пастбищах.

Ключевые слова: копрофильные насекомые, трофические связи, экология насекомых.

TO STUDYING OF THE ORIENTATION AND INTENSITY OF TROPHIC CONNECTIONS IN COMMUNITIES COPROFILOUS OF INSECTS

Psarev A.M.

Altay State Academy of Education after V.M. Shukshin, Biysk, email: apsarev@mail.ru

A long-time studying coprophilous insects on pastures of Gorniy Altai and adjacent territories has allowed to determine taxonomic structure of the basic trophic groupings and to establish an orientation and intensity of trophic connections. Coprophagous was presented larvae's and imago's of Diptera, Coleoptera; predators – larvae's of Muscidae and imago's of Scatophagidae (Diptera), larvae's of Hydrophilidae, larvae's and imago's of Staphylinidae, Histeridae (Coleoptera); parasitoids – of Hymenoptera (Eucoliidae, Figitidae, Diapriidae, Pteromalidae, Braconidae, Ichneumonidae) and 14 species Aleochara (Coleoptera: Staphylinidae). Are revealed coadaptations in groups coprophagos, predatory and parasitic species of the insects, allowing to lower intensity of a competition for resources of environment. In the coprophagous group it's distribution of layers at feeding, different times of appearance in a substratum, different duration of contacts with him; of predators – differentiation in the sizes and mobility of prey, time of appear in a substratum, localization, duration of contact with him. In the parasitoids a complex it's use by females of different species for oviposition various phases of development of coprophilous flies, synchronization of life cycle with a cycle of owners, localization on pastures.

Keywords: coprophilous insects, ecology of insects, trophic connections

Отдельные порции экскрементов животных являются примером уникальных субстратов, в которых складываются эфемерные гетеротрофные экосистемы. Одним из составных элементов таких систем является энтомокомплекс, ядром которого являются Diptera, Hymenoptera и Coleoptera. Первоначально проявление повышенного интереса к изучению фауны помета было связано с исследованиями процессов, определяющих динамику популяций некоторых вредных видов мух на пастбищах и фермах, в дальнейшем исследования коснулись роли копробионтов в регуляции других беспозвоночных, в частности паразитических червей, экзогенные фазы развития которых протекают в отдельных порциях помета. Однако многие вопросы, касающиеся изучения помета животных с биоценотической точки зрения, как сообщества живых организмов, и роли в этом сообществе отдельных групп копробионтов, остаются во многом еще неясными. В отечественной литературе по этой проблеме сведения чрез-

вычайно скудны, особенно это касается региональных исследований.

Одним из системообразующих элементов в сообществе помета являются трофические связи. На протяжении ряда лет мы изучали комплекс копрофильных насекомых на пастбищах основных хребтов Горного Алтая и сопредельных территорий [5]. Результаты проведенного нами анализа трофики основных систематических групп насекомых, связанных с пометом разных видов животных в регионе, показывают, что ядро энтомокомплекса помета составляют облигатные и факультативные потребители экскрементов – обширная и разнородная в систематическом отношении группа, к которой принадлежат часть имаго и личинок Diptera, все Scarabaeidae, имаго Hydrophilidae, часть имаго и личинок Staphylinidae. Основными утилизаторами помета являются личинки Diptera, однако и роль жесткокрылых в этом процессе не менее важна, причем для снижения конкурентных отношений в группе копрофагов

вырабатываются коадаптации – это ярусное распределение при питании в разные сроки появления в субстрате, продолжительность связи с ним. Так, среди жуков-копрофагов можно наблюдать своеобразные комплексы – скарабеиды (*Aphodius*, *Onthophagus*, *Geotrupes* и др.) и гидрофилиды (*Sphaeridium*), которые заселяют преимущественно свежий помет, лишь некоторые виды (Scarabaeidae: *Aphodius brevis* Er., *A. fimetarius* L.; Hydrophilidae: *Cercyon*, *Pachysternum*, *Cryptopleurum*, *Megasternum*) питаются старым пометом. Наибольшая же численность большинства мелких стафилинид-копрофагов наблюдается после 5–8 суток существования помета, когда они совместно с мелкими гидрофилидами становятся основными деструкторами субстрата.

