

Міністерство освіти і науки України
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

Міністерство освіти і науки України
Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ШУЛЬМАН МАРІЯ ВОЛОДИМИРІВНА

УДК 574.4:614.76](292.486:477.63)

ДИСЕРТАЦІЯ

ЗООГЕННИЙ ОПАД ЯК ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ЕЛЕМЕНТ
БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

03.00.16 – екологія

Біологічні науки

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів має посилання на відповідне джерело

_____ Шульман М. В.

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник _____ Пахомов Олександр Євгенійович,
доктор біологічних наук, професор

Дніпро 2018

АНОТАЦІЯ

Шульман М. В. Зоогенний опад як функціональний елемент біогеоценозів степового Придніпров'я. – Кваліфікаційна наукова праця. На правах рукопису. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара Міністерства освіти і науки України, Дніпро, 2018.

У дисертації визначено функціональну роль зоогенного опадів (трупів тварин) у біогеоценозах степового Придніпров'я та встановлено закономірності динаміки складу і структури ентомоценозу в лісових екосистемах степового Придніпров'я, оцінено його участь у розкладанні відмерлої органіки в різних типах біогеоценозів. Проаналізовано екологічне значення типів біогеоценозів степового Придніпров'я у формуванні ентомоценозу, встановлено сукцесійні зміни у процесі деструкції зоогенного опадів й охарактеризовано трофічну спеціалізацію основних груп комах ценозу, визначено закономірності у процесах розкладання та утилізації різних трупів тварин, виявлені зміни, що відбуваються в ентомоценозі в урбоценозах, встановлено характер впливу зоогенного опадів на властивості ґрунту, виявлено еколого-морфологічні особливості ценозів двокрилих (на прикладі *Calliphora vicina* R.-D., 1830). Встановлено екологічні аспекти онтогенезу ценозів двокрилих (на прикладі *Lucilia caesar* (L., 1758)). Оцінено токсикологічні ефекти важких металів на розвиток ценозів двокрилих (на прикладі *Calliphora vicina* R.-D.) (Diptera: Calliphoridae).

У роботі застосовано геоботанічні та комплексні екологічні методи дослідження, методи ґрунтово-зоологічних досліджень із використанням спеціально розроблених модифікованих пасток для обліку ценозів комах, морфометричний метод, методи статистичного аналізу даних, проведено лабораторні експерименти. Уперше для степового Придніпров'я встановлено закономірності процесів розкладання та утилізації зоогенного опадів (трупів тварин різних класів), оцінено вплив деструктивних процесів

некроорганіки на властивості ґрунту (*pH*, *NPK*-комплекс) у лісових біогеоценозах степової зони України. Вперше визначено склад домінантів некрофільного комплексу в різних типах біогеоценозів степової зони України. Визначено стадії сукцесійних змін у процесі розкладання та утилізації трупів хребетних тварин. Набули подальшого розвитку принципи та методи функціональної зоології професора В. Л. Булахова.

Результати досліджень можуть бути використані для складання кадастру тваринного світу, організації екологічного моніторингу, здійснення програм зі збереження біорізноманіття лісових екосистем степової зони України. Отримані дані дозволяють оцінити санітарну роль комах некрофільного комплексу у природі та зміну її в умовах антропогенного навантаження. В дисертації показано, що процес розкладання та ентомологічні сукцесії трупа дещо різняться залежно від виду трупа та типу біогеоценозу, де розміщується тушка тварини. Дослідження деструкційних процесів тварин різних класів у природних екосистемах виявили якісну та кількісну різницю в структурі ентомофауни трупів. *Calliphoridae* та *Sarcophagidae* віддають перевагу трупам щурів, а не курчат. Процес утилізації м'яких некротканин курчат завершується у майже у 2 рази швидше порівняно з термінами розкладання некроорганіки щурів. Представники родин *Calliphoridae*, *Sepsidae*, *Muscidae* присутні в усіх типах біогеоценозів. Деякі представники родини *Sarcophagidae* виявили специфіку біотопічного розподілу.

Аналіз сукцесійної динаміки комах некрофільного комплексу виявив вибіркковість певного біологічного стану трупа для колонізації представниками *Diptera*: *Phoridae*, *Heleomyzidae*, *Sphaeroceridae*, *Sepsidae* та *Fanniidae*. Вказані двокрилі з'являються на трупах усередині процесу розкладання (на II–III стадіях сукцесійних змін розкладання трупів), отже, вони можуть виступати маркерами стадій активної утилізації некроорганіки (7–19 діб) в умовах степового Придніпров'я. Щодо твердокрилих некрокомплексу слід відмітити представників *Histeridae* і *Dermestidae*, які проявляють більшу специфічність до якісного стану трупа порівняно з іншими некрофільними жуками (наявні на

трупі на III і IV стадіях розкладання). Відмічено представника Staphylinidae *Aleochara curtula* (Goeze, 1777), який наявний в усіх біотопах і зустрічається на всіх трупах до фінальних етапів їх розкладання.

Дослідження особливостей угруповань ентомонекрокомплексу техногенно трансформованих територій в околицях м. Дніпро виявили однозначний преферендум синантропних двокрилих (46 %), причому на більш забруднених пробних ділянках (поблизу ОАО «Дніпрошина»). З жуків *Staphylinus caesareus* Cederhjelm, 1798 виступає активним хижаком личинок некробіонтних двокрилих і характерним елементом в урбоекосистемах. У біотопах поблизу ТЕС («Придніпровськ») із загальної кількості Coleoptera 8 % переважають представники Silphidae (*Phosphuga atrata* (L., 1758), *Thanatophilus rugosus* (L., 1758)) – 4,2 та 5,9 % відповідно.

Процес розкладання та утилізації трупів тварин спричиняє зниження кислотності ґрунту. Встановлено, що під трупами курчат рівень *pH* збільшився на 6,4–16,7 %, під трупами щурів – на 2,2–14,2 % відносно контрольних значень. Дослідження впливу зоогенного опаду на вміст азоту в ґрунті виявило зростання вмісту азоту в усіх експериментальних зразках ґрунту порівняно з контролем. Установлено максимальний вміст фосфору під трупами курчат у ґрунтовому горизонті *Ho*, який вище на 107,7 % контрольного показника. У результаті досліджень рівнів вмісту калію у ґрунті за дії зоогенного опаду виявлено, що максимальне накопичення калію відбувається під трупами щурів у ґрунтовому горизонті *Ho*, що на 23 % перевищує контрольні значення.

Морфометричний аналіз основних лінійних характеристик особин *Calliphora vicina* R.-D., 1830 природної вибірки та лабораторної групи дозволив встановити, що найсуттєвіші відмінності між двома вибірками спостерігаються за шириною голови та довжиною окремих сегментів кінцівок. Діапазон коливань ширини голови в особин із природних умов значно ширший (1,55–2,40 мм). Вірогідно, це відбувається через неоднорідність мікрокліматичних умов, у яких розвивалися личинки, та різних об'ємів

трофічного ресурсу. Лабораторна вибірка особин характеризується більш константними розмірами голови (2,00–2,34 мм). Суттєво варіює довжина лапки I пари ніг. Особи, зібрані у природних умовах, властива більш довга лапка – на 4,7 % порівняно з особинами, виведеними у штучних умовах. За більшістю інших лінійних промірів падальних мух суттєві відмінності між вибірками не реєструються. Отже, ефемерність субстрату існування синіх падальних мух зумовлює високу еволюційно сформовану пристосованість виду до варіювання мікрокліматичних умов усередині трупного матеріалу. Незначна мінливість морфометричних характеристик вказує на еволюційно зумовлену стійкість виду до зміни абіотичних факторів середовища.

Дослідження екологічних аспектів онтогенезу та інтенсивності накопичення біомаси личинками *Lucilia caesar* (L.) виявили три стрибки зростання ваги личинок мух, особливо різкий й високий – на перших стадіях онтогенезу. Личинки з II до III віку розвитку за 2 доби збільшують біомасу майже у 26 разів. Це явище збігається з активними фазами розкладання трупів тварин, що і зумовлює специфіку некробіонтних видів двокрилих. Зазначимо, що спостерігається й зворотний стрибок – різкої втрати ваги після утворення пупарію. Вага личинок до пупаріації у середньому була більша на 3–8 мг порівняно з тими ж личинками у пупарії.

Аналіз впливу іонів свинцю та кадмію на розвиток *Calliphora vicina* R.-D. виявив більш токсичний ефект іонів кадмію у поживному субстраті на розвиток мух, порівняно з впливом іонів свинцю. Встановлено летальну дозу для личинок *C. vicina* 10^{-2} М для кадмію, адже в експерименті з впливу свинцю від 10^{-2} до 10^{-9} М майже всі личинки дійшли до утворення імаго (дорослої мухи). В результаті впливу солей кадмію на розвиток мух *C. vicina* зареєстровано такі патології: деформація крил, нанізм, деформація черевця і патології в пупаріації (утворення псевдолялечки). Вплив солей свинцю на розвиток *C. vicina* виражений в таких мальформаціях: деформація крил, нанізм, потворство кінцівок, чорне забарвлення і патології в пупаризації (виходу імаго з псевдолялечки). Цікавим фактом, виявленим у цьому

дослідженні, стала реєстрація майже постійного об'єму пупарію, незалежно від його маси. Нестачу маси тіла личинка при заляльковуванні компенсує роздуванням повітроносних мішків, розташованих у черевному відділі. Ймовірно, це еволюційне пристосування для виживання популяцій *C. vicina*.

Ключові слова: зоогенний опад, трупи тварин, процес розкладання трупів, сукцесійні зміни ентомофауни трупів, ентомонекрокомплекс, некрофільні комахи, некробіонтні двокрилі та твердокрилі, некроорганіка.

ABSTRACT

Shulman M. V. Zoogenic litter as a functional element of the steppe Prydniprov'ia biogeocoenoses. – Qualifying scientific work. Manuscript.

Dissertation on the competition of graduate degree of candidate of biological sciences on specialty 03.00.16 – ecology. – Oles Honchar Dnipro National University, Ministry of Education and Science of Ukraine, Dnipro, 2018.

The thesis determines the functional role of a zoogenous litter (dead animals) in biogeocoenoses of the steppe Prydniprov'ia, defines patterns of the dynamics and structure of entomofauna necrophilous complex in forest ecosystems of steppe Prydniprov'ia, and estimates its role in the decomposition of dead organic matter in different types of ecosystems. The ecological significance of the types of biogeocoenoses of steppe Prydniprov'ia in the formation of the necrophilic complex was estimated; successional changes in the process of destruction of zoogenous litter were determined and the trophic specialization of the main groups of necrophilic complex insects was analyzed; the patterns in the processes of decomposition and utilization of various animal corpses were determined; the changes occurring in entomofauna necrophilous complex in urban ecosystems were revealed, the impact of zoogenous litter on soil properties was determined and morphological and ecological abilities of necrophilic dipteran (for example, *Calliphora vicina* R.-D., 1830) were revealed. The ecological aspects of ontogenesis of necrophilic dipteran (on the example of *Lucilia caesar* (L., 1758)) were determined. The toxicological effects of heavy metals on the development of necrophilic dipteran (for example,

Calliphora vicina R.-D.) were estimated. The work used geobotanical and integrated environmental research methods, methods of soil and zoological research using specially designed modified traps for accounting necrophilic insects, laboratory experiment, morphometric method, methods of statistical data analysis. The patterns of the process of decomposition and recycling zoogenous litter (dead animals of different classes) were first determined for the steppe Prydniprov'ia. Influence of destructive processes in necrotic organic matter on soil properties (pH, NPK) of forest ecosystems in the steppe zone of Ukraine was estimated. The composition of the dominant species of the insect necrophilous complex in different types of biogeocenoses of the steppe zone of Ukraine was determined first. The stages of successional changes in the process of decomposition and utilization of vertebrates' corpses are revealed. Professor's V. L. Bulakhov principles and methods of Functional Zoology have been further developed. The results of the research are useful for the compilation of wildlife cadastre, an organization of ecological monitoring, implementation of programs on the biodiversity conservation of forest ecosystems in the steppe zone of Ukraine. The obtained data allow estimating the sanitary role of insects of the insect necrophilic complex in nature and its change under the anthropogenic press. The manuscript shows that the process of decomposition and an entomological succession of the corpse differ somewhat depending on the type of corpse and the type of biogeocoenosis, where the animal carcass is located. Investigation of destructive processes of animals of different classes in natural ecosystems revealed a qualitative and quantitative difference in the structure of the entomofauna of corpses. Calliphoridae and Sarcophagidae prefer rats' corpses to the chickens' ones. Utilization of chicken necrotic soft tissue completes almost twice times faster compared with the timing of the decomposition of rats' necrotic organic matter. Representatives of the Calliphoridae, Sepsidae, Muscidae families appear in all types of biogeocenoses. Some members of the Sarcophagidae family have a specific biotopical distribution.

The analysis of the succession dynamics of the insects of the necrophilic complex has revealed the selectivity of a certain biological state of the corpses for

colonization by representatives of Diptera: Phoridae, Heleomyzidae, Sphaeroceridae, Sepsidae, and Fanniidae. The mentioned dipteran ones appear on the corpses in the process of decomposition (at stages II–III of successional changes in the decomposition of corpses), and therefore they can act as markers of the stages of active utilization of necrotic organic matter (7–19 days) under conditions of the steppe Prydniprov'ia. In the case of beetles necrophilous complex, the representatives of Histeridae and Dermestidae demonstrate more specificity to the quality of the corps than other necrophilic beetles (present at the corpses at stages III and IV of decomposition). We marked out the representative of Staphylinidae – *Aleochara curtula* (Goeze, 1777), which is present in all biotopes and occurs on all corpses up to the final stages of their decomposition.

Investigation of the features of the entomofauna necrotic complex of the technogenically transformed territories in the outskirts of the Dnipro city has revealed the clear preferendum of synanthropic dipteran (46 %), especially on more polluted test-sites (vicinity of the «Dniproshina» JSC). The *Staphylinus caesareus* Ceder., 1798 beetle is an active predator for necrophilic dipteran larvae and acts as a characteristic element in urban ecosystems. In biotopes near the HPP («Pridniprovsk») in the total number of Coleoptera (8 %) representatives of Silphidae dominated: *Phosphuga atrata* (L., 1758) and *Thanatophilus rugosus* (L., 1758) reach 4,2 and 5,9 % respectively.

The process of decomposition and utilization of animal corpses causes a decrease in the acidity of the soil. It has been determined that under the chickens' corpses a *pH* level has increased by 6,4–16,7 %, under the rats' corpses – by 2,2–14,2 %. The study of the effect of zoogenic litter on the nitrogen content in soil has shown the increase in nitrogen content in all experimental soil samples compared with the control. The maximum content of phosphorus under the carcasses of chickens was determined in the *Ho* soil horizon. It was higher by 107,7 % of the control index. The results of the research on the potassium content in the soil under the impact of zoogenic litter have shown that maximum accumulation of potassium

occurs under the rats' corpses in the H0 soil horizon that at 23 % exceeds control values.

Morphometric analysis of the basic linear characteristics of the individuals of *Calliphora vicina* R.-D. from the natural sample and the laboratory group allowed determining the most significant differences between the two samples: the width of the head and the length of different segments of the limbs. The range of fluctuations of the heads width of individuals from natural conditions is much wider (1,55–2,40 mm). Eventually, it happens due to the heterogeneity of microclimatic conditions in which larvae developed and different availability of the trophic resource. «Laboratory» sample of individuals is characterized by more constant head sizes (2,00–2,34 mm). The length of the tarsus of the I pair of limbs varies significantly. Individuals collected in natural conditions have 4,7 % longer tarsus compared to the individuals from artificial conditions. In most of the other linear measurements of the blowflies, significant differences between the samples are not revealed. Consequently, the ephemerality of the substrate of the blowflies' existence predetermines a high evolutionary form of the species' adaptation to the variation of the microclimatic conditions inside the corpses. The slight variability of morphometric characteristics indicates the evolutionary resistance of the species to the changes in the abiotic environmental factors.

Investigation on ecological aspects of necrophilic dipteran ontogenesis and the intensity of biomass accumulation of *Lucilia caesar* (L.) larvae has revealed three jumps in the growth of the fly larvae weight, especially sharp and high in the first stages of ontogenesis. Larvae from the II to III age of development in 2 days gain biomass almost 26 times more. This phenomenon coincides with the active phases of the animal corpses' decomposition, which also determines the specificity of necrophilous species of Diptera. It should be noted that there is also a backward jump, a sharp loss of weight after the formation of puparium. On average the weight of larvae before the formation of puparium was 3–8 mg higher compared with the same larvae in puparium.

Analysis of the influence of lead and cadmium ions on the development of *Calliphora vicina* R.-D. revealed a more toxic effect of cadmium in the nutrient substrate on the development of flies, compared with the influence of lead ions. The lethal dose of cadmium for the *C. vicina* larvae was determined as 10^{-2} M. In the experiment on the lead influence under 10^{-2} to 10^{-9} M almost all larvae have reached the formation of an imago (adult flies). Because of the cadmium salts influence on the development of *C. vicina* flies the following pathologies have been registered: deformation of wings, dwarf, deformation of the abdomen and pathology of the pupariation (pupae formation). Influence of the lead salts on the *C. vicina*'s development are expressed in such malformations as: deformation of wings, dwarf, deformity of limbs, black colour and pathology in the formation of puparization (exit of an imago from a pupa case). An interesting fact discovered in this study is the registration of almost constant volume of puparium, regardless of its mass. The disadvantage of the body weight of the larva during the formation of puparium is compensated by blowing up aerostats located in the abdominal part. Probably this is an evolutionary adaptive way for the survival of *C. vicina* populations.

Keywords: zoogenic litter, animal corpses, decomposition of corpses, succession changes in entomofauna of corpses, entomofauna necrophilous complex, necrophilic insects, necrophilic Diptera and Coleoptera, necrotic organic matter.

Список праць здобувача, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

Монографія

1. Булахов В. Л., Пахомов О. Є., Рєва О. А., **Шульман М. В.** Ссавці як об'єкт досліджень у лісах степової зони України. (С. 20–35). Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України : монографія / За ред. А. П. Травлєєва. – Дніпро : Вид-во «Свідлер А. Л.», 2016. – 203 с. (*Особистий внесок: аналіз літературних даних щодо роботи Комплексної експедиції Дніпровського університету: Ссавці., написання та оформлення статті*).

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

1. **Marija V. Shulman**, Olexandr Y. Pakhomov, Viktor V. Brygadyrenko. Effect of plumbum and cadmium ions upon the pupariation and morphological changes of *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae). Folia Oecologica – vol. 44, no 1 (2017). – P. 28–37. Doi: 10.1515/foecol-2017-0004).P. «SCOPUS» (IF 0,29). (*Особистий внесок: виконання лабораторних досліджень, обробка отриманих результатів, написання статті*). (Scopus).
2. Pakhomov, O. Y., **Shulman, M. V.** Features of Birds Corpses Decomposition and Utilization Processes in Different Forest Biogeocoenosis in Steppe Dnipro River Area. Ornithological reading of memory M. A. Voinstvensky (collection of works). Vestnik zoologii, Journal of Schmalhausen Institute of Zoology. Kiev, 2017. ISSN 1608-4179. Supplement 35, 1–88, P. 59–61. (*Особистий внесок: виконання польових досліджень, обробка отриманих результатів, написання статті*). (Scopus).

Публікації у наукових фахових виданнях України:

1. Пахомов А. Е., Дубина А. А., Рева А. А., **Шульман М. В.** Воздействие мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в основных лесных биогеоценозах Присамарья / Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: наук. журнал. – Д. : ЛІРА, 2017. – Том 46. – С. 102–106. ISSN 2073 – 8331. (*Особистий внесок: опрацювання польових матеріалів, оформлення статті*).
2. Фали Л. І., **Шульман М. В.** Пластичність морфометричних ознак *Calliphora vicina* у постійних і мінливих температурних умовах культивування / Вісник Дніпропетр. ун-ту. Серія: Біологія. Екологія. 2013. 21 (1): 3–9. (*Особистий внесок: збирання фактичного матеріалу, проведення лабораторних експериментів, статистична обробка отриманих результатів, написання статті*).
3. Корольов О. В., **Шульман М. В.** Роль *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) у регуляції чисельності твердокрилих ентомофитофагів

природних і штучних лісових екосистем степового Придніпров'я / Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Серія: Біологія. – 2013. – Вип. 34. – С. 40–46. *(Особистий внесок: збирання фактичного матеріалу, написання статті).*

4. Похиленко А. П., Корольов О. В, **Шульман М. В.** Особливості угруповань підстилкових безхребетних техногенно трансформованих територій на прикладі м. Дніпропетровська / Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя : ЗНУ, 2009. – Вип. 14, № 1. – С. 121–134. *(Особистий внесок: збирання фактичного матеріалу, оформлення статті).*
5. Похиленко А. П., Королев А. В., **Шульман М. В.** Особенности формирования герпетобия биогеоценозов урбанизированных территорий на примере Днепропетровска / Фаунистические исследования в урбосистемах / Вестник Мордов. ун-та. Серия: Биологические науки. – Саранск : МордовГУ, 2009. – № 1. – С. 34–35. *(Особистий внесок: збирання фактичного матеріалу, написання статті).*
6. **Шульман М. В.** Домінантні групи безхребетних тварин в утилізаційних процесах мертвої органіки / Науковий вісник Чернівець. ун-ту. – 2008. – Вип. 373. Серія: Біологія. – С. 217–221. *(Особистий внесок: збирання фактичного матеріалу, обробка отриманих результатів, написання статті).*
7. **Шульман М. В.,** Пахомов О. Є. Ентомонекрокомплекс – основний функціональний елемент у розкладі й утилізації зоогенного опаду / Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2008. – Вип. 46. – С. 3–12. *(Особистий внесок: аналіз літературних джерел, побудова таблиць та схем, написання статті).*

Список публікацій, які свідчать про апробацію матеріалів дисертації:

1. **Шульман М. В.** Половая структура и мальформации имаго мух *Calliphora vicina* в результате влияния солей тяжелых металлов (Cd, Pb) / Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології //

- Матер. IV Міжнар. наук. конф. студ., аспір. і молод. вчен. (12–14 квітня 2016, м. Вінниця, Україна). – Вінниця : ДРУК, 2016. – С. 190–191.
2. **Шульман М. В.** Характеристика влияния тяжелых металлов (Pb, Cd) на развитие личинок *Calliphora vicina* / Біологія та екологія ґрунтів : Матер. I Всеукр. конф. з міжнар. участю (Львів, 14–16 жовтня 2015 року). – Львів, 2015. – С. 81–83.
 3. **Шульман М. В.,** Пахомов А. Е. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на развитие личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae) in vitro / Актуальные вопросы образования и науки // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. (30.09.2014). – Тамбов : ООО «Юком», 2014. – Ч. 9. – С. 159–162. (Видання включене до наукометричної бази даних РИНЦ Elibrary.ru).
 4. Корольов О. В., **Шульман М. В.** Роль *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) в регуляции численности некоторых почвенных личинок Diptera / Экология, эволюция и систематика животных // Матер. Всерос. научн.-практ. конф. (17–19.11.2009). – Рязань : Голос губернии, 2009. – С. 92–93.
 5. Корольов О. В., **Шульман М. В.** Доминантные жесткокрылые некрокомплекса искусственных лесных биогеоценозов г. Днепропетровск // Биогеография почв : Матер. II Всерос. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д. А. Криволицкого (28–30.09.2009). – Москва : МГУ им. М. В. Ломоносова, 2009. – С. 90.
 6. Корольов О. В., **Шульман М. В.** Трофические связи *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) с некрофильными жесткокрылыми лесных биогеоценозов степного Приднестровья // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології : Матер. I Міжнар. наук. конф. (23–26.02.2009). – Донецьк : Вебер, 2009. – Т. 1. – С. 194–195.
 7. Корольов О. В., **Шульман М. В.** Особливості екології домінантних представників Silphidae у різних типах штучних лісових біогеоценозів м. Дніпропетровськ // Проблеми екології та екологічної освіти : Матер.

- VII Міжнар. наук.-практ. конф. (12.12.2008). – Кривий Ріг : Видавничий дім, 2008. – С. 215–216.
8. **Шульман М. В.,** Фали Л. І. Особливості трофічної поведінки некрофільних стафілінід роду *Philonthus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Молодь та поступ біології : Матеріали IV Міжнародної наукової конференції студентів та аспірантів. – Львів : ЛНУ ім. Івана Франка, 2008. – С. 241–242.
9. **Шульман М. В.,** Фали Л. І. Внутрішньопопуляційна мінливість морфологічних структур *Philonthus intermedius* (Coleoptera, Staphylinidae) в умовах техногенно навантаженого м. Дніпропетровськ // Еколого-економічні проблеми України, Азово-Чорноморського басейну: економіка, екологія, освіта : Матер. Міжнар. наук.-практ. конф. – Бердянськ, 2007. – С. 29–30.
10. **Шульман М. В.** До питання про інтенсивність накопичення біомаси личинками *Lucilia caesar* (L.) (Diptera, Cyclorrhapha) // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах : Матеріали IV Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2007. – С. 318–319.
11. **Шульман М. В.** Методы учета беспозвоночных животных некрокомплекса // Проблеми екології та екологічної освіти : Матер. V Міжнар. наук. конф. – Кривий Ріг : Видавничий дім, 2006. – С. 142–143.
12. **Shulman M. V.** The problem of environmental protection in Pridneprovsk region // Матер. Міжвуз. студ. наук.-практ. конф. «Молодь України в контексті міжкультурної комунікації», 28 квітня 2005 р., Дніпропетровськ, 2005. – С. 99–100.
13. **Шульман М. В.** Біоаккумуляція важких металів та екологічна характеристика мікромамалій в природних та техногенних екосистемах степового Придніпров'я // Матер. VIII Міжнар. наук.-практ. конф. «Наука і освіта '2005», 7–21 лютого 2005 р. Біологія. Т. 10., Дніпропетровськ : Наука і освіта, 2005. – С. 65–67.

14. Булахов В. Л., **Шульман М. В.** Зоогенный опад как функциональный элемент в биогеоценологических процессах лесных экосистем степного Приднепровья // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах : Матеріали III Міжнар. конф. 4–6 жовтня 2005 р., м. Дніпропетровськ, ДНУ, 2005. – С. 115–116.

Публікації, які додатково відображають наукові результати дисертації:

1. Рева О. А., **Шульман М. В.** Особливості утримування пернатих мешканців у живих куточках : навч. посіб. – Д. : РВВ ДНУ, 2014. – 77 с.
2. Рева О. А., **Шульман М. В.** Особливості утримування земноводних, плазунів та ссавців у живих куточках : навч. посіб. – Д. : РВВ ДНУ, 2014. – 57 с.
3. Пахомов О. Є., Гассо В. Я., Рева О. А., **Шульман М. В.** Біологічні та екологічні терміни, поняття та закони : навч. посіб. – Д. : РВВ ДНУ, 2015. – 65 с.
4. Рева О. А., Голобородько К. К., Пахомов О. Є., **Шульман М. В.** Навчальний посібник з педагогічної практики для студентів біологів та екологів. – Д. : РВВ ДНУ, 2015. – 82 с.
5. Пахомов О. Є., Рева О. А., **Шульман М. В.**, Балюк Ю. О. Біологія нижчих хордових. Навчальний посібник : навч. посіб. – Д: РВВ ДНУ, 2017. – 85 с.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	19
Перелік посилань.....	24
РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕНОСТІ ЗООГЕННОГО ОПАДУ ЯК ФУНКЦІОНАЛЬНОГО ЕЛЕМЕНТА ЕКОСИСТЕМ ТА ЕКОЛОГО- ФАУНІСТИЧНИХ ХАРАКТЕРИСТИК КОМАХ НЕКРОФІЛЬНОГО КОМПЛЕКСУ (аналітичний огляд)	31
1.1. Поняття зоогенного опад (труп тварин, трофометаболіти)	31
1.2. Ентомонекрокомплекс – основний функціональний елемент у розкладанні та утилізації зоогенного опад.....	33
1.3. Некроентомофауна – головний функціональний елемент у розкладанні некроорганіки.....	43
1.4. Характеристика домінантних представників Diptera (Cyclorrhapha) ентомонекрокомплексу	47
1.5. Характеристика домінантних представників Coleoptera (Silphidae, Staphylinidae) ентомонекрокомплексу	53
1.6. Інші представники Arthropoda некрофільного комплексу	58
Висновки по розділу	59
Перелік посилань	60
РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ	69
2.1. Географічне положення, геоморфологія та рельєф.....	69
2.2. Клімат і гідрологічний режим	72
2.3. Ґрунти та ґрунтові води.....	74
2.4. Рослинний покрив.....	76
2.5. Тваринне населення.....	79
2.6. Характеристика пробних ділянок	81
Перелік посилань	89

РОЗДІЛ 3. ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	95
3.1. Об'єкти та методи досліджень структури ентомонекрофільного комплексу різних трупів тварин із різних біогеоценозів степового Придніпров'я	95
3.2. Об'єкти та методи досліджень некроентомофауни біогеоценозів техногенно трансформованих територій.....	98
3.3. Об'єкти та методи досліджень впливу зоогенного опаду на властивості ґрунту	100
3.4. Об'єкти та методи досліджень пластичності морфометричних ознак <i>Calliphora vicina</i> R.-D. у постійних і мінливих температурних умовах культивування	102
3.5. Об'єкти та методи досліджень інтенсивності накопичення біомаси личинками <i>Lucilia caesar</i> (L.)	104
3.6. Об'єкти та методи досліджень впливу важких металів (Cd, Pb) на розвиток мух <i>Calliphora vicina</i> R.-D.	104
Перелік посилань	112
РОЗДІЛ 4. ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОЦЕСУ РОЗКЛАДАННЯ ТА УТИЛІЗАЦІЇ ТРУПІВ ТВАРИН У РІЗНИХ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗАХ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я	114
4.1. Процеси розкладання та утилізації трупів тварин у різних за типом біогеоценозах природних територій	114
4.2. Сукцесійна динаміка некрофільного комплексу	123
4.3. Особливості угруповань ентомонекрокомплексу та підстилкових безхребетних техногенно трансформованих територій на прикладі м. Дніпро	126
Висновки по розділу	136
Перелік посилань	138
РОЗДІЛ 5. ВПЛИВ ЗООГЕННОГО ОПАДУ НА ХІМІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ҐРУНТУ.....	143
5.1. Вплив зоогенного опаду на рН ґрунту	143

	18
5.2. Вплив зоогенного опадy на вміст азоту в ґрунті	146
5.3. Вплив зоогенного опадy на накопичення фосфору в ґрунті	149
5.4. Вплив зоогенного опадy на накопичення калію у ґрунті	150
Висновки по розділу	152
Перелік посилань	155
РОЗДІЛ 6. МОДЕЛЬНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ДОМІНАНТНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ НЕКРОБІОНТНИХ ДВОКРИЛИХ	157
6.1. Еколого-морфологічні особливості некробіонтних двокрилих, пластичність морфометричних ознак залежно від температурних умов на прикладі <i>Calliphora vicina</i> R.-D. (Diptera: Calliphoridae)....	157
6.2. Екологічні аспекти онтогенезу та інтенсивність накопичення біомаси некробіонтних двокрилих на прикладі <i>Lucilia caesar</i> (L.) (Diptera: Calliphoridae)	167
6.3. Токсикологічні ефекти важких металів (<i>Cd</i> , <i>Pb</i>) на розвиток некробіонтних двокрилих на прикладі <i>Calliphora vicina</i> R.-D. (Diptera: Calliphoridae)	172
Висновки по розділу	189
Перелік посилань	191
ВИСНОВКИ	200
ДОДАТОК 1	203
ДОДАТОК 2	206
ДОДАТОК 3	209

ВСТУП

Актуальність теми. У результаті життєдіяльності тваринного населення у вигляді зоогенного опаду до екосистем потрапляє значна частина переробленої автотрофної і гетеротрофної біологічної продукції. Зоогенний опад представлений відмерлою частиною зооценозу (трупи тварин) і трофометаболічним поверненням у вигляді екскреторних виділень. За своєю масою зоогенний опад може поступатися фітогенному не більш ніж на один-два порядки, але за значенням у функціонуванні екосистем посідає одне з провідних місць [1]. Безхребетні тварини, які складають некрофільний комплекс, беруть участь у деструкції та утилізації некроорганіки та являють собою невід’ємний компонент будь-якої екосистеми. Завдяки їх функціональній ролі у природі відбувається прискорення розкладання мертвої органічної речовини. «...Цей процес – важливий крок до життя, тому що без нього всі поживні речовини були б зв’язані в мертвих тілах і ніяке нове життя не могло б виникнути» [11].

Відмирання чи загибель тварин постійно відбувається у природі, їх трупи стають ресурсом для мікроорганізмів, безхребетних-некрофагів чи хребетних-сміттярів, тварин-санітарів. У наземних екосистемах серед усього комплексу деструкторів некроорганіки основну частину тканин утилізують комахи, а саме двокрилі та твердокрилі. Завдяки злагодженій діяльності некробіонтів та некрофагів відбувається прискорення розкладання трупів тварин. Представники некроентомофауни також беруть участь у процесі мінералізації через розкладання складних гнильних речовин до найпростіших компонентів, роблять їх доступними для інших організмів [4, 37, 38, 50 та ін.]. Знання складу й структури окремих груп організмів, біоценотичних зв’язків між ними дають загальну картину й оцінку стану всієї екосистеми і змін, які в ній відбуваються. Тому вивчення функціональної ролі зоогенного опаду та некрофільної фауни, всіх її компонентів, ролі окремих видів і груп у комплексі, біологічних особливостей, участі їх у процесі розкладання трупів у

природі та в умовах підвищеного антропогенного тиску постає важливим завданням екології.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Робота виконувалася згідно з тематикою зооекологічних досліджень кафедри зоології та екології ДНУ та НДІ біології ДНУ за держбюджетними темами «Функціональна роль тварин в утворенні механізмів гомеостазу в екосистемах промислових регіонів» (№ 0103U000555) (2003–2005 рр.), «Зооценоз як компонент екосистемних процесів саморегуляції в умовах трансформації довкілля» (№ 0106U000818) (2006–2008 рр.), «Середовищевірна роль тварин у природних і трансформованих екосистемах в умовах напруженого техногенного тиску на довкілля» (№ 0112U000190) (2012–2014 рр.), «Зоогенні механізми екосистемних сервісів та розробка екологічних принципів їх збереження і відновлення» (№ 0115U002382) (2015–2017 рр.), «Концепція управління трансформаціями сучасного біорізноманіття тварин степової зони України в умовах змін клімату» (№ 0118U003305) (2018–2020 рр.).

