

Огляд

УДК 574.524:595.7

ЕНТОМОНЕКРОКОМПЛЕКС – ОСНОВНИЙ ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ЕЛЕМЕНТ У РОЗКЛАДІ Й УТИЛІЗАЦІЇ ЗООГЕННОГО ОПАДУ

М. Шульман, О. Пахомов

*Дніпропетровський національний університет
пр. Гагаріна, 72, Дніпропетровськ 49050, Україна
e-mail: mariyashu@rambler.ru*

Наведено відомості щодо участі безхребетних у процесі розкладу й утилізації трупів тварин. Розглянуто зоогенний опад як структурний компонент біогеоценозу. Охарактеризовано гниття як біологічний процес, а труп – як місце існування безхребетних тварин. Проаналізовано чинники, які впливають на колонізацію трупа комахами, стадійність розкладу й утилізації трупів тварин, залежність складу ентомонекрокомплексу від типу трупа. Підкреслено роль некроентомофауни – основного функціонального елемента при розкладі некроорганіки.

Ключові слова: зоогенний опад, труп, некробіонти, некрофільні комахи, функціональна роль.

Зоогенний опад як структурний елемент біогеоценозу

Комахи, які формують некрокомплекс, викликають великий інтерес у дослідників. Розгадати весь механізм розкладання й утилізації некротичних (відмерлих) тканин організму – складне завдання через наявність багатьох факторів впливу на цей процес [20]. Нагромадження даних із цього питання наближає нас до розгадки логічного ланцюга процесу розкладання й утилізації трупного опад у природних екосистемах. Екосистема – складна система, в якій поєднуються безліч взаємозалежних структурних компонентів, узгодженість роботи яких і забезпечує її стабільність, і вона функціонує як єдине ціле [10]. Для отримання повної, достовірної картини стану екосистеми та функціонування необхідно розглядати її підсистеми – структурні компоненти, механізми речовинно-енергетичного обміну між ними. Під час оцінювання екологічної системи значну роль відіграє дослідження структури біоценозу, взаємовідносин між популяціями, їх функціональної ролі [1, 10]. Одним із таких структурних елементів і є відмерла частина зооценозу (зоогенний опад). Надходження зоогенного опад до екосистеми (як трофометаболітів, так і трупного опад) здійснюється упродовж усього року. Швидкість його мінералізації перевищує в 4–100 разів (залежно від типу зоогенного опад) аналогічний показник для фітогенного опад [2, 3]. Безперервність періоду надходження зоогенного опад та швидкість мінералізації обумовлюють його швидке включення до біологічного кругообігу [5].

Відмерла частина зооценозу сприяє збільшенню видового різноманіття ґрунтових тварин. За його рахунок підтримується існування некрофагів і копрофагів, які відіграють значну роль у деструкції органічного матеріалу. Створюється живильне середовище для великої кількості тварин-герпетобіонтів. Дані стосовно впливу зоогенного опад у екосистемі на фізико-хімічні властивості ґрунту, комплекс поживних речовин (NPK) [4], різноманіття та розвиток ґрунтової мікрофлори в Україні практично відсутні. Для вирішення цих питань необхідно проводити моніторингове дослідження видового скла-

ду некробіонтів та інших деструкторів некроорганіки, аналізувати характер взаємодії між тваринами-колонізаторами трупів, механізми утилізації мертвого опаду тваринного походження у природних екосистемах [3].

Таким чином, щодо досліджень відмерлої частини зооценозу актуальними є такі завдання:

- 1) виявлення видового складу ентомонекрокомплексу в різних типах біогеоценозів;
- 2) аналіз видового складу безхребетних тварин, які беруть участь у процесі розкладання й утилізації трупів тварин у різних за типом біогеоценозів;
- 3) спостереження та порівняння сезонної динаміки складу некрокомплексів біогеоценозів;
- 4) виявлення чинників, які впливають на протікання процесу розкладання трупів у біогеоценозах;
- 5) вивчення впливу некротичного розпаду на едофотоп;
- 6) з'ясування загальної функціональної ролі даного процесу;
- 7) виявлення чинників і явищ, які негативно впливають на видове різноманіття некроентомофауни.