Некоторые виды жесткокрылых-копрофагов, будучи в длительном контакте с экскрементами, могут служить механическими переносчиками яиц или личинок, другие становятся промежуточными хозяевами гельминтов. Имеются литературные данные о пластинчатоусых – промежуточных хозяевах плоских и круглых червей, скребней [4, 6, 8 и др.]. При питании экскрементами жуки заглатывают яйца, из которых затем в кишечнике выходят личинки и внедряются в полость тела жука, где развиваются до инвазионной стадии [1]. К таким видам в регионе относятся *Geotrupes stercorarius* L., *Aphodius erraticus* L., *A. fossor* L., *A. haemorrhoidalis* L., *A. fimetarius* L., *A. immundus* Gr., *A. vittatus* Say., *A. pusillus* Hbst., *A. rufipes* L., *Onthophagus fracticornis* Prey., *O. nuchicornis* L., *O. marginalis* Gebl., *O. gibbulus* Pall., *Euoniticellus fulvus* Gz. В то же время существуют противоположные данные в более поздних работах, где копробионтные скарабеиды указываются в качестве «биоэлиминаторов» яиц и личинок гельминтов [3, 7 и др.], что свидетельствует о еще недостаточной изученности проблемы. Помимо прямой элиминации, имаго жесткокрылых-копрофагов оказывают на численность гельминтов и косвенное воздействие. Так, на начальном этапе существования помета роющая деятельность скарабеид способствует его аэрации, что благоприятно для развития яиц и личинок паразитических червей. На 2–3 сутки активность жуков, особенно при их высокой численности, приводит к разрушению структуры субстрата, ведущему к резкому понижению влажности, что, в свою очередь, является причиной гибели личинок гельминтов.

Основу рациона хищных видов (32 % от общего числа видов копрофильных на-

секомых) составляет обширная кормовая база в виде преимагинальных фаз развития мух. К этой группе относятся у Diptera часть личинок Muscidae и один вид имаго – *Scatophaga stercoraria* L. из Scatophagidae, личинки Hydrophilidae, имаго и личинки Histeridae, большая часть имаго и личинок Staphylinidae. В этой группировке также существуют адаптации, позволяющие снизить напряженность трофической конкуренции – это дифференциация по размерам и подвижности добычи, времени появления, локализация в субстрате, продолжительность связи с ним.

Хищные жесткокрылые играют основную роль в динамике популяций копрофильных Diptera, особенно сложившийся комплекс эврибионтных доминантных и субдоминантных видов семейств Staphylinidae и Histeridae.

Яйца копрофильных мух составляют основу рациона не только мелких и средних *Philonthus* (Staphylinidae), но и поедаются видами-копрофагами *Oxytelus*, *Platystethus* (Staphylinidae). Большинство энтомофагов, посещающих и населяющих помет, в больших количествах поедают небольших личинок мух. Более крупные личинки (более 5 мм) недоступны мелким видам, их поедают крупные Staphylinidae (*Philonthus splendens* F., *Ph. nitidus* F., *Ontholestes murinus* L., *Emus hirtus* L.), Histeridae (*Pachylister inaequalis* Ol., *Hister quadrinotatus* Scr., *H. sibiricus* Mars., *Margarinotus ventralis* Mars.). Личинки мух и жуков-копрофагов служат пищей и личинкам Hydrophilidae, Histeridae, многим Staphylinidae, части Diptera (*Mesembrina meridiana* L., *M. mystacea* L., *Scatophaga stercoraria* L., *Polietes albolineata* Fll. и др.). Часть личинок мух старшего возраста гибнет во время расползания перед окукливанием от хищников, не имеющих связи с пометом – муравьев (*Formica*), жуков (*Carabus*). Плотные покровы и локализация в почве делают пупарии малодоступными для хищников. Тем не менее, во время почвенных раскопок нам встречались поврежденные пупарии и пупарии с гематомами на поверхности. Опытным путем установлено, что крупные хищники, имеющие длинные, широко расставленные мандибулы, без труда справляются с оболочкой пупария – *Carabus erosus* Motsch. (Carabidae), *Emus hirtus* L., *Ontholestes tessellatus* Fourc. (Staphylinidae) и др. Имаго мух во время питания на субстрате и яйцекладки подвергаются нападению со стороны специализированных эпибионтных хищников, имеющих морфологические и этологические адаптации – *Scatophaga stercoraria* – видом,