Мета та завдання досліджень. *Мета роботи* – визначити функціональну роль зоогенного опаду (трупів тварин) у біогеоценозах степового Придніпров'я, встановити закономірності динаміки складу і структури ентомопункрокомплексу в лісових екосистемах степового Придніпров'я та оцінити його участь у розкладанні відмерлої органіки в різних типах біогеоценозів.

Для досягнення мети поставлено такі завдання:

1. Оцінити екологічне значення типів біогеоценозів степового Придніпров'я у формуванні ентомопункрофільного комплексу.
2. Установити сукцесійні зміни у процесі деструкції зоогенного опаду і оцінити трофічну спеціалізацію основних груп комах пункрофільного комплексу.
3. Визначити закономірності у процесах розкладання та утилізації різних трупів тварин.

4. Виявити зміни, що відбуваються в ентомонекрофільному комплексі в урбоекосистемах.

5. З'ясувати характер впливу зоогенного опаду на властивості ґрунту.

6. Визначити еколого-морфологічні особливості некробіонтних двокрилих (на прикладі *Calliphora vicina* R.-D.).

7. Установити екологічні аспекти онтогенезу некробіонтних двокрилих (на прикладі *Lucilia caesar* (L.)).

8. Оцінити токсикологічні ефекти важких металів на розвиток некробіонтних двокрилих (на прикладі *Calliphora vicina* R.-D.).

Об'єкт дослідження – угруповання некрофільних комах та зоогенний опад як функціональний елемент біогеоценозів степового Придніпров'я.

Предмет дослідження – процеси розкладання та утилізації некроорганіки різних видів тварин за участю некрофільного комплексу та біотопічний розподіл домінантних комах некрокомплексу.

Методи досліджень – для опису фізико-географічної характеристики ділянок проводили геоботанічні та комплексні екологічні дослідження, для проведення польових досліджень застосовували методи загальноприйнятих ґрунтово-зоологічних досліджень, у модельних дослідженнях об'єктів некроентомофауни – лабораторне утримання та культивування комах, морфометричний метод, методи статистичного аналізу отриманих даних.

Наукова новизна одержаних результатів:

Уперше:

- для степового Придніпров'я встановлено закономірності процесів розкладання та утилізації зоогенного опаду (трупів тварин);
- оцінено вплив деструктивних процесів некроорганіки на властивості ґрунту (*pH*, *NPK*) у лісових біогеоценозах степового Придніпров'я;
- визначено склад домінантів некрофільного комплексу в різних типах біогеоценозів степового Придніпров'я на трупах птахів і мікромамалій;
- на території степового Придніпров'я зареєстровано такі види некрофільних двокрилих із родини Sarcophagidae: *Sarcophaga variegata*

(Scopoli, 1763), *Liosarcophaga portchinskyi* (R., 1937), *Liosarcophaga similis* (Meade, 1876), *Robineauella caerulea* (Ztt., 1838);

- визначено стадії сукцесійних змін у процесі розкладання та утилізації трупів хребетних тварин;
- оцінено роль різних груп комах некрофільного комплексу в процесі гетеротрофної сукцесії;
- встановлено преференції некрофільних комах відносно трупів тварин, що належать до різних класів;
- виявлено зміни у складі ентомоценозу в умовах підвищеного антропогенного пресу;
- визначено морфоекологічні та фізіологічні особливості онтогенезу деяких некробіонтних двокрилих (*Calliphora vicina*, *Lucilia caesar*);
- встановлено рівні резистентності *C. vicina* до важких металів (*Cd*, *Pb*).

Набули подальшого розвитку:

- принципи та методи функціональної зоології професора В. Л. Булахова.

Практичне значення отриманих результатів. Результати досліджень можуть бути використані для складання кадастру тваринного світу, організації екологічного моніторингу, здійснення програм зі збереження біорізноманіття лісових екосистем степової зони України. Отримані дані дозволяють оцінити санітарну роль комах некрофільного комплексу у природі та зміну її в умовах антропогенного навантаження.

Матеріали дисертаційної роботи використовуються в навчальному процесі Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (для викладання дисциплін «Зоологія», «Ентомологія», «Паразитологія», «Популяційна екологія», «Моніторинг довкілля», «Екотоксикологія»), під час проведення навчальної та виробничої практик студентів, виконання курсових та дипломних робіт.

Особистий внесок здобувача. Польові матеріали, результати лабораторних досліджень, їх обґрунтування та висновки отримані особисто автором під час роботи протягом 2005–2015 років у складі Комплексної

експедиції ДНУ імені Олеса Гончара. Для написання наукових праць, виконаних у співавторстві, автор брав участь у збиранні та визначенні польового матеріалу, проведенні лабораторних досліджень, опрацюванні отриманих результатів, підготовці публікацій до друку. Особистий внесок у написання кожної наукової праці зазначено у «Списку основних наукових праць за темою дисертації».

Апробація результатів дисертації. Матеріали дисертації пройшли апробацію на 14 міжнародних наукових конференціях і державних з'їздах, а саме: III Міжнародній науковій конференції «Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах» (Дніпропетровськ, ДНУ, 2005) [1], VIII Міжнародній науково-практичній конференції «Наука і освіта '2005» (Дніпропетровськ, 2005) [23], Міжвузівській студентській науково-практичній конференції «Молодь України в контексті міжкультурної комунікації» (Дніпропетровськ, 2005) [52], V Міжнародній науковій конференції «Проблеми екології та екологічної освіти» (Кривий Ріг, 2006) [24] та VII Міжнародній науково-практичній конференції (Кривий Ріг, 2008) [28], IV Міжнародній науковій конференції «Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах» (Дніпропетровськ, ДНУ, 2007) [25], Міжнародній науково-практичній конференції «Еколого-економічні проблеми України, Азово-Чорноморського басейну: економіка, екологія, освіта» (Бердянськ, 2007) [26], IV Міжнародній науковій конференції студентів та аспірантів «Молодь та поступ біології» (Львів, 2008) [27], I Міжнародній науковій конференції «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології» (Донецьк, 2009) [29], II Всеросійській конференції «Биогеография почв» (Москва, 2009) [30], Всеросійській науково-практичній конференції «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2009) [31], Міжнародній науково-практичній конференції «Актуальные вопросы образования и науки» (Тамбов, 2014) [32], I Всеукраїнській конференції з міжнародною участю «Біологія та екологія ґрунтів» (Львів, 2015) [33], IV Міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів і молодих вчених

«Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології» (Вінниця, 2016) [34].

Публікації. За темою дисертації опубліковано 29 наукових праць, з яких: одна монографія, дві статті у журналах, що належать до наукометричної бази даних «Scopus», сім статей у наукових фахових виданнях України.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, шести розділів з окремим переліком посилань після кожного розділу, висновків. Загальний список використаної літератури складає 285 джерел, з яких 112 іноземними мовами. Повний обсяг дисертації складає 210 сторінок, із них основного тексту – 153 сторінки. Робота містить 8 таблиць, 45 рисунків та додатки.

Автор висловлює щиру подяку д. б. н., проф. О. В. Жукову за численні консультації та цінні поради в формуванні дисертації. Також щиру вдячність автор висловлює к. б. н., доц. В. В. Бригадиренку за наукові консультації у визначенні комах та допомогу у постановці модельних експериментів.

Особливу подяку автор дисертаційної роботи висловлює д. б. н., проф. Ю. Г. Вєрвесу за безцінну допомогу у визначенні некробіонтних двокрилих.

За наукове керівництво та всебічну підтримку під час виконання досліджень автор особливо вдячний науковому керівникові, д. б. н., проф. О. Є. Пахомову.

Перелік посилань

1. Булахов В. Л., Шульман М. В. Зоогенный опад как функциональный элемент в биогеоценотических процессах лесных экосистем степного Приднепровья // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах. Матер. III Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2005. – С. 115–116.
2. Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* – модельный объект физиологических и экологических исследований / Тр. Зоол. ин-та АН СССР, М., 1984, – № 118. – 271 с.

3. *Вервес Ю. Г.* Зонально-ландшафтное распределение саркофагид (Diptera, Sarcophagidae) Украины // Экология и таксономия насекомых Украины. Вып. 3. Одесса, 1989. С. 161–171.
4. *Лябзина С. Н.* Беспозвоночные-некробионты и их участие в утилизации органического вещества в наземных и водных экосистемах Европейского севера : автореф. дис....канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2003. – 26 с.
5. *Лябзина С. Н.* Видовой состав и структура комплекса членистоногих-некробионтов Южной Карелии // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2011. – № 4 (117). – С. 10–18.
6. *Лябзина С. Н.* Беспозвоночные-некробионты литоральной зоны пресных водоемов Карелии / С. Н. Лябзина // Биология внутренних вод 0.34. – Борок, 2013. – С.51–59.
7. *Лябзина С. Н.* Эколого-биологические особенности мухи мертвых (*Cynomya mortuorum*) в Карелии и применение этих данных в судебно-медицинской практике / С. Н. Лябзина, А. Н. Приходько, О. С. Лаврукова, Н. С. Сиккиля // Ученые записки ПетрГУ. – Петрозаводск, 2016. – Т. 159, № 6. – С. 82–87.
8. *Марченко М. И.* Судебно-медицинское значение энтомофауны трупа для определения давности наступления смерти : автореф. дис. ... канд. мед. наук. – М., 1987. – 13 с.
9. *Марченко М. И.* Состояния и перспективы развития судебной энтомологии // Суд.-мед. экспертиза. – 1990. – № 3. С. 39–42.
10. *Марченко М. И.* Влияние климатических факторов на продолжительность биологического разложения трупа насекомыми-некробионтами в условиях Северо-Запада Европейской части России // Энтномол. обзор. 1992. – Т. 63. – № 4. – С. 557–568.
11. *Одум Ю.* Экология. М. : Мир, 1986. Т. 1. – 328 с.; Т. 2. – 376 с.
12. *Пархоменко О. В.* Жуки-мертвойды (Coleoptera, Silphidae) фауны України : автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.09 / О. В. Пархоменко;

- Нац. акад. наук України. Ін-т зоології ім. І. І. Шмальгаузена. – К., 2001. – 22 с.
13. Пархоменко О. В. Життєві цикли розвитку жуків-мертвоїдів (Coleoptera, Silphidae) фауни України / Науковий часопис НПУ імені М. П. Драгоманова. Серія 20: Біологія : зб. наук. пр. // Нац. пед. ун-т ім. М. П. Драгоманова. – К. : Вид-во НПУ ім. М. П. Драгоманова, 2004. – С. 30–34.
 14. Пархоменко О. В. Першоопис преімагінальних стадій та особливості біології жука-мертвоїда *Thanatophilus terminatus* Hum., 1825 (Coleoptera, Silphidae). // Науковий часопис імені М. П. Драгоманова: НПУ імені М. П. Драгоманова, 2005. – Т. 20. – С. 90–99.
 15. Пархоменко О. В. Життєві цикли розвитку жуків-мертвоїдів (Coleoptera, Silphidae) фауни України // Науковий часопис НПУ імені М. П. Драгоманова. Серія 20 : Біологія. – 2008. – Вип. 2. – С. 30–34.
 16. Приходько А. Н., Лаврукова О. С., Лябзина С. Н., Горбач В. В. Судебно-медицинское значение определения видового состава некрофильных двукрылых // Судебно-медицинская экспертиза. – Москва : Медиа Сфера, 2016. – Т. 59, № 5. – С. 53–55.
 17. Пушкин С. В. Жуки-мертвояды и кожееды (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae) Центрального Предкавказья (фауна, экология, хозяйственное значение) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань : АГТУ, 2002. – 26 с.
 18. Пушкин С. В. Некробионтный энтомокомплекс высокогорий Северо-Западного Кавказа // Евроазиатский энтомологический журнал, 2004. – Т. 3, № 3. – С. 195–202.
 19. Пушкин С. В. Некрофильные жесткокрылые юга России. Ставрополь : СГУ, 2010. – 183 с.
 20. Пушкин С. В. Фауна некрофильных жесткокрылых юга России. Прикладная энтомология, 2014. – Том V, № 1 (11). – С. 16–25.
 21. Пушкин С. В. Жуки-мертвояды (Coleoptera, Silphidae) России. Атлас-определитель. Москва – Берлин : Директ-Медиа, 2015. – 169 с.

22. Сигида С. И., Пушкин С. В. Кадастр жесткокрылых насекомых (Coleoptera, Insecta) Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь : СГУ, 2008. – 146 с.
23. Шульман М. В. Біоаккумуляція важких металів та екологічна характеристика мікромамалій в природних та техногенних екосистемах степового Придніпров'я // Матер. VIII Міжнар. наук.-практ. конф. «Наука і освіта '2005», 7–21 лютого 2005 р. Біологія. Т. 10., Дніпропетровськ, Наука і освіта, 2005. – С. 65–67.
24. Шульман М. В. Методы учета беспозвоночных животных некрокомплекса // Проблемы екології та екологічної освіти : Матер. V Міжнар. наук. конф. – Кривий Ріг : Видавничий дім, 2006. – С. 142–143.
25. Шульман М. В. До питання про інтенсивність накопичення біомаси личинками *Lucilia caesar* (L.) (Diptera, Cyclorrhapha) // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах : Матер. IV Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2007. – С. 318–319.
26. Шульман М. В., Фали Л. І. Внутрішньопопуляційна мінливість морфологічних структур *Philonthus intermedius* (Coleoptera, Staphylinidae) в умовах техногенно навантаженого м. Дніпропетровськ // Еколого-економічні проблеми України, Азово-Чорноморського басейну: економіка, екологія, освіта : Матер. Міжнар. наук.-практ. конф. – Бердянськ, 2007. – С. 29–30.
27. Шульман М. В., Фали Л. І. Особливості трофічної поведінки некрофільних стафілінід роду *Philonthus* (Coleoptera, Staphylinidae) // Молодь та поступ біології : Матер. IV Міжнар. наук. конф. студ. та аспір. – Львів : ЛНУ імені Івана Франка, 2008. – С. 241–242.
28. Шульман М. В. Особливості екології домінантних представників Silphidae у різних типах штучних лісових біогеоценозів м. Дніпропетровськ / О. В. Корольов, М. В. Шульман // Проблеми екології та екологічної освіти : Матер. VII Міжнар. наук.-практ. конф. (12.12.2008). – Кривий Ріг : Видавничий дім, 2008. – С. 215–216.

29. Шульман М. В. Трофические связи *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) с некрофильными жесткокрылыми лесных биогеоценозов степного Приднепровья / О. В. Королев, М. В. Шульман // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології : Матер. I Міжнар. наук. конф. (23–26.02.2009). – Донецьк : Вебер, 2009. – Т. 1. – С. 194–195.
30. Шульман М. В. Доминантные жесткокрылые некрокомплекса искусственных лесных биогеоценозов г. Днепропетровск / О. В. Корольов, М. В. Шульман // Биogeография почв: Матер. II Всерос. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения чл.-корр. РАН Д. А. Криволицкого (28–30.09.2009). – Москва : МГУ им. М. В. Ломоносова, 2009. – С. 90.
31. Шульман М. В. Роль *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) в регуляции численности некоторых почвенных личинок Diptera / О. В. Королев, М. В. Шульман // Экология, эволюция и систематика животных : Матер. Всерос. науч.-практ. конф. (17–19.11.2009). – Рязань : Голос губернии, 2009. – С. 92–93.
32. Шульман М. В., Пахомов А. Е. Влияние солей некоторых тяжелых металлов на развитие личинок *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae) in vitro // Актуальные вопросы образования и науки : Матер. Междунар. науч.-практ. конф. (30.09.2014). – Тамбов : ООО «Юком», 2014. Ч. 9. С. 159–162. (Видання включене до наукометричної бази даних РИНЦ Elibrary.ru).
33. Шульман М. В. Характеристика влияния тяжелых металлов (Pb, Cd) на развитие личинок *Calliphora vicina* // Біологія та екологія ґрунтів : Матер. I Всеукр. конф. з міжнар. участю (Львів, 14–16 жовтня 2015 року). – Львів, 2015. – С. 81–83.
34. Шульман М. В. Половая структура и мальформации имаго мух *Calliphora vicina* в результате влияния солей тяжелых металлов (Cd, Pb) // Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології :

- Матер. IV Міжнар. наук. конф. студ., аспір. і молод. вчених (12–14 квітня 2016, м. Вінниця, Україна). – Вінниця : ДРУК, 2016. – С. 190–191.
35. *Bygarski K., Leblanc H. N.* Decomposition and arthropod succession in Whitehorse, Yukon territory, Canada. *J Forensic Sci.* 2013; 58:413–418.
 36. *Catts E. P., Haskell N. H.* (1990). *Entomology and death: A procedural guide.* Joyce's Print Shop Inc., Clemson. P: 1–182.
 37. *Dillon L. C.* (1997). Insect succession on carrion in three biogeoclimatic zones of British Columbia. – Burnaby, BC: Simon Fraser University. P. 37–42.
 38. *Early M., Goff M. L.* Arthropod succession patterns in exposed carrion on the island of O'ahu, Hawaiian Islands, USA // *Journal of Medical Entomology.* – 1986. – Vol. 23. – P. 520–531.
 39. *Eberhardt T. L. & Elliot D. A.* (2008). A preliminary investigation of insect colonisation and succession on remains in New Zealand. *Forensic Science International*, 176 (2–3), 217–223.
 40. *Goff M. L.* (2000). *A fly for the prosecution: how insect evidence helps solve crimes.* Cambridge: Harvard University Press. 225 p.
 41. *Hanski I. and Kuusela S.* (1980). The structure of carrion fly communities: Differences in breeding seasons. *Annales Zoologici Fennici* 17. 185–190.
 42. *Hanski I. and Prinkkila M. L.* (1995). Complex competitive interactions sn four species of *Lucilia* blowflies. *Ecological Entomology* 20: 261–272.
 43. *Greenberg B., Kunich J. C.* (2002). *Entomology and the law: Flies as forensic indictors.* Cambridge University Press, Cambridge. 143 pp.
 44. *Midgley J. M., Richards C. S., Villet M. H.* (2010). The utility of Coleoptera in forensic investigations. In: Amendt, J., Campobasso, C. P., Goff, M. L., Grassberger, M. (Eds.), *Current Concepts in Forensic Entomology.* Springer, Heidelberg, pp. 57–68.
 45. *Nuorteva P.* Synanthropy of blowflies (Diptera, Calliphoridae) in Finland. – Suomen. hyont. Aikak. – 1963. – V29. – P. 1–49.
 46. *Nuorteva P.* Notes on the artropod fauna of Spitsbergen I. 8. Observations on the blowflies (Diptera, Calliphoridae) of Spitsbergen // *Ann. Entomol. Fennici.* – 1967. – V. 33, № 1, – P.62–64.

47. *Nuorteva P.* (1970). Histerid beetles as predators of blowflies (Diptera, Calliphoridae) in Finland. *Annales Zoologica Fennici* 7: 195–198.
48. *Nuorteva P. & Vesikan T.* The synanthropy of blowflies (Diptera, Calliphoridae) on the coast of the Arctic Ocean // *Ann. Med. exp. fenn.* – 1966. – № 44. – P.544–548.
49. *Otronen M.* (1988). The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Ann. Zool. Fennici*. 25: 191–201.
50. *Payne J. A.* A summer carrion study on the baby pig *Sus scrofa* L. // *Ecology*. – 1965. – Vol. 46. – P. 592–602.
51. *Szpila K., Mądra A., Jarmusz M., Matuszewski S.* Flesh flies (Diptera: Sarcophagidae) colonising large carcasses in Central Europe. *Parasitol Res.* 2015; 114:2341–2348.
52. *Shulman M. V.* The problem of environmental protection in Pridneprovsk region // Матер. Міжвуз. студ. наук.-практ. конф. «Молодь України в контексті міжкультурної комунікації», 28 квітня 2005 р., Дніпропетровськ, 2005. – С. 99–100.
53. *Verves Yu. G.* Family Sarcophagidae. // *Catalogue of Palaearctic Diptera. Calliphoridae – Sarcophagidae.* – Budapest : Akademiai Kiad, 1986. – Vol. 12. – P. 58–193.
54. *Verves Yu. G., Khrokalo L. A.* Review of Macronychiinae (Diptera, Sarcophagidae) of the world. // *Vestnik zoologii. Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.* – Kiev. 2006. 40 (3): 219–239.
55. *Verves Yu. G., Khrokalo L. A.* The new data on Calliphoridae and Rhinophoridae (Diptera) from Ukraine. // *Ukrainska Entomofaunistyka.* 2010. T. 1. P. 23–54.
56. *Verves Yu. G., Khrokalo L. A.* An annoteate list of Sarcophagidae (Macronychiinae, Miltogramminae, Eumacronychiinae and Paramacronychiinae) recorded in Ukraine (Diptera). Center for Entomological studies Ankara. *Cesa News*, 2014. № 95. P. 29–30.

РОЗДІЛ 1
СТАН ВИВЧЕНОСТІ ЗООГЕННОГО ОПАДУ
ЯК ФУНКЦІОНАЛЬНОГО ЕЛЕМЕНТА ЕКОСИСТЕМ ТА ЕКОЛОГО-
ФАУНІСТИЧНИХ ХАРАКТЕРИСТИК КОМАХ НЕКРОФІЛЬНОГО
КОМПЛЕКСУ
(аналітичний огляд)

1.1. Поняття зоогенного опаду (труп тварин, трофометаболіти)

У процесі життєдіяльності тваринного населення до екосистем потрапляє у вигляді зоогенного опаду значна частина переробленої автотрофної і гетеротрофної біологічної продукції. Зоогенний опад представлений відмерлою частиною зооценозу і трофометаболічним поверненням мінерально-органічної маси у вигляді екскреторних виділень [15].

За своєю масою зоогенний опад поступається фітогенному не більше ніж на один-два порядки, але за значенням у функціонуванні екосистем посідає одне з провідних місць. За даними А. О. Дубіної [24–27], запаси фітогенного опаду (підстилка) у заплавах дібрових складають 11,3–16,1 т/га, у байрачних дібрових – 6,1–12,4 т/га, в аренному борі – 27,1–50,5 т/га. Сумарний зоогенний опад (труп тварин і їх трофометаболіти) у тих же екосистемах складають 4,3–5,6; 1,8–2,7 та 1,2–2,4 т/га відповідно. Видимість значної переваги рослинного опаду над зоогенним пояснюється потраплянням його за порівняно малий проміжок часу (осінній період) і дуже тривалим процесом його мінералізації. Зоогенний опад до екосистем потрапляє протягом усього року, з деякою інтенсифікацією в літній період. Причому швидкість його мінералізації залежно від виду зоогенного опаду вища у 4–100 разів порівняно з фітогенним. Протяжність за часом потрапляння зоогенного опаду та швидка мінералізація зумовлюють моментальне його включення до біологічного кругообігу [15].

Зоогенний опад бере участь у таких біогеоценотичних процесах: прискорення біологічного кругообігу, ґрунтотворення і формування біорізноманіття екосистем [15].

Прискорення біологічного кругообігу за дії зоогенного опаду здійснюється у двох формах: 1) прискорена мінералізація вторинної біологічної продукції, створеної гетеротрофами, 2) прискорення мінералізації мертвого рослинного опаду, де екскреторний опад виступає як біологічний каталізатор. Таким чином, у першому випадку до біологічного кругообігу щорічно долучається в різних екосистемах до 30–80 % зоомаси. У другому випадку – потрапляння екскрецій в екосистеми збільшує швидкість мінералізації підстилки в 1,4–1,5 рази [9, 10]. Прискорена мінералізація мертвого рослинного опаду сприяє додатковому включенню до біотичного кругообігу зольних елементів у заплавлених дібровах 147–183 кг/га, в аренних борах – 192–282 кг/га і, відповідно, 210–263 і 874–1287 кг/га органічних речовин. Ефективність потрапляння органо-мінеральних речовин за рахунок прискорення мінералізаційного процесу порівняно з прямим потраплянням його з метаболітами на 2–10 порядків вища. Таким чином, зоогенний опад – це важливий біотичний фактор, який значною мірою зумовлює біотичний кругообіг [15].

Зоогенний опад відіграє значну роль у ґрунтотвірному процесі. Попередні експериментальні дослідження виявили, що екскреції через низку опосередкованих зв'язків сприяють формуванню фізико-хімічних і біологічних властивостей ґрунтів. Наприклад, за дії різних екскрецій ссавців твердість ґрунтового покриву знижується на 7–18 %, збільшується аерація ґрунтів на 4–14 %, ґрунтова вологість – на 3–11 % [13].

За дії зоогенного опаду, а саме трофометаболітів, інтенсифікується процес гуміфікації. Загальна кількість гумусу зростає на 9–37 %. В умовах окиснення ґрунтів відмічається її нейтралізація, pH зростає. За впливу екскреторного опаду в ґрунтах інтенсивно накопичується найважливіший комплекс поживних речовин – NPK [13, 14].

Зоогенний опад сприяє формуванню біорізноманіття одного з найважливіших блоків екосистеми – едафотопу. Значно зростає різноманіття та кількісний розвиток мікрофлори. За дії екскрецій гризунів чисельність бактерій в заплавах дібровах зростає у 1,4–1,8, в аренних борах – у 1,1–2,1 рази [13].

Завдяки зоогенному опаді збільшується видове та кількісне різноманіття ґрунтових тварин, перш за все, за їх рахунок підтримується існування копрофагів і некрофагів, які відіграють значну роль у деструкційних процесах. Крім того, створюється поживне середовище для великої кількості видів ґрунтових тварин. Видовий склад під екскреціями ссавців зростає в різних лісових екосистемах в 1,2–1,8 рази. Коефіцієнт різноманіття в місцях потрапляння екскрецій зростає на 33–69 % [15].

Таким чином, зоогенний опад становить важливу біотичну ланку у проявах лісових функцій екосистем і відіграє значну роль у біотичному кругообігу, ґрунтотвірному процесі та формуванні біорізноманіття в базових блоках екосистем [12–15].

1.2. Ентомонекрокомплекс – основний функціональний елемент у розкладанні та утилізації зоогенного опаді

Комахи, які складають некрокомплекс, викликають великий інтерес у дослідників. Розгадати весь механізм розкладання та утилізації некротичних (відмерлих) тканин організму – складне завдання через наявність багатьох факторів впливу на цей процес [59]. Накопичення даних щодо цього питання наближає до розгадки логічного ланцюга процесу розкладання та утилізації трупного опаді у природних екосистемах. Адже екосистема – складна система, в якій поєднуються безліч взаємозалежних структурних компонентів, узгодженість роботи яких і забезпечує її стабільність, і вона функціонує як єдине ціле [47].

Дослідження функціональної ролі зоогенного опаді (трупів тварин) і безхребетних некрокомплексу в Україні майже не проводилися. Окремі групи

комах-некробіонтів, здебільшого жуків-некробіонтів, описані у працях О. В. Пархоменко [12–15]. Щодо некробіонтних двокрилих, дослідження активно проводилися з окремих груп, наприклад, родини Sarcophagidae, зокрема, з їх фенологічних особливостей [3, 53–56 та ін.]. Є праці, присвячені експериментальному вивченню двокрилих-некробіонтів, синантропної фауни [41, 42, 45, 46, 48 та ін.] та біології окремих видів некрофільних комарів [2, 47, 49 та ін.]. Проводилися вивчення комплексу некробіонтів у наземних і водних екосистемах на півночі європейської частини Росії [4–7 та ін.]. Є сучасні дослідження щодо жуків-некробіонтів Приморського краю [17–22]. Є дані з ентомофауни трупів тварин, відомості, які більше стосуються окремих груп комарів і призначаються для практичного застосування в галузі судової медицини в Ленінградській області [8–10] та Карелії [16]. Багато праць присвячено криміналістичній ентомології у судовій медицині в закордонних країнах [35, 36, 39, 40, 43, 44, 51 та ін.].

Для отримання повної, достовірної картини її стану та функціонування необхідно розглядати її підсистеми – структурні компоненти, механізми речовинно-енергетичного обміну між ними. В оцінюванні екологічної системи відіграє велику роль дослідження структури біоценозу, взаємовідносин між популяціями, їх функції [1, 47]. Одним із таких структурних елементів і є відмерла частина зооценозу (зоогенний опад) [8, 15].

Відмерла частина зооценозу сприяє збільшенню видового різноманіття ґрунтових тварин. За його рахунок підтримується існування некрофагів і копрофагів, що відіграють велику роль у деструкції органічного матеріалу. Створюється живильне середовище для великої кількості тварин-герпетобіонтів. Дані стосовно впливу зоогенного опаду в екосистемі на фізико-хімічні властивості ґрунту, комплекс поживних речовин (NPK) [12, 15], різноманіття та розвиток ґрунтової мікрофлори в Україні практично відсутні. Для вирішення цих питань необхідно проводити моніторингове дослідження видового складу некробіонтів та інших деструкторів некроорганіки, аналізувати характер взаємодії між тваринами-колонізаторами

трупів, механізми утилізації мертвого опаду тваринного походження у природних екосистемах [11].

Таким чином, відносно досліджень відмерлої частини зооценозу, актуальні такі завдання:

- 1) виявлення видового складу ентомонекрокомплексу в різних типах біогеоценозів;
- 2) аналіз видового складу безхребетних тварин, що беруть участь у процесі розкладання та утилізації трупів тварин у різних за типом біогеоценозах;
- 3) спостереження та порівняння сезонної динаміки складу комах некрофільного комплексу біогеоценозів;
- 4) виявлення чинників, що впливають на перебіг процесу розкладання трупів у біогеоценозах;
- 5) вивчення впливу деструкції зоогенного опаду на едофотоп;
- 6) з'ясування загальної функціональної ролі зоогенного опаду в екосистемах;
- 7) виявлення чинників та явищ, що негативно впливають на видове різноманіття некроентомофауни.

Гниття – складний процес розкладання тканин трупа, що відбувається через життєдіяльність мікроорганізмів (аеробних і анаеробних бактерій). Це розкладання складних органічних сполук за дії мікроорганізмів до більш простих. У результаті процесу гниття відбувається повне розкладання білків, жирів, вуглеводів та інших біологічних речовин з утворенням води, сірководню, вуглекислого газу, метану, аміаку та інших сполук. Ферменти, які виділяються мікроорганізмами, зумовлюють 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 гнильних бактерій як: *Escherichia coli*, *Proteus vulgaris*, *Streptococcus pyogenes*, *Sarcina flava*, *Bacillus mesentericus*, *Bacillus pyocyaneum*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus putrificus*, *Bacillus perfringens*

тощо [35, 36, 46, 56, 89]. Бактерії-аероби спричинюють більш інтенсивне гниття, яке не супроводжується виділенням великої кількості рідини та газів. Гниття за дії аеробів та гарної вентиляції відбувається з більш повним окисненням. Анаеробні мікроорганізми викликають повільніше гниття, за якого окиснення й розкладання біологічних сполук виявляється недостатньо повним. До складу гнильної рідини входить велика кількість сполук: валеріанова, оцтова, щавелева кислоти; крезол, метилмеркаптан, етилмеркаптан, метан, сірководень, водень, вуглекислий газ, кисень, які надають тканинам неприємний запах. Крім цього, у процесі гниття утворюється група токсичних речовин – птомаїни: путресцин, нейрин, птоматокурарин, саприн, кадаверин та інші трупні алкалоїди [36, 46, 89].

Гниття становить головну складову частину процесу розкладання тваринних залишків. Газоподібні продукти гниття переходять у повітря, а вода та розчинні сполуки вбираються ґрунтом, м'які тканини утилізуються комахами. Від білкової маси, що піддається гниттю, практично нічого не залишається. Через продукти метаболізму анаеробних бактерій черевна порожнина мертвої тварини розширюється, внутрішня температура її зростає, що підвищує личинкову активність некробіонтних мух [68].

Процес гниття відбувається з різною інтенсивністю. Він залежить від умов, що визначають життя та розвиток мікроорганізмів (температура, вологість), від середовища, в якому відбувається гниття трупа (ґрунт, повітря, вода). До чинників, які уповільнюють процес гниття, належать низька температура навколишнього середовища, зневоднення організму тощо [46]. Оптимальний температурний інтервал життєдіяльності гнильної флори складає 24–40 °С. У цьому діапазоні температури відбувається швидке розмноження мікроорганізмів. За температури близько 0 °С або вище +60 °С мікрофлора гниття гине або життєдіяльність її різко сповільнюється, що гальмує процес гниття. Друга важлива умова життєдіяльності гнильної флори – вологість. Організм хребетних тварин містить приблизно 60–70 % вологи, що оптимально для існування мікроорганізмів. Якщо після загибелі

розвивається процес висихання тканин (муміфікація), гниття поступово припиняється. В умовах підвищеної вологості процес гниття також має тенденцію до зупинення [46, 56].

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* [82, 90]. Порівняно з іншими місцями існування труп – гетерогенне середовище. Інші типи середовища існування, подібні до трупа за процесами розкладання у часі та просторі, – екскременти, мертві дерева та гриби. Багато членистоногих виконують головну роль у поверненні органічної речовини в екосистемах [74, 90]. За літературними даними [74, 80, 84, 89], комахи домінують серед членистоногих, знайдених на трупах. Наприклад, J. A. Rayne [84] у результаті своїх досліджень на території Гавайських островів виявив 522 види членистоногих, що колонізують труп свині, 85 % із них належали до класу Комахи. M. L. Goff та C. B. Odom [70] ідентифікували на трупах свині та kota 140 видів *Arthropoda*, з яких 83 % були комахами. T. I. Tantawi [57] у Єгипті зафіксував на трупах свині 86 % видів комах із загальної кількості тварин, що належать до типу членистоногих.

Некробіонтні *Diptera* та *Coleoptera* використовують це середовище для здійснення життєвого циклу. Личинки мух – найголовніші комахи в даному процесі, які «відповідальні» за утилізацію м'яких некротканин [81, 83]. Хижаки та паразити головних комах некрокомплексу складають іншу групу некрофільних комах. Ці види з'являються при виникненні їх хазяїв. Інші безхребетні, що зустрічаються на трупі, можуть бути випадковими або гостьовими видами. Останні спостерігаються на трупі та навколо нього і використовують його тільки як розширення свого біотопу. Вони не розглядаються в сукцесіях розкладання трупів, лише як деяка функція вторинних хижаків перших двох груп [61, 77, 84, 89].