Гниття як біологічний процес

Гниття – складний процес розкладання тканин трупа, що викликається життєдіяльністю мікроорганізмів (за участю як аеробних, так і анаеробних бактерій). Це розклад складних органічних сполук до більш простих під дією мікроорганізмів. У результаті процесу гниття відбувається повний розклад білків, жирів, вуглеводів та інших біологічних речовин з утворенням води, сірководню, вуглекислого газу, метану, аміаку й інших сполук. Ферменти, які виділяються мікроорганізмами, обумовлюють розкладання органічної речовини, тому це процес біологічний. Продукти гниття мають специфічний запах, який і є сигналом для комах-некрофагів. Гниття розвивається в результаті життєдіяльності таких гнилisних бактерій як: *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*, *Streptococcus pyogenes*, *Sarcina flava*, *Bacillus mesentericus*, *Bacillus pyocyaneum*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus putrificus*, *Bacillus perfringens* тощо [9, 14, 15, 17, 46]. Бактерії аероби призводять до більш інтенсивного гниття, яке не супроводжується виділенням великої кількості рідини та газів. Гниття під дією аеробів при хорошій вентиляції відбувається з більш повним окисленням. Анаеробні мікроорганізми викликають повільніше гниття, при якому окислення та розклад біологічних сполук недостатньо повні. До складу гнилisної рідини входить велика кількість сполук: валеріанова, оцтова, щавелева кислоти, крезол, метилмеркаптан, етилмеркаптан, метан, сірководень, водень, вуглекислий газ, кисень, які надають тканинам неприємного запаху гниття. Крім цього, у процесі гниття утворюється група токсичних речовин – птомаїни: путресцин, нейрин, птоματοкурарин, саприн, кадаверин та інші трупні алкалоїди [9, 15, 46].

Газоподібні продукти гниття потрапляють у повітря, а вода та розчинні сполуки вбираються ґрунтом, м'які тканини утилізуються комахами. Від білкової маси, яка піддається гниттю, практично нічого не залишається. Гниття є головною складовою частиною процесу розкладу тваринних залишків. Продукти метаболізму анаеробних бактерій примушують черевну порожнину мертвої тварини розширюватися та збільшують її внутрішню температуру, що підвищує личинкову активність мух [26].

Процес гниття проходить із різною інтенсивністю. Він залежить від умов, які визначають життя і розвиток мікроорганізмів (температура, вологість), від середовища,

в якому відбувається гниття (грунт, повітря, вода). До чинників, які уповільнюють процес гниття, належать: низька температура навколишнього середовища, зневоднення організму тощо [9]. Оптимальний температурний інтервал життєдіяльності гнилісної флори становить 24–40°C. У цьому діапазоні температур відбувається швидке розмноження мікроорганізмів. При температурі близько 0°C або вище +60°C мікрофлора гниття гине або життєдіяльність її різко сповільнюється, що гальмує процес гниття. Другою важливою умовою життєдіяльності гнилісної флори є вологість. Організм хребетних тварин містить приблизно 60–70% вологи, що являє собою оптимум для існування мікроорганізмів. Якщо після загибелі розвивається процес висихання тканин (їх муміфікація), то гниття поступово припиняється. В умовах підвищеної вологості процес гниття також має тенденцію до призупинення [9, 17].

Труп як місце існування безхребетних тварин

Труп – неоднорідний ресурс в екосистемі, органічне доповнення до навколишнього середовища, яке надає тимчасове та динамічне джерело живлення для певного угруповання організмів – такого як мікроорганізми й *Arthropoda* [39, 47]. Порівняно з іншими місцями існування, труп – це неоднорідне середовище. Інші типи середовища існування, подібні до трупа за процесами розкладу у часі та просторі, – екскременти, мертві дерева та гриби. Багато членистоногих виконують головну роль у переробці органічної речовини в екосистемах [31, 47].

За літературними даними [31, 37, 41, 46], комахи домінують серед членистоногих, знайдених на трупах. Наприклад, J.A. Payne [41] у результаті своїх досліджень на території Гавайських островів виявив 522 види членистоногих, які колонізували труп свині. 85% із них належали до класу Комахи. M.L. Goff та C.B. Odom [28] ідентифікували 140 видів *Arthropoda* на трупах свині та kota, з яких 83% були комахами. T.I. Tantawi [18] у Єгипті зафіксував на трупах свині 86% видів комах із загальної кількості тварин, які належать до типу членистоногих [18, 28].

Некробіонтні *Diptera* та *Coleoptera* використовують це середовище для здійснення життєвого циклу. Личинки мух – найголовніші комахи в даному процесі, які «відповідальні» за споживання м'якої некротичної тканини [37].