особенно многочисленным на свежем коровьем помете, где их плотность составляет от 4–6 до 12–15 особей на единицу субстрата; *Ontholestes murinus*, *O. tessellatus*, имеющими криптическую окраску и особые повадки. Кроме адаптированных для этих целей хищников, на имаго мелких видов мух (Sepsidae, Sphaeroceridae, Anthomyiidae), питающихся на поверхности субстрата, нападают осы *Mellinus crabroneus* Thunb. (Sphecidae), некоторые *Philonthus*. Имаго жесткокрылых-копрофагов защищены от субстратных хищников прочными хитинизированными покровами, однако мы неоднократно наблюдали, как крупные *Emus hirtus*, *Pachylister inaequalis* поедали на субстрате скарабеид (*Aphodius*), перекусывая жука надвое в области переднеспинки.

Имеются данные об участии хищных жесткокрылых в регуляции численности эктогенных фаз развития гельминтов. При питании хищных видов заглатываемые яйца и личинки в кишечнике перевариваются, деформируются и гибнут, а в экскрементах жуков живые личинки отсутствуют [2, 3]. Среди жесткокрылых, отмеченных ранее в качестве гельминтофагов, в регионе широко распространены и постоянно присутствуют в помете *Oxytelus nitidulus* Grav., *Oxytelus laqueatus* March., *Platystethus cornutus* Grav., *Nehemitropia sordida* Grav. (Staphylinidae). Но очевидно, что для этих видов гельминты являются существенной, но не единственной составляющей рациона. Следует заметить, что для хищных видов не свойственна трофическая специализация, они поедают любые живые организмы, доступные их челюстям. В условиях горных пастбищ, особенно в высокогорной зоне специализация в питании биологически невыгодна, так как при малой плотности популяций потенциальных жертв она может являться фактором, ограничивающим распространение вида.

Помимо копрофагов и хищников среди копрофильных насекомых выделяются паразитические виды (4,2% от общего числа копрофильных видов в регионе), которые представлены личинками Hymenoptera и Staphylinidae, использующими для развития преимагинальные фазы копрофильных Diptera. Инкубация пупариев, собранных в природе, показала, что хотя в видовом отношении паразитоиды менее разнообразны, чем предыдущие группировки, они играют важную роль в сообществе помета, о чем свидетельствует высокая степень инвазии мух отдельными их видами.

Численно среди Hymenoptera преобладали Cynipoidea – Eucoliidae и Figitidae, составившие около 80% от общего числа вы-

веденных из пупариев перепончатокрылых. В некоторых пробах суммарная инвазия пупариев мух- саркофагид цинипоидами доходила до 79,3%. Доминантным видом среди фигитид был *Figites discordis* Beliz., субдоминантным *F. striolatus* Hart.. На долю Eucoliidae пришлось свыше 50% от общего числа выведенных из пупариев перепончатокрылых. Доминантом была *Trybliographa submontana* Psarev, субдоминантом – *Eucoila* sp. Виды Diapriidae – термофилы, выводились лишь из единичных проб, собранных в предгорьях и на низкогорных пастбищах с полупустынной и пустынной растительностью. Pteromalidae приурочены к крупным стоянкам скота и фермам, что объясняется эколого-биологическими особенностями этих перепончатокрылых. Поскольку большинство горных пастбищ отгонного типа, то роль Pteromalidae как регулирующего фактора по отношению к популяциям пастбищных мух невелика, в отличие от равнин, где они являются основными паразитоидами мух, особенно в населенных пунктах и на животноводческих комплексах. Braconidae, Ichneumonidae распространены локально и процент инвазированных ими пупариев обычно не высок. Паразитические Staphylinidae в регионе представлены 14 видами *Aleochara*, эвритопами паразитоидами-олигофагами, инвазирующими мух нескольких семейств. Доминантными и субдоминантными, широко распространенными паразитоидами копрофильных мух были *A. bilineata* Gyll., *A. bipustulata* L., *A. intricata* Mnnh., *A. milleri* Kr. и *A. verna* Say.