Колонізація трупа комахами 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 [56, 65].

Характер розкладання трупа змінюється за впливу зовнішніх чинників (температура, опади, вітер тощо). Наприклад, пряме сонячне світло підвищує температуру трупа, прискорюючи таким чином процес гниття, 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, через що труп деструктується швидше, незважаючи на нижчі температури навколишнього середовища [68]. В. Greenberg, D. G. Hall та інші автори вважають, що деякі комахи, наприклад Calliphoridae (Diptera), віддають перевагу певним місцям існування [73, 75].

На розкладання трупа, похованого в ґрунт, не впливають деякі кліматичні ефекти; проте його швидкість значно лімітується часом досягнення трупа некроентомофауною, що в результаті сповільнює процес розкладання на багато років [69]. Помітний вплив на життєдіяльність і видове різноманіття некрофагів мають едафічний фактор, розмір та тип трупа, стадія його розкладання [41, 55, 59]. Наприклад, на сухих і щільних глинистих ґрунтах рийні Scarabaeidae (*Geotrupes*, *Onthophagus*) і Silphidae (*Nicrophorus*) використовують нірки для розмноження та живлення. Незважаючи на те, що ґрунт під трупом зволожується, ці види не можуть утворювати ходи глибше 5–7 см. *Nicrophorus humator* Olivier, 1791 та *Onthophagus marginalis* Gebler, 1813 узагалі уникають щільних і кам'янистих ґрунтів. Так, у біотопах поблизу водойм, в умовах Північно-Західного Кавказу (Росія), щільність комах на

одиницю субстрату вища, ніж у біотопах субальпійського, альпійського та нівально-субнівального ландшафтів [40, 41].

На гірсько-лісових пасовищах на розповсюдження комах також впливають інсоляція та тип рослинності. Порівняння ділянок пасовищ із рідколіссям, лучною та степовою рослинністю показало, що найбільшим різноманіттям і щільністю некрофагів відрізняються ділянки з луговою рослинністю. Фауна некробіонтів у місцях накопичення трупів – танатоценозах (ущелини, урвища, міжгір'я) дещо інша, ніж в окремо розташованих трупах. Тут домінують *Anthomyiidae* (Diptera). *Scarabaeidae* представлені видами роду *Aphodius* [41].

Таким чином, існує багато явищ, що впливають на колонізацію трупа певними видами комах. Кліматичні чинники, відмінності географічного та топографічного місцезнаходження, міжвидова конкуренція – одні з основних факторів, що впливають на перебіг ентомологічних сукцесій розкладання трупів [55, 57, 59, 74, 75, 77].

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 різних комах на трупі, за якою можна орієнтуватися на час, що минув із моменту смерті [51]. Розкладання являє собою безперервний процес, без дискретних етапів [87]. Проте існує загальний принцип сукцесійних змін ентомофауни трупа у будь-якому регіоні світу [39, 57, 59, 84]. Дослідники виділяють тринадцять стадій, які характеризуються певними особливостями [30, 57, 80, 84, 91] (Рис. 1.2.1). Процес розкладання трупа може бути поділений на п'ять головних стадій: «свіжа», «гниття», «розпад», «активний розпад» і «сухі залишки». «Свіжа» стадія починається з моменту смерті і закінчується першими ознаками гниття. Стадія «розпаду» починається, коли труп розпадається від перфорацій, що виникли від діяльності личинок мух у черевній порожнині. Період між стадією «розпаду» і стадією «активного розпаду» залежить від типу трупа і його температури. Протягом стадії «розпаду» може бути велика

різниця між температурою усередині трупа та температурою навколо нього. Відповідність внутрішньої температури трупа з навколишньою вказує на завершення стадії «розпаду». На стадії «активного розпаду» всі внутрішні органи руйнуються до пастоподібної маси. Після того, як цей матеріал споживається і висушується, починається стадія «сухих залишків» [90].

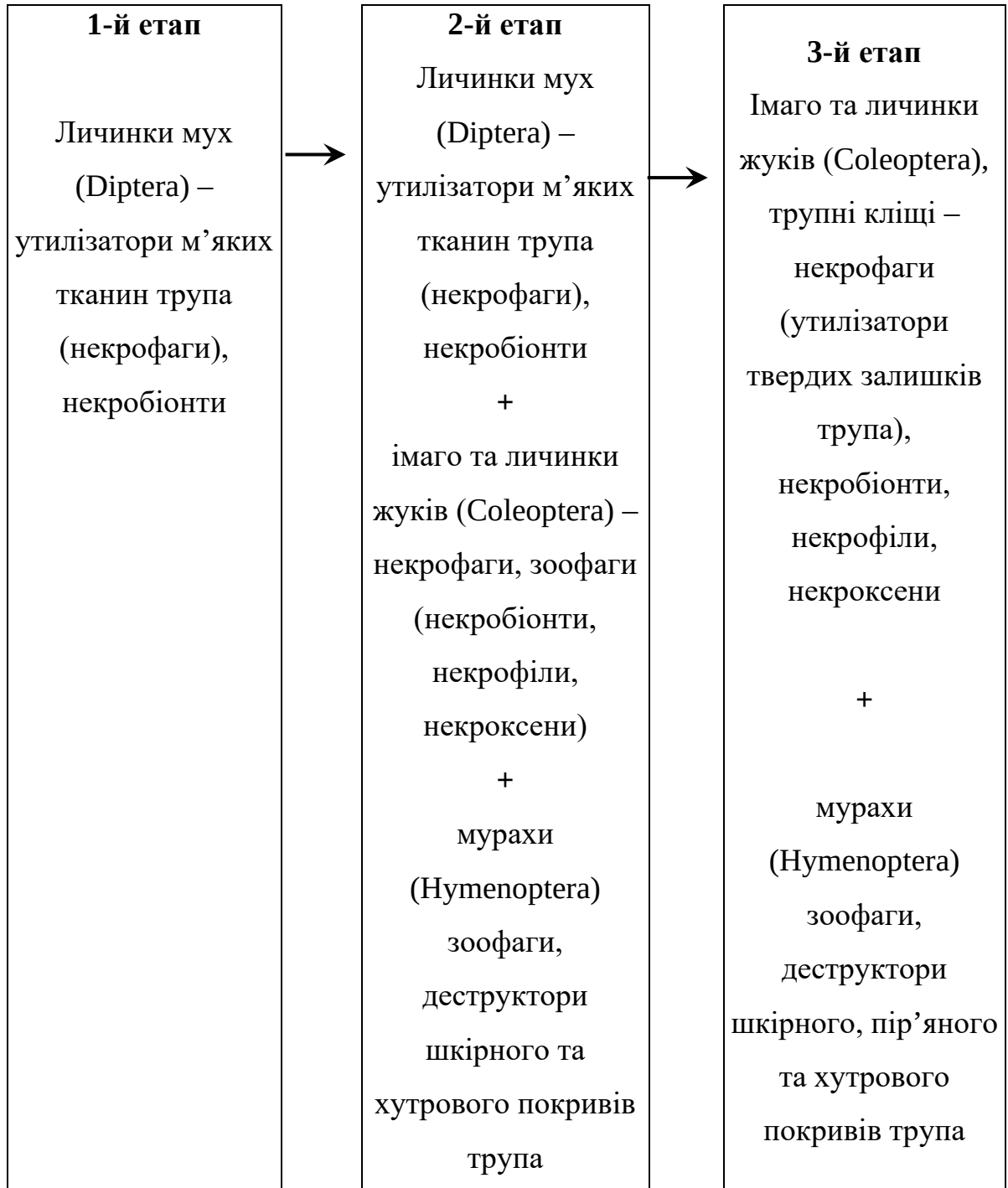


Рис. 1.2.1. Схематичне зображення головних етапів розкладання зоогенного опаду

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» [32]. За класифікацією М. І. Марченка і В. І. Кононенка (1991), що існує сьогодні у судово-медичній практиці, розрізняють п'ять етапів розкладання (залежно від активності тієї або іншої групи некробіонтів, що переважає в даний період) [30, 39]:

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

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

- 3-й етап – пізнього розкладання трупа комахами (починається з перетворення личинок мух на псевдолялечку (пупарій) і здійснюється здебільшого личинками жуків, які знищують рештки м'яких тканин);

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

- 5-й етап – деструктуризація кісткової тканини.

Кожна стадія приваблива для певних видів комах і кожна стадія деструкції трупа забезпечує їм бездоганні умови існування, живлення та розмноження. Це і пояснює сукцесійні зміни ентомофауни трупів [30, 55, 56, 77, 84, 91].

Проводилися також порівняльні дослідження з розкладання трупів тварин, доступних для комах й ізольованих від них [71, 84]. D. H. Abell вивчав таким чином розкладання трупів черепах. Він виявив, що за наявності комах розкладання трупів відбувалося значно швидше. Труп черепаш, які були

ізолювані спеціальною сіткою від комах, розкладалися лише за допомогою мікробної діяльності, при цьому істотного розпаду й утилізації трупа не відбувалося [55].

І. А. Рауне (1965) проводив подібні дослідження, використовуючи трупи поросят. У результаті експерименту з'ясувалося, що вільні від комах рештки, розкладалися дуже повільно, їх цілісність зберігалася протягом декількох місяців, тоді як трупи свиней, піддані діяльності комах, були повністю розкладені протягом шести днів [84].

Таким чином, представники двокрилих активно колонізують трупи на початкових стадіях розкладання, на другій його стадії (активного розкладу) приєднуються твердокрилі, які залишаються навіть на сухих рештках зоогенного опадку. На ранніх етапах розкладання трупів твердокрилі-зоофаги служать «лімітуючим фактором» для надмірного розповсюдження некробіонтних двокрилих, отже регулюють їх чисельність [90].

Багато дослідників екології трупа використовували різні типи тварин. Свині – найбільш звичайні тварини в даних дослідженнях, але кролики, коти, собаки, миші, птахи, черепахи та навіть слони також стають об'єктами для вивчення процесу розкладання і ентомологічних сукцесій трупа [55, 59, 62, 64, 84]. Перебіг розкладання некроорганіки для цих тварин може бути різним через різні перешкоди 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 постійно змінюються в часі. Зміни пов'язані як із хімічними процесами, що відбуваються в тканинах за участю мікроорганізмів, або чисто хімічним шляхом (безкисневого розкладання речовин), так і з діяльністю личинок двокрилих [32, 33].

Наприклад, D. H. Abell показав деякі відмінності у процесі розкладання трупа черепахи порівняно з дослідженнями, в яких використовувалися інші

хребетні тварини. Панцир черепахи перешкоджає випаровуванню вологи, тому труп довше розкладався, привертаючи тим самим більшу чисельність комах [55]. J. A. Rayne проводив свої дослідження з розкладання некроорганіки на прикладі собаки, кішки, кролика, білки, мишей та птахів. У результаті він виявив, що процеси розкладання мали загальний характер, проте наявність пір'яного покриву птахів створювала проблеми у здійсненні вибірки і оцінювання комах [84].

Участь тих або інших видів некробіонтних двокрилих у колонізації трупів хребетних тварин залежить від розмірів трупа і будови його шкірних покривів. Останнє вважається є однією з найважливіших якісних ознак, що визначають перспективи участі некробіонтних двокрилих у колонізації трупів на початкових стадіях розкладання. Як зазначалося раніше, шкірні покриви – бар'єр, що перешкоджає випаровуванню води з трупа. І чим товщий шкірний покрив, а саме роговий шар, тим повільніше труп тварини втрачає вологу. Одночасно шкірний покрив трупа – це місце для відкладання яєць самками некробіонтних двокрилих. В цьому відношенні шерстяний покрив у ссавців і пір'яний у птахів вигідно відрізняють трупи цих тварин від трупів земноводних і рептилій. Гладка поверхня останніх сприяє потужнішій дії несприятливих чинників на розвиток яєць двокрилих [32, 33].

У дослідженнях судової ентомології зазвичай використовуються трупи свиней, оскільки ці тварини відносно безволосі, моношлункові й мають подібний до людини тип шкіри, що робить їх надійною моделлю розкладання людського трупа. Використовуються також частини трупів свиней [64, 79].

1.3. Некроентомофауна – головний функціональний елемент у розкладанні некроорганіки

Комахи, що складають некрофауну, 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 – найчисленніша група некрофагів з усього блоку некроентомофауни. Двокрилі родин Sarcophagidae, Muscidae і Piophilidae та жорсткокрилі родин Silphidae, Trogidae і Dermestidae також проявляють некрофагію [61, 77, 84, 89]. Іншу важливу групу ентомонекрокомплексу складають комахи-паразити та хижаки комах-некрофагів. Це, насамперед, жуки родин Staphylinidae і Histeridae – основні споживачі личинок мух. Вони становлять важливу ланку в суцесійній динаміці утилізації зоогенного опаду, тому також успішно використовуються у судовій медекспертизі [57]. До категорії випадкових комах-некрофілів, які зустрічаються безпосередньо на трупі або поряд із ним, належать кліщі, багатоніжки, павуки, мурахи. Вони можуть функціонувати тут як випадкові хижаки [61, 77, 81, 88, 89]. Видове розмаїття некроентомофауни досягає свого максимуму на стадії «активного розкладання» [74, 84, 92].

Отже, першими з'являються мухи-некрофаги, потім падальні мухи, яких приваблює запах гниття; вони відкладають яйця, з котрих послідовно відроджуються личинки, утворюються псевдолялечки – пупарії і надалі дорослі особини. Личинки виконують функцію як некрофагів, так і некробіонтів. Некробіонтність проявляють і жуки родин Silphidae, Scarabaeidae, які колонізують труп трохи пізніше за мух [74, 84].

Зазначимо, що в результаті активної життєдіяльності личинок у трупних тканинах завдяки біохімічним змінам і особливим речовинам секреції личинок Calliphoridae (алантоїну – кінцевий продукт метаболізму пуринів, результат окиснення сечової кислоти) [86], протеолітичним ферментам (включаючи трипсин) [71], ліпазі [94], які сприяють розкладанню некротканин) відбувається підвищення рівня *pH* середовища, що пригнічує ріст патогенних бактерій і тим самим лімітує їх розповсюдження у навколишньому середовищі. Таким чином, личинки некробіонтних двокрилих виконують роль природних санітарів не тільки як споживачі органіки трупів, а і як ліквідатори багатьох патогенних мікроорганізмів [76].

Diptera та Coleoptera складають близько 60 % від усієї групи некрофільного комплексу. Приблизно з 23 родини двокрилих і 19 родин жуків із некроентомофауни виділяють 10 родин, які справді є маркерами тієї чи іншої стадії у процесі розкладання та утилізації зоогенного опаду. Серед двокрилих найголовніші у цьому аспекті родини Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae і Piophilidae. Причому Calliphoridae відповідні за інтенсивність процесу розкладання некротканин на його ранніх стадіях [57, 58, 63]. Щодо комах ряду Coleoptera, на трупах хребетних тварин домінують групу формують Staphylinidae: *Creophilus maxillosus* L., *Philonthus politus* L., *Aleochara curtula* Gz., *Philonthus chaldeus* Steph. тощо [19, 89]. Як правило, всі стафілініди (імаго та личинки), що мешкають на некроорганіці, – хижаки. До найголовніших жорсткокрилих некрофауни належать також такі родини: Silphidae, Cleridae і Dermestidae; менший ступінь значимості мають жуки родин: Geotrupidae, Trogidae, Scarabaeidae [85]. Більшість видів цих жуків – це хижаки личинок двокрилих і лише декілька – справжні некрофаги [89]. Однак роль жуків-некрофагів на останніх етапах розкладання некроорганіки потребує більш глибокого дослідження [78].

Отже, для оцінювання екологічної системи велику роль відіграє дослідження невід’ємного компонента біогеоценозу – зоогенного опаду (відмерлої частини зооценозу). Розкладання та утилізація зоогенного опаду – закономірний процес обміну речовин у природі.

За результатами літературного аналізу можна виділити основних представників комах, які беруть участь у складному, багатоступеневому процесі розкладання зоогенного опаду («*» відмічено групи комах, що мають найбільше значення в утилізації трупів) [29, 32, 34, 39, 41, 44, 92 та ін.]:

Ряд Двокрилі (Diptera)

Підряд Коротковусі прямошовні (Orthorrhapha)

Родина Стратоміди (Stratiomyidae): під *Actina*

Родина Горбатки (Phoridae): під *Triphleba*

Підряд Коротковусі круглошовні (Cyclorrhapha)

Родина Дріомізиди (Dryomyzidae): під *Neuroctena*

Родина Мурашковидки (Sepsidae): під *Nemopoda* *

Родина Піофіліди (Piophilidae) *

Родина Хеломізиди (Helomyzidae): роди *Helomyza*, *Suillia* *

Родина Сфероцериди (Sphaeroceridae)

Родина Береговушки (Ephydridae)

Родина Злакові мушки (Chloropidae): під *Siphunculina*

Родина Квіткарниці (Anthomyiidae): під *Anthomyia*

Родина Справжні мухи (Muscidae) *

Родина Фаніди (Fanniidae): під *Fannia*

Родина Каліфориди (Calliphoridae) *

Родина Саркофагіди (Sarcophagidae) *

Ряд Твердокрилі (Coleoptera)

Підряд Різноїдні (Polyphaga)

Серія Стафіліноподібні (Staphyliniformia) *

Родина Водолюбиві (Hydrophilidae)

Родина Карапузики (Histeridae) *

Родина Агіртиди (Agyrtidae)

Родина (Catopidae)

Родина Мертвоїди (Silphidae) *

Родина Стафіліни (Staphylinidae) *

Серія Пластинчастовусоподібні (Scarabaeiformia)

Родина Трогіди (Trogidae)

Родина Геотрупіди (Geotrupidae) *

Родина Пластинчастовуси (Scarabaeidae) *

Серія Бострихіформні (Bostrichiformia)

Родина Шкіроїди (Dermestidae) *

Серія Кукуйїформні (Cucujiformia)

Родина Клериди (Cleridae)

Родина Нитідуліди (Nitidulidae) *

Ряд Перетинчастокрилі (Hymenoptera)

Родина Мурахи (Formicidae) *

1.4. Характеристика домінантних представників Diptera (Cyclorrhapha) ентомонекрокомплексу

Головну роль в утилізації органіки трупів хребетних тварин виконують комахи ряду Двокрилі (Diptera: Cyclorrhapha) [33, 57, 90]. Завдяки наявності у природі некробіонтних двокрилих (мухи, личинки яких живляться некроорганікою) розпочинається саме процес активного розкладання трупних тканин. Навіть у дуже спекотні дні (+30 °C) личинки-некробіонти, утворюючи особливими секретами «бульйон», здатні інтенсивно поглинати органіку трупа. Та лише після стадії активного розкладання за участю личинок некробіонтних двокрилих здійснюється подальша суцесія ентомофауни трупа [84]. Calliphoridae з'являються на трупах першими. Самки Sarcophagidae яйцеживородні, продукують відносно невелику кількість активних личинок, що скорочує строки преімагінального розвитку і допомагає протидіяти процесу конкуренції з боку інших груп двокрилих, тому вони колонізують труп пізніше. З мертвої органіки Sarcophagidae заселяють найчастіше трупи дрібних тварин [2].

У результаті літературного аналізу нижче подається перелік основних представників некрофільного комплексу – некробіонтних двокрилих із родин Каліфориди (Calliphoridae), Саркофагіди (Sarcophagidae) та Піофіліди (Piophilidae) [7, 20, 29, 32, 34]:

Родина Calliphoridae

Під *Calliphora*: *C. vicina* R.-D., 1830, *C. vomitoria* (L., 1758),
C. uralensis Vill., 1922

Під *Cynomya*: *C. mortuorum* (L., 1761)

Під *Lucilia*: *L. silvarum* (Mg., 1826), *L. caesar* L., 1758,
L. ampullacea Vill., 1922, *L. illustris* (Mg., 1826), *L. sericata* (Mg., 1826)

Під *Chrysomya*: *C. albiceps* (Wd., 1819)

Під *Protophormia*: *P. terraenovae* (R.-D., 1830)

Під *Phormia*: *Ph. regina* (Mg., 1826)

Родина Sarcophagidae

Під *Wohlfahrtia*: *W. nuba* (Wd., 1830), *W. magnifica* Schin., 1862

Під *Ravinia*: *R. striata* (F., 1794)

Під *Bellieria*: *B. maculata* Mg., 1804, *B. melanura* (Mg., 1826)

Під *Parasarcophaga*: *P. crassipalpis* Mcq., *P. argyrostoma* (R.-D., 1830), *P. jacobsoni* (Rohd., 1937), *P. aegyptica* (Salem, 1935)

Під *Sarcophaga*: *S. carnaria* L., 1758

Під *Phytosarcophaga*: *Ph. destructrix* Malloch.

Родина Piophilidae

Під *Piophila*: *P. casei* (L., 1758), *P. nigriceps* (Mg., 1826), *P. foveolata* (Mg., 1826), *P. varipes* (Mg., 1830), *P. vulgaris* (Fallen, 1820)

Calliphoridae. Родина являє собою один зі значущих компонентів екосистем. Представники каліфорид населяють усі типи наземних угруповань і щільність їх популяцій всюди вельми висока. Більшість видів родини входить до складу екологічного комплексу деструкторів органіки тваринного походження. Значна кількість видів входить до синантропної диптерофауни, займають домінантне положення в антропоценозах і мають помітне медичне та ветеринарне значення, підтримуючи циркуляцію хвороботвірних агентів. Окремі представники каліфорид паразитують на різних видах безхребетних і хребетних, а також утворюють ранові міази в худоби та людини [23, 49 та ін.].

Трофічні групи личинок об'єднуються у два екологічні комплекси [6].

I. Комплекс деструкторів:

1. Некрофаги.
2. Копронекрофаги.

II. Комплекс зоофагів:

1. Хижаки.
2. Паразити:

- 1) дощових черв'яків;
- 2) наземних молюсків;
- 3) хребетних тварин.

Екологічна роль видів двокрилих деструктивного комплексу полягає у фізико-хімічній переробці трупів організмів та екскрементів. Відомо, що личинки Calliphoridae цього екологічного комплексу мають поведінкові та фізіолого-біохімічні адаптації, що сприяють проходженню їх циклу розвитку в малі строки. Видільний секрет личинок містить протеолітичні ензими, зокрема колагеназу, яка розщеплює колаген і еластин [6, 67]. Харчовий субстрат набуває напіврідкої консистенції, що сприяє активному переміщенню личинок усередині нього та ефективному засвоєнню органіки. Деякі дослідники вважають, що такий спосіб харчування був великим еволюційним кроком уперед як каліфорид, так і інших груп вищих двокрилих [6, 46, 66].

Каліфориди та саркофагіди у процесі живлення створюють автономне середовище існування, своєрідну мікроекосистему сукцесійного типу. Лише на завершальній стадії розвитку відбувається повне розкладання трофічного ресурсу, після чого головним завданням постає максимально швидке переміщення личинок у ґрунт для формування пупарію. Саме в цей період онтогенезу личинки найбільш уразливі для багатьох хижаків (Formicidae, Vespidae, Carabidae). Загибель личинок у вказаний період складає близько 30 % [6].

За трофічним преферендумом у комплексі деструкторів С. Д. Артамонов (2012) виділяє групи *некро-* і *копронекрофагів* [6].

Calliphoridae. Некрофаги. Личинки каліфорид-некрофагів розвиваються в трупах хребетних тварин, а також у смітті рибо- та м'ясокомбінатів, звірівницьких господарств, у харчових відходах людини. Представники цієї групи віддають перевагу заселенню поживних середовищ великих розмірів. За класифікацією А. Л. Озерова [6, 33], це об'єкти від 0,5 до 150 кг і більше. До некрофагів відносяться, наприклад, такі види: *Calliphora terraenovae* Mcq.,

Cynomya mortuorum L., *C. cadaverina* R.-D., *Lucilia caesar* (L.), *L. silvarum* Mg., *Protophormia terraenovae* R.-D. та ін. [6, 22, 23, 49, 50].

Копронекрофаги. Як і представники попередньої трофічної групи, розвиваються у трупах хребетних тварин, м'ясному і рибному смітті, однак рівною мірою заселяють й екскременти ссавців – зоо- і поліфагів, рідше фітофагів, а також фекалії людини. Личинки виявляються у харчових середовищах різного об'єму [21]. До цієї групи комах належать: *Calliphora vicina* R.-D., *C. vomitoria* L., *C. uralensis* Vill., *Lucilia sericata* Mg., *L. illustris* Mg., *Chrysomia albiceps* Wd., *Phormia regina* Mg. та ін. [6].

За даними Б. К. Петрової (1976), у Приморському краї каліфориди освоїли своєрідний біотоп у вигляді рибокомбінатів та звіроферм, де у великій кількості розвиваються у залишках комбікормів [38].

Sarcophagidae. На території України наразі відомо 163 види. За видовим різноманіттям, повнотою особин та широтою розповсюдження вони посідають одне з перших місць серед інших груп двокрилих комах. Вони також дуже різноманітні за морфологічними ознаками, так, забарвлення статевих органів самців буває чорне, жовто-гаряче, жовте. У процесі довгої еволюції саркофагіди вражаюче тонко пристосувалися до екстремальних умов. Так, наприклад, на відміну від багатьох членистоногих, вони є живородними, що дає їм можливість в умовах укр. спекотного клімату і дефіциту вологи завершувати личинковий розвиток набагато швидше, ніж яйцекладним комахам. Саме ця властивість забезпечила високий розвиток популяції представників цієї родини в складних умовах існування [16, 93].

За характером трофічних зв'язків личинки саркофагід можуть бути поділені на такі екологічні групи:

Копрофаги. До них належать 4 види з родів *Bercae*, *Ravinia*, *Bellieria*. Личинкові фази розвитку цих мух улітку продовжуються всього 3–4 доби. Копробіонти являють собою ефективних утилізаторів екскрементів людини і тварин і тим самим виконують велику санітарну функцію.

Некрофаги. За кількістю видів, що розвиваються на трупах тварин, саркофагіди посідають перше місце серед інших двокрилих комах. До некробіонтних саркофагід належать 15 видів із родів *Wohlfahrtia*, *Wohlfahrtiodes*, *Parasarcophaga*. Розвиток личинок цієї групи продовжується 4–5 діб. У представників сімейства *Sarcophagidae* некрофагія скоріш була вихідним типом личинкового живлення. Про це свідчить її широке розповсюдження у різних трибах, підтрибах, родин [16].

В умовах півдня деструктивна функція саркофагід виявляється в експлуатації таких їстівних субстратів: трупи хребетних тварин, комах, прісноводних і морських ракоподібних, молюсків, екскременти і м'ясні їстівні відходи [16].

Трупи хребетних – розповсюджене середовище живлення саркофагід. Личинки переходять до експлуатації субстрату на відносно пізніх стадіях його розкладення. На свіжі рештки потомство не розміщується. Щільність личинок у поживному середовищі може досягати 300 екз. на 25 см³; норму складає наявність 20–50 екз. у такому об'ємі субстрату. Розвиток триває від 3 до 15 діб. Ці субстрати використовуються саркофагідами не раніше ніж із середини червня: в більш ранні терміни вони утилізуються іншими групами комах. Трупи комах в умовах укр. вологого клімату – також одне з найбільш звичайних середовищ розвитку багатьох саркофагід. Самки відкладають личинки на поверхню трупа, що межує із субстратом, на якому він розташований. Трупи швидко розріджуються секретом травних залоз личинок, що створює сприятливі умови для їх існування навіть за інтенсивного нагрівання сонячними променями. У трупах ракоподібних умови існування приблизно такі ж, як у мертвих комах. Розвиток у субстратах такого типу відбувається досить швидко, за 2–4 доби. Мертві молюски використовуються в їжу у лісових біоценозах і на берегах водойм. Щільність населення – не більше 2–3 личинок на трупі. Доволі звичайне середовище мешкання личинок – це окремі порції фекалій, а у великих об'ємах цього субстрату саркофагіди, на відміну від інших більш спеціалізованих копрофагів, зустрічаються рідко.

Щільність населення – до 20 екз. на 25 см³ субстрату. Розвиток личинок продовжується 3–5 днів. Заселяються екскременти хижих ссавців і великої рогатої худоби. В екскрементах свиней і коней личинки не знайдені. Мешкання в екскрементах птахів відмічене тільки в синантропних місцях. М'ясні відходи теж являють собою поживне середовище, якісно близьке до трупів хребетних. Вони зустрічаються або у вигляді відходів м'ясокомбінатів, вивезених на смітники, або харчові відходи [3].

Слід зазначити, що каліфориди посідають значне місце в комплексі синантропних двокрилих. Синантропія – це приналежність виду до антропоценозу, в якому постійна присутність людини впливає на характеристики екологічних ніш і являє собою домінуючий фактор у визначенні обмеження вселення представників природної фауни в антропогенні умови. Диптерологи виділяють дві групи видів: *еусинантропи* (ендо- й екзофільні) та *гемісинантропи* (комунікативні та акомунікативні). Представників фауни, які уникають екологічного контакту з людиною, називають *асинантропами* (наприклад, некрофаг і факультативний паразит амфібій *Lucilia silvarum* Mg.) [6, 22, 49].

Група гемісинантропів включає види з більшою екологічною пластичністю порівняно з еусинантропами. Їх популяції здатні заселяти як окультурені, так і природні ценози, але з нижчою щільністю популяції у другому випадку [6].

Зазначимо, що зимівля каліфорид відбувається здебільшого в імагінальній стадії; вони віддають перевагу досить закритим ділянкам біотопу з більш-менш сталими характеристиками температурного режиму – підвальним приміщенням, горищам будинків, господарським будівлям, тріщинам у гірських породах, дуплам дерев, старим гніздам птахів, лісовій підстилці. При цьому жодних помітних міграцій не відбувається, мухи використовують стації переживання у межах біотопу, де відбувається їх життєвий цикл [4, 5].

Саркофагіди зимують переважно у стадії пупарію, отже, вказана стація для них збігається з діапаузною. Зазначимо, що О. Б. Виноградова (1984) наводить приклади й короточасних місць укриттів двокрилих (за виникнення екстримальних температур протягом доби), називаючи їх «притулками» і протиставляючи «відкритим стаціям» [17]. Подібні притулки також можна включати до складу стацій переживання. Наприклад, за високих денних температур повітря багато саркофагід і каліфорид віддають перевагу перебуванню в трав'янистих заростях, у кронах деревних рослин, на поверхні затіненого ґрунту або ж на берегах водойм [4]. Особливо це важливо в антропоценозах і урбоекосистемах, оскільки мухи можуть бути переносниками збудників кишкових інфекцій – дизентерії, черевного тифу, різних травних токсикоінфекцій, збудників туберкульозу, яєць глистів, цист найпростіших, епідемічного кон'юнктивіту, деяких аденовірусів тощо [21, 48, 72].

1.5. Характеристика домінантних представників Coleoptera (Silphidae, Staphylinidae) ентомонекрокомплексу

Представники **Silphidae** зустрічаються в різних природних зонах і різноманітних біогеоценозах України. Вони, в окремих біотопах, разом із жуками інших родин (Carabidae, Staphylinidae) становлять домінантні види комах [28, 37, 54]. Деякі види, розмножуючись в агроценозах у значній кількості, завдають істотної шкоди сільськогосподарським культурам [37].

Більшість жуків-мертвоїдів у межах України віддають перевагу мезофітним асоціаціям.

За дослідженням О. В. Пархоменко (2001), серед мертвоїдів фауни України виділяються кілька екологічних груп [37]:

Перша група. Це здебільшого лісові мезофіли, які зустрічаються в листяних, хвойних, мішаних, букових та дубових лісах, зрідка в урбанізованих біотопах: парках, лісосмугах, дендропарках, зелених зонах навколо великих

міст: *Nicrophorus vespilloides*, *N. humator*, *Oiceoptoma thoracica*, *Silpha carinata*, *S. tristis*, *Xylodrepa quadripunctata* і *Phosphuga atrata*.

До другої групи належать види *Silpha obscura*, *Thanatophilus terminatus*, *Nicrophorus antenatus*, *N. sepultor*, *N. fossor*, *N. germanicus*. Вони трапляються на відкритих ксерофітних суходільних луках, степових схилах, пустирях.

Третю групу складають мезогігрофільні види: *Nicrodes littoralis*, *Phosphuga atrata*, *Ablattaria laevigata*, *Silpha tristis*. Вони заселяють відкриті вологі ділянки, береги річок, стариці, канали, болота і вологі луки.

До четвертої групи відносимо види, які зустрічаються як на заліснених, так і на відкритих ділянках, зокрема, *Nicrophorus vespillo*, *N. investigator*, *Thanatophilus rugosus*, *Th. sinuatus*.

П'яту групу складають види, які трапляються в агроценозах України: *Aclypea opaca*, *A. undata*, *Silpha obscura*, *S. carinata*, *Nicrophorus antennatus*, *N. vespillo*, *N. sepultor*, *N. germanicus*, *Thanatophilus rugosus*, *Th. sinuatus*.

Представники родини мертвоїдів живляться різноманітною їжею. Виділяються чотири трофічні групи: фітофаги, некрофаги, види зі змішаним типом живлення й хижаки.

1). Фітофаги: *Aclypea opaca* і *A. undata*, які живляться на трав'янистих рослинах, іноді пошкоджують сходи сільськогосподарських культур, зокрема, цукрових, столових, кормових буряків, ріпаку, люцерни та інших.

2). Некрофаги: представники підродини Nicrophorinae, родів *Thanatophilus* і *Nicrodes*. Види групи – облігатні некрофаги, живлення і розвиток яких відбуваються на трупах різноманітних хребетних і безхребетних. Жуки цих родів іноді схильні до хижацтва.

3). Міксофаги – види змішаного типу живлення (широкі поліфаги): *Silpha obscura*, *S. carinata*, *S. tristis*, *Oiceoptoma thoracica*. Жуки цього типу живляться на трупах різних хребетних, на харчових відходах, екскрементах, безхребетних (дощових червах, молюсках і комах), а також на трав'янистих рослинах, іноді завдаючи шкоди сільськогосподарським культурам (*Silpha obscura*).