Хижак та паразити головних комах некрокомплексу являють собою іншу групу некрофільних комах. Ці види з'являються при появі їх господарів. Інші безхребетні, що спостерігаються на трупі, можуть бути випадковими або гостьовими видами. Ці види трапляються на трупі та навколо нього і використовують це тільки як розширення їх біотопу. Вони не розглядаються в сукцесіях розкладання, а лише як деяка функція вторинних хижаків перших двох груп [21, 34, 41, 46].

Чинники, які впливають на колонізацію трупа комахами

Колонізація комахами трупа залежить від багатьох чинників. Кожний географічний регіон характеризується своїми сезонними особливостями, температурою, вологістю, рослинністю, ґрунтом і екологічними умовами. Ці чинники впливають на видовий склад комах, тривалість їх розвитку, стадійність трупного розкладання. Тому необхідні детальні дослідження екології трупних комах у різних географічних регіонах. Для розуміння ролі, яку виконують комахи некрокомплексу як «інструменти» розкладання та маркери певної стадії цього процесу, необхідно проводити аналіз списків некрофільних комах із різних зонально-ландшафтних областей [17, 25].

Характер розкладання трупа змінюється під впливом зовнішніх чинників (температура, опади, вітер тощо). Наприклад, пряме сонячне світло збільшує температу-

ру трупа, прискорюючи таким чином процес розкладання, який, у свою чергу, впливає на хід колонізації трупа комахами. На відкритих територіях такі метеорологічні елементи, як вітер і дощ можуть створити несприятливі умови для комах, які вже колонізували труп. І навпаки, дуже затінена область може обмежувати ці кліматичні умови, завдяки чому труп розпадатиметься швидше, незважаючи на нижчі температури навколишнього середовища [26].

В. Greenberg, D.G. Hall та інші автори вважають, що деякі комах, наприклад *Calliphoridae* (*Diptera*), віддають перевагу певним місцям існування [30, 32].

Розкладання трупа, захороненого в ґрунт, усунене від впливу частини кліматичних ефектів; проте його швидкість значно лімітується часом досягнення трупа некроентомофауною, що подовжує процес розкладання на багато років [27].

Помітний вплив на життєдіяльність і видове різноманіття некрофагів має едафічний фактор, розмір і тип трупа, стадія його розкладання [8, 16, 20]. Наприклад, на сухих і щільних глинистих ґрунтах риучі *Scarabaeidae* (*Geotrupes*, *Onthophagus*) і *Silphidae* (*Nicrophorus*) використовують нірки для розмноження та для живлення. Незважаючи на те, що ґрунт під трупом зволожується, ці види не прокладають ходи глибше 5–7 см. *Nicrophorus humator* Olivier, 1791 та *Onthophagus marginalis* Gebler, 1813 взагалі уникають щільних і кам'янистих ґрунтів. У біотопах поблизу водойм, в умовах Північно-Західного Кавказу (Росія), щільність комах на одиницю субстрату вища, ніж у біотопах субальпійського, альпійського та нивально-субнівального ландшафтів [8].

На гірсько-лісових пасовищах на розповсюдження комах також впливає інсоляція і тип рослинності. Порівняння ділянок пасовищ із рідколіссям, лучною та степовою рослинністю показало, що найбільшим різноманіттям і щільністю некрофагів відзначаються ділянки з лучною рослинністю. Фауна некробіонтів у місцях нагромадження трупів – танатоценозах (ущелини, урвища, міжгір'я) дещо інша, ніж в окремо розташованих трупах. Тут домінують *Anthomyiidae* (*Diptera*). *Scarabaeidae*, представлені видами роду *Aphodius* [8].

Таким чином, існує багато явищ, які впливають на колонізацію трупа певними видами комах. Кліматичні чинники, відмінності географічного і топографічного розташування та міжвидова конкуренція – одні з основних факторів, які впливають на перебіг ентомосукцесії трупа [16, 18, 20, 31, 32, 34].

Стадії розкладу й утилізації трупів тварин

Першим на цикли розвитку комах некрокомплексу звернув увагу Berger (1855), який встановив закономірність у чергуванні видів комах, що розмножуються на трупі. Megnin (1894) склав схему термінів появи на трупі різних комах, за якою можна орієнтуватися про час від моменту смерті [11].