В паразитоидном комплексе существуют коадаптации, снижающие конкуренцию за ресурсы среды. Они проявляются в использовании самками разных видов для яйцекладки различные фазы развития копрофильных мух. Так Figitidae, Eucoliidae инвазируют личинок мух I–II возрастов, Ichneumonidae, Braconidae – II–III возраста, Pteromalidae, Diapriidae, Aleochara из Staphylinidae откладывают яйца в пупарии. Можно отметить также наличие взаимных приспособлений у Hymenoptera и стафилинид рода *Aleochara*. Наши данные показывают, что большая часть перепончатокрылых являются личиночно-куколичными паразитоидами, инвазирующими личинок мух в отдельных порциях помета на пастбищах и не встречаются в скоплениях навоза, в местах ночных стоянок скота. Куколичные паразитоиды из числа перепончатокрылых (*Spalangia* spp., *Diapria conica* F., *Trichopria* spp.) приурочены к скоплениям навоза на небольших фермах, дойках, стоянках, где концентрация пупариев выше, чем на

пастбищах. Стафилины рода *Aleochara*, благодаря наличию мобильной личинки I возраста, способной к активному поиску пупариев, заражают мух как на пастбищах, так и в местах скопления экскрементов.

Для специализированных перепончатокрылых-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.

Анализируя приведенные результаты исследования отношений в сообществе помета, можно заключить, что изучение особенностей региональных фаун копробионтов, выявление ценологических связей и оценка значимости вида в сообществе помета и пастбищных экосистемах является одним из важных направлений исследований, имеющих научный и практический интерес. Важным, на наш взгляд, является определение потенциала копрофагов, хищных и паразитических видов для оценки возможности их использования в борьбе с беспозвоночными, имеющими медико-ветеринарное значение при непосредственном применении или в сочетании с другими методами в системе интегрированной борьбы.

Работа выполнена при поддержке аналитической ведомственной целевой программы Минобрнауки РФ «Развитие научного потенциала высшей школы (2009–2011 гг.)» (проект № 2.1.1/4334).

Список литературы

1. Джамбазишвили Я.С. Пластинчатоусые жуки Грузии. – Тбилиси: Мецниереба, 1979. – 276 с.
2. Зибницкая Л.В. Роль стафилинов в регуляции численности экзотических фаз развития паразитических нематод / Л.В. Зибницкая, В.А. Кашеев, К.К. Байтурсинов, М.К. Чильдебаев // Изв. АН КазССР, сер. биол. – 1991. – №1. – С. 83–85.
3. Зибницкая Л.В. Роль пастбищных жесткокрылых в снижении численности гельминтов (на примере некоторых легочных нематод и цестод) / Л.В. Зибницкая, В.А. Кашеев // Selevinia. – 1995. – № 2. – С. 83–85.
4. Проценко А.И. Закономерности вертикального распространения пластинчатоусых жуков (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*) Киргизии. – Фрунзе: Гылым, 1976. – 258 с.
5. Псарев А.М. Закономерности формирования копробиотных энтомокомплексов горных пастбищ // Зоол. журн. – 2002. – Т.81, №1. – С. 120–122.
6. Сваджян, П.К. Жесткокрылые – промежуточные хозяева гельминтов, имеющих медицинское и ветеринарное значение / П.К. Сваджян, Г.Я. Шмытова, К.С. Мерджанян // Тр. Самаркандского гос. ин-та им. Алишера Навои. – Самарканд, 1964. – № 147. – С. 5–73.
7. Тазиева З.Х. Значение жуков в регуляции численности легочных нематод овец и оленей / З.Х. Тазиева, К.Б. Шалтаева // Изв. АН КазССР, сер. биол. – 1985. – №1. – С. 38–40.
8. Яблоков-Хнозорян, С.М. Пластинчатоусые // Фауна Армянской ССР. Т.6. – Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1967. – 225 с.

Рецензенты:

Романенко В.Н., д.б.н., профессор ФГБОУ ВПО «Национальный исследовательский Томский государственный университет», г. Томск;

Рассыпнов В.А., д.б.н., профессор факультета природопользования Алтайского государственного аграрного университета, г. Барнаул.

Работа поступила в редакцию 09.12.2011.