4). Хижаки: *Xylodrepa quadripunctata*, *Phosphuga atrata*, *Ablattaria laevigata*.

Вид *Xylodrepa quadripunctata* живиться гусінню листокруток, златогузок і совок. Представники родів *Ablattaria* і *Phosphuga* харчуються наземними молюсками: *Helix aspersa*, *Helix hortensis*, *Helix nemoralis*, *Eupayha pisana*, *Theba carthusiana*. Інколи вони використовують в їжу різні види комах та дощові черв'яки.

Личинки жуків-мертвоїдів способом живлення схожі на дорослих жуків.

Дорослими жуками та личинками жуків-мертвоїдів нерідко живляться хребетні тварини: ропуха сіра, жаба гостроморда, жаба озерна, жаба прудова [31]. За даними О. В. Пархоменко (2001) серед ссавців, які живляться мертвоїдами, виявлені їжак і борсук (Петрусенко и др., 1993; Агульян, 1940). Жуки-мертвоїди виявлені також у раціоні різних видів птахів, зокрема грака і пташенят сорокопуда-жулана (Петриченко, 1983) [37].

Staphylinidae. Здебільшого стафілініди належать до стенобіонтів і приурочені до певного типу синузій та утворюють відповідні екологічні комплекси. У некрокомплексі виділяються: *власне некробіонти*, *некрофіли*, *некроксени* та *акцидентальні (випадкові) види* [19]. На трупах хребетних тварин стафілініди являють собою одну з домінантних груп комах як за чисельністю, так і за видовим складом; відіграючи важливу роль у сукцесійному процесі розкладання зоогенного опаду [28, 60].

Практично всі стафілініди (як імаго, так і їх личинки), що мешкають на некроорганіці, – хижаки. Однак личинки жуків роду *Aleochara* (Gravenhorst, 1802) відомі паразитизмом на пупаріях падальних мух. Імаго ж переважно споживають яйця та личинок некробіонтних двокрилих [19, 41, 42, 43].

В умовах ксерофітного степу на трупах тварин часто можна спостерігати *Ontholestes murinus* (Linnaeus, 1758), *Emus hirtus* L., 1758 [43].

Представники роду *Omalium* (Gravenhorst, 1802) можуть проявляти некрофагію як альтернативне харчування [52].

Некрофагами також може виступати *Creophilus maxillosus* (Linnaeus, 1758) [43].

До облігатних некробіонтів належать: *Creophilus maxillosus* (L.), *Philonthus politus* (Linnaeus, 1758), *Aleochara curtula* (Goeze, 1777).

Факультативними некрофілами зареєстровані види: *Anotylus rugosus* (Gravenhorst, 1802), *Aleochara milleri* Kraatz, 1862, *Philonthus sanguinolentus* (Gravenhorst, 1802), *Ph. rectangulus* Sharp, 1874, *Ph. sordidus* (Gravenhorst, 1802), *Ph. chalceus* Stephens, 1832, *Ph. coprophilus* Jarrige, 1949, *Ph. longicornis* Stephens, 1832, *Ontholestes tessellatus* (Geoffroy, Fourcroy, 1785), *O. murinus* (Linnaeus, 1758). Некроксенні (гостьові) види: *Omalius coesum* (Gravenhorst, 1802), *O. rivulare* (Paykull, 1792), *Olophrum assimile* (Paykull, 1800), *Anotylus insecatus* (Gravenhorst, 1802), *Lathrobium volgense* Hochhuth, 1851, *Cryptobium fracticorne* (Paykull, 1800), *Xantholinus tricolor* Fabricius, 1787, *X. dvoraki* Coiffait, 1956, *Leptacinus othioides* Baudi, 1908, *Othius punctulatus* (Goeze, 1777), *Philonthus micantoides* Benick, Lohse, 1956, *Ph. micans* (Gravenhorst, 1802), *Ph. punctus* (Gravenhorst, 1802), *Ph. decorus* (Gravenhorst, 1802), *Ph. cruentatus* (Gmelin, 1790), *Ph. varians* (Paykull, 1789), *Ph. concinnus* (Gravenhorst, 1802), *Ph. tenuicornis* Mulsant et Rey, 1853, *Ph. parvicornis* (Gravenhorst, 1802), *Ph. cohleathus* Sheerpeltz, 1937, *Gabrieus osseticus* (Kolenati, 1846), *G. suffragany* Joy, 1913, *Ocypus nitens* Schrnak, 1781, *Platydracus stercorarius* (Olivier, 1794), *Quedius invreae* Gridelli, 1924, *Drusilla canaliculata* (Fabricius, 1787), *Tachinus rufipes* Degeer, 1774. Акцидентальні види – *Lordithon lunulatus* (Linnaeus, 1761), *Tachyporus chrysomelinus* (Linnaeus, 1758), *Stenus humilis* Erichson, 1839, *Dinaraea arcana* (Erichson, 1839) [19].

За даними Л. І. Фали (2009), фауна стафілінід України, зокрема, Дніпропетровської області, вивчена ще недостатньо. Фауністичні списки родини *Staphylinidae* значно доповнені А. А. Петренком. Так, О. В. Пучков, А. А. Петренко провели еколого-фауністичний аналіз стафілінід пшеничного поля в степу України, де видове різноманіття жуків незначно відрізняється від різноманіття в аналогічних біогеоценозах інших територій. Просторовий розподіл видів родини *Staphylinidae* Дніпропетровської області нерівномірний. Їх концентрація спостерігається на ділянках з оптимальними умовами існування, що зумовлено перш за все наявністю ресурсів живлення. Стафілініди чутливі до мозаїчності мікроумов у межах кожного біогеоценозу. Як домінантні

1.6. Інші представники Arthropoda некрофільного комплексу

До некрофільного комплексу також відносять невелику кількість представників ряду Клопи (Hemiptera) (Nabidae, Pentatomidae, Pyrrhocoridae) [39], а також деяких представників класу ракоподібних (Crustacea) ряду Рівноногі (Isopoda) [39, 79]. Представники родини Мокриці, яка пристосувалася до життя на суходолі, у значній кількості присутні на завершальних етапах розкладання трупа [79, 92]. Вони мешкають в усіх ландшафтних зонах Землі, але найчисленніші й найрізноманітніші у степовій зоні. Проте мокриці можуть жити тільки в умовах підвищеної вологості, яка забезпечує їм нормальне дихання та розмноження. Пристосування мокриць спрямовані головним чином на зведення до мінімуму втрати вологи організмом. Ці артроподи активні лише вночі, що захищає їх від дії сонячних променів. Світлий період доби вони проводять занурившись у поверховий шар ґрунту, під каміння, у різноманітних інших схованках або норах, де підтримується підвищена вологість [18].

Отже, мокриці можуть використовувати сухі трупи як схованки. Вони зустрічаються у великій кількості (до 35 особин) під трупами дрібних ссавців. Також на заключних стадіях розкладання зоогенного опаду трапляються представники класу павукоподібних (Arachnida). Вони використовують муміфікований труп як житло та місце розташування ловчих мереж (авторські дослідження на території Дніпропетровської області, Новомосковський район). Отже, до некрофільного комплексу належать безхребетні тварини, які трофічно або топічно пов'язані з трупами тварин. Труп – це поживний субстрат для великої кількості членистоногих, але домінантами у цій синусії виступають комахи. Роль головних утилізаторів тканин трупа виконують двокрилі (Diptera: Cyclorrhapha) та твердокрилі (Coleoptera). Останні як зоофаги служать лімітуючим фактором для надмірного розповсюдження некробіонтних двокрилих.

Висновки по розділу

1. Процес розкладання трупів має складний, багатоступеневий характер. Кожний етап розкладання має домінуючу групу комах, які виступають її маркерами.
2. Синергічна дія гнилісних мікроорганізмів і некроентомофауни зумовлює утилізацію органіки трупів тварин і рециркуляцію речовин в екосистемі.
3. Некробіонтні 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 складають близько 60 % від усієї групи некрофільного комплексу.
4. Існує багато чинників, що впливають на колонізацію трупа певними видами комах. Найголовнішими з них виступають кліматичні фактори.
5. На склад ентомонекрокомплексу значно впливають індивідуальні особливості трупа.
6. Завдяки наявності в екосистемі блоку «природних санітарів», в якому одне з найголовніших місць посідає ентомонекрокомплекс, відбувається утилізація органічних залишків відмерлої частини зооценозу, що сприяє самоочищенню та відновленню екосистеми.

У результаті аналітичного огляду показано, що зоогенний опад являє собою невід'ємний структурно-функціональний компонент біогеоценозів. Відомості про функціональну роль зоогенного опаду (трупів тварин) і безхребетних некрокомплексу в Україні, зокрема, у степовому Придніпров'ї, практично відсутні. Вивчення некрофільної фауни, всіх її компонентів, ролі окремих видів і груп у комплексі, біологічних особливостей, участі їх у процесі розкладання некроорганіки у природі та в умовах підвищеного антропогенного тиску порушує великі екологічні проблеми.

Основні публікації дисертанта за матеріалами розділу:

- 1). Шульман М. В., Пахомов О. Є. Ентомоценокомплекс – основний функціональний елемент у розкладі й утилізації зоогенного опаду / Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2008. – Вип. 46. – С. 3–12.;
- 2). Шульман М. В. Домінантні групи безхребетних тварин в утилізаційних процесах мертвої органіки / Науковий вісник Чернівецького університету. – 2008. – Вип. 373. Біологія. – С. 217–221.

Перелік посилань

1. *Арнольди К. В., Арнольди Л. В.* О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 42, № 2. – С. 161–183.
2. *Артамонов С. Д.* Ландшафтно-биотопическая приуроченность и трофические связи дальневосточных саркофагид // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. наук. – 1980. – № 10. – Вып. 2. – С. 29–35.
3. *Артамонов С. Д.* Формирование адаптаций к синантропизму на примере двукрылых семейств Sarcophagidae и Calliphoridae (Insecta, Diptera) // Чтения памяти А. И. Куренцова. – Владивосток : Даль-наука. – 2003. – С. 14–20.
4. *Артамонов С. Д.* Особенности использования некоторых экологических терминов в диптерологии (на примере семейств Sarcophagidae и Calliphoridae) // Чтение памяти А. И. Куренцова. Владивосток : Даль-наука. – 2005. – Вып. 16. – С. 81–85.
5. *Артамонов С. Д.* Особенности экологии каллифорид (Diptera: Calliphoridae) Дальнего Востока России // Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. – 2011. – Вып. 22. – С. 159–166.
6. *Артамонов С. Д.* Экологическая характеристика каллифорид (Calliphoridae, Diptera: Insecta) Дальнего Востока России // Сибирский экологический журнал, № 1, 2012. – С. 65–70.

7. *Бригадиренко В. В.* Основы систематики комах : навч. посіб. – Д. : РВВ ДНУ, 2003. – 204 с.
8. *Булахов В. Л.* Консортивные связи в средообразующей деятельности позвоночных животных в степных лесах СССР // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов : матер. II Всесоюзн. совещ. – Пермь, 1976. – С. 274–277.
9. *Булахов В. Л.* Фауна позвоночных животных как структурный компонент лесных биогеоценозов степной зоны Украины : автореф. дис....д-ра биол. наук. – Днепропетровск : ДГУ, 1980. – 48 с.
10. *Булахов В. Л.* Трофическая структура биомассы и продуктивность позвоночных животных как показатели биогеоценотической организации степных лесов Присамарья : сб. науч. тр. Комплексной экспедиции. – Днепропетровск : ДГУ, 1980 а. – С. 110–124.
11. *Булахов В. Л.* Роль позвоночных животных в трансформации и потоке энергии в лесных биогеоценозах степной зоны СССР // Биогеоценотические особенности лесов Присамарья и их охрана. – Днепропетровск : ДГУ, 1981. – С. 139–153.
12. *Булахов В. Л., Дубина А. А., Рева А. А.* Влияние мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в пойменных лесных биогеоценозах Присамарья // Биогеоценотические исследования лесов техногенных ландшафтов степей Украины. – Днепропетровск : ДГУ, 1989. – С. 162–167.
13. *Булахов В. Л., Пахомов А. Е.* Средообразующая деятельность млекопитающих как биотический механизм в биотехнологическом процессе образования экологической устойчивости почв в условиях техногенеза // Новое в экологии и жизнедеятельности. Докл. Междунар. экол. конгресса. СПб. : БГТУ, 2000. – Т. 2. – С. 523–525.
14. *Булахов В. Л., Пахомов О. Є.* Середовищетвірна функція хребетних як екологічний механізм тривалого життя біогеоценозів // Проблеми сучасної екології. – Запоріжжя, 2000 а. – С. 90.

15. Булахов В. Л., Шульман М. В. Зоогенный опад как функциональный элемент в биогеоценотических процессах лесных экосистем степного Приднепровья // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах : Матер. III Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2005. – С. 115–116.
16. Вербес Ю. Г. Зонально-ландшафтное распределение саркофагид (Diptera, Sarcophagidae) Украины // Экология и таксономия насекомых Украины. Вып. 3. Одесса, 1989. – С. 161–171.
17. Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* – модельный объект физиологических и экологических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, Москва, 1984. – № 118. – 271 с.
18. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в экологии животных. – Москва : АН СССР, 1949. – 279 с.
19. Гореславец И. Н. Материалы по некробионтному комплексу стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) Самарского региона // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах : Матер. II Междунар. научн. конф. – Днепропетровск : ДНУ, 2003. – С. 106–108.
20. Грунин К. Я. Сем. Calliphoridae – каллифориды // Определитель насекомых европейской части СССР. – Л., 1970. – Т. 5, Ч. 2, – С. 600–625.
21. Дербенева-Ухова В. П. Мухи и их эпидемиологическое значение. – Москва : Медгиз, 1952. – 272 с.
22. Дербенева-Ухова В. П. К сравнительной экологии синантропных видов семейств Muscidae и Calliphoridae (Diptera) // Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 1961. – Т. 30, № 1. – С. 27–37.
23. Дербенева-Ухова В. П. Руководство по медицинской энтомологии. – Москва : Медицина, 1974. – 360 с.
24. Дубина А. А. К вопросу о формировании лесной подстилки в естественных лесах Днепропетровской области // Вопр. степного лесоведения и охраны природы. – Днепропетровск : ДГУ, 1972. – Вып. 2. – С. 103–107.

25. *Дубина А. А.* Лесная подстилка как показатель биологической продуктивности лесных биогеоценозов Присамарья // *Вопр. степного лесоведения и охраны природы.* – Днепропетровск : ДГУ, 1972 а. – Вып. 3. – С. 32–37.
26. *Дубина А. А.* Сезонная динамика накопления и разложения подстилки в различных типах лесных биогеоценозов Присамарского стационара // *Вопр. степного лесоведения и охраны природы.* – Днепропетровск : ДГУ, 1975. – Вып. 5. – С. 32–37.
27. *Дубина А. А.* Роль подстилки в жизни степного леса // *Вопр. степного лесоведения и охраны природы.* – Днепропетровск : ДГУ, 1977. – С. 46–49.
28. *Лябзина С. Н.* Беспозвоночные-некробионты и их участие в утилизации органического вещества в наземных и водных экосистемах Европейского севера : автореф. дис....канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2003. – 26 с.
29. *Мамаев Б. М.* Определитель насекомых по личинкам. – М. : Просвещение, 1972. – 400 с.
30. *Марченко М. И.* Судебно-медицинское значение энтомофауны трупа для определения давности наступления смерти : автореф. дис. ... канд. мед. наук. – М., 1987. – 13 с.
31. *Медведев С. И.* Материалы к изучению пищи амфибий в районе среднего течения Северского Донца // *Вестн. зоологии*, 1974. № 1. – С. 51–59.
32. *Озеров А. Л.* Некробионтные двукрылые (Diptera) лесов юга Дальнего Востока СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1988. – 24 с.
33. *Озеров А. Л.* К изучению некробионтных двукрылых Дальнего Востока СССР // *Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока.* – М. : Наука, 1989. – С. 110–142.
34. *Определитель насекомых европейской части СССР.* Т. 5. Двукрылые, блохи. 2 ч. / Под ред. Г. Я. Бей-Биенко. – Л. : Наука, 1970. – 943 с.
35. *Определитель бактерий Берджи.* – М. : Мир, 1997. – Т. 1. – 432 с.

36. *Определитель* бактерий Берджи. – М. : Мир, 1997. – Т. 2. – 368 с.
37. *Пархоменко О. В.* Жуки-мертвоїди (Coleoptera, Silphidae) фауни України : автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.09 / О. В. Пархоменко; Нац. акад. наук України. Ін-т зоології ім. І. І. Шмальгаузена. – К., 2001. – 22 с.
38. *Петрова Б. К.* Особенности экологии синантропных калифорид (Diptera, Calliphoridae) Приморского края // Экология. – 1976. – № 4. – С. 62–68.
39. *Прокопенко А. А.* Сукцессионные изменения энтомофауны трупа и использование их в судебно-экспертной практике // Изв. Харьков. энтомолог. общества. – 2000. – Т. 8, вып. 2. – С. 89–90.
40. *Пушкин С. В.* Жуки-мертвоеды и кожееды (Coleoptera: Silphidae, Dermestidae) Центрального Предкавказья (фауна, экология, хозяйственное значение) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Астрахань : АГТУ, 2002. – 26 с.
41. *Пушкин С. В.* Некробионтный энтомокомплекс высокогорий Северо-Западного Кавказа // Евразийский энтомологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 3. – С. 195–202.
42. *Пушкин С. В.* Фауна жесткокрылых-некробионтов (Insecta, Coleoptera) Кавказа // Горные экосистемы и их компоненты : Труды Междунар. конф., Нальчик, 13–18 августа 2007 г. – Ч. 3. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 140–150.
43. *Пушкин С. В.* Некробионтные жесткокрылые (Insecta: Coleoptera) Северного Кавказа и сопредельных территорий (фауна, экология, биоценотическое и практическое значение) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Ставрополь, 2012. – 32 с.
44. *Ротшильд Е. В., Солдаткин И. С., Руденчик Ю. В., Седин В. И.* Муравьи – потребители трупов грызунов в природных очагах болезней аридных районов // Зоологический журнал. – 1977. – № 2. – С. 211–217.
45. *Сигида С. И., Пушкин С. В.* Кадастр жесткокрылых насекомых (Coleoptera, Insecta) Предкавказья и сопредельных территорий. – Ставрополь : СГУ, 2008. – 146 с.

46. *Судебная медицина* : учебник для вузов / Под ред. В. В. Томилина. – М. : 2003. – С. 166–214.
47. *Сукачев В. Н.* Основные понятия о биогеоценозах и общие направления их изучения // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М. : Наука, 1966. – С. 5–14.
48. *Сухова М. Н.* Мухи населенных пунктов Западной Туркмении, их санитарно-эпидемиологическое значение и способы борьбы // Вопросы коммунальной гигиены в условиях жаркого климата Средней Азии. – М., 1954. – С. 126–141.
49. *Сычевская В. И.* Синантропные мухи низовий Амударьи // Энтомолог. обозрение, 1972. – Т. 52. – Вып. 3. – С. 534–552.
50. *Сычевская В. И.* Синантропные мухи (Diptera) Алтая // Энтомолог. обозрение, 1978. 57 (1): 81–85.
51. *Тагаєв М. М.* Судова медицина. – Харків: 2003. – С. 12–53.
52. *Тихомирова А. Л.* Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). – М. , Наука, 1973.
53. *Фали Л. І.* Біолого-екологічні особливості стафілінід роду *Philonthus* (Coleoptera, Staphylinidae) у лісових біогеоценозах степового Придніпров'я : автореф. дис. ... канд. біол. наук / Л. І. Фали. – Д., 2009. – 23 с.
54. *Фасулати К. К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М. : Высшая школа, 1971. – 387 с.
55. *Abell D. H., Wasti S. S., Hartmann G. C.* Saprophagous arthropod fauna associated with turtle carrion // Applications of Entomological Zoology. – 1982. – Vol. 17. – P. 301–307.
56. *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.
57. *Arthropod* succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt / T. I. Tantawi, E. M. El-Kady, B. Greenberg, H. A. El-Ghaffar // Journal of Medical Entomology. – 1996. – Vol. 33. – P. 566–580.

58. *Aspoas B. R.* Afrotropical Sarcophagidae in a carrion fly community // Medical and Veterinary Entomology. – 1994. – Vol. 8. – P. 292–294.
59. *Blackith R. E., Blackith R. M.* Insect infestations of small corpses // Journal of Natural History. – 1990. – Vol. 24. – P. 699–709.
60. *Braack L. E. O.* Visitation patterns of principal species of the insect-complex at carcasses in the Kruger National Park // Koedoe – African Protected Area Conservation and Science. – 1981. – Vol. 24. – № 1. – P. 33–49.
61. *Catts E. P., Goff M. L.* Forensic entomology in criminal investigations // Annual Review of Entomology. – 1992. – Vol. 37. – P. 253–272.
62. *Coe M.* The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya // Journal of Arid Environment. – 1978. – Vol. 1. – P. 71–86.
63. *De Jong G. D.* An annotated checklist of the Calliphoridae (Diptera) of Colorado, with notes on carrion associations and forensic importance // Journal of the Kansas Entomological Society. – 1994. – Vol. 67. – P. 378–385.
64. *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.
65. *Dillon L. C.* Insect succession on carrion in three biogeoclimatic zones of British Columbia. – Burnaby, BC: Simon Fraser University, 1997. – P. 37–42.
66. *Disney R. Y. L.* Morphological and other observations on *Chonocephalus* (Phoridae) and phylogenetic implications for the Cyclorrhapha (Diptera) // J. Zool., 1986. Vol. 210. P. 77–87.
67. *Draber-Monko A.* Calliphoridae. Fauna Polski. T. 23. Warszawa: Muzeum I Instytut Zoologii, 2004, 661 s.
68. *Early M., Goff M. L.* Arthropod succession patterns in exposed carrion on the island of O’Ahu, Hawaiian Islands, USA // Journal of Medical Entomology. – 1986. – Vol. 23. – P. 520–531.
69. *Goff M. L.* Problems in estimation of postmortem interval resulting from wrapping of the corpse: a case study from Hawaii // Journal of Agricultural Entomology. – 1992. – Vol. 9. – P. 237–243.

70. *Goff M. L., Odom C. B.* Forensic entomology in the Hawaiian Islands // American Journal of Forensic Medicine and Pathology. – 1987. – Vol. 8. – P. 45–50.
71. *Greenberg B.* Model for destruction of bacteria in the midgut of blowfly maggots // Journal of Medical Entomology. – 1968. – Vol. 5. – P. 31–68.
72. *Greenberg B.* Flies and disease. I. Ecology, classification and biotic associations – Princeton, New Jersey. – 1971. – 856 pp.
73. *Greenberg B.* Nocturnal oviposition behavior of blow flies (Diptera: Calliphoridae) // Journal of Medical Entomology. – 1990. – Vol. 27. – P. 807–810.
74. *Greenberg B.* Flies as forensic indicators // Journal of Medical Entomology. – 1991. – Vol. 28. – P. 565–577.
75. *Hall D. G.* The Blowflies of North America. Thomas Say Foundation, Baltimore, MD. – 1948. – P. 22–51.
76. *Heath A. C. G.* Beneficial aspects of blowflies (Diptera: Calliphoridae) // New Zealand Entomologist. – 1982. – Vol. 7, No. 3. – P. 343–348.
77. *Keh B.* Scope and applications of forensic entomology // Annual Review of Entomology. – 1985. – Vol. 30. – P. 137–154.
78. *Kulshrestha P., Satpathy D. K.* Use of beetles in forensic entomology // Forensic Science International. – 2001. – Vol. 120. – P. 15–17.
79. *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.
80. *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.
81. *Lord W. D., Burger J. F.* Arthropods associated with harbor seal (*Phoca vitulina*) carcasses stranded on islands along the New England coast // International Journal of Entomology. – 1984. – Vol. 26. – P. 282–285.
82. *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.

83. *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 // Journal of Medical Entomology. – 1999. – Vol. 36. – P. 420–425.
84. Payne J. A. A summer carrion study on the baby pig *Sus scrofa* L. // Ecology. – 1965. – Vol. 46. – P. 592–602.
85. Payne J. A., King E. W. Coleoptera associated with pig carrion // Entomologists' Monthly Magazine. – 1970. – Vol. 105. – P. 224–232.
86. Robinson W. Stimulation of healing in non-healing wounds by allantoin occurring in maggot secretions and of wide biological distribution // The Journal of Bone and Joint Surgery. – 1935. – Vol. 17. – P. 267–271.
87. 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.
88. Seastedt T. R., Mameli L., Gridley K. Arthropod use of invertebrate carrion // The American Midland Naturalist. – 1981. – Vol. 105. – P. 124–129.
89. Smith K. G. V. A Manual of Forensic Entomology // Trustees of the British Museum (Natural History). – London. – 1986. – P. 32–55.
90. Tullis K., Goff M. L. Arthropod succession in exposed carrion in a tropical rainforest on Oahu Island, Hawaii // Journal of Medical Entomology. – 1987. – Vol. 24. – P. 332–339.
91. Turner B. D. Forensic Science Progress Division of Biosphere // Forensic entomology. – Kensington, London. – 1991. – Vol. 5. – P. 131–150.
92. 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.
93. Verves Yu. G. Family Sarcophagidae. // Catalogue of Palaearctic Diptera. Calliphoridae – Sarcophagidae. – Budapest : Akademiai Kiad, 1986. – Vol. 12. – P. 58–193.
94. Wigglesworth V. B. The Principles of Insect Physiology. – London. – 1972. – Vol. 7. – P. 212–240.

РОЗДІЛ 2

ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Географічне положення, геоморфологія та рельєф

Степове Придніпров'я розташоване у центральній частині степової зони України і перебуває в умовах двох географічних підзон – Північно- та Середньостепової. Дніпро – головна ріка гідрографічної мережі регіону. Довжина р. Дніпро на цій території складає 261 км і, відповідно до розподілу головних приток за всією системою Дніпра, ця частина ріки від м. Київ до м. Запоріжжя належить до середнього Дніпра [52]. Найбільші притоки Дніпра у регіоні – Оріль, Самара, Вовча та Інгулець. Території рівнин басейну Дніпра та його найбільших приток – річок Самари та Орелі – характеризуються великим різноманіттям природних екосистем. Особливості фізико-географічних умов регіону висвітлені у працях Л.С. Берга [15], Є.М. Лавренка [32, 33], О. Л. Бельгарда [14], Г. В. Пасечного [35] та ін.

Район досліджень розташований у межах Східноєвропейської платформи, захоплює територію південно-східної частини Українського кристалічного щита, якому відповідає велика геоморфологічна область – Придніпровська височина, та частину Дніпровсько-Донецької западини, яка включає Придніпровську низину [35]. Степова область Придніпровської низини характеризується значним розвитком долинних – заплавних, надзаплавно-терасових піщано-борових і надзаплавно-терасових лесово-степових типів місцевостей. Вони в цілому складають близько 22 % території області.

Особливості геоморфології території утворюють п'ять основних типів ландшафтів. Плакорні водороздільні місцеперебування формують привододільно-балковий ландшафт. На правому березі степових річок та в їх долинах утворюються придолинно-балковий та долинно-терасовий ландшафти відповідно. Привододільно-подовий – характерний для рівнинних

привододільних просторів із неглибокими подовими зниженнями, розташованими у підзонах південного чорнозему та темно-каштанових ґрунтів. Прилиманно-терасовий тип ландшафту, який характеризується утворенням комплексу осолончакованих місцеперебувань, формується у підзоні темно-каштанових ґрунтів [11, 12].

Лісорослинні умови заплавних та аренних лісових біогеоценозів формують азональні комплекси ґрунтів. Зональність чіткіше виражена у плакорних місцеперебуваннях [14].

Сільськогосподарське значення заплавних типів місцевостей досить велике. Заплавні луки складають важливий тип природних кормових угідь. Ліси мають велике водоохоронне та господарське значення щодо постачання будівельними матеріалами. Родючі землі заплав високих рівнів, що розташовані поруч із джерелами зрошення, дають високий урожай різних городніх і технічних культур [2].

Рельєф Дніпропетровської області рівнинний, неоднорідний. Тут розмістилися Придніпровська височина, Придніпровська та Причорноморська низовини. Придніпровська височина – це геоморфологічна область, сформована Українським щитом, а на базі Дніпровсько-Донецької та Причорноморської западини утворились Придніпровська та Причорноморська низовини відповідно. Межі між геоморфологічними областями тектонічно зумовлені, тобто збігаються з глибинними розломами земної кори [52].

Більша частина території області з поверхні складена антропогеновими відкладами – переважно лесоподібними, в основному лесоподібними суглинками, в межах річкових терас – пісками та супісками, у долинах річок, на височинах та їх схилах поверхню еродованих місцевостей складають доантропогенові напівскельні та скельні породи (вапняки, граніти, гнейси) [35].

Визначальна риса степових ландшафтів – домінування в їх природному стані трав'янистої степової рослинності. У сучасних степових ландшафтах

Дніпропетровської області такий тип рослинності майже повністю витіснили сільськогосподарські культури [37].

Присамар'я. Орільсько-Самарський (Магдалинівський) район займає водороздільний простір між середньою течією р. Оріль та Самара. Найширше розповсюджений водороздільно-рівнинний тип місцевості зі звичайними середньогумусними чорноземами. Підлегле місце мають долинно-балковий тип місцевості з еродованими звичайними чорноземами та заплавної тип місцевості долини Орелі й невеликих приток Дніпра–Самари й Орелі. На правобережжі р. Самара розвинений яружно-балковий тип місцевості (с. Вольне – с. Кочережки).

Район Присамар'я характеризується поєднанням різних форм мезо- та мікрорельєфу, який сприяє утворенню мозаїчного типу мешкання. Геоморфологічні особливості дозволяють поділити Присамар'я на два райони: 1) присамарське крутобережжя з байрачними та пристінними лісами, залишками степової цілини, орними землями, штучними лісовими масивами, з пануванням привододільно-подового ландшафту; 2) долинно-терасовий ландшафт, представлений заплавою, ареною або другою піщаною терасою, третьою та четвертою терасами [13, 51].

Ріка Самара, ліва притока р. Дніпро, протікає по території Донецької, Харківської та Дніпропетровської областей. За виток ріки прийнято точку земної поверхні з координатами $48^{\circ} 33' 30''$ ПнШ і $37^{\circ} 12' 06''$ СхД, розташовану південніше с. Мар'їнка Добропольського району Донецької області, на західному схилі Донецького кряжу. Відмітка витoku 186,0 м над рівнем моря. Гирло ріки розташоване в межах м. Дніпро (Усть-Самарський міст), його відмітка 51,20 м. Координати гирла $48^{\circ} 27' 21''$ ПнШ і $35^{\circ} 06' 58''$ СхД. Долина р. Самара розташована на Орільсько-Самарській рівнині, асиметрична і глибока. Довжина ріки дорівнює 324 км, площа басейну $22\,600\text{ км}^2$ [13].

2.2. Клімат і гідрологічний режим

Степове Придніпров'я розташоване у зоні з помірно континентальним кліматом, що відрізняється жарким і сухим літом і не дуже холодною зимою. Клімат зумовлений впливом повітряних мас, що приходять з Атлантики, Арктичного басейну або сформувалися над великими територіями Євразії, тобто у зоні помірних широт із достатньо активною атмосферною циркуляцією, переважаючий тип якої становить переміщення повітряних мас із заходу на схід [52]. За класифікацією Б. П. Алісова, у зоні помірних широт в Україні звичайно виділяють дві кліматичні області: атлантико-континентальну та континентальну. Дніпропетровська область розміщена в континентальній [40].

Динамічна неврівноваженість степових екосистем простежується на всіх природних компонентах зони [53]. Г. М. Висоцький [26] характеризував клімат степової зони України як континентальний, посушливий (випаровуваність значно перевищує річну кількість опадів: коефіцієнт зволоження дорівнює на півночі 0,6, на півдні – 0,3). Південно-східна частина країни умовно поділяється на три кліматичні райони: північний – помірно холодний, який охоплює територію рівнин басейну Дніпра та його приток, західний – помірно зволожений та помірно холодний район, включає Придніпровське правобережне плато, та південний – територія сухої і теплої Приазовської рівнини. В умовах недостатнього зволоження гідромережа степової зони розвинена незначно ($0,05\text{--}0,08\text{ км}^2$) [55].

Клімат цього регіону характеризується: різкими змінами температури, що виражається суворою зимою та спекотним літом, а також широкою амплітудою температурних коливань, яка часто перевищує $20\text{ }^{\circ}\text{C}$; середньою річною кількістю опадів – усього 200–500 мм; сильними вітрами (особливо взимку та навесні) переважно зі східної чверті горизонту, які приносять нерідко дуже сухе повітря з відносною вологістю у теплі дні іноді менше 10 %; високою випаровуваністю, яка може значно перевищувати в сумі річну кількість опадів [25].

Для степової зони властива різка сезонна контрастність, із чіткою зміною режимів тепла та зволоження. Спостерігається чергування помірно вологих років із посушливими, які супроводжуються суховіями. Пори року характеризуються жарким літом, довготривалою та теплою осінню, нестійкою, але іноді холодною зимою та досить короткою весною [11, 13, 24]. Проникнення повітряних мас різних типів зумовлює різноманіття погодних умов зимового сезону, який починається з другої половини листопада. Взимку досить часто спостерігаються відлиги з підніманням температури повітря вище 0 °С. Тривалість зимового періоду складає 130–150 днів. Нестійка весняна погода характеризується відносно тривалими періодами похолодання. Літо – найдовший сезон, настає на початку травня й закінчується у середині вересня. Тривалість осені визначається періодом зниження середньодобової температури повітря від 15 до 0 °С.

Температурна амплітуда повітря зростає із заходу на схід. Цілком вільні від приморозків тільки червень – серпень. Середньодобова річна температура складає + 8,3 °С. Річна амплітуда 27,6 °С. Тривалість безморозного періоду – 191 доба. Середньомісячна січнева температура складає – 5,6 °С (від – 38 °С до + 10,0 °С), липнева + 22 °С (від + 8,0 °С до + 41,5 °С) [27].