Розкладання є безперервним процесом, без дискретних стадій [44]. Проте багато дослідників поділяють його на чотири–шість стадій [18, 38, 41, 48].

Процес розкладання трупа може бути розділений на п'ять головних стадій: «свіжа», «гниття», «розпад», «активний розпад» і «сухі залишки». «Свіжа» стадія починається з моменту смерті й закінчується першими ознаками гниття. Стадія «розпаду» починається, коли труп розпадається від перфорацій, викликаних діяльністю личинок мух у черевній стінці. Межа між стадією «розпаду» і стадією «активного розпаду» залежить від типу трупа і його температури. Протягом стадії «розпаду» можуть бути великі відмінності між температурою усередині трупа і температурою навколо нього. Вирівнювання внутрішньої температури трупа до навколишньої вказує на завершення стадії

«розпаду». У ході стадії «активного розпаду» всі внутрішні органи руйнуються до пас-топодібної маси. Після того, як цей матеріал споживається і висушується, починається стадія «сухих залишків» [47].

В умовах лісових біогеоценозів півдня Далекого Сходу колишнього СРСР, спираючись на дані про сукцесію некробіонтних двокрилих, А. Л. Озеров виділив чотири стадії розкладання трупів хребетних тварин: «знебарвлення», «емфізематична», «розрідження» і «муміфікації» [12].

За класифікацією М. І. Марченко і В. І. Кононенко, яка існує сьогодні у судово-медичній практиці, розрізняють п'ять етапів розкладання (залежно від переважаючої в даний період активності тієї чи іншої групи некробіонтів) [7]:

1 етап – раннього мікробного розкладання (настає після аутолітичних процесів і триває до появи яйцекладки мух і народження личинок);

2 етап – активного розкладання трупа комахами (починається з народження личинок мух, перебігає одночасно з мікробним розкладанням і завершується із закінченням розвитку личинок, які знищують основну масу м'яких тканин трупа);

3 етап – пізнього розкладання трупа комахами (починається з перетворення на псевдолялечку личинок мух і здійснюється, в основному, личинками жуків, які знищують залишки м'яких тканин);

4 етап – мікробне розкладання трупа (починається з моменту зникнення личинок жуків із залишків трупа та закінчується розпадом скелета на окремі кістки);

5 етап – розпад кісткової тканини [7].

Кожна стадія приваблива для певних видів комах і кожна стадія розпаду забезпечує їм бездоганні умови існування, живлення та розмноження. Це і пояснює сукцесійні зміни ентомофауни трупів [16, 17, 34, 41, 48].

Проводилися також порівняльні дослідження розкладання трупів тварин, доступних для комах та ізольованих від них [16, 41]. Д. Н. Abell [16] вивчав таким чином розкладання трупів черепах. Він виявив, що за наявності комах розкладання трупа відбувалося значно швидше. Трупи черепах, які були ізольовані спеціальною сіткою від комах, розкладалися лише за допомогою мікробної діяльності, при цьому істотного розпаду й утилізації трупа не відбувалося [16].

Д. А. Рауне проводив подібні дослідження, використовуючи трупи поросяти [41]. В результаті експерименту з'ясувалося, що вільні від комах трупи розкладалися дуже повільно, і їх цілісність зберігалася протягом кількох місяців, тоді як трупи свиней, піддані діяльності комах, були повністю розкладені протягом шести днів [41].

Залежність складу ентомонекрокомплексу від типу трупа

Багато дослідників при вивченні екології трупа використовували різні типи тварин. Свині є тваринами, які найчастіше використовуються в даних дослідженнях, але кролики, коти, собаки, миші, птахи, черепахи і навіть слони також служать об'єктами для вивчення процесу розкладання і ентомологічних сукцесій трупа [16, 20, 22, 24, 41]. Перебіг розкладання цих тварин може бути різним через існування різних перешкод для атаки комахами: шерстяний або пір'яний покрив трупа тварини, товщина шкіри, розмір тіла. За даними А. Л. Озерова, для трупа будь-якої хребетної тварини існує свій набір кількісних і якісних ознак, що відрізняє даний труп від інших. До кількісних ознак належать об'єм трупа і його маса. Якісних ознак значно більше, і вони визначають стан трупа. Вказані ознаки трупа постійно змінюються в часі. Зміни пов'язані як з хімічними процесами у тканинах за участю мікроорганізмів або чисто хімічним шляхом

(безкисневе розкладання речовин), так і з діяльністю личинок двокрилих [12, 13].

Наприклад, D. H. Abell [16] показав деякі відмінності у процесі розкладання трупів черепахи порівняно з дослідженнями, у яких використовувалися інші хребетні тварини. Панцир черепахи перешкоджає випаровуванню вологи, тому труп довше розкладався, привертаючи тим самим більшу чисельність комах [16]. A. J. A. Payne [41] проводив свої дослідження з розкладання некроорганіки на прикладі собаки, kota, кролика, білки, мишей і птахів. У результаті він виявив, що всі процеси розкладання мали спільний характер, проте наявність пір'яного покриву птахів створювала проблеми при здійсненні вибірки й оцінці комах [41].

Участь тих чи інших видів некробіонтних двокрилих у колонізації трупів хребетних тварин залежить від розмірів трупа і будови його шкірних покривів [12]. Останнє особливо є однією з найважливіших якісних ознак, які визначають перспективи участі некробіонтних двокрилих в колонізації трупів на початкових стадіях розкладання. Як визначалося раніше, шкірні покриви – це бар'єр, який перешкоджає випаровуванню води з трупа. І чим товщий шкірний покрив, а саме роговий шар, тим повільніше труп тварини втрачає воду. Одночасно шкірний покрив трупа – це місце для відкладання яєць самками некробіонтних двокрилих. У цьому стосунку шерстяний покрив у ссавців і пір'яний у птахів вигідно відрізняють трупи цих тварин від трупів земноводних і рептилій. Гладка поверхня останніх сприяє сильнішій дії несприятливих чинників на розвиток яєць двокрилих [12, 13].

У дослідженнях судової ентомології зазвичай використовуються трупи свиней, оскільки ці тварини є відносно безшерстими, моношлунковими і мають подібний до людини тип шкіри, роблячи їх надійною моделлю розкладання людського трупа. Використовуються також частини трупів свиней [24, 36].

Некроентомофауна – головний функціональний елемент у розкладі некроорганіки

Комахи, що належать до некрофауни, можуть бути класифіковані згідно з їх екологічною роллю у природі. Некрофаги живляться і розмножуються завдяки наявності органіки трупа. Ці види – типові представники сукцесійного процесу розкладання зоогенного опаду. Вони найчастіше використовуються в судмедекспертизах. Мухи *Calliphoridae* є найбільш численною групою некрофагів зі всього блоку некроентомофауни. Двокрилі родин *Sarcophagidae*, *Muscidae* і *Piophilidae* та жорсткокрилі родин *Silphidae*, *Trogidae* і *Dermestidae* також проявляють некрофагію [21, 34, 41, 46]. Іншу важливу групу ентомонекрокомплексу становлять комахи-паразити та хижаки комах-некрофагів. Це, насамперед, жуки родин *Staphylinidae* і *Histeridae* – основні споживачі личинок мух. Вони є важливою ланкою у сукцесійній динаміці утилізації зоопадку, тому також успішно використовуються у судовій медекспертизі [18]. До категорії випадкових комах-некрофілів, які спостерігаються безпосередньо на трупі або поряд із ним, належать кліщі, багатоніжки, павуки, мурахи. Вони можуть функціонувати тут як випадкові хижаки [21, 34, 37, 45, 46]. Видове розмаїття некроентомофауни досягає свого максимуму на стадії «активного розкладу» [31, 41, 49].

Отже, першими з'являються мухи-некрофаги, потім падальні мухи, яких приваблює запах гниття; вони відкладають яйця з котрих послідовно народжуються личинки, утворюються псевдолялечки – пупарії та дорослі особини. Личинки виконують функцію як некрофагів так і некробіонтів. Некробіонтність проявляють і жуки родини (*Silphidae*, *Scarabaeidae*), які колонізують труп трохи пізніше за мух [31, 41].

Відзначимо, що в результаті активної життєдіяльності личинок у трупних тканинах завдяки біохімічним змінам і особливим речовинам секреції личинок *Calliphoridae* – алантоїну (кінцевий продукт метаболізму пуринів, результат окислення сечової кислоти) [43], протеолітичним ферментам (включаючи трипсин) [29], ліпазі [50], – які сприяють розкладанню некротканин, спричиняється підвищення рівня рН середовища, що пригнічує ріст патогенних бактерій і тим самим лімітує їх розповсюдження у навколишньому середовищі [33]. Таким чином, личинки некробіонтних двокрилих виконують роль природних санітарів не тільки як споживачі органіки трупів, а і як ліквідатори багатьох патогенних мікроорганізмів [33].