У районі Присамарського міжнародного біосферного стаціонару середньодобова температура складає: у січні – –5,2 °С, лютому – –4,8; березні – –0,1; квітні – +9,2; травні – +15,7; червні – +16,6; липні – +22,0; серпні – +20,4; вересні – +14,8; жовтні – +8,5; листопаді – +3,9; грудні – –1,9 °С [76]. Середньорічна – +7,5 °С. Число днів із середньодобовою температурою вище +15 °С складає 120–130, а річний радіаційний баланс – 47–63 ккал/см² [55].

Регіону властиві сильні вітри. Влітку переважають сухі південно-східні, взимку – вітри східних та північно-східних румбів (230–337 діб) із середньою швидкістю 3,0–3,5 м. Річна кількість днів з опадами дорівнює 124–160. Найбільша їх кількість випадає в першій половині літа, мінімальна – на початку весни та осені. Взимку цей показник варіює від 104 до 136 мм, весною 50–76 мм, влітку – 201–274 мм, восени 63–81 мм. На території

Присамарського стаціонару середньорічна кількість опадів складає 534,7–536,9 мм [13, 55].

Наявність у регіоні річкових долин, водосховищ, складної мережі ярів і балок породжує мікрокліматичні відхилення. Особливі мікрокліматичні варіації формуються в умовах степових лісів, де утворюється особливий фітоклімат, який сприяє поселенню тут природної лісової рослинності [28, 54]. Режим усіх метеоданих у насадженнях тіньової структури характеризується меншою контрастністю із середньодобовою температурою нижчою на 1,8 °C [36].

2.3. Ґрунти та ґрунтові води

Степове Придніпров'я розташоване на території справжніх степів, де панують чорноземні ґрунти різних підтипів. Ґрунотвірними породами на цій території є четвертинні відкладення з переважанням лісів, що займають плакорні місцевості та схили балок.

Різниця в геоморфології, кліматі, рослинності та тваринному населенні зумовила утворення ґрунтів різних генотипічних видів.

У степовому Придніпров'ї виділяють 227 видів ґрунтів, які відрізняються гумусністю, фізико-хімічними особливостями та механічним складом. Чорноземи степової зони України займають 85 % території, решта 15 % – лугові, чорноземно-лугові, лугово-лісові, лугово-болотні, засолені ґрунти тощо, розміщені переважно у долині р. Дніпро та її приток [9, 11].

Ґрунти степової зони за класифікацією Зонна [30] відносять до класу рівнинних і ділять на три групи: елювіальну, транзитну та надводно-підводну. Територія Присамарського стаціонару містить усі три групи ґрунтів.

До ґрунтів елювіальної групи, які утворюються в умовах плакору під зональною степовою рослинністю, відносять чорноземи звичайні, середньовилужені, малогумусні, середньосуглинисті на лесах і лесоподібних суглинках. У створених полезахисних лісосмугах з освітленою та напівосвітленою структурою деревостану ґрунтовий покрив майже не зазнав

змін. У подібних насадженнях із напівтіньовою та тіньовою структурою деревостану сформувалися чорноземи лісополіпшені [43]. У стійких штучних лісових масивах розвинені чорноземи з підвищеним вмістом гумусу, поліпшеною структурою та водним режимом.

Ґрунти транзитної групи формуються у байрачних і пристінних лісах. На схилах байраків розвинені чорноземи лісові (байрачні), які характеризуються значним вмістом гумусу, дрібнозернистою та зернистою структурою. Сукупність своєрідних елементарних ґрунтових процесів виводить ці ґрунти із чорноземного типу.

Формування ґрунтів надводно-підводної групи властиве для тальвегів байрачних лісів, заплавних дібров, притерась та аренних знижень. У тальвегах байрачних дібров із високим рівнем ґрунтових вод, де раніше існували болотні, лугові, чорноземно-лугові ґрунти, сформовані лугово-лісові, лугово-чорноземно-лісові, чорноземно-лугово-лісові ґрунти різних градацій гумусності, вилуженості, осолонення. У прирусловій частині заплави утворюються заплавно-лісові чорноземоподібні алювіальні ґрунти. У центральній частині заплави розташовані переважно лугово-лісові чорноземоподібні ґрунти, іноді з ознаками засолення. У притерасній частині заплави – лісово-лугові чорноземоподібні, болотно-лісові, лісово-болотні ґрунти, які характеризуються високою оглеєністю та озалізненістю. В умовах аренних лісових екосистем формуються ґрунти лугові, лугово-болотні, лугово-лісові, лісово-лугові піщані різного ступеня розвиненості. Під осиковими та березовими колками утворюються осолоділі ґрунти солонцевого ряду [47, 48]. Для всіх цих типів ґрунтів характерний гуматний тип обміну речовин [36].

Ґрунтові води – важливий компонент едафотопу, вони зумовлюють напрямок ґрунтотвірних процесів і впливають на формування тієї чи іншої рослинності. На формування ґрунтових вод впливають атмосферні опади, особливості геоморфології, механічний склад ґрунту, характер рослинного покриву також [13, 25, 42].

У межах Присамарського стаціонару ґрунтові води приурочені до територій, покритих байрачними, пристінними, заплавленими, аренними лісами, та степових плакорних місцеперебувань Приорільського плато, максимальні відмітки вододільних ділянок якого варіюють від 160 до 185 м відносно рівня моря. Глибина розташування водоносних горизонтів – від 4–12 до 23 м [13, 50, 51].

На плакорних ділянках ґрунтові води містяться досить глибоко (15–30 м) і на зволоження ґрунту мало впливають. По долинах річок із вираженими терасами та балками рівень залягання ґрунтових вод перебуває у межах 0,5–15,0 м [36].

Мінералізація ґрунтових вод коливається у межах 114,5–2623,0 мг/л і належить до хлоридного класу калієво-натрієвої групи третього сильно мінералізованого типу [49].

2.4. Рослинний покрив

Головну масу травостою у степових ландшафтах утворюють багатолітні ксерофільні види, переважно дерновинні злаки (ковила, типчак) і частково кореневищні злаки. Різнотрав'я посідає другорядне місце, причому з просуванням із півночі на південь його кількість і видове різноманіття різко зменшуються. Для степової зони України характерні специфічні види чагарників – терен, вишня, мигдаль, карагана, дереза, таволга.

У степовому Придніпров'ї природна степова рослинність збереглася переважно по крутих схилах балок і ярів. Водорозділи здебільшого розорані й зайняті культурбіогеоценозами.

Збереглися невеликі степові ділянки на крутих схилах долин і балок, які використовуються під вигін худоби й пасовища, отже, травостій їх дуже змінений.

Район досліджень розташований у підзоні різнотравно-типчаково-кострицево-ковилових степів. Степові цілинні біогеоценози залишилися на невеликих територіях, на степову рослинність значно впливає випасання худоби [2, 34]. На збережених ділянках цілинного степу поширені ковила

волосиста (*Stipa capillata* L.) та Лессінга (*S. lessingiana* Trin.), келерія гребінчаста (*Koeleria cristata* (L.) Pers.), костриця валіська (*Festuca valesiaca* Gaud.), пирій повзучий (*Elymus repens*, (L.) Gould). Рідше зустрічаються стоколос безостий (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) та кострець прибережний (*B. riparia* (Rehm.) Holub). Різнотрав'я представлене люцерною румунською (*Medicago romanica* Prod.), шавлією дібровою (*Salvia nemorosa* L.) тощо [10, 41]. Ксерофільні напівчагарники представлені переважно чебрецем Маршалла (*Thymus marshallianus*, Willd.), полином австрійським (*Artemisia austriaca*, Jacq.) [2, 34].

На схилах приток р. Дніпро поширені рослинні угруповання із домінуванням степових видів: карагани кушової (*Caragana frutex* (L.) C. Koch), тонконога вузьколистого (*Poa angustifolia* L.), шавлії кільчастої (*Salvia verticillata* L.), астрагалу шилоподібного (*Astragalus subuliformis* DC.), залізниці гірської (*Sideritis montana* L.), горлянки хіоської (*Ajuga chia* Schreb.), самосилу білоповстистого (*Teucrium polium* L.).

Серед рослин, які ростуть у заплаві, багато лікувальних: валеріана (*Valeriana* L.), жостір проносний (*Rhamnus cathartica* L.), конвалія звичайна (*Convallaria majalis* L.), липа серцелиста (*Tilia cordata* Mill.).

Сільськогосподарське значення заплавних типів місцевостей досить велике. Заплавні луки складають важливий вид природних кормових угідь.

У підзоні різнотравно-типчаково-кострицево-ковилових степів значного розвитку досягає балково-яружний ландшафт. У таких умовах формуються байрачні екосистеми з домінуванням парцел дуба. За загальновизнаною класифікацією О. Л. Бельгарда [12], всі байрачні ліси (залежно від їх географічного положення) поділяють на такі варіанти:

- 1) північні (Присамарські байрачні ліси);
- 2) північно-західні (Верхньодніпровські байрачні ліси);
- 3) західні (Олександрійські байрачні ліси);
- 4) південні (байрачні ліси колишньої порожистої частини Дніпра).

За даними В. В. Тарасова [45], флора Дніпропетровської області налічує 1 714 видів, об'єднаних у 5 відділів, 7 класів, 126 родин, 607 родів. Важливою характеристикою систематичної структури флори вважається послідовність розташування списку 10–20 найбільших родин у порядку зменшення кількості видів у них.

Нині у флористичному районуванні Дніпропетровської області виділяється шість флористичних підрайонів: Верхньодомоткансько-Верхньокам'янський, Інгулецько-Базавлуцько-Томаківський, Дніпровсько-Сурський, Дніпровсько-Орільський, Середньоорільсько-Самарський та Дніпровсько-Верхньововчанський [45].

Річкові долини вносять деякі зміни у структуру рослинного покриву степової зони. За О. Л. Бельгардом [12], залежно від тривалості водопілля, всі заплавні ліси поділяються на тривалозаплавні та короткозаплавні.

Пристінні діброви локалізовані на правобережжях приток Дніпра. За флористичним складом вони близькі до байрачних дібров, у яких за кількістю видів переважають силванти: зірочник ланцетоподібний (*Stellaria holostea* L.), копитень європейський (*Asarum europaeum* L.), медуниця темна (*Pulmonaria obscura* Dum.) тощо. На схилах байраків нерідко зустрічаються трав'янисті види рослин, характерні для середземноморської флори – живокіст кримський (*Symphytum tauricum* Willd.), шоломниця висока (*Scutellaria altissima* L.), егоніхон фіолетово-голубий (*Aegonychon purpureo-caeruleum* (L.) Holub) тощо [10, 11].

Деревний ярус штучних лісових біогеоценозів (переважно лісосмуг, які виконують полезахисну функцію) представлений дубом звичайним (*Quercus robur* L.), ясенем звичайним (*Fraxinus exelsior* L.), в'язом граболистим (*Ulmus carpinifolia* Rupp. ex G. Suckow), кленами гостролистим (*Acer platanoides* L.), польовим (*A. campestre* L.) та ясенелистим (*A. negundo* L.), білою акацією (*Robinia pseudoacacia* L.). У кущовому ярусі цих штучних фітоценозів переважають карагана дерев'яниста (*Caragana arborescens* Lam.), бирючина

звичайна (*Ligustrum vulgare* L.), бузина чорна (*Sambucus nigra* L.), бруслини європейська (*Euonymus europaea* L.) та бородавчаста (*E. verrucosa* Scop.) [8, 11].

2.5. Тваринне населення

Фауна степової зони наразі зазнає значних змін. Степові види на великі простори витіснені польовими, які пристосувалися до агроценозів. По долинах степових рік широко проникли лісові види тварин як у заплавної, так і в аренні і плакорні лісові насадження, де сформувався лісостеповий комплекс. Фауна цього району має лісопольовий екстразональний характер [1].

Фауна степового Придніпров'я досить різноманітна. У регіоні нараховують понад 12 000 безхребетних тварин [4, 5, 38, 46]. Найчисленнішу групу складають комахи [6, 7, 16, 17]. Серед 3 000 видів рослинотних комах у лісах Південно-Східної України як шкідники рослин відмічені 755 видів. Суттєвої шкоди деревним породам завдають близько 120 видів [4].

Фауна наземних хребетних складає близько 400 видів. Їх сучасний вигляд сформований із лісових та гігрофільних видів. З лісовими ландшафтами пов'язані 47 % видів, із гідроценозами – 37, зі степовими та польовими – 17, із населеними пунктами – 6 % видів тварин [52].

За показниками біомаси різноманітних трофічних груп хребетних В. Л. Булахов [18] наводить такі співвідношення: фітофаги – 2,8 кг/га (коренеїди – 0,2 кг/га, зеленоїди – 2,6 кг/га), плотоїди – 0,7 кг/га (ентомофаги – 0,6 кг/га, хижаки – 0,1 кг/га). Вчений відмічає велику амплітуду сезонних змін біомаси деяких груп хребетних тварин.

Зарегулювання стоку більшості малих річок і Дніпра спричинило трансформацію екологічних комплексів риби і майже повну заміну реофільного комплексу лімнофільним. Іхтіофауна за сучасними даними налічує 48 видів риби і круглоротих, що належать до 13 родин 7 фауністичних комплексів [3].

Земноводні представлені 9 видами [19, 31]. В умовах заплавної лісової екосистем мешкають жаба озерна (*Rana ridibunda* Pall.), ропуха зелена (*Bufo viridis* Laur.), трав'яна жаба (*R. temporaria* L.), ставкова жаба (*Rana esculenta*

L.), часничниця звичайна (*Pelobates fuscus* Laur.), жерлянка (*Bombina bombina* L.), тритон звичайний (*Triturus vulgaris* L.).

Фауна рептилій нараховує 11 видів [19, 20], серед яких домінують: прудка ящірка (*Lacerta agilis* L.), вуж звичайний (*Natrix natrix* L.), водяний (*N. tessellata* Laur.), болотяна черепаха (*Emys orbicularis* L.). Значно рідше зустрічаються зелена ящірка (*L. viridis* Laur.), різнобарвна ящірка (*Eremias arguta* Pall.), полоз чотирисмугий (*Elaphe quatorlineata* Lac.), полоз жовточеревий (*Coluber jugularis* L.), звичайна мідянка (*Coronella austriaca* Laur.), степова гадюка (*Vipera ursini* Bon.).

Орнітофауна Степового Придніпров'я представлена понад 300 видами. На території району досліджень зафіксовано на гніздуванні 145 видів птахів [21, 22, 29, 44]. Серед домінантних видів степових екосистем необхідно виділити жайворонка польового (*Alauda arvensis* L.), плиску жовту (*Motacilla flava* L.), перепілку (*Coturnix coturnix* L.), куріпку сіру (*Perdix perdix* L.) Водно-болотний комплекс представлений окремими видами куликів: чайка (*Vanellus vanellus* L.), коловодник звичайний (*Tringa totanus* L.), кулик-довгоніг (*Himantopus himantopus* L.), чоботар (*Recurvirostra avosetta* L.) та гусеподібних: крижень (*Anas platyrhynchos* L.), широконоська (*A. clypeata* L.), шилохвіст (*A. acuta* L.) тощо. Звичайні види лісових біогеоценозів, серед яких значна кількість представників входить до узлісного комплексу – яструб великий (*Accipiter gentilis* L.), сова сіра (*Strix aluco* L.), канюк звичайний (*Buteo buteo* L.), вивільга (*Oriolus oriolus* L.), сойка (*Garrulus glandarius* L.), дятел звичайний (*Dendrocopos major* L.), мухоловка сіра (*Muscicapa striata* P.), дрізд чорний (*Turdus merula* L.), синиця велика (*Parus major* L.), вівсянка звичайна (*Emberiza citronella* L.), соловейко східний (*Luscinia luscinia* L.), зяблик (*Fringilla coelebs* L.) тощо.

Фауна ссавців нараховує 62 види [23, 39]. Комахоїдні представлені 7 видами, серед яких звичайні: кріт європейський, (*Talpa europaea* L.), їжак звичайний (*Erinaceus europaeus* L.), мідця звичайна (*Sorex araneus* L.). Хижі налічують 12 видів, найпоширеніші – лис звичайний (*Vulpes vulpes* L.), вовк

(*Canis lupus* L.), собака єнотоподібний (*Nyctereutes procyonoides* Gray), ласка (*Mustela nivalis* L.), куна кам'яна (*Martes foina* Erx.), рідкісні – тхір степовий (*Mustela eversmannii* Les.), тхір чорний (*M. putorius* L.), борсук звичайний (*Meles meles* L.), видра річкова (*Lutra lutra* L.) тощо. Унаслідок погіршення екологічних умов та зменшення характерних біотопів мешкання серед рукокрилих численний тільки лилик пізній (*Eptesicus serotinus* Schreb.), решта *Chiroptera* рідкісні та зникаючі. Зайцеподібні представлені поширеним видом – заєць сірий (*Lepus europaeus* Pall.). Найбільший за видовим різноманіттям ряд гризунів налічує 27 видів, серед яких масові – сліпак звичайний (*Spalax microphthalmus* Guld.), миша польова (*Apodemus agrarius* Pall.), руда лісова полівка (*Clethrionomys glareolus* Schub.), полівка звичайна (*Microtus arvalis* Pall.) тощо. Ряд непарнопалих унаслідок інвазійного процесу та інтродукційних робіт складається на 83,3 % з адвентивних видів: лось європейський (*Alces alces* L.), кабан дикий (*Sus scrofa* L.), олень плямистий (*Cervus nippon* Temm.) тощо. Аборигенний вид – козуля європейська (*Capreolus capreolus* L.).

2.6. Характеристика пробних ділянок

Дослідження функціональної ролі зоогенного опаду в різних за типом біогеоценозах степового Придніпров'я проводилися на моніторингових пробних ділянках, які відображають найбільш типові біогеоценози цього регіону (с. Андріївка, Новомосковський район, Дніпропетровська область) (рис. 2.6.1).

Штучні лісові дубові насадження на плакорі (пробна ділянка № 224)

Штучні дубові насадження з чагарниковим підліском на плакорі з невеликим ухилом північної експозиції. Типологічний шифр насадження за

О. Л. Бельгардом [13]:

$\frac{С. з. 0-1, 10 Д. н.}{Тен 11.9 Кт. 1Б. евр.}$

Вік насадження дубів 45 років. Тип посадки рядовий ($0,75 \times 1,5$ м). Ряди дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) чергуються з рядами чагарників: клена татарського (*Acer tataricum* L.) і рідше бруслини європейської (*Euonymus europaeus* L.). Зімкненість деревостану – 0,9. Висота насаджень 5,4 – 7,5 м. Ґрунт – чорнозем лісополіпшений, суглинний, середньовилужений, середньогумусний, слабозмитий. За механічним складом – середньосуглинний. Материнська порода – леси. Зволоження атмосферне. Ґрунтові води на глибині 40 м.



Рис. 2.6.1. Карта території досліджень у с. Андріївка, (Новомосковський р-н, Дніпропетровська обл.)*
Позначками помічено пробні ділянки

*Карта Генштабу УРСР складена за матеріалами зйомки у 1954 р. й оновлена у 1990 р.

- - Міжнародний Науково-навчальний центр “Присамарський біосферний біогеоценологічний стаціонар ім. О. Л. Бельгарда”
- - пробна ділянка № 201 (степова цілинка)
- - пробна ділянка № 207 (липо-ясенєва діброва)
- - пробна ділянка № 224 (штучні дубові насадження)

Нижче наведено схему геоморфологічного профілю Присамарського біогеоценологічного стаціонару Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара (рис. 2.6.2).

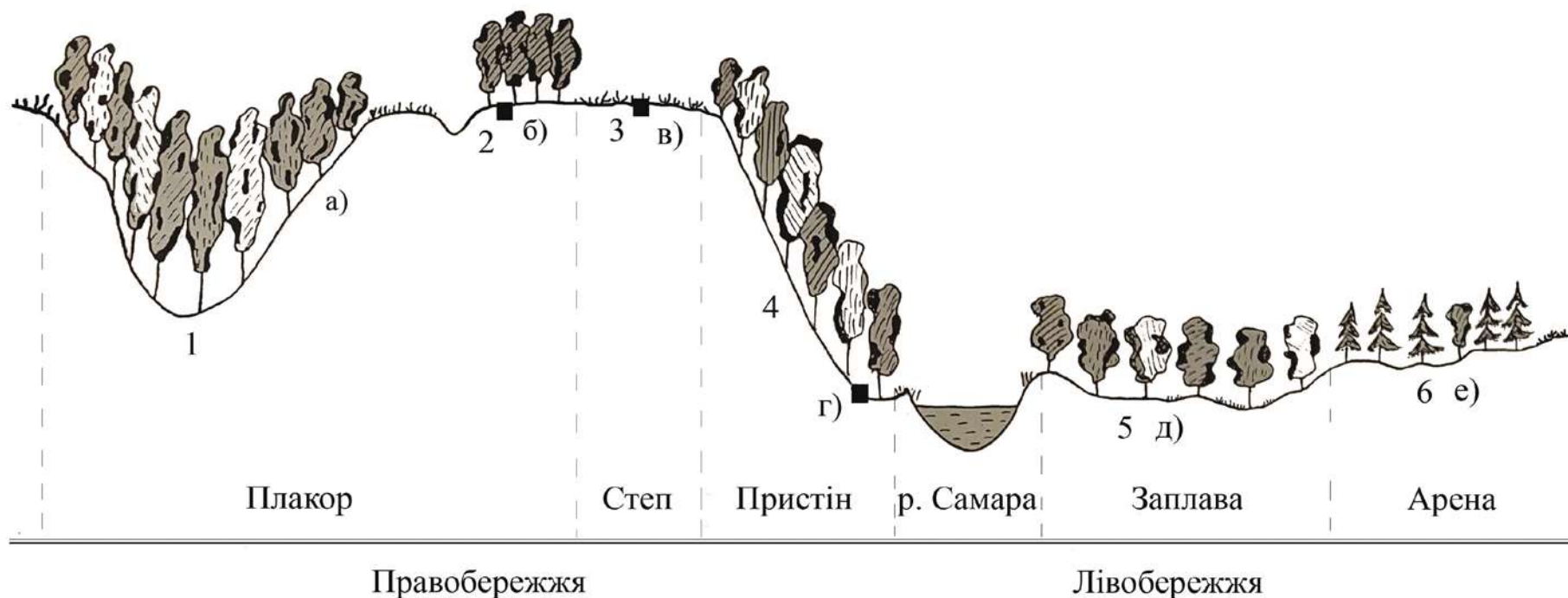


Рис.2.6.2. Схема геоморфологічного профілю Присамарського біогеоценологічного стаціонара ДНУ імені Олеся Гончара (позначками відмічено пробні ділянки досліджень):

1. Байрачні діброви
2. Штучні дубові насадження
3. Степова цілина
4. Пристінні діброви
5. Заплавні діброви
6. Аренні бори

- а) байрачна липо-ясенєва діброва
- б) штучні дубові насадження на плакорі (ПД №224)
- в) степові біогеоценози (ПД №201)
- г) пристінні липо-ясеневі діброви (ПД №207)
- д) заплавні ясеневі діброви
- е) аренні лісові біогеоценози

Характеристика ґрунтового розрізу:

H_0 горизонт (0–3 см) – Лісова підстилка суцільна, двошарова, складається з листя дуба черешчатого та клена татарського.

H_e горизонт (3–14 см) – Гумусний, темно-сірий, вологий, дрібнозернистої структури, пухкий, пористий, без новоутворень та включень. Рясно насичений дрібним корінням.

H_i горизонт (14–33 см) – Гумусний, щільніший попереднього. Темно-сірий, вологий, зернисто-дрібнозернистий, пухкий, пористий, суглинний, рясно насичений корінням. Коріння діаметром 2–4 см. Горизонт чітко відрізняється від інших вмістом коріння.

Ph горизонт (55–92 см) – Материнська порода палевого кольору – лес, злегка гумусований, середньої щільності.

P горизонт (92–105 см) – Материнська порода – лес, пронизаний гумусовими затоками. Білястий від наявності карбонату кальцію, але видимих конкрецій немає.

Свіжа липо-ясенева діброва на схилі правого берега р. Самара (пробна ділянка № 207)

Крутизна схилу 7–8°. Тип лісорослинних умов – суглинок свіжий, ЛКУ 1,0–1,2. Тип світлової структури напівтіньовий, III вікового ступеня.

Тип деревостану: $\frac{8Я. о. Д.,}{4Л. м., 3К. п., 2К. о., 1В. о.}$

Зімкненість крони 0,7–0,8. Підстилка цільна, щільна, складається з двох шарів загальною потужністю 2,3–2,7 см. Ґрунт – чорнозем лісовий, декарбований, середньосуглинний, середньолесивований на делювіальних лесоподібних суглинках [51]. За вмістом суглинчастих фракцій – середньосуглинний ґрунт. Вміст гумусу в перегнійних горизонтах змінюється від 6 до 3 %, pH 7,1–7,6. Ємність поглинання 16–19 мг-екв./100 г ґрунту. Рівень ґрунтових вод – 6,1 м. Ґрунтові води жорсткі.

Степова цілина (пробна ділянка № 201)

На ділянках цілинного степу поширені ковила волосиста (*Stipa capillata* L.) та Лессінга (*S. lessingiana* Trin.), келерія гребінчаста (*Koeleria cristata* (L.) Pers.), костриця валіська (*Festuca valesiaca* Gaud.), пирій повзучий (*Elymus repens*, (L.) Gould). Рідше зустрічаються стоколос безостий (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub) та кострець прибережний (*B. riparia* (Rehm.) Holub). Різнотрав'я представлене люцерною румунською (*Medicago romanica* Prod.), шавлією дібровою (*Salvia nemorosa* L.) тощо [10, 41]. Ксерофільні напівчагарники представлені переважно чебрецем Маршалла (*Thymus marshallianus*, Willd.), полином австрійським (*Artemisia austriaca*, Jacq.) [2, 34].

Пробні ділянки на території м. Дніпро

Місто Дніпро – центр Дніпропетровської області. Воно розташоване на берегах нижньої течії судноплавної р. Дніпро на шляху між вугільним Донбасом і залізрудним Криворіжжям.

У місті є два потужні металургійні, два трубопрокатні і коксохімічні заводи, функціонують великі підприємства важкого машинобудування з випуску металургійного обладнання, заводи – верстатобудівний, електровозний, вагоноремонтний, парового машинобудування, важких пресів. Поверхня області – хвиляста рівнина з розвинутою долинно-яровою сіткою.

Дніпропетровщина – один із провідних районів залізрудної та марганцеворудної промисловості та чорної металургії, з розвинутою енергетикою, машинобудуванням, хімічною промисловістю, виробництвом будівельних матеріалів, високоінтенсивним сільським господарством, яке спеціалізується на вирощуванні зерна, соняшнику, овочів та м'ясо-молочному тваринництві [56].

Пробна ділянка 1 – розташована поблизу коксохімічного заводу м. Дніпро (рис. 2.6.3) [57].

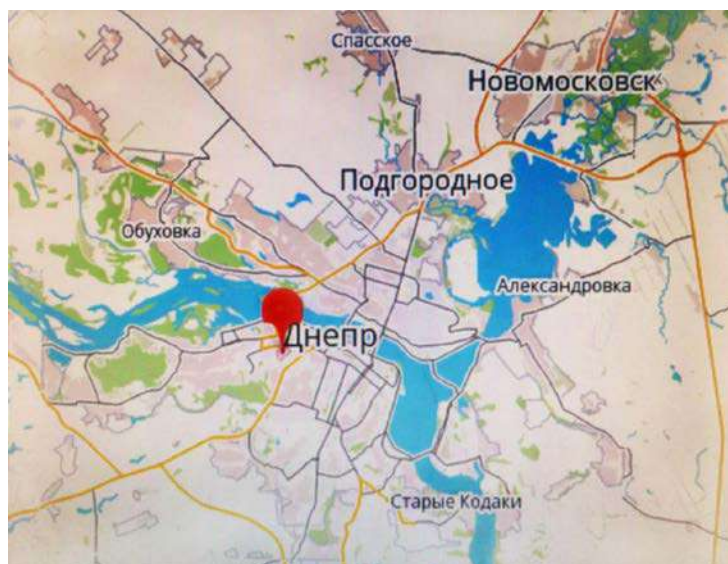


Рис. 2.6.3. ПД1 – територія поблизу коксохімічного заводу м. Дніпро

Штучне насадження ясеня ланцетолистого (*Fraxinus lanceolata* Borkh.) з розхідником звичайним (СГ₁) на міжріччі р. Дніпро і р. Мокра Сура. Затіненість крон деревного ярусу складає 60 %: *Fraxinus lanceolata* Borkh. – 40 %, *Robinia pseudoacacia* L. – 30 %. Чагарниковий ярус (20 %) представлений *Rhamnus cathartica* L. – 12 %, *Sambucus nigra* L. – 15 %. Трав'яний ярус (80 %) складають *Glechoma hederacea* L. – 80 %, *Aegopodium podagraria* L. – 2 %, *Chelidonium majus* L. – 3 %. Підстилка розвинена слабо, потужністю до 1 см, одношарова, пухка, легко відділяється від ґрунту. Ґрунт характеризується як чорнозем звичайний середньогумусний.

Ділянку використовують як рекреаційну зону мешканці розташованого поблизу масиву «Західний».

Пробна ділянка 2 – розташована на відстані 50 м від заводу з виробництва великогабаритних радіальних шин ВАТ «Дніпрошина» (рис. 2.6.4) [57].

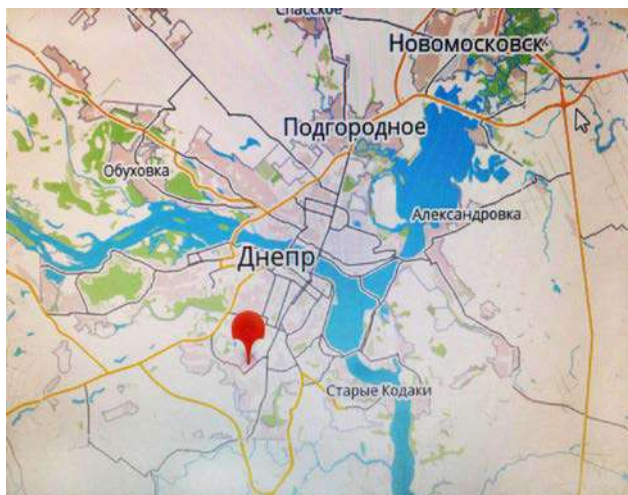


Рис. 2.6.4. ПД2 – територія на відстані 50 м від заводу ВАТ «Дніпрошина»

Штучне насадження ясеня ланцетолістого (*Fraxinus lanceolata* Borkh.) (СГ₁). За фізико-географічним положенням це територія міжріччя р. Дніпро і р. Мокра Сура. Деревний ярус (35 %) представлений *Fraxinus lanceolata* Borkh. Проективне покриття чагарникового ярусу складає 15 %. Підстилка (1,5 см) фрагментарна, одношарова, щільна. Ґрунт характеризується як чорнозем звичайний малогумусний.

На відстані 150 м від обраної ділянки проходить автомагістраль з інтенсивним рухом автомобілів різної категорії.

Пробна ділянка 3 – територія зі штучним дубовим насадженням у межах житлового масиву «Західний» (рис. 2.6.5) [57].

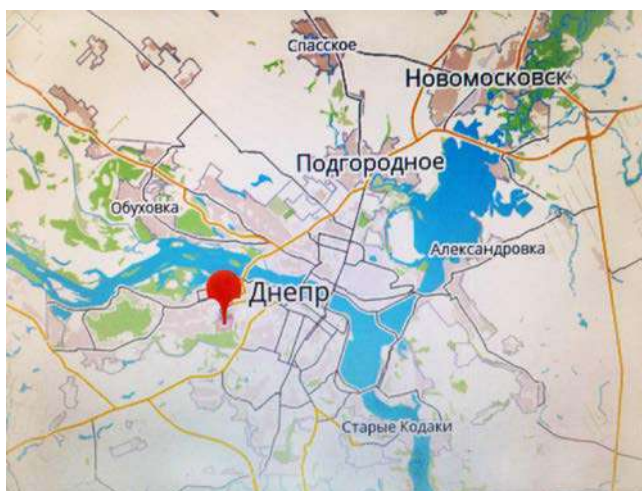


Рис. 2.6.5. ПД3 – територія зі штучним дубовим насадженням у межах житлового масиву «Західний»

Штучне дубове насадження (*Quercus robur* L.) (СГ₁). Деревний ярус представлений *Quercus robur* L. (65 %). Проективне покриття чагарникового ярусу складає 50 %. *Caragana arborescens* Lam. – 45 %, *Rhamnus cathartica* L. – 5 %, *Euonymus europaea* L. – 6%, *Cotinus coggygia* Scop. – 3 %, *Sambucus nigra* L. – 10 %. Трав'яний ярус (30 %) представлений *Viola* sp. – 25 %, *Geum urbanum* L. – 11 %, *Aegopodium podagraria* L. – 3 %, *Chelidonium majus* L. – 1 %, *Urtica urens* L. – 1 %. Підстилка потужністю 2 см, двошарова, пухка. Ґрунт характеризується як чорнозем звичайний середньогумусний.

Мешканці масиву часто використовують цю місцевість як зону рекреації.

Пробна ділянка 4 – розташовано поблизу Придніпровської ТЕС, у межах житлового масиву «Придніпровськ» (рис. 2.6.6) [57].

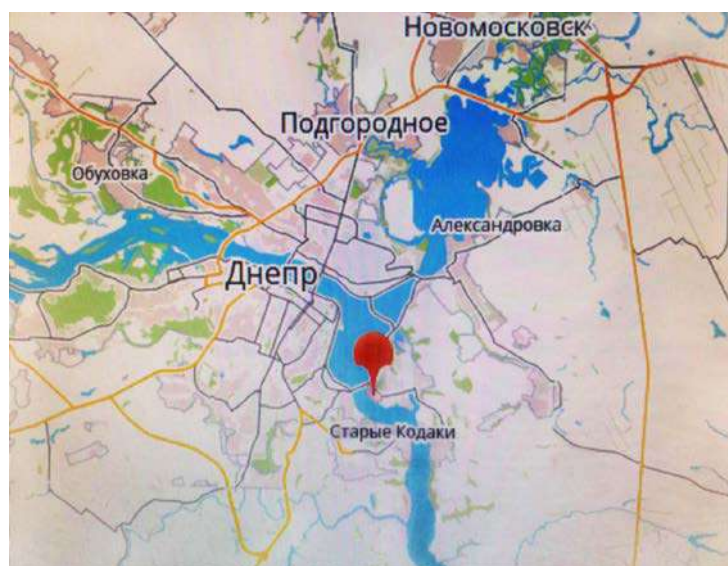


Рис. 2.6.6. ПД4 – територія поблизу Придніпровської ТЕС, у межах житлового масиву «Придніпровськ»

Ділянка II тераси (арена) р. Дніпро (ВС"₅). Деревний ярус має проективне покриття 5 % і представлений *Populus alba* L. і *Ulmus carpinifolia* Rupr. ex. G. Suchow. Чагарниковий ярус (6 %) складає *Euonymus verrucosa* Scop. Проективне покриття трав'яного ярусу (*Carex* sp.) – 12 %. Моховий ярус складає 60 %. Підстилка малопотужна (до 1 см), одношарова, фрагментарна. Ґрунт характеризується як лучно-болотний на алювіальних

відкладах. Обрана ділянка розташована на відстані 550 м від приватного сектора та головної автомагістралі масиву.

Перелік посилань

1. *Акимов М. П.* Очередные задачи зооэкологического изучения искусственных лесов степной Украины // Искусственные леса степной Украины. – Харьков : ХГУ, 1960. – С. 251–257.
2. *Альбицкая М. А., Мороз О. Б.* Материалы к характеристике степной растительности эрозированных склонов Присамарья и ее противозрозионное значение // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск: ДГУ, 1972. – Вып. 3. – С. 45–52.
3. *Аннотированный* список рыб Днепровского водохранилища и его притоков / Р. А. Новицкий, О. А. Христов, В. Н. Кочет, Д. Л. Бондарев // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2005. – Вип. 13, Т. 1. – С. 185–201.
4. *Апостолов Л. Г.* Вредная энтомофауна в лесных биогеоценозах юго-восточной Украины : автореф. дис. на соискание уч. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.08 «Зоология». – Харків, 1970. – 34 с.
5. *Апостолов Л. Г.* Парцеллярная структура комплексов почвенных беспозвоночных аренных лесов Присамарья / Л. Г. Апостолов, А. Ф. Пилипенко // Биологическая диагностика почв : сб. науч. трудов. – М. : Наука. – 1976. – С. 22–23.
6. *Барсов В. А.* Структура почвенной энтомофауны лесных биогеоценозов степного Присамарья и её связь с наземными энтомокомплексами / В. А. Барсов, А. Ф. Пилипенко, М. А. Шимкина // Проблемы почвенной зоологии : III Всесоюз. совещ.: тез. докл. – Ашхабад : АН ТССР, 1984. – Т. 1. – С. 31–32.
7. *Барсов В. А.* Оценка характеристик наземной энтомофауны для индикации загрязнения степных экосистем / В. А. Барсов, Н. В. Карнаухова // Вестник Днепропетр. ун-та. Биология и экология. – 1993. – Вып. 1. – С. 50.

8. *Безроднова О. В.* Вивчення особливостей трав'яної та деревної рослинності солонцево-солончакових місцезростань на Присамарському біосферному стаціонарі / О. В. Безроднова, Ю. Г. Гамуля // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття : Матер. наук. конф., присвяченої 75-річчю Канівського природ. заповідника: тези доп. – Канів : Фітосоціоцентр. – 1998. – С. 49–50.

9. *Бекаревич Н. Е., Левищина Н. И., Сонько М. П.* Почвы Днепропетровской области и пути их рационального использования. – Днепропетровск : Промінь, 1966. – 146 с.

10. *Белова Н. А.* Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины. – Днепропетровск : ДГУ, 1997. – 264 с.

11. *Белова Н. А.* Естественные леса и степные почвы (экология, микроморфология, генезис) / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Днепропетровск : ДГУ, 1999. – 348 с.

12. *Бельгард А. Л.* Лесная растительность юго-востока УССР. – К. : Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.

13. *Бельгард А. Л.* Степное лесоведение. – М. : Лесная промышленность, 1971. – 270 с.

14. *Бельгард А. Л.* Истоки и современное состояние типологии лесных биогеоценозов в степи // Биогеоценологические особенности лесов Присамарья и их охрана : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1981. – С. 3–11.

15. *Берг Л. С.* Географические зоны Советского Союза. – М. : Изд-во географ. литературы, 1952. – 397 с.

16. *Бригадиренко В. В.* Эколого-фаунистический обзор жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) Днепропетровской области. – Днепропетровск : ДГУ, 1996. – Деп. науч. работы ВИНТИ, библиогр. опис. – № 6 (249). – 21 с.

17. *Бригадиренко В. В.* Стан структури комплексів турунів (*Coleoptera, Carabidae*) екосистем Присамар'я Дніпровського в умовах тиску антропогенних факторів : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 «Екологія». – Дніпропетровськ, 2001. – 21 с.

18. Булахов В. Л. О роли позвоночных животных в формировании биомассы и биологической продуктивности в лесных биогеоценозах степной зоны юго-востока УССР // Вопросы степного лесоведения и охраны природы : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1972. – Вып. 3. – С. 132–141.
19. Булахов В. Л. О закономерностях распределения амфибий и рептилий лесов Приорелья / В. Л. Булахов, Н. Ф. Константинова // Вопросы степного лесоведения и охраны природы : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1975. – Вып. 5. – С. 211–216.
20. Булахов В. Л. Земноводные и пресмыкающиеся и их роль в жизни степных лесов / В. Л. Булахов, Ю. П. Бобылев, Н. Ф. Константинова // Вопросы степного лесоведения и охраны природы : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 124–130.
21. Булахов В. Л. Птицы степных лесов Приднпровья, их значение в жизни леса и мероприятия по их привлечению / В. Л. Булахов, А. А. Губкин, Н. С. Романеев // Вопросы степного лесоведения и охраны природы : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 131–137.
22. Булахов В. Л. Современное состояние орнитофауны Днепропетровщины / В. Л. Булахов, А. А. Губкин // Праці Українського орнітологічного товариства : зб. наук. праць. – К. : УОТ. – 1996. – С. 3–18.
23. Булахов В. Л. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (*Mammalia*) / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2006. – 356 с.
24. Бучинский И. Е. Климат Украины в прошлом, настоящем и будущем. – К. : Гос. издат. с.-х. литературы УССР, 1963. – 308 с.
25. Высоцкий Г. Н. О гидроклиматическом значении лесов для России // Избр. соч. – М. : АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 125–150.
26. Высоцкий Г. Н. Избранные труды. – М. : Сельхозгиз, 1962. – С. 151–241.
27. Горб А. С. Клімат Дніпропетровської області / А. С. Горб, Н. М. Дук. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2006 – 204 с.

28. *Грицан Ю. И.* Росообразование как показатель микроклиматических условий придолинно-балочных местообитаний (пристенков) на Присамарье // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1986. – С. 110–113.
29. *Губкин А. А.* Гнездящаяся орнитофауна лесных насаждений Днепропетровщины, ее распределение и относительная численность // Вопросы степного лесоведения, биоценологии и охраны природы: сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1979. – Вып. 9. – С. 68–74.
30. *Зонн С. В.* Почва как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. – М. : Наука, 1964. – С. 144–172.
31. *Константинова Н. Ф.* Эколого-фаунистическая характеристика земноводных и пресмыкающихся степных лесов юго-востока Украины // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1985. – С. 161–164.
32. *Лавренко Е. М.* Степи СССР. – М.: АН СССР, 1940. – 320 с. (Растительность СССР; т. 2.).
33. *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника : сб. науч. трудов. – М.-Л. : АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 13–75.
34. *Мороз О. Б.* Основные черты растительного покрова правобережного Присамарья // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск : ДГУ, 1972. – Вып. 2. С. 47–51.
35. *Пасечный Г. В.* Физическая география Днепропетровской области. – Днепропетровск : ДГУ, 1988. – 75 с.
36. *Пахомов О. Є.* Біогеоценотична роль ссавців у ґрунтоутворювальних процесах степових лісів України. – Кн. 1: Механічний тип впливу. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 1998. – 232 с.
37. *Пащенко В. М.* Степові ландшафти. – К. : Укр. рад. енцикл., 1989. – (Географічна енциклопедія України; т. 3.), 236 с.

38. *Пилипенко А. Ф.* Почвенная мезофауна лесных биогеоценозов юго-восточной Украины : автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук.: спец. 03.00.08 «Зоология». – Днепропетровск, 1973. – 18 с.
39. *Писарева М. Е.* Эколого-фаунистическая характеристика млекопитающих степных лесов Украины // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины : сб. науч. трудов. – К. : Наукова думка, 1969. – С. 88–90.
40. *Природа Украинской ССР. Климат* / [под ред. К. Т. Логвинова, М. И. Щербаня]. – К. : Наукова думка, 1984. – 228 с.
41. *Растительность СССР* / [под. ред. Б. К. Шишкина]. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – Т. 2. – 578 с.
42. *Роде А. А.* Почвоведение. – М.; Л. : Гослесбумиздат, 1955.
43. *Стадниченко В. Г.* Почвы Велико-Анадольского леса. – Харьков : ХГУ, 1955. – С. 55–64. – (Велико-Анадольский лес, т. 48.).
44. *Стаховский В. В.* Материалы по фауне наземных позвоночных Самарского леса. Данные о видовом составе авифауны леса // Научн. зап. Днепропетр. ун-та. – 1948. – Т. 32. – С. 189–212.
45. *Тарасов В. В.* Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біолого-екологічна характеристика видів. – Дніпропетровськ : ДНУ, 2005. – 276 с.
46. *Топчиев А. Г.* Животное население мертвого покрова в искусственных лесах степной зоны Украины. – Харьков : ХГУ, 1960. – С. 341–368. – (Искусственные леса степной зоны Украины).
47. *Травлеев А. П.* Материалы к номенклатуре и классификации лесных почв подзоны настоящих степей // Сб. науч. тр. ДГУ. – Днепропетровск : ДГУ, 1972. – Вып. 3. – С. 16–22.
48. *Травлеев А. П.* Вопросы генезиса и свойств лесных биогеоценозов Присамарья // Вопросы степного лесоведения : сб. науч. трудов. – Днепропетровск : ДГУ, 1972. – Вып. 8. – С. 40–46.

49. *Травлев Л. П.* К постановке лесогидрологических исследований в Присамарье // *Вопр. степного лесоведения : Тр. Комплексной экспедиции ДГУ.* – Днепропетровск, 1972. – Вып. 2. – С. 18–27.

50. *Травлев Л. П.* Материалы по изучению режима грунтовых вод Присамарья // *Вопросы степного лесоведения и охраны природы : межвуз. сб. науч. работ.* – Днепропетровск : ДГУ, 1975. – С. 51–62.

51. *Травлев Л. П.* Условия формирования, глубина залегания и химизм грунтовых вод Присамарья // *Вопросы степного лесоведения и охраны природы : межвуз. сб. науч. работ.* – Днепропетровск : ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 54–63.

52. *Фізична та економічна географія Дніпропетровської області : посібник для вчителів [за ред. Г. В. Пасечного].* – Дніпропетровськ : ДДУ, 1992. – 188 с.

53. *Чибилов А. А.* Лик степи. Эколого-географические очерки о степной зоне СССР. – Л. : Гидрометеиздат, 1990. – 192 с.

54. *Чугай Н. С.* Фитоклиматические особенности искусственных лесов степной зоны Украины // *Искусственные леса степной зоны Украины : сб. науч. трудов.* – Харьков : ХГУ, 1960. – С. 57–75.

55. *Чугай Н. С.* Микроклимат в искусственных и естественных лесных массивах степной зоны // *Некоторые актуальные вопросы современного естествознания: сб. науч. трудов.* – Днепропетровск : ДГУ. – 1971. – С. 211–212.

Джерела інформації з Web-ресурсів:

56. Фізико-географічне положення Дніпропетровська [Електронний ресурс] – Режим доступу:

http://reff.net.ua/12575-eograficheskoe_polozhenie_Dnepropetrovska.html,

доступ вільний.

57. Карта м. Дніпро (Міський довідник) [Електронний ресурс] – Режим доступу: <https://m.2gis.ua/dnepropetrovsk?lang=ru>, доступ вільний.

РОЗДІЛ 3

ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Об'єкти та методи досліджень структури ентомонекрофільного комплексу різних трупів тварин із різних біогеоценозів степового Придніпров'я

Об'єкт досліджень – трупи тварин (курчат, щурів, кроликів), комахи некрофільного комплексу як елементи природних і антропогенно трансформованих біогеоценозів степового Придніпров'я.

Дослідження екологічних особливостей домінантних представників ентомонекрокомплексу автор проводив у складі Комплексної експедиції Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара з вивчення степових лісів на території Новомосковського району (с. Андріївка) Дніпропетровської області та на території м. Дніпропетровськ (Придніпровський район, околиці заводу «Дніпрошина», біотопи біля Коксохімічного заводу, ж/м «Західний» – див. детальний опис фізико-географічної характеристики пробних ділянок досліджень у Розділі 2).

Комах збирали за загальноприйнятими методиками [3, 5, 7, 13]. Комахи некрокомплексу збирали вручну, за допомогою пінцетів, ексгаустерів і ентомологічних сачків оригінальної мініконструкції (рис. 3.1.1, 3.1.2, 3.1.3). Використовували пастки Барбера різної модифікації з фіксатором (20 % розчин $NaCl$, 4 % розчин формаліну) або без фіксатора з приманкою (шматки м'яса або печінки), і метод ручного розбирання підстилки та ґрунту безпосередньо під трупами тварин (розмір пробних ділянок – 0,5 м²).

Отриманий матеріал фіксували у 70–90 % спирті із додаванням гліцерину. Під час ручного розбирання безхребетних заморювали етиловим ефіром, хлороформом. Для обліку деяких груп герпетобію застосовували специфічні методи фіксації з урахуванням особливостей покриву та структури тварин [17]. Протягом експериментів (2005–2006 рр.) було зібрано 2 490 мух, 1 987 жуків, 750 мурах.

Визначення безхребетних проводили у лабораторних приміщеннях Міжнародного біосферного біогеоценологічного стаціонару (с. Андріївка,

Новомосковський р-н) і в лабораторіях кафедри зоології та екології Дніпровського національного університету імені Олеся Гончара за загальновідомими визначниками (Штакельберг А. А. «Синантропные двукрылые фауны СССР», 1956; Мамаев Б. М. «Определитель насекомых по личинкам», 1972; «Определитель насекомых европейской части СССР. Двукрылые, блохи». Под ред. Г. Я. Бей-Биенко, 1970; Нарчук Э. П. «Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны)», 2003; Крыжановский О. Л., Рейхардт А. Н. «Фауна СССР. Жесткокрылые», 1976; Крыжановский О. Л. «Определитель насекомых европейской части СССР. Семейство Silphidae», 1965; Жантеев Р. Д. «Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР», 1976; Арнольди К. В., Длусский Г. М. «Определитель насекомых Европейской части СССР. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи», 1978; Купянская А. Н. «Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока», 1990) [1, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 14].

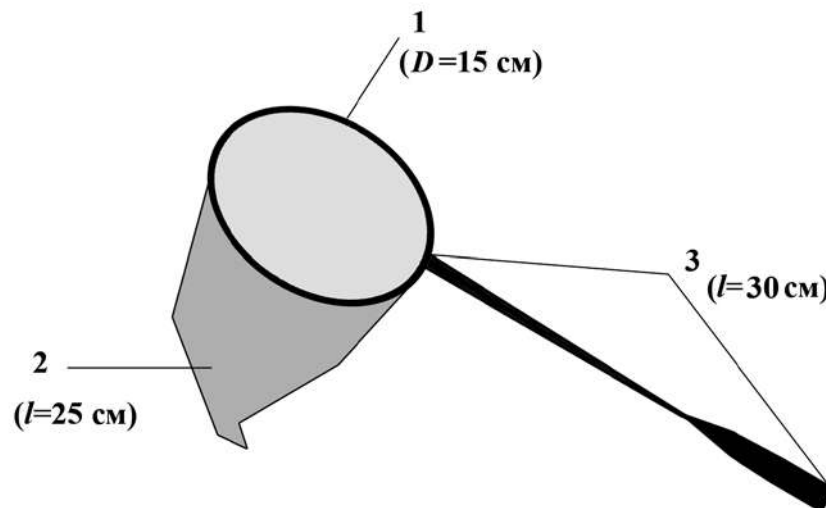


Рис. 3.1.1. Схематичне зображення ентомологічного сачка для вилову комах некрофільного комплексу безпосередньо навколо трупів:

1 – обруч для фіксації ловчого мішка; 2 – ловчий мішок із протимоскітної сітки з діаметром вічка 1 мм; 3 – тримач зі сталевого дроту

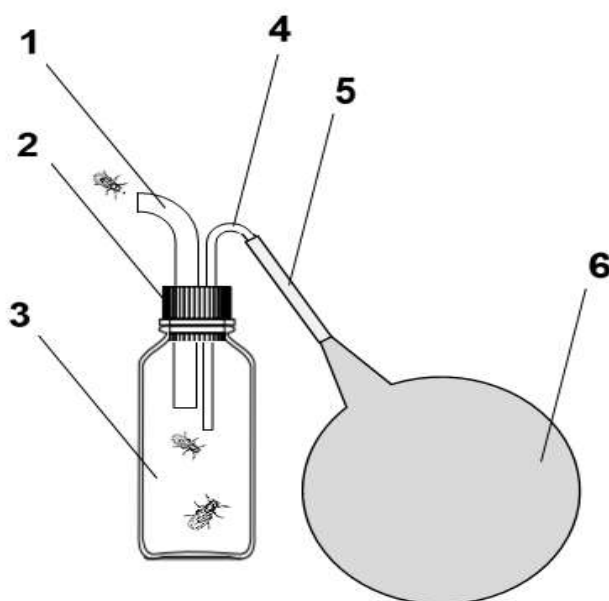


Рис. 3.1.2. Схематичне зображення ексгаустера для вилову комах некрофільного комплексу з поверхні трупів [6]:

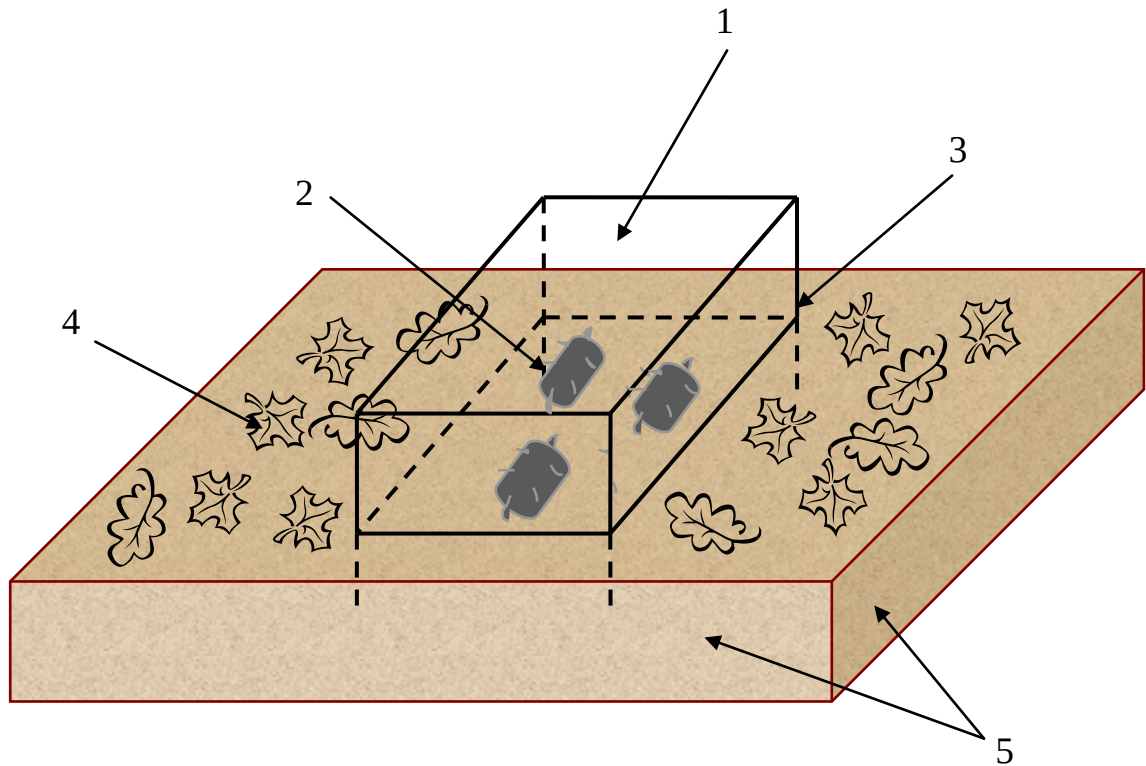
1 – скляна трубка «вхід»; 2 – гумова пробка; 3 – скляна пробірка, або баночка; 4 – скляна трубка «вихід»; 5 – гумова трубка; 6 – спринцівка

Ідентифікували деяких некрофільних двокрилих у лабораторії Київського інституту захисту рослин у процесі консультацій проф., докт. біол. наук Ю. Г. Вєрвєса.

Синантропні види некрофільних двокрилих уточнювали також за допомогою списків інвентаризації двокрилих Дніпропетровської області, філіалу санепідемстанції Красногвардійського району (м. Дніпропетровськ, 2008 р.).

Доцент, канд. біол. наук Л. І. Фали надавала численні консультації з визначення комах Staphylinidae, які проводили у лабораторіях кафедри зоології та екології ДНУ.

Для перевірки якості визначення окремих груп комах некрокомплексу, зокрема Muscidae, Fanniidae, Calliphoridae (Diptera), Histeridae, Silphidae, Scarabaeidae (Coleoptera), використовували фондові колекції кафедри зоології та екології ДНУ імені Олеся Гончара.



+ контроль (порожня клітка)

1 м – відстань між клітками з трупами (дві клітки з трупами курчат і дві клітки з трупами щурів) на кожній пробній ділянці

Рис. 3.1.3. Схематичне зображення трупів тварин у захисній клітці

1 – клітка з оцинкованого дроту; 2 – трупи тварин (500 г загальна вага);
3 – електроди (залізні прутки для фіксації клітки); 4 – підстилка;
5 – ґрунтовий покрив

3.2. Об'єкти та методи досліджень некроентомофауни біогеоценозів техногенно трансформованих територій

Із метою отримання більшої кількості фактичного матеріалу і спрощення роботи дослідника було сконструйовано модифіковану пастку Барбера (рис. 3.2.1).

Ємністю для вилову безхребетних некрофільного комплексу слугував пластиковий таз (Ø = 55 см) із діаметром дна 35 см, як фіксатор

використовували антифриз, приманкою для комах був труп щура, який розміщували у менший контейнер у центр таза з шаром ґрунту в 5 см.

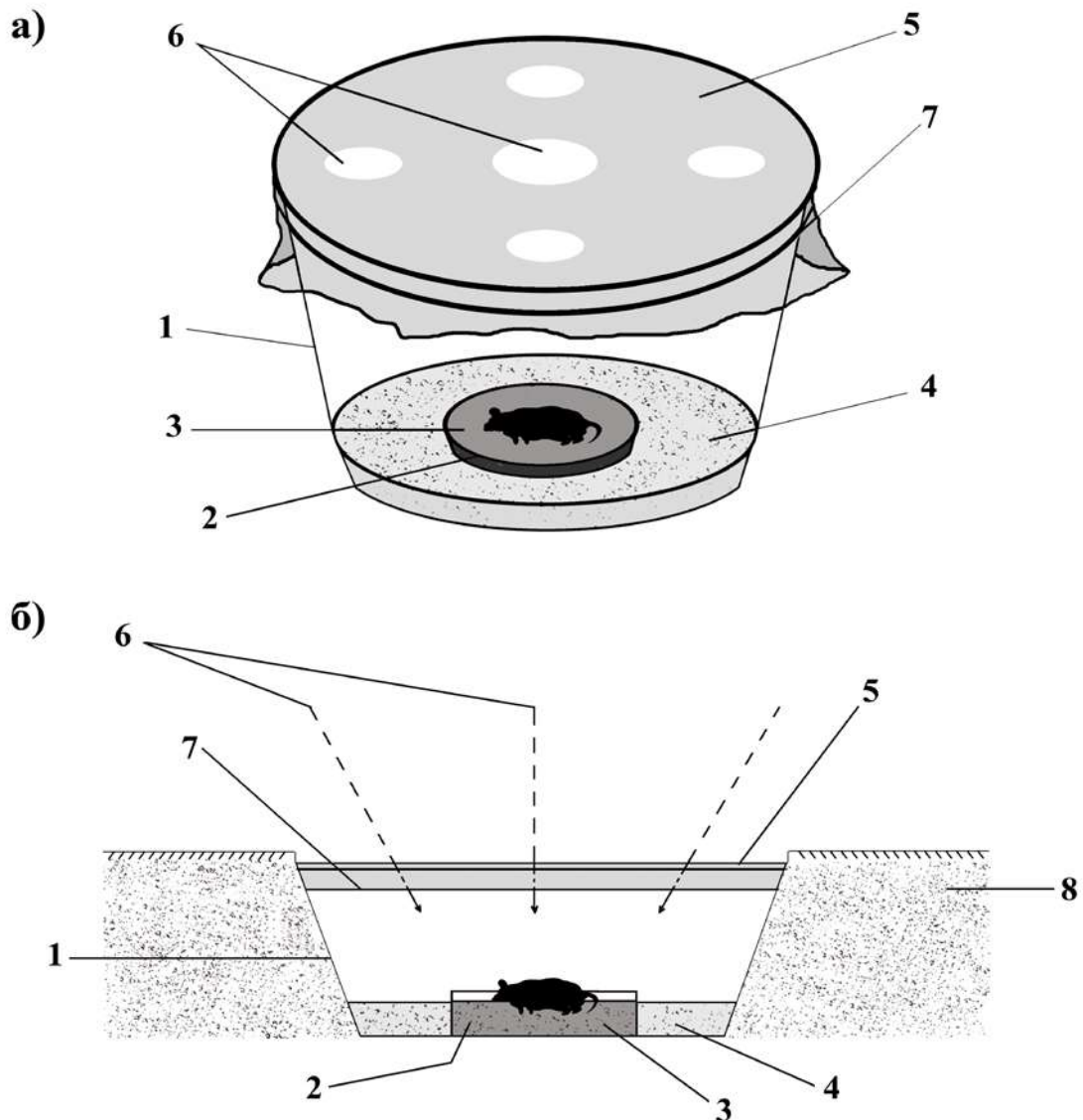


Рис. 3.2.1. Схематичне зображення модифікованої пастки з приманкою:

а – загальний вигляд пастки; б – вигляд пастки збоку:

1 – пластиковий таз ($\varnothing = 55$ см); 2 – контейнер із трупом; 3 – шар ґрунту; 4 – антифриз; 5 – захисна сітка; 6 – отвори в сітці для комах; 7 – фіксувальна резинка; 8 – ґрунт

Для чистоти експерименту таз накривали протимоскітною сіткою з дрібним вічком і з чотирма отворами ($D = 2,5$ см) для контакту комах із приманкою. Таз розміщували у ґрунті таким чином, щоб його край був практично врівень із ґрунтовим горизонтом.

Загальна кількість модифікованих пасток Барбера з приманками складала 5 штук на кожную пробну ділянку, тобто 20 у цілому за весь експеримент.

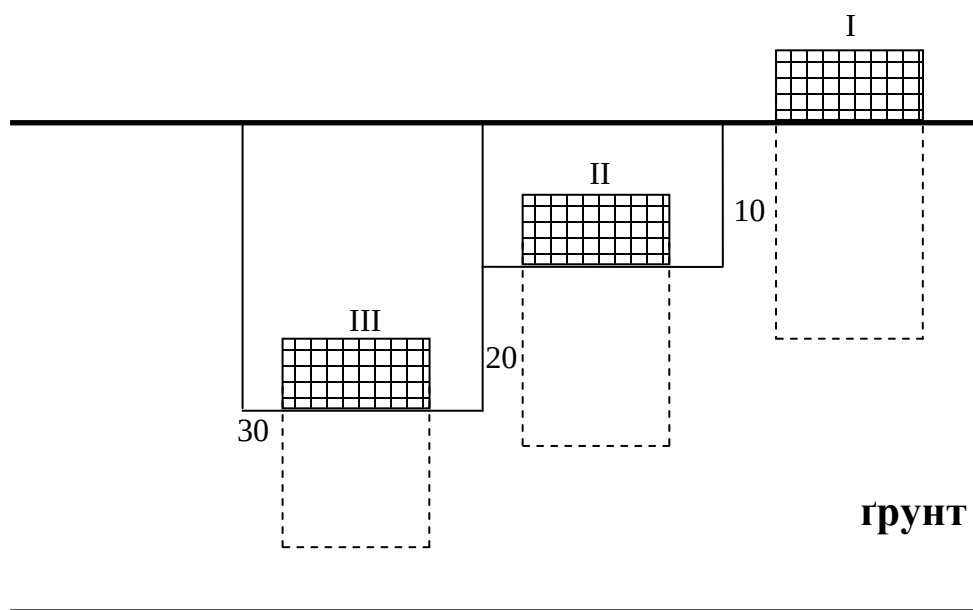
Для визначення частки некрофільних безхребетних у фауні герпетобію одночасно збирали підстилкових безхребетних ординарними пастками Барбера з фіксатором у кількості 20 штук на кожную пробну ділянку (80 пасток усього); відстань між ґрунтовими пастками складала 0,5 м.

Дослідження некрокомплексу за допомогою цих пасток проводились у 2007–2008 роках у весняний, літній і осінній періоди на території Дніпропетровської області. Об'єктами дослідження слугували трупи дрібних гризунів. Один раз у два дні проводили облік безхребетних, яких фіксували стандартним методом в етиловому спирті з гліцерином.

Лабораторні дослідження проб ґрунту проводили на кафедрі ботаніки та ґрунтознавства у Дніпропетровському національному університеті імені Олеся Гончара.

3.3. Об'єкти та методи досліджень впливу зоогенного опаду на властивості ґрунту

а



ґрунтові горизонти:

I – на підстилці, поверховий 0–10 см (*Ho*)

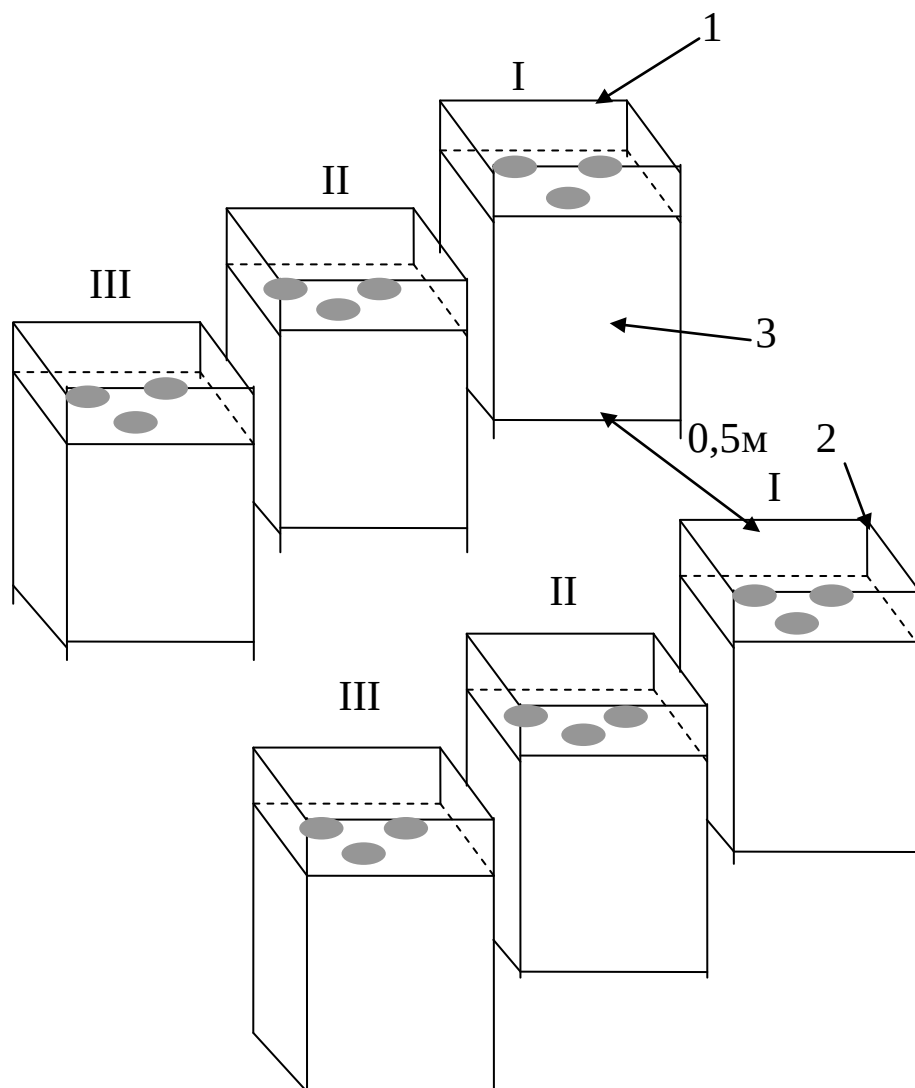
II – на глибині 10–20 см (*H1*)

III – на глибині 20–30 см (H_2)

Розміри захисних кліток для трупів тварин:

$H = 8-10$ см, $L = 25$ см, вічки – 1×1 см

б



+ контроль (порожні клітки на різних горизонтах ґрунту)

1 – клітки з трупами курчат

2 – клітки з трупами щурів

3 – ґрунтовий горизонт

0,5 м – відстань між групами кліток із трупами

I, II, III – ґрунтові горизонти (H_0 – 0–10 см; H_1 – 10–20 см; H_2 – 20–30 см).

Рис. 3.3.1. Загальна схема експерименту:
а – вигляд збоку; б – вигляд зверху

Для хімічного аналізу проб ґрунту застосовували методи колориметрії (визначення фосфору за І. М. Гринделем [1982] та азоту), полум'яної фотометрії (визначення калію) [4]. Показники *pH* визначали за допомогою *pH*-метра водної витяжки проб ґрунту [15].