Diptera та *Coleoptera* становить близько 60% від усієї групи некрофілів. Приблизно з 23 родин двокрилих і 19 родин жуків із некроентомофауни виділяють 10 родин, які справді є маркерами тієї чи іншої стадії у процесі розкладу й утилізації зоогенного опаду. Серед двокрилих найголовнішими у цьому аспекті є родини *Calliphoridae*, *Sarcophagidae*, *Muscidae* і *Piophilidae*. Причому *Calliphoridae* відповідальні за інтенсивність процесу розкладання некротканин на його ранніх стадіях [18, 19, 23]. Щодо комах ряду *Coleoptera*, на трупах хребетних тварин домінують стафілініди: *Creophilus maxillosus* L., *Philonthus politus* L., *Aleochara curtula* Gz., *Philonthus chaldeus* Steph. тощо [6, 46]. Як правило, всі стафілініди (імаго та личинки), що мешкають на тваринній некроорганіці, є хижаками. До найголовніших жорсткокрилих некрофауни належать також такі родини: *Silphidae*, *Staphylinidae*, *Cleridae* і *Dermestidae*; менший ступінь значущості мають жуки родин *Geotrupidae*, *Trogidae*, *Scarabaeidae* [42]. Більшість видів цих жуків є хижаками личинок двокрилих, і лише декілька є справжніми некрофагами [46]. Однак роль жуків-некрофагів на останніх етапах розкладу некроорганіки потребує більш глибокого дослідження [35].

При оцінюванні екологічної системи відіграє велику роль дослідження невід'ємного компонента біогеоценозу – зоогенного опаду (відмерлої частини зооценозу). Процес розкладання й утилізації зоогенного опаду – закономірний процес обміну речовин у природі. Процес розкладання трупів має складний, багатоступеневий характер. Кожен етап розкладу має домінують групу комах, які є її маркерами. Синергічна дія гнилісних мікроорганізмів і некроентомофауни обумовлює утилізацію органіки трупів тварин і рециркуляцію речовин в екосистемі. Некробионтні комахи використовують зоогенний опад (трупи тварин) як середовище для проходження життєвого циклу. Комахи-некрофаги відіграють головну роль в утилізації м'яких некротканин і сухих залишків трупів. *Diptera* та *Coleoptera* становлять близько 60% від всієї групи некрофільного комплексу. Існує багато чинників, які впливають на колонізацію трупа певними видами комах. Найголовнішими тут виступають кліматичні чинники. На склад ентомонекрокомплексу значно впливають індивідуальні особливості трупа. Завдяки наявності в екосистемі блоку «природних санітарів», в якому одне з найголовніших місць займає ентомонекрокомплекс, відбувається утилізація органічних залишків відмерлої частини зооценозу, що сприяє самоочищенню та відновленню екосистеми.

1. Арнольди К. В., Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоолог. журн. 1963. Т. 42. № 2. С. 161–183.
2. Булахов В. Л. Консортивные связи в средообразующей деятельности позвоночных животных в степных лесах УССР // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов: Материалы II Всесоюз. совещ. Пермь, 1976. С. 274–277.