3.4. Об'єкти та методи досліджень пластичності морфометричних ознак *Calliphora vicina* R.-D. у постійних і мінливих температурних умовах культивування

Матеріал для дослідження – дві вибірки імаго падальних мух *Calliphora vicina* R.-D. Перша вибірка – особини, відловлені у природних умовах (паркові екосистеми м. Дніпропетровськ), друга – особини, виведені в лабораторних умовах (N = 33).

Дослідження проводилися улітку 2012 р. Організація експерименту передбачала застосування термостата, в який поміщали садки з личинками мух першого віку. Як трофічний субстрат для комах використовували напіврозкладену свинячу печінку. Садки вкривали сіткою з дрібним вічком, на дно насипали невелику кількість піску, субстрат періодично зволожували.

Культивували личинок у термостаті (рис. 3.4.1) до фази імаго за постійної температури + 27 °С. Виведених дорослих мух фіксували у спирті із додаванням гліцерину для подальшого проведення морфометричного аналізу. Лінійні розміри імаго визначали за допомогою окуляр-мікрометра бінокуляра МБС–10. Використовували 15 промірів (див. табл. 6.1 у Розділі 6), які характеризують розміри та пропорції тіла комах.



Рис. 3.4.1. Термостат для культивування *C. vicina*

Математичну обробку даних здійснювали із застосуванням методів аналізу розподілу (асиметрія, ексцес, дисперсія, гістограми розподілу) та однофакторного дисперсійного аналізу.

Для дотримання вимог до лабораторного проведення експерименту слід урахувати похибку, пов'язану із фактором «стресу», який виникає внаслідок зміни середовища, та з індивідуальними особливостями трофічної поведінки кожної особини.

3.5. Об'єкти та методи досліджень інтенсивності накопичення біомаси личинками *Lucilia caesar* (L.)

Дослідження проводили в літній період (липень – серпень 2007 року) на території Міжнародного біосферного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда (Дніпропетровськ, Новомосковський район, с. Андріївка, Присамар'я). Як приманки використовували шматочки несвіжої яловичини (65 г кожний), які розміщали на дно прозорих пластикових стаканчиків (150 мл) в загальній кількості 10 штук. Відстань між стаканчиками складала 5 метрів. Стаканчики закривалися протимоскітною сіткою з вічком 1×1 мм, як тільки була зловлена муха, що відкладала яйця. Сітку фіксували резинкою.

Відмітимо, що м'ясні зелені мухи (*Lucilia caesar* (L.)) почали відвідувати приманки практично одразу після їх установаження, але спочатку (протягом 1,5 год.) тільки ті, що стояли на сонці, причому в один стаканчик із приманкою залітало не більше двох комах.

Личинок II віку розміщували по 10 екземплярів у 10 стаканчиків у 10-кратній повторності.

Спостереження за розвитком та накопиченням біомаси личинок проводили кожні два дні в лабораторних умовах. Таким чином, щоразу зважували до 1000 особин протягом 20 днів. Вагу личинок вимірювали за допомогою торсійних ваг типу ТВ-500. Протягом усього експерименту фіксували температуру (термометром Цельсія) та вологість навколишнього середовища (гігрометром М 68). У процесі лабораторного експерименту температура у приміщенні складала +22...+26 °С, а вологість повітря – 53–57 %.

3.6. Об'єкти та методи досліджень впливу важких металів (Cd, Pb) на розвиток мух *Calliphora vicina* R.-D.

За об'єкт досліджень обрано м'ясну синю муху – *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 (Diptera: Calliphoridae) – вид, який дуже поширений по

всій Голарктиці і являє собою обов'язковий компонент комплексу синантропних двокрилих у помірній зоні [2]. *C. vicina* давно зарекомендувала себе перспективним модельним об'єктом для широкого спектра досліджень. Цьому сприяє простота культивування, великі розміри і наявність детального опису внутрішньої і зовнішньої будови всіх стадій її розвитку. Експерименти проведені у вересні – жовтні 2013 р. Личинок *C. vicina* розводили в приміщенні НДІ біології Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара.

Личинок *Calliphora vicina* для розвитку (від II до стадії передпупи або IV стадії) поміщали в прозорі пластикові стаканчики (0,3 л). Туди ж клали трохи паклі для відтворення більш природного місця існування (рис. 3.6.1, а). Личинок II віку додавали в кількості 10 екз. в кожен експериментальний стаканчик. Для кожної концентрації Cd і Pb (від 10^{-2} до 10^{-9} М) і контролю (без додавання солей металів у субстрат). Повторність кожного дослідів $n = 8$. Таким чином, проведено 72 дослідів з використанням розчину $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ і 72 дослідів з розчином $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$, тобто всього 144 дослідів з 1 440 личинками *C. vicina*. Зазначимо, що усередині експерименту від початкової кількості личинок в деяких дослідів живими залишалося лише 50–70 %.

Спочатку личинок *C. vicina* для експериментів розводили в загальному пластиковому контейнері, розміром $30 \times 18 \times 15$ см. Утримували їх у дещо зволоженій тирсі. У процесі культивування личинок субстрат періодично змочували дистильованою водою, додавали трохи тирси, оскільки надлишок вологи внаслідок харчування личинок і розкладання субстрату міг створювати несприятливі умови, в результаті чого личинки прагнули виповзти з контейнеру. Личинок доводили до II віку (72 години розвитку з часу вилуплення з яєць) у загальному контейнері, за температурою повітря в лабораторії $+12...+15$ °С і атмосферної вологості 45–63 %. Харчовим субстратом (джерело білкової їжі) служив однорідний фарш із сирої свинячої печінки.

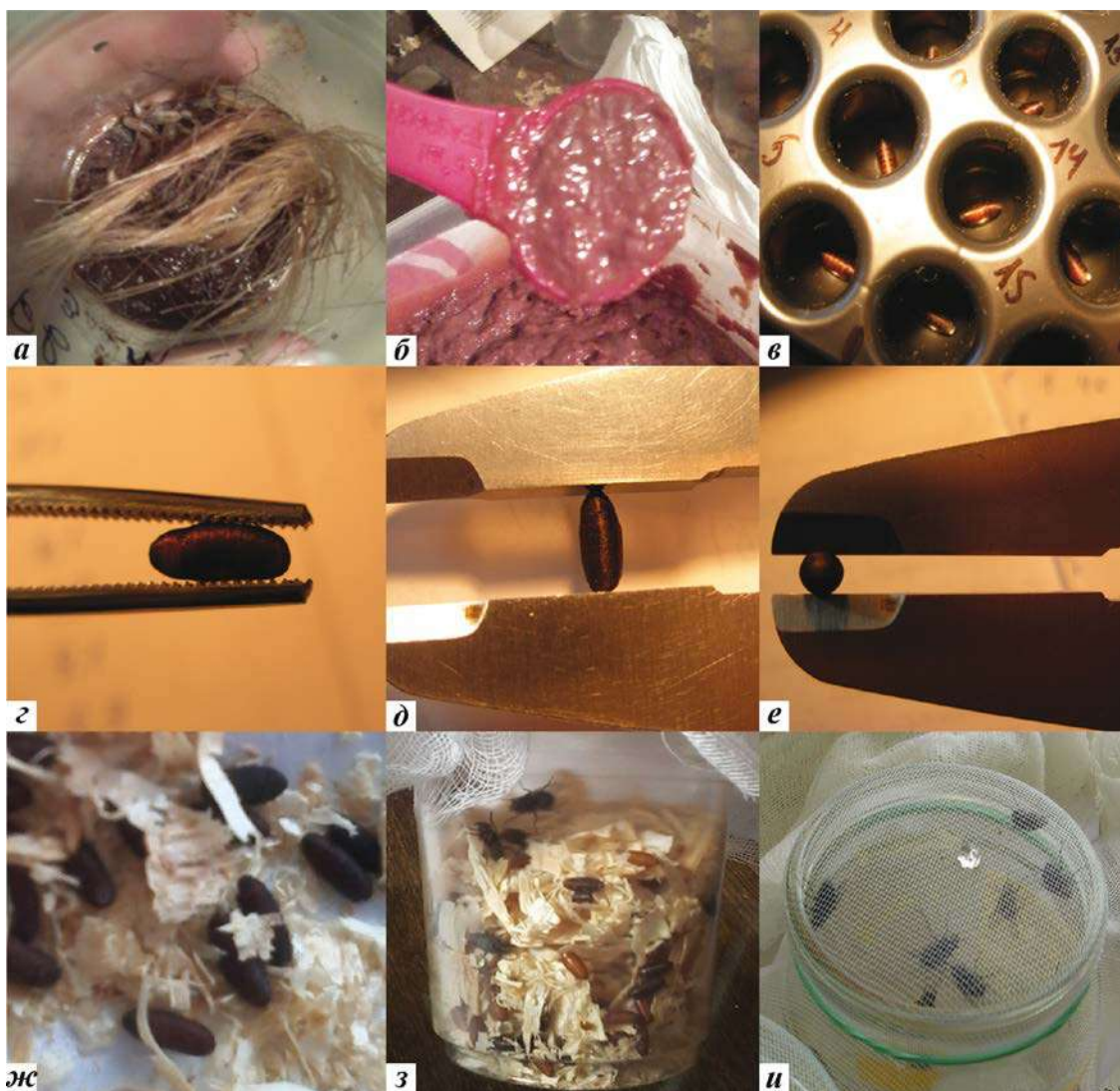


Рис. 3.6.1. Методи лабораторних експериментів з *C. vicina*:

а – стаканчик (0,3 л) із харчовим субстратом та паклею; *б* – подрібнена сира свиняча печінка (мірна ложка 5 мл); *в* – пластикові бокси для ідентифікації пупаріїв; *г* – вимірювання висоти пупарію (*h*); *д* – вимірювання довжини пупарію (*l*); *е* – вимірювання ширини пупарію (*d*); *ж* – життєздатні пупарії *C. vicina*; *з* – контейнер для молодих відроджених мух; *и* – імаго мух у контейнері з їжею для спаровування

У кожний стаканчик поміщали по 10 г фаршу (дві порції по 5 г) (рис. 3.6.1, б). На початку експерименту додавали по 1 мл розчину солі Cd або Pb певної концентрації (10^{-2} – 10^{-9} М) в кожний стаканчик. Перемішували і залишали підготовлену суміш на 3 години. Потім додавали в стаканчики по 10

личинок мух II віку і закривали протимоскітною сіткою. У лабораторії підтримували постійну температуру і вологість. Личинки розвивалися в умовах короткого дня (до 12 годин світла). Щодня переглядали кожний стаканчик, за необхідності зволожували субстрат (додавали по 0,5 мл дистильованої H₂O).

На 20-й день експерименту відібрали пупарії для дослідження вмісту в них води – по 10 екз. з кожної серії дослідів (60 пупаріїв із серії експериментів з Cd і 80 – із серії експериментів з Pb). Пупарії зважували на торсійних вагах для визначення живої ваги лялечок. На водяній бані кожен порцію пупаріїв кип'ятили по 5 хвилин. Після цього їх розкладали в пронумеровані бокси (рис. 3.6.1, в) і сушили під конвектором (температура 35 °С, вологість – 30 %). Зважували пупарії 5 разів (кожні 3 дні). Потім з'ясовували лінійні розміри пупаріїв (висоту, довжину і ширину) за допомогою штангенциркуля (рис. 3.6.1, г, д, е). Висота – відстань між найвищими точками пупарію в дорзвентральному напрямку.

Молодих мух, що відродилися, поміщали в контейнери для спостережень (рис. 3.6.1, ж). Як субстрат додавали тирсу (рис. 3.6.1, з). Для підтримки активності імаго їм щодня давали воду, мед і шматочки підгнилої печінки для білкового харчування самок (рис. 3.6.1, и).

Для порівняння вибірок використовували ANOVA (Statistica 8.0, StatSoft Inc., USA). На діаграмах показано невеликі квадрати, які відображають медіану, великі прямокутники показують 25 і 75 % квартилі, вертикальні лінії показують 95 % варіації, зірки і кола відображають викиди.

Загальна характеристика етапів лабораторного експерименту

- маркування і розташування стаканчиків із печінковим фаршем, паклею та личинками мух *Calliphora vicina*;
- наважка фаршу (гомогенної печінки свинини) у кожний стаканчик (0,3 л) складає 10 мл (2 порції по 5 мл мірної ложки);
- загальна кількість стаканчиків складає 144 (72 стаканчика для дослідів із кадмієм і 72 для дослідів зі свинцем – 8 повторностей по 8

концентрацій металу (від 10^{-2} М до 10^{-9} М) і 8 повторів контролю) (рис. 3.6.2);

- у кожний стаканчик додаємо за допомогою піпетки по 1 мл розчину солі $\text{Cd}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ потрібної концентрації – серія дослідів із Cd; та по 1 мл розчину солі $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ потрібної концентрації – серія дослідів із Pb.

Послідовність розведення солей металів необхідної концентрації

1) 1 г наважки солі розводимо у циліндрі на 10 мл дистильованою H_2O ;

2) за допомогою піпетки на 1 мл розливаємо рівно по 1 мл розчину на 8 стаканчиків (це повторності концентрації Me у 10^{-2} М);

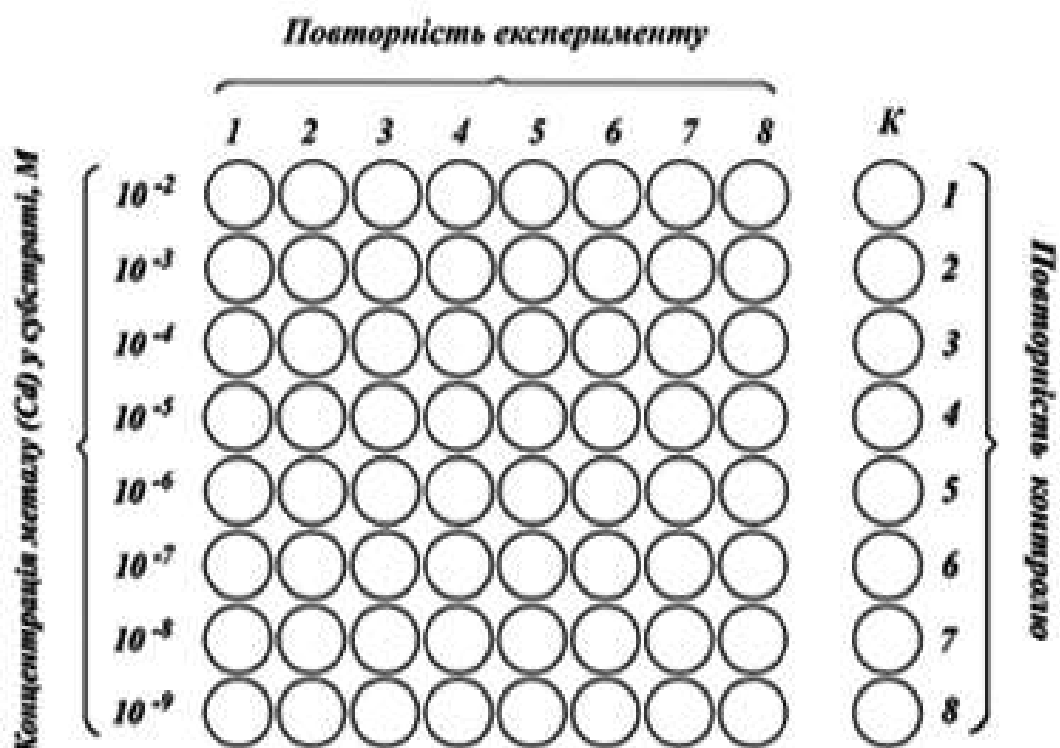
3) 1 мл із 2, що залишилися у циліндрі, виливаємо, а 1 мл (останній) знову розчиняємо до 10 мл дистиллятом (отримуємо концентрації Me у 10^{-3} М);

4) таким чином повторюємо процедуру 8 разів до отримання концентрації Me у 10^{-9} ;

5) всього виходить 8 концентрацій розчину солі Cd і 8 концентрацій розчину солі Pb: 10^{-2} , 10^{-3} , 10^{-4} , 10^{-5} , 10^{-6} , 10^{-7} , 10^{-8} , 10^{-9} .

Схема експерименту:

1. Серія дослідів із вмістом кадмію



2. Серія дослідів із вмістом свинцю

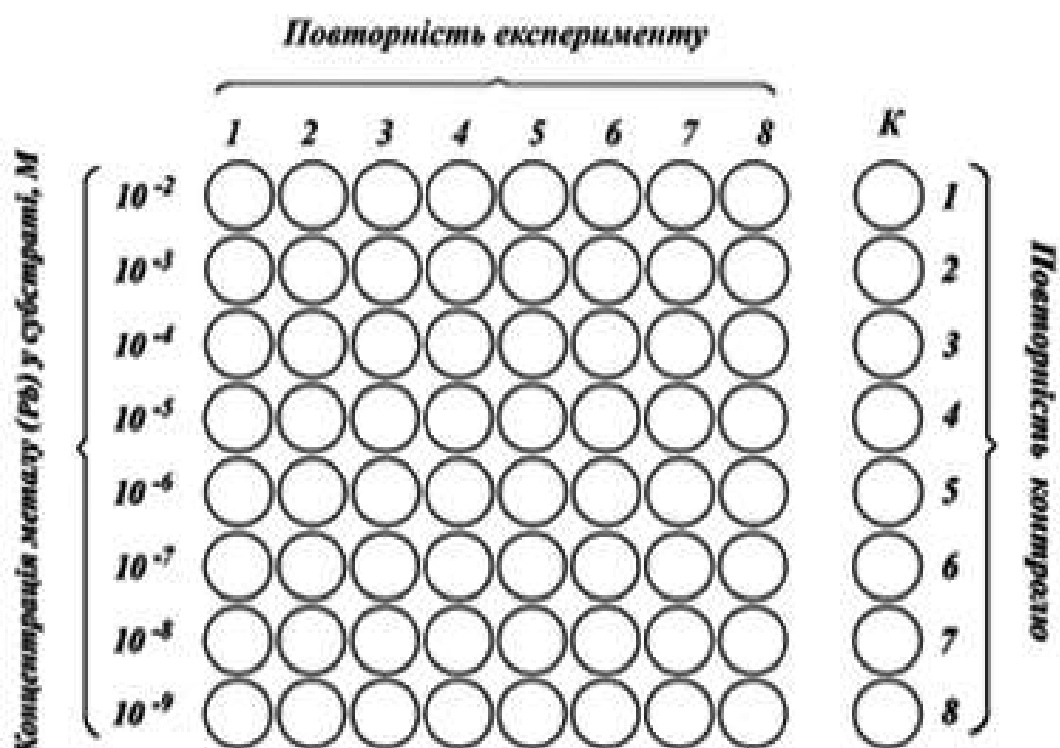
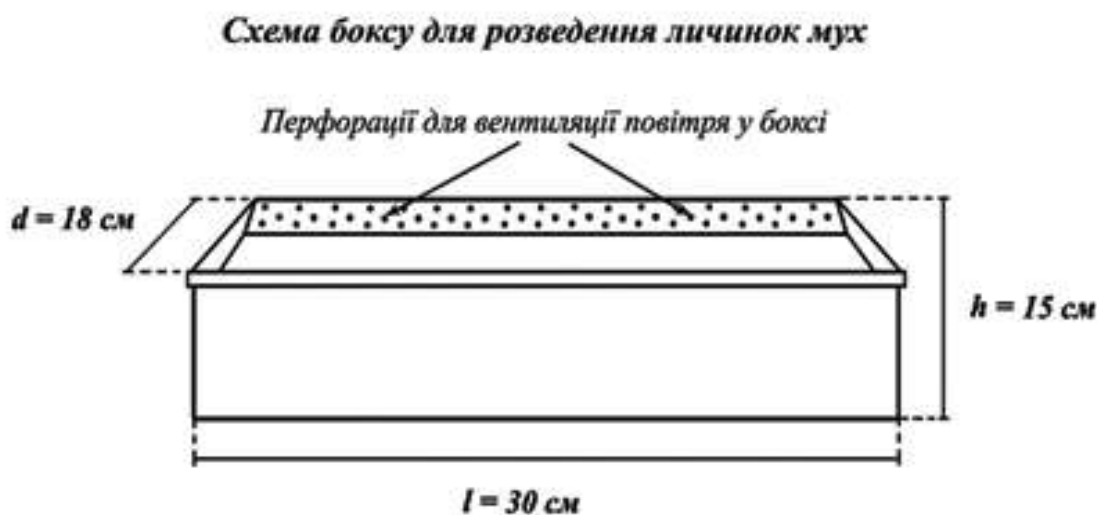


Рис. 3.6.2. Загальна схема експерименту

**Перемішуємо кожний розчин скляною паличкою (причому циліндр та паличку перед розведенням нової концентрації солі ВМ кожний раз ополіскуємо і витираємо серветкою тричі)*

- одночасно встановлюємо контрольну серію дослідів, без додавання у харчовий субстрат солей ВМ.
- розмішуємо скляною паличкою у стаканчиках субстрат із розчином солі металу певної концентрації.
- через 2 години після утворення суміші субстрату із сіллю ВМ викладаємо у кожний стаканчик по 10 личинок *Calliphora vicina* (5 маленьких та 5 середнього розміру), які розвивалися до цього часу в загальному боксі (рис. 3.6.3).



**У якості субстрата використовується суміш паклі та тирси
У якості харчового субстрата використовуються шматки печінки свинини*

Рис. 3.6.3. Схематичне зображення загального боксу для культивування личинок *Calliphora vicina*

**Зазначимо, що всі личинки у загальному боксі розвивалися до II віку (72 год. розвитку) в однакових умовах (лабораторія, t° повітря $+12^\circ \text{C}$, відносна вологість повітря – 55 %).*

Тому різниця у розмірі личинок (70 % – 7 мм і 30 % – 4 мм довжиною із загальної кількості у садку для розведення), вірогідно, пов'язана з низькою температурою у приміщенні та індивідуальними факторами адаптації личинок.

Зазначимо також, що через день необхідно було додавати воду до боксу з личинками, щоб підтримувати необхідний рівень вологості для нормального розвитку личинок мух. Це робили за допомогою пульверизатора з дистильованою водою.

- кожний стаканчик накривали протимоскітною сіткою та фіксували резинкою.
- всі стаканчики маркували та розміщували у лабораторному шафі де з максимально постійними умовами навколишнього середовища (t° повітря – $+13^{\circ}\text{C}$, відносна вологість повітря – 50 %) (рис. 3.6.4).



Рис. 3.6.4. Експеримент у лабораторній шафі

- спостереження за розвитком личинок проводили через добу (за даних температурних умов, але, якщо температура у приміщенні становить $+18\ldots-20^{\circ}\text{C}$, – спостерігати необхідно щоденно).
- кожний стаканчик ретельно оглядали, додавали 0,5 мл дистильованої води (для зволоження субстрату), реєстрували візуальні

зміни у поведінці личинок, а також зміни харчового субстрату у процесі життєдіяльності личинок *C. vicina*.

- після пупаріації личинок відбирали по 3 псевдолялечки з 8 градацій і висушували (реєстрували, скільки вологи випаровується: зважували сиру і повітряно-суху вагу пупаріїв); робили лінійні виміри (довжина, ширина, висота).

- після відродження молодих мух фіксували мальформації імаго. Декілька особин відбирали і пересаджували у скляні банки для спостереження за поведінкою імаго мух. Як білкову їжу застосовували несвіжу свинячу печінку, а як джерело вуглеводної їжі – мед.

Перелік посилань

1. Арнольди К. В., Длусский Г. М. Надсемейство Formicoidea. Семейство Formicidae – Муравьи // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л., 1978. Т. 3, ч. 1. С. 519 – 556.
2. Виноградова Е. Б. Мясная муха *Calliphora vicina* – модельный объект физиологических и экологических исследований // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, М., 1984, – № 118. – 271 с.
3. Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. – 280 с.
4. Гриндель Н. М. Фотометрические методы в почвенном анализе. – М.: МГУ, 1982. – 248 с.
5. Грюнталь С. Ю. К методике количественного учета жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) / С. Ю. Грюнталь // Энтомологическое обозрение. – 1982. – Т. 61, № 1. – С. 201–205.
6. Жантиев Р. Д. Жуки-кожееды (семейство Dermestidae) фауны СССР. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1976. – 182 с.
7. Крыжановский О. Л. Семейство Silphidae // Определитель насекомых европейской части СССР. – Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. – М.; Л.: 1965. – С. 106–110.

8. *Крыжановский О. Л., Рейхардт А. Н.* Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 5. Вып. 4. Жуки надсемейства Histeroidea (семейства Sphaeritidae, Histeridae, Synteliidae). Л. : Наука, 1976. – 434 с.
9. *Купянская А. Н.* Муравьи (Hymenoptera, Formicidae) Дальнего Востока. Владивосток, 1990. – 258 с.
10. *Мамаев Б. М.* Определитель насекомых по личинкам. – М. : Просвещение, 1972. – 400 с.
11. *Нарчук Э. П.* Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) // РАН. Зоологический институт, 2003 – 248 с.
12. *Определитель* насекомых европейской части СССР. Т. 5. Двукрылые, блохи. 2 ч. / Под ред. Г. Я. Бей-Биенко. – Л. : Наука, 1970. – 943 с.
13. *Фасулати К. К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М. : Высшая школа, 1971. – 387 с.
14. *Штакельберг А. А.* Синантропные двукрылые фауны СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые зоол. институтом АН СССР, – М., 1956. – Т. 60. – 164 с.
15. *Екохімічні аспекти існування безхребетних тварин у ґрунті: методи визначення* : навч. посіб. / О. Є. Пахомов, О. О. Дідур, Ю. Л. Кульбачко, І. М. Лоза. – Д. : РВВ ДНУ, 2010. – 176 с.
16. *Barber H. S.* Traps for cave-inhabiting insects / H. S. Barber // J. Elish. Mitchell. Sci. Soc. – 1931. – № 46. – P. 259–266.
17. *Frouz J.* Changes in community of soil dwelling *Diptera* during secondary succession in old fields / J. Frouz // Thesis: Institute of Soil Biology Academy of Sciences of the Czech Republic. – 1995. – P. 47–60.

РОЗДІЛ 4

ХАРАКТЕРИСТИКА ПРОЦЕСУ РОЗКЛАДАННЯ ТА УТИЛІЗАЦІЇ ТРУПІВ ТВАРИН У РІЗНИХ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗАХ СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

4.1. Процеси розкладання та утилізації трупів тварин у різних за типом біогеоценозах природних територій

Тварини гинуть у природі постійно. Природна смертність мікромамалій, зокрема, мишоподібних гризунів, у природних екосистемах складає у середньому: у разі високої чисельності (до 600 ос./га) – 90–95 %; у разі середньої чисельності (350–400 ос./га) – 75–85 %; у разі низької чисельності (200–350 ос./га) – 60–70 % [24].

Причинами природної загибелі мікромамалій можуть бути: інфекційні хвороби та епізоотії, природна смерть, їх участь у трофічних ланцюгах як їжі макроконсументів вищих порядків [13, 24]. Слід зазначити, що смерть може настати як на поверхні ґрунту, так і в нірках, що має велике значення для швидкості розкладання трупів, оскільки обмеження доступу комах некрофільного комплексу уповільнює процес розкладання некроорганіки у 1,5–3 рази порівняно з інтенсивністю деструкції трупів за вільного доступу некроентомофауни [29]. Причини природної загибелі птахів (для осілих і кочівних видів) у природних екосистемах можливі такі: нестача корму, природна смерть, як ланка в ланцюгах живлення екосистеми, інфекційні хвороби та епізоотії, сувора зима тощо [25].

Трупи стають ресурсом для мікроорганізмів, безхребетних-некрофагів або хребетних-сміттярів – тварин-санітарів. У наземних екосистемах серед усього комплексу деструкторів некроорганіки основну частину тканин утилізують комахи, головним чином представники рядів Diptera і Coleoptera [15, 16, 22, 27, 29, 32 та ін.].

Дослідження проводилися в літньо-осінній період 2006 року у лісових біогеоценозах степового Придніпров'я на базі Міжнародного біосферного

стаціонару ім. О. Л. Бельгарда, у природних лісових насадженнях (липо-ясенева діброва), у біотопах зі штучним дубовим насадженням (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) та на ділянках степової цілини. Як об'єкти дослідження деструкційних процесів та некроентомофауни використовували трупи птахів – курчат (Galliformes, Phasianidae) і дрібних ссавців – лабораторних щурів (*Rattus norvegicus f. domesticus*) (Rodentia, Muridae)). Трупи тварин викладали на поверхню ґрунту в зазначених біотопах, закривали клітками з дроту для захисту від великих хижаків. На кожній експериментальній ділянці розміщували: в одній клітці по 2-3 трупи тварин, загальною вагою 500 г; всього по 6 кліток на кожну експериментальну ділянку – з трупами птахів (3) і з трупами щурів (3); відстань між клітками складала 1 м. Період експозиції складав 21 день. Комах некрофільного комплексу збирали вручну, за допомогою пінцетів, ексгаустерів, методом ручного розбирання підстилки (навколо і безпосередньо під трупами тварин). Фіксували комах у спеціальному посуді з розчином формаліну (3–4 %), етилового спирту (65–70 %) [7].

За результатами експериментів виявлено, що Diptera та Coleoptera складають близько 60 % від усієї групи комах некрофільного комплексу (табл. 4.1). Приблизно з 20 родин двокрилих і 15 родин жуків із некроентомофауни виділяють 10 родин – справжніх маркерів тієї чи іншої стадії у процесі розкладання та утилізації зоогенного опаду.

біогеоценозах степового Придніпров'я

Таксон	Тип біотопу					
	біотоп зі штучним дубовим насадженням		біотоп у липо-ясеневій діброві		степова цілина	
	трупи курчат	трупи щурів	трупи курчат	трупи щурів	трупи курчат	трупи щурів
DIPTERA (BRACHYCERA, CYCLORRAPHA)						
Phoridae						
Megaselia spp.	+	+	+	+	+	+
Heleomyzidae						
Heleomyza sp.	-	-	+	++	-	-
Sphaeroceridae						
Coproica sp.	+	+	+	+	-	+
Sepsidae						
Sepsis spp.	+	+	+	+	+	++
Fanniidae						
Fannia canicularis (L., 1761)	-	-	-	-	+	++
Muscidae						
Musca domestica L., 1758	+	+	+	+	++	++
M. autumnalis De Geer, 1776	-	-	-	-	+	+
Muscina stabulans Fall., 1817	+	+	+	+	++	++
Scatophagidae						
Scatophaga stercoraria (L., 1758)	-	-	-	-	+	++
Calliphoridae						
Lucilia sericata Mg., 1826	+	++	+	+	++	++
L. caesar (L., 1758)	+	+	++	++	+	+
Calliphora vicina R.-D., 1830	+	++	+	++	+	+
Sarcophagidae						
Sarcophaga carnaria L., 1758	+	++	+	++	+	++
Sarcophaga variegata (Scopoli, 1763)	+	+	-	-	+	+
Liosarcophaga portchinskyi (R.,1937)	-	-	+	+	-	-
Liosarcophaga similis (Meade, 1876)	-	-	+	+	-	-
Robineauella caerulescens (Ztt., 1838)	+	+	-	-	-	-
COLEOPTERA						
Histeridae						
Hister quadrimaculatus L., 1758	+	+	+	+	+	+
H. quadrinotatus Scrib., 1790	+	+	-	-	+	+
Margarinotus cadaverinus (Hoffmann, 1803)	-	-	+	+	-	-
Saprinus semistriatus Scriba, 1798	+	+	+	+	+	+
Saprinus spp.	+	+	+	+	+	+

Silphidae						
<i>Nicrophorus antennatus</i> Rtt., 1885	-	-	-	-	+	+
<i>N. germanicus</i> (L., 1758)	-	-	+	-	-	-
<i>N. humator</i> (Gled., 1767)	+	-	-	-	-	-
<i>N. fossor</i> Er., 1837	-	-	-	-	+	+
<i>N. investigator</i> (Zett., 1824)	+	+	-	-	-	-
<i>N. vespillo</i> (L., 1758)	+	+	+	++	+	+
<i>N. vespilloides</i> (Hbst., 1784)	-	-	+	+	-	-
<i>Oiceoptoma thoracicum</i> (L., 1758)	-	-	+	++	-	-
<i>Silpha carinata</i> Hbst., 1783	-	-	+	+	-	-
<i>S. obscura</i> L., 1758	+	+	-	-	+	+
<i>Thanatophilus sinuatus</i> Fabr., 1775	-	-	-	-	+	+
Geotrupidae						
<i>Geotrupes spiniger</i> Marsh., 1802	-	-	-	-	+	+
<i>G. stercorarius</i> (L., 1758)	-	-	-	-	+	+
<i>G. stercorosus</i> (Scriba, 1791)	+	+	+	++	-	-
Scarabaeidae						
<i>Onthophagus coenobita</i> (Herbst, 1783)	-	-	-	-	+	+
Staphylinidae						
<i>Philonthus succiola</i> Thom., 1880	-	+	+	+	-	-
<i>Ph. decorus</i> Grav., 1802	+	+	-	-	-	-
<i>Ph. politus</i> (L., 1758)	+	++	-	-	-	-
<i>Ph. spinipes</i> Sharp., 1874	-	-	-	-	+	+
<i>Aleochara curtula</i> (Goeze, 1777)	+	+	+	+	+	+
<i>Ontholestes tessellatus</i> (Fourcroy, 1785)	-	-	-	-	+	+
Dermestidae						
<i>Dermestes lanarius</i> Ill., 1801	+	+	+	+	+	+
<i>D. undulatus</i> Brahm., 1790	+	+	+	+	+	+
HYMENOPTERA						
Formicidae						
<i>Formica polyctena</i> F., 1850	++	++	+	+	-	-
<i>Lasius niger</i> (L., 1758)	-	-	-	-	+	+

Примітка: + – наявність комах у біотопі; ++ наявність комах у великій кількості у біотопі; - відсутність комах у біотопі.