3. Булахов В. Л. Роль позвоночных животных в трансформации и потоке энергии в лесных биогеоценозах степной зоны УССР // Биогеоценозические особенности лесов Присамарья и их охрана. Днепропетровск: ДГУ, 1981. С. 139–153.
4. Булахов В. Л., Дубина А. А., Рева А. А. Влияние мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в пойменных лесных биогеоценозах Присамарья // Биогеоценозические исследования лесов техногенных ландшафтов степей Украины. Днепропетровск: ДГУ, 1989. С. 162–167.
5. Булахов В. Л., Шульман М. В. Зоогенный опад как функциональный элемент в биогеоценозических процессах лесных экосистем степного Приднепровья // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: Матеріали III Міжнар. наук. конф. Дніпропетровськ: ДНУ, 2005. С. 115–116.
6. Гореславец И. Н. Материалы по некробионтному комплексу стафилинид (*Coleoptera, Staphylinidae*) Самарского региона // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Материалы II Международ. научн. конф. Днепропетровск: ДНУ, 2003. С. 106–108.
7. Прокопенко А. А. Сукцессионные изменения энтомофауны трупа и использование их в судебно-экспертной практике // Известия Харьков. ентомолог. об-ва. 2000. Т. 8. Вып. 2. С. 89–90.
8. Пушкин С. В. Некробионтный энтомокомплекс высокогорий Северо-Западного Кавказа // Евразийский энтомолог. журн. 2004. Т. 3. № 3. С. 195–202.
9. Судебная медицина: Учебник для вузов / Под ред. В.В. Томилина. М., 2003. С. 166–214.
10. Сукачев В. Н. Основные понятия о биогеоценозах и общие направления их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1966. С. 5–14.
11. Тагаев М. М. Судовая медицина. Х., 2003. С.12–53.
12. Озеров А. Л. Некробионтные двукрылые (*Diptera*) лесов юга Дальнего Востока СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24 с.
13. Озеров А. Л. К изучению некробионтных двукрылых Дальнего Востока СССР // Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1989. С. 110–142.
14. Определитель бактерий Берджи. М.: Мир, 1997. Т. 1. 432 с.
15. Определитель бактерий Берджи. М.: Мир, 1997. Т. 2. 368 с.
16. Abell D. H., Wasti S. S., Hartmann G. C. Saprohagous arthropod fauna associated with turtle carrion // Applications of Entomological Zool. 1982. Vol. 17. P. 301–307.
17. Anderson G. S. Insect succession on carrion and its relationship to determining time of death // Byrd, Castner (Eds.) Forensic Entomology: The Utility of Arthropods in Legal Investigations. Boca Raton: CRC Press, 2000. P. 28–35.
18. Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt / T. I. Tantawi, E. M. El-Kady, B. Greenberg, H. A. El-Ghaffar // J. of Medical Entomology. 1996. Vol. 33. P. 566–580.
19. Aspoas B. R. Afrotropical *Sarcophagidae* in a carrion fly community // Medical and Veterinary Entomology. 1994. Vol. 8. P. 292–294.
20. Blackith R. E., Blackith R. M. Insect infestations of small corpses // J. of Natural History. 1990. Vol. 24. P. 699–709.
21. Catts E. P., Goff M. L. Forensic entomology in criminal investigations // Annual Review of Entomology. 1992. Vol. 37. P. 253–272.

22. *Coe M.* The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya // *J. of Arid Environment*. 1978. Vol. 1. P. 71–86.
23. *De Jong G. D.* An annotated checklist of the *Calliphoridae (Diptera)* of Colorado, with notes on carrion associations and forensic importance // *J. of the Kansas Entomological Society*. 1994. Vol. 67. P. 378–385.
24. *Denno R. F., Cothran W. R.* Competitive interactions and ecological strategies of sarcophagid and calliphorid flies inhabiting rabbit carrion // *Annals of the Entomological Society of America*. 1976. Vol. 69. P. 109–113.
25. *Dillon L. C.* Insect succession on carrion in three biogeoclimatic zones of British Columbia. – Burnaby, BC: Simon Fraser University, 1997. P. 37–42.
26. *Early M., Goff M. L.* Arthropod succession patterns in exposed carrion on the island of O’Ahu, Hawaiian Islands, USA // *J. of Medical Entomology*. 1986. Vol. 23. P. 520–531.
27. *Goff M. L.* Problems in estimation of postmortem interval resulting from wrapping of the corpse: a case study from Hawaii // *J. of Agricultural Entomology*. 1992. Vol. 9. P. 237–243.
28. *Goff M. L., Odom C. B.* Forensic entomology in the Hawaiian Islands // *American J. of Forensic Medicine and Pathology*. 1987. Vol. 8. P. 45–50.
29. *Greenberg B.* Model for destruction of bacteria in the midgut of blowfly maggots // *J. of Medical Entomology*. 1968. Vol. 5. P. 31–68.
30. *Greenberg B.* Nocturnal oviposition behavior of blow flies (*Diptera: Calliphoridae*) // *J. of Medical Entomology*. 1990. Vol. 27. P. 807–810.
31. *Greenberg B.* Flies as forensic indicators // *J. of Medical Entomology*. 1991. Vol. 28. P. 565–577.
32. *Hall D. G.* The Blowflies of North America. Thomas Say Foundation, Baltimore, MD. 1948. P. 22–51.
33. *Heath A. C. G.* Beneficial aspects of blowflies (*Diptera: Calliphoridae*) // *New Zealand Entomologist*. 1982. Vol. 7. N. 3. P. 343–348.
34. *Keh B.* Scope and applications of forensic entomology // *Annual Review of Entomology*. 1985. Vol. 30. P. 137–154.
35. *Kulshrestha P., Satpathy D. K.* Use of beetles in forensic entomology // *Forensic Science International*. 2001. Vol. 120. P. 15–17.
36. *Kuusela S., Hanski I.* The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion // *Holarctic Ecology*. 1982. Vol. 5. P. 337–348.
37. *Lord W. D.* Case histories of the use of insects in investigations // *Entomology and Death: A Procedural Guide*. Clemson, SC: Joyce’s Print Shop, 1990. P. 9–37.
38. *Lord W. D., Burger J. F.* Arthropods associated with harbor seal (*Phoca vitulina*) carcasses stranded on islands along the New England coast // *International J. of Entomology*. 1984. Vol. 26. P. 282–285.
39. *Louw S.v.d.M., Van der Linde T. C.* Insects frequenting decomposing corpses in central South Africa // *African Entomologist*. 1993. Vol. 1. P. 265–269.
40. Necrophilous insect succession on rabbit carrion in sand dune habitats in northern France / B. Bourel, L. Martin-Bouyer, V. Hedouin, J.-C. Cailliez, D. Derout, D. Gosset // *J. of Medical Entomology*. 1999. Vol. 36. P. 420–425.
41. *Payne J. A.* A summer carrion study on the baby pig *Sus scrofa* L. // *Ecology*. 1965. Vol. 46. P. 592–602.
42. *Payne J. A., King E. W.* *Coleoptera* associated with pig carrion // *Entomologists’ Monthly Magazine*. 1970. Vol. 105. P. 224–232.

43. *Robinson W.* Stimulation of healing in non-healing wounds by allantoin occurring in maggot secretions and of wide biological distribution // *The J. of Bone and Joint Surgery.* 1935. Vol. 17. P. 267–271.
44. *Schoenly K., Reid W.* Dynamics of heterotrophic succession in carrion arthropod assemblages: discrete series or a continuum of change // *Oecologia.* 1987. Vol. 73. P. 192–202.
45. *Seastedt T. R., Mameli L., Gridley K.* Arthropod use of invertebrate carrion // *The American Midland Naturalist.* 1981. Vol. 105. P. 124–129.
46. *Smith K. G. V.* *A Manual of Forensic Entomology* // Trustees of the British Museum (Natural History). London. 1986. P. 32–55.
47. *Tullis K., Goff M. L.* Arthropod succession in exposed carrion in a tropical rainforest on Oahu Island, Hawaii // *J. of Medical Entomology.* 1987. Vol. 24. P. 332–339.
48. *Turner B. D.* *Forensic Science Progress Division of Biosphere* // *Forensic entomology.* Kensington, London. 1991. Vol. 5. P. 131–150.
49. *Utsumi K.* Studies on arthropods congregate to animal carcasses, with regard to the estimation of postmortem interval // *Ochanomizu Med. Ann. Tokyo.* 1958. Vol. 7. P. 202–223.
50. *Wigglesworth V. B.* *The Principles of Insect Physiology.* London. 1972. Vol. 7. P. 212–240.

INSECT NECROPHAGOUS COMPLEX AS THE BASIC FUNCTIONAL ELEMENT IN ANIMAL CORPSE DECAY AND UTILIZATION PROCESSES

M. Shulman, O. Pakhomov

*Dnipropetrovsk national university
72, Gagarin St., Dnipropetrovsk 49050, Ukraine
e-mail: mariyashu@rambler.ru*

Information regarding to invertebrate's participation in the animals dead bodies decay and utilization processes is resulted. Zoogenic waste as structural component of biogeocenosis is considered. Rotting as biological process is observed, and animal corpses – as place of invertebrates existence is described. Influencing of different factors on corps colonization by insects, phasicness of decay and utilization animals dead bodies processes are analysed. The dependence of insect necrophagous complex composition on corps types is established. The role of insect necrophagous fauna as basic functional element at the dead organic decomposition processes is underlined.

Key words: zoogenic waste, corpse, necrophagous complex, necrophilous insects, functional role.

Стаття надійшла до редколегії 04.12.07

Прийнята до друку 10.12.07