Аналіз одержаних даних свідчить, що процес розкладання та ентомологічні сукцесії трупа дещо різняться залежно від виду трупа та типу біогеоценозу, де розміщується тушка тварини. Перебіг процесу розкладання та утилізації для цих тварин різний через різноманітні перешкоди для атаки комахами: шерстяний або пір'яний покрив трупа тварини, товщина шкіри, розмір тіла; товщина підстилки у дослідженому біотопі, зімкненість крони

дерев, метеорологічні умови тощо. Шкірні покриви – одна з найважливіших якісних ознак трупа, що визначають перспективи участі некробіонтних двокрилих у колонізації тіла на початкових стадіях розкладання, оскільки саме шкіра стає місцем для відкладання яєць самками двокрилих. Зовнішні покриви – бар'єр, що перешкоджає випаровуванню води з трупа. І чим товщий шкірний покрив, а саме роговий шар, тим повільніше труп тварини втрачає воду і тим бажанішим він стає для колонізації некробіонтними Diptera [16]. Як виявилось в експериментах, двокрилі (Calliphoridae, Sarcophagidae) переважно відкладають яйця на трупи ссавців, ніж на тушки курчат. Вірогідно це пов'язано зі зручністю самого процесу відкладання яєць двокрилими у порівняно коротке й рідке хутро щурів, ніж у пухнастий, щільний покрив курчат.

Зазначимо також, що трупи птахів сухіші за трупи ссавців, і, ймовірно, за наявності вибору, некробіонтні двокрилі віддають перевагу трупам ссавців. Але жуки-некробіонти охоче обирають як щурів, так і курчат. Кількість жуків-гробариків (*Nicrophorus*) на обох типах трупів була майже однаковою. Цікаво, що серед жуків-некробіонтів лише на трупах птахів були відмічені *Nicrophorus germanicus* (Linnaeus, 1758) (липо-ясенєва діброва) і *Nicrophorus humator* (Gleditsch, 1767) (штучні дубові насадження). Причому *N. humator* були виявлені всередині черепа курчат у двох випадках і перебували там практично до середини другої стадії розкладання трупів. Ймовірно це пов'язано з тривалішим вмістом вологи у мозковій тканині черепа порівняно з іншими органами та тканинами трупа.

У Додатку 1 наведено схеми-ілюстрації домінантних представників ентомонекрокомплексу на трупах птахів і мікромамалій.

Із двокрилих на пробних ділянках зі штучним дубовим насадженням (ПД № 224) домінували за чисельністю представники некробіонтних мух *Calliphora vicina* R.-D., (18 %), *Lucilia caesar* (L.) (16 %) та синантропні види *Lucilia sericata* (Meig.) (17 %), *Muscina stabulans* (Fall.) (9 %), *Musca*

domestica L. (7 %), а також *Megaselia* spp. (Phoridae) (9 %), *Robineauella caerulescens* (Ztt.) (6 %) (Додаток 1, рис. 4.1, 4.2; Додаток 2, рис. 4.7).

В експериментах у липо-ясеневій діброві у середньому переважали такі види Diptera: *Lucilia caesar* (24 %), *Calliphora vicina* (18 %), *Megaselia* spp. (9 %) та *Sepsis* spp. (Sepsidae) (10 %), *Liosarcophaga portchinskyi* R. (5 %), *Liosarcophaga similis* (Meade) (5 %). Отже, двокрилі Calliphoridae становлять найбільш численну групу комах з усього блоку некроентомофауни (Додаток 1, рис. 4.3, 4.4; Додаток 2, рис. 4.8).

Зазначимо активну участь мурах *Formica polyctena* Foer., 1850 (Formicidae), які, наприклад, на ПД № 224 складали 45 % (Додаток 3, рис. 4.11), протягом усього процесу розкладання та утилізації трупів птахів і гризунів на вказаних експериментальних біотопах. Вони активно розтягали личинок некрофільних мух I та II стадії розвитку. Таким чином, мурахи є природним інструментом скорочення чисельності популяцій некрофільних двокрилих.

У біотопі степової цілини домінантами з Diptera зареєстровані такі види: *Musca domestica* L. (19 %), *Lucilia sericata* (Meig.) (16 %), *Muscina stabulans* (Fall.) (13 %), *Sarcophaga carnaria* L. (12 %), *Sepsis* spp. (12 %), *Calliphora vicina* R.-D. (10 %), *Scatophaga stercoraria* (L.) (9 %), *Fannia canicularis* (8 %), *Sarcophaga variegata* (Scop.) (6 %) (Додаток 1, рис. 4.5, 4.6; Додаток 2, рис. 4.9).

Слід підкреслити, що мухи Sarcophagidae проявляють біотопічну специфічність. Так, *Sarcophaga variegata* виявлена у біотопах зі штучним дубовим насадженням та на пробних ділянках степової цілини. *Liosarcophaga portchinskyi* та *Liosarcophaga similis* зафіксовані тільки у природних біотопах липо-ясеневої діброви, а *Robineauella caerulescens* спостерігалася лише в експериментах у штучному лісовому насадженні на плакорі.

Мухи родини Heleomyzidae були наявні тільки у мезогігрофітному біотопі липо-ясеневої діброви, а *Scatophaga stercoraria* та *Fannia canicularis* реєструвалися у ксерофітному біотопі степової цілини (Додаток 2, рис. 4.10).

Процес розкладання та утилізації трупів птахів відбувається більш інтенсивно у порівнянні зі швидкістю розкладання трупів ссавців. М'які

тканини птахів у 1,5–2 рази швидше утилізуються комахами (в основному за рахунок личинок Calliphoridae і жуків Silphidae). Отже, утилізація м'яких тканин трупів птахів завершеться на 8–10 днів швидше порівняно з аналогічним показником у гризунів. Скелети птахів також швидше дефрагментуються, а тонкі кістки активніше розтягуються мурахами, порівняно з розпадом скелетів гризунів, які до кінця експерименту так і залишилися у майже цілісному каркасі. Однак і окремі пір'їни курчат залишалися «незасвоєними» тривалий час, порівняно з зовнішніми покривами ссавців – хутром, яке на останніх стадіях утилізації охоче розтягували мурахи й активніше знищували жуки-некрофаги (Dermestidae).

Особливо помітна різниця у структурі домінантних представників некроентомофауни різних біогеоценозів у складі жуків-некрофагів, зокрема, в родині Silphidae (Додаток 1). Наприклад, у мезогігрофітних біотопах (липо-ясенєва діброва) з урахуванням частки мурах (Formica – 23 %) на всіх типах трупів у середньому домінує *Silpha carinata* (9 %), субдомінантом виступає мертвоїд червоногрудий *Oiceoptoma thoracicum* (6 %), а з Nicrophorinae домінантами виявляються *Nicrophorus vespillo* (L.) (10 %), *Nicrophorus vespilloides* (Herbst) (9 %). До субдомінантів тут також можна віднести представника жуків-карапузиків (Histeridae) *Margarinotus cadaverinus* (Hoff.) (6 %). У менш зволжених біотопах із насадженнями дуба звичайного на плакорі з підродини Silphinae кількісний преферендум займає *Silpha obscura* L. (8 %), а з Nicrophorinae – *Nicrophorus investigator* (Zett.) (9 %), *Nicrophorus vespillo* (L.) (7 %) (Додаток 3, рис. 4.12). Зазначимо, що без урахування частки мурах, відсоток жуків дещо збільшується (у середньому на 2–5 %).

Слід підкреслити, що лише у липо-ясеневій діброві виявлені: *Silpha carinata*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Nicrophorus vespilloides*. *N. germanicus* (L.) був зафіксований тільки на трупах курчат (Додаток 1, рис. 4.3). Лише у штучних дубових насадженнях зареєстровані: *Silpha obscura*, *Nicrophorus investigator* та *N. humator* (Gled.) (останній спостерігався теж тільки на трупах курчат) (Додаток 1, рис. 4.1, 4.2).

Домінантну групу на всіх видах трупів формують також коротконадкрилі жуки – хижаки Staphylinidae: *Aleochara curtula* (Goeze) – 6 % (у липо-ясеневій діброві) і 5 % (у штучних дубових насадженнях) – з урахуванням частки мурах (Додаток 3, рис.4.11, 4.12).

Philonthus politus (L.), *Ph. decorus* Grav. (Staphylinidae) і жуки-карапузики (Histeridae): *Hister quadrinotatus* Scriba – наявні лише на ПД № 224 (штучні дубові насадження) (Додаток 1, рис. 4.1, 4.2). *Margarinotus cadaverinus* (Hoff.) (Histeridae) – зафіксовані лише на ПД № 207 (липо-ясенєва діброва) (Додаток 1, рис. 4.3, 4.4).

Зазначимо, що *Ph. succiola* Thom. наявний у всіх лісових біотопах, але фіксувався на ПД № 224 лише на трупах щурів (Додаток 1, рис. 4.2).

Слід зазначити кількісний преферендум представників Formicidae (*Formica*), частка яких у лісових біогеоценозах становить у середньому 45 % (ПД № 224) та 23 % (ПД № 207) – із загального розрахунку відносного співвідношення кількості комах із Coleoptera (Додаток 3, рис. 4.11, 4.12).

У біотопах степової цілини присутні такі домінантні види твердокрилих (з урахуванням частки мурах роду *Lasius* – 29 %): *Silpha obscura* (13 %), *Nicrophorus fossor* Er. (8 %), *Saprinus semistriatus* Scriba (3 %), *Thanatophilus sinuatus* Fabr. (6 %), *N. vespillo* (7 %), *Philonthus chalceus* (3 %); субдомінантами можна виділити види: *Saprinus semistriatus*. (3 %), *N. antennatus* (4 %), *Hister quadrimaculatus* (2 %), *Aleochara curtula* (4 %), *Ontholestes tessellatus* (Four.) (2 %), та *Onthophagus coenobita* (Herbst). (2 %) (Додаток 3, рис. 4.13).

Слід зазначити, що лише у ксерофітному біотопі присутні такі некрофільні жуки: *Nicrophorus antennatus*, *N. fossor*, *Thanatophilus sinuatus* (Silphidae), *Geotrupes spiniger* Marsh., *G. stercorarius* (L.) (Geotrupidae), *Onthophagus coenobita* (Scarabaeidae), *Philonthus spinipes*, *Ontholestes tessellatus* (Staphylinidae) (Додаток 1, рис. 4.5, 4.6).

Зазначимо, що Formicidae тут представлені переважно *Lasius niger* (L.) і вони складають 29 % із загального розрахунку відносного співвідношення кількості комах з Coleoptera.

Представники Coleoptera, які реєструються на всіх досліджених ділянках: *Hister qudrimaculatus*, *Saprinus semistriatus* Scriba (Histeridae), *Nicrophorus vespillo* (Silphidae), *Aleochara curtula* (Staphylinidae), *Dermestes lanarius* Ill., *D. undulates* Brahm. (Dermestidae) (Додаток 3, рис. 4.14).

За результатами досліджень доведено, що шкірні покриви – це одна з найважливіших якісних ознак трупа, що визначають перспективи участі некробіонтних двокрилих у колонізації тіла на початкових стадіях розкладання; двокрилі (Calliphoridae, Sarcophagidae) переважніше відкладають яйця на трупи ссавців, ніж на тушки курчат. Жуки-некробіонти однаково колонізують як трупи щурів, так і трупи курчат. Серед жуків-некробіонтів лише на трупах птахів були відмічені *N. germanicus* (липо-ясенева діброва) і *N. humator* (штучні дубові насадження).

Загалом процес розкладання та утилізації трупів птахів відбувається більш інтенсивно порівняно зі швидкістю розкладання трупів ссавців. М'які тканини птахів швидше утилізуються комахами. Скелет птахів також швидше дефрагментується, а тонкі та дрібні кістки скелета птахів активніше розтягуються мурахами. Але пір'яний покрив довше утилізується комахами, порівняно із зовнішніми покривами ссавців.

У результаті досліджень некрокомплексу в різних біогеоценозах виявлено, що структура некрофільних комах неоднакова, наприклад, мухи родини Heleomyzidae зустрічаються тільки у липо-ясеневій діброві, причому чисельність їх превалює на трупах щурів. Отже, мозаїчність фітоценозу, мікрокліматичні умови біотопу, де знаходиться труп тварини, характеризують певну структуру домінантних представників ентомонекрокомплексу.

Таким чином, за рахунок зоогеного опаду утворюється поживне середовище для великої кількості тварин. Зоогенний опад сприяє збільшенню видового та кількісного різноманіття герпетобіонтів та геобіонтів, зокрема, підтримується існування копрофагів та некрофагів, які відіграють основну роль у деструкційних процесах некроорганіки у лісових біогеоценозах.

4.2. Сукцесійна динаміка некрофільного комплексу

У таблиці 4.2 наведено стадії розкладання трупів тварин і наявність представників ентомофауни некрокомплексу. Дослідження показали такі індикатори сукцесійних змін:

Стадія I розкладання некроорганіки характеризується наявністю мух родин: Muscidae (*Musca domestica*, *M. autumnalis*, *Muscina stabulans*), Calliphoridae (*Lucilia sericata*, *L. caesar*, *Caliphora vicina*). Причому на степовій цілині (на пробній ділянці № 201) *Musca autumnalis* з'являється першою на трупах, оскільки вона реєструється тільки тут і присутня на цій площі у великій чисельності. За нею одразу з'являється *Scatophaga stercoraria*, яка відвідує трупи протягом активних стадій розкладання, доки некроорганіка перебуває у вологому стані. У степу процес розкладання трупів тварин дуже інтенсивний, тому на I стадії між мухами Muscidae і Calliphoridae спостерігається боротьба за першість колонізації субстрату. Це проявляється гостро в етологічному аспекті: мухи зганяють одна одну із субстрату, перешкоджають самкам відкласти яйця. Sarcophagidae теж з'являються на першій стадії розкладання трупів. Але їх загальна чисельність у 1,5 раза менша за кількість Muscidae та Calliphoridae. Причому аналогічна поведінка спостерігається і у *Sarcophaga carnaria*, *Liosarcophaga portchinskyi* та *Liosarcophaga similis* – відмічається міжвидова конкуренція за колонізацію трупів, оскільки представлені види всі наявні у липо-ясеновому біотопі. Це проявляється в зниженні вдвічі кількості імаго, зафіксованих наприкінці II стадії розкладання некроорганіки, порівняно з чисельністю мух із родин Muscidae та Calliphoridae.

Сукцесійна динаміка некрофільного комплексу досліджених біогеоценозів степового Придніпров'я

[illegible]

Coleoptera на I стадії розкладання трупів тварин індикується представниками родини Silphidae, особливо роду Nicrophorus: *N. antennatus*, *N. germanicus*, *N. humator*, *N. fossor*, *N. investigator*, *N. vespillo*, *N. vespilloides*. А також представники Geotrupidae – *G. stercorosus* та Staphylinidae – *Philonthus succiola*, *Ontholestes tessellatus*.

Стадія II – етап активного розкладання некроорганіки, індикується дрібними мухами родин Phoridae, Heleomyzidae, Sepsidae та Fanniidae. Ці дрібні мухи з'являються на трупах у відносно невеликих кількостях, віддаючи перевагу місцям затишним, на межах трупів із ґрунтом. Тут активність домінантних некробіонтних комах значно менша, адже діяльність личинок двокрилих зосереджена здебільшого усередині трупів, а некробіонтні твердокрилі (*Nicrophorus*) вже знаходяться під поверхневим шаром ґрунту під трупами.

Зазначимо, що на цій стадії некроорганіки на ній оселяються представники твердокрилих: Histeridae *Hister quadrimaculatus*, *H. quadrinotatus*, представниками Silphidae (*N. antennatus*, *N. germanicus*, *N. humator*, *N. fossor*, *N. investigator*, *N. vespillo*, *N. vespilloides*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Silpha obscura*, *Thanathophilus sinuatus*), Geotrupidae (*Geotrupes spiniger*, *G. stercorarius*, *G. stercorosus*), з'являються *Onthophagus coenobita* (Scarabaeidae), *Philonthus politus*, *Ph. spinipes* (Staphylinidae).

Стадія III розкладання трупів тварин індикується появою мух із родини Sphaeroceridae. Залишаються наявні мухи родин: Heleomyzidae, Phoridae, Sepsidae. Продовжують з'являтися імаго Muscidae. З Calliphoridae спостерігаються *Lucilia sericata*.

Coleoptera представлені на даній стадії здебільшого Histeridae (*Hister quadrimaculatus*, *H. quadrinotatus*, *Margarinotus cadaverinus*, *Saprinus semistriatus*) та Silphidae (*Oiceoptoma thoracicum*, *Silpha carinata*, *S. obscura*, *Thanathophilus sinuatus*), а також представниками Geotrupidae.

Ця стадія характеризується наявністю Staphylinidae – *Aleochara curtula*, *Philonthus succiola* та *Ph. politus*. З'являються Dermestidae – *Dermestes lanarius*.

Стадія IV розкладання некроорганіки характеризується наявністю: Diptera – Sphaeroceridae, Sepsidae, Fanniidae. Coleoptera – Histeridae (*Saprinus*), Geotrupidae (*G. stercorosus*), Staphylinidae (*Philonthus succiola*), Dermestidae (*Dermestes lanarius*, *D. undulatus*).

Зазначимо, що мурахи (Formicidae) зустрічаються на трупах тварин протягом усіх стадій розкладання, особливо в лісових експериментальних біотопах, де реєструється *Formica polyctena*.

4.3. Особливості угруповань ентомонекрокомплексу та підстилкових безхребетних техногенно трансформованих територій на прикладі м. Дніпро

З початку XX століття особливого значення набули питання, пов'язані зі збереженням біологічного різноманіття на антропогенно трансформованих територіях [19]. Серед різноманітних форм антропогенного впливу окреме

місце посідає хімічне навантаження, яке в результаті індустріалізації та урбанізації посилюється і негативно впливає на навколишнє середовище. При цьому існує залежність між масштабами міста і концентрацією поллютантів: у містах із населенням понад мільйон мешканців ступінь забруднення атмосфери вдвічі вищий [6].

Діяльність людини змінює всі компоненти біогеоценозу [11], зокрема, підстилковий та ґрунтовий біогеогоризонти, які відображають властивості ґрунту в умовах промислового та сільськогосподарського забруднення [17] середовища існування. На території з хімічним забрудненням відбувається порушення ґрунотвірного процесу, спостерігаються значні зміни фізико-хімічних властивостей ґрунту (гумус, pH , структура, склад обмінних основ) [21], що значно впливає на особливості угруповань та внутрішньопопуляційні характеристики видів підстилкової фауни, у тому числі червононогих молюсків, турунів та інших [31]. Також знижується активність ґрунтової фауни, внаслідок чого на поверхні ґрунту накопичується рослинний опад. У регіонах, забруднених важкими металами, виявлено інтенсифікацію трофічних взаємозв'язків безхребетних із мікроскопічними грибами [5].

Розглядаючи ландшафтно-кліматичні особливості різних регіонів із метою їх використання для біоіндикації та моніторингу, дослідники дійшли висновку про доцільність уведення принципу регіонального вибору тест-об'єктів [4]. Тест-об'єкти для степу – це напівтвердокрилі, твердокрилі, двокрилі, прямокрилі. Основна маса органічної речовини ґрунту сконцентрована у підстилці та верхньому шарі ґрунту. Ароматичні карбоксильні, гідроксильні хімічні групи органічної речовини зазначених біогеогоризонтів здатні до утворення металоорганічних комплексів, тому сапротрофні організми отримують дози вище середнього рівня, що дозволяє використовувати ці групи для екологічного контролю середовища існування [3], В. О. Барсов та ін. [1], досліджуючи вплив техногенного забруднення на тварин, виявив, що для наземних безхребетних популяційні зміни такі ж, як і для хребетних (зниження темпів статевого розмноження,

рання загибель, морфометричні зміни внутрішніх органів, збільшення внутрішньопопуляційної мінливості тварин за зовнішніми ознаками).

Мета цього дослідження – оцінити особливості впливу хімічної промисловості на герпетобій (таксономічна, функціональна, розмірна структура, індекси різноманіття підстилкової мезофауни) в околицях м. Дніпропетровськ. За даними статуправління за 2006 р., на території Дніпропетровської області розташовані три підприємства коксохімічної промисловості та 11 підприємств із виробництва гумового (кожне з яких викидає поллютантів 1 550 т/рік) та пластмасового (104,2 т/рік поллютантів) оздоблення. Компоненти викидів – це азот та його сполуки, суспендовані тверді частки, хлорвуглеводні, стійкі органічні забруднювачі, метали та їх сполуки. Відходи ТЕС – це головним чином оксиди вуглецю, сірка, оксиди азоту, зола. Ряд аліфатичних та циклічних амінів (нітрозодіетиламін, нітрозоморфолін, нітрозодибутиламін) – основних забруднювачів середовища від гумової та шинної промисловості – особливо токсичні, канцерогенні й мутагенні [12].

Таксономічна структура герпетобію. На обраних ділянках зареєстровано 172 види безхребетних, що належать до 8 рядів. За результатами досліджень виявлено, що підстилкова фауна кожної ділянки характеризується домінуванням окремих систематичних груп, але *Coleoptera* (від 11,6 до 81,6 %) превалюють на трьох з обраних площ (рис. 4.3.1).

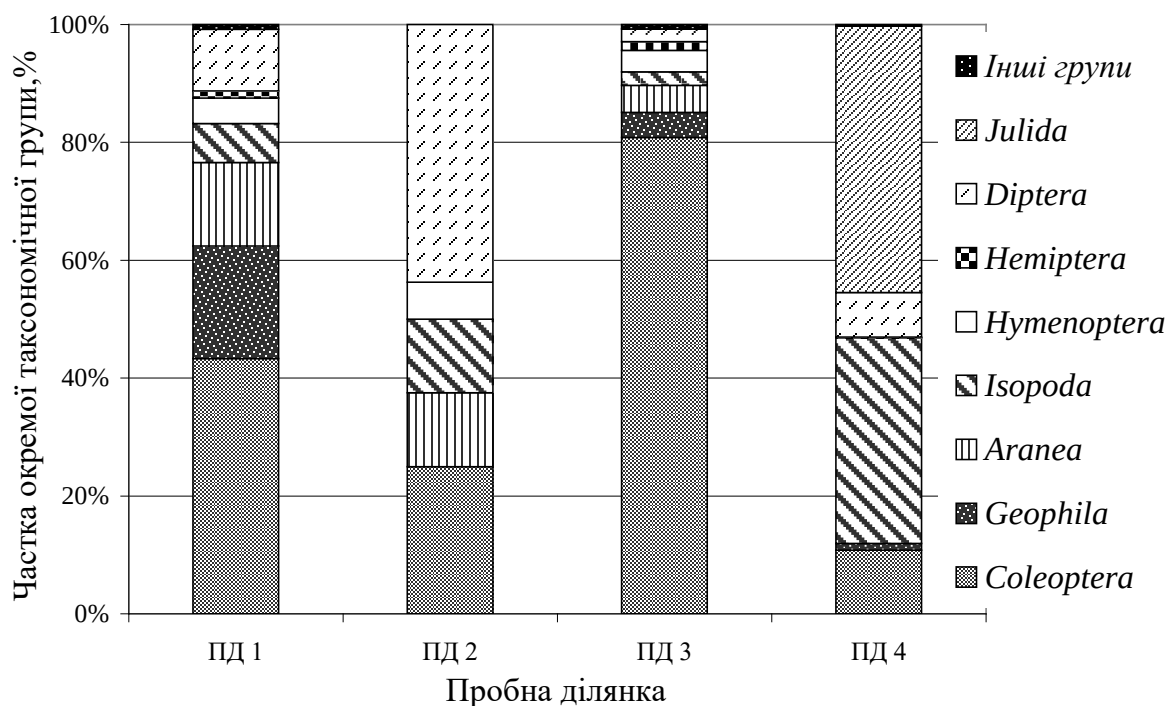


Рис. 4.3.1. Таксономічна структура герпетобію:

ПД 1 – штучне насадження ясеня ланцетолистого з розхідником звичайним ($СГ_1$) поблизу коксохімічного заводу, ПД 2 – штучне насадження ясеня ланцетолистого ($СГ_1$) на відстані 50 м від ВАТ «Дніпрошина», ПД 3 – штучне дубове насадження ($СГ_1$) в межах житлового масиву «Західний», ПД 4 – арена р. Дніпро ($ВС''_5$) поблизу Придніпровської теплоенергетичної станції, в межах житлового масиву «Придніпровськ»

На ПД 1 серед жуків переважають родини *Carabidae*, *Staphylinidae* (26,8 та 16,2 % відповідно), на другій ділянці колеоптерофауна представлена турунами (*Licinus depressus* (Paykull, 1790), *Panagaeus bipustulatus* (Fabricius, 1775), *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798)) та стафіліном *Staphilinus caesareus* (Cederhielm, 1798). Максимального видового різноманіття фауна турунів досягає на ПД 3, серед яких переважають *P. melanarius* (Ill.), *P. oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774), *H. griseus* (Panzer, 1797), *Carabus cancellatus* Illiger, 1798, *Broscus cephalotes* (Linnaeus, 1758), *L. depressus* (Pk.). На четвертій ділянці із *Coleoptera* переважають *Carabidae* (*Carabus granulatus* L., *Pterostichus niger* (Schaller, 1783), *Bembidion* sp.), *Silphidae* (*Phosphuga atrata* (Linnaeus, 1758), *Thanatophilus rugosus* (Linnaeus, 1758)) – 4,2 та 5,9 % відповідно, а домінують ряди *Isopoda* та *Julida* (37,4 і 48,6 %).

Максимальна сумарна чисельність підстилкової мезофауни спостерігається на ділянках поблизу ТЕС (ПД 4) – 9,14 ос./10 пастко-діб за рахунок диплопод та ізопод (4,5 та 3,5 ос./10 пастко-діб), адже розповсюдження сапрофагів зумовлене фактором вологості. Відомо, що антропогенне та рекреаційне навантаження погіршуює режим вологості ґрунту, потоншує підстилку [23]. Тому мінімальні показники чисельності наґрунтових безхребетних зареєстровані на ПД 2 (поблизу ВАТ «Дніпрошина») 2,28 ос./10 пастко-діб. За рік на 1 га ґрунту одна ТЕС викидає близько 100 кг сірки і до 30 т лужної золи [12], а це в комбінації з важкими металами знижує швидкість мінералізації підстилки на 20 %. Деякі представники герпетобію можуть виступати як індикатори стану навколишнього середовища. Так, на *Monotarsobius curtipes* (С. Koch, 1847) негативно впливають підкислення та вилуження ґрунтів [18]. *Myriapoda* загалом дуже чутливі до руйнівних змін у підстилці (прибирання опадів, дерев) та дуже повільно заселяють антропогенно зруйновані місця [30].

Однією з головних груп безхребетних, яка відображає рівень забруднення у регіонах, що підлягають сильному впливу діяльності людини, виступають жуки-туруни (*Carabidae*), зокрема, домінантний елемент герпетобію лісових біогеоценозів степового Придніпров'я – *Pterostichus melanarius* (Ill.). У популяції *P. melanarius* (Ill.) в досліджених біогеоценозах міста найбільший відсоток морфологічних аномалій (18 %) та варіювання морфометричних показників (здебільшого довжини та ширини передньоспинки) порівняно з еталонними ділянками (біотопи Самарського бору, околиці с. Андріївка) спостерігалися у насадженнях, які прилягають до території ВАТ «Дніпрошина». Це, вірогідно, пов'язано з високою концентрацією забруднювальних речовин у підстилці. Під час дослідження рекреаційних територій півночі м. Воронеж (РФ) [9] виявлено кореляційну залежність між розвитком личинок одного з виділених фенотипічних класів популяції *P. oblongopunctatus* (F.) та вологістю підстилки. Порівняно висока чисельність *P. melanarius* (Ill.) на ПД 1 та ПД 2 (0,7 ос./10 пастко-діб) пов'язана з випадінням інших видів зоофагів в

екологічно небезпечній зоні. Низька чисельність (0,05 ос./10 пастко-діб) спостерігається на ділянці поблизу ж/м «Західний», імовірно через те, що досліджувана територія активно використовується мешканцями для відпочинку.

Трофічна структура герпетобію. Одержані результати свідчать, що 72,7 % видів ділянки поблизу шинного заводу складають зоофаги (рис. 4.3.2). В імпактних зонах [8] спостерігається розмаїття рухомих форм хижаків (туруни, павуки, мурахи), що корелює з отриманими даними: *Staphilinus caesareus* (Cederh.) та *P. melanarius* (Ill.) – масові види на ПД 2. Низькі показники щодо складу колеоптерофауни некрокомплексу на цій ділянці, ймовірно, пов'язані з високим рівнем вмісту хімічних сполук у повітрі, що «дезорієнтує» некробіонтних комах. Тут виявлені поодинокі екземпляри з родин *Sarcophagidae* та *Muscidae*. Але найвища кількість рухомих форм хижаків зареєстрована поблизу коксохімічного заводу (численні представники турунів *P. melanarius* (Ill.), *Ophonus* sp., *Amara* sp., *Harpalus rufipes* (De Geer), *H. tardus* (Panzer, 1797), *Carabus cancellatus* Ill., павуки *Trochosa* sp., *Xisticus* sp., мурахи родів *Lasius*, *Formica*). В. Д. Логвиновський та Т. В. Кречетова [14] досліджуючи карабідофауну північно-західного регіону Росії, зробили припущення, що *Amara familiaris* (Duftschmid, 1812) можна використовувати як біоіндикатор стану навколишнього середовища, в той час як для *H. tardus* (Pz.) залежності від антропогенного навантаження не виявлено.

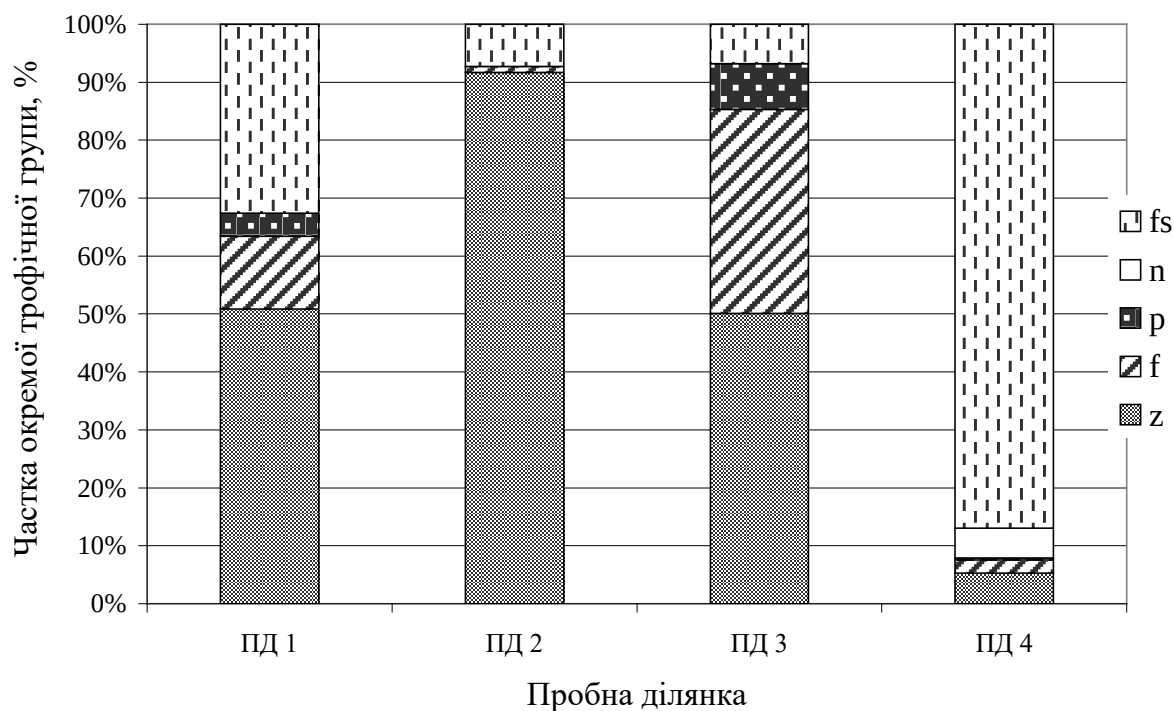


Рис. 4.3.2. Трофічна структура герпетобію:

fs – фітосапрофаги; *n* – некрофаги; *p* – пантофаги; *f* – фітофаги;
z – зоофаги; назви пробних ділянок наведені на рис. 4.3.1

Роль зоогенного фактора в деструктивних процесах у різних біогеоценозах визначається співвідношенням чисельності та груповим складом сапрофагів [20], максимальна чисельність яких спостерігається на ПД 4 за рахунок *Isopoda* (*Porcellio scaber* (Latreille, 1804), *Armadillidium pulchellum* (Brandt, 1833)) і *Julida* (86 % – *Megaphyllum sjaelandicum* (Meinert, 1868) та поодиноких екземплярів *Rossiulus kessleri* (Lohmander, 1927)) (рис. 4.3.2). Слід зазначити, що двопарноногі багатоніжки знайдені тільки поблизу ТЕС. ПД 3 (поблизу ж/м Західний) перебуває під тиском фітофагів (32 %) за рахунок представників родини *Curculionidae* з роду *Otiorhynchus* (*O. fullo* (Schrank, 1781), *O. raucus* (Fabricius, 1777), *Otiorhynchus* sp.). За даними О. І. Єрмакова [10], фонові території, розташовані якнайдалі від джерела забруднення, характеризуються найвищим різноманіттям сапрофагів, що спостерігається на ПД 1 (9 видів), за рахунок молюсків та мокриць. Серед перших домінують *Cochlicopa lubrica* (Miller, 1774), *C. lubricella* (Porro, 1838), *Carychium tridentatum* (Risso, 1826), *Helix pomatia* (Linnaeus, 1758), *Bradybaena fruticum* (Miller, 1774), серед останніх – *P. scaber* (Latr.), *Trachelipus rathkei* (Brandt,

1833), *A. pulchellum* (Brandt). Тому сапрофаги найчастіше домінують у лісових екосистемах, у той час як фітофаги відіграють менш значну роль [26]. На ПД 2 (поблизу шинного заводу) знайдено поодиноких особин тільки одного виду (*P. scaber* (Latr.)). Три види *Isopoda* (*P. scaber* (Latr.), *T. rathkei* (Brandt), *A. pulchellum* (Brandt)) зареєстровані на ПД 1.

Розмірна структура герпетобію. Розмірна структура угруповань підстилкових безхребетних в обстежених біогеоценозах досить не збалансована, що свідчить про нестабільність трофічної мережі [2] та антропогенне навантаження (рис. 4.3.3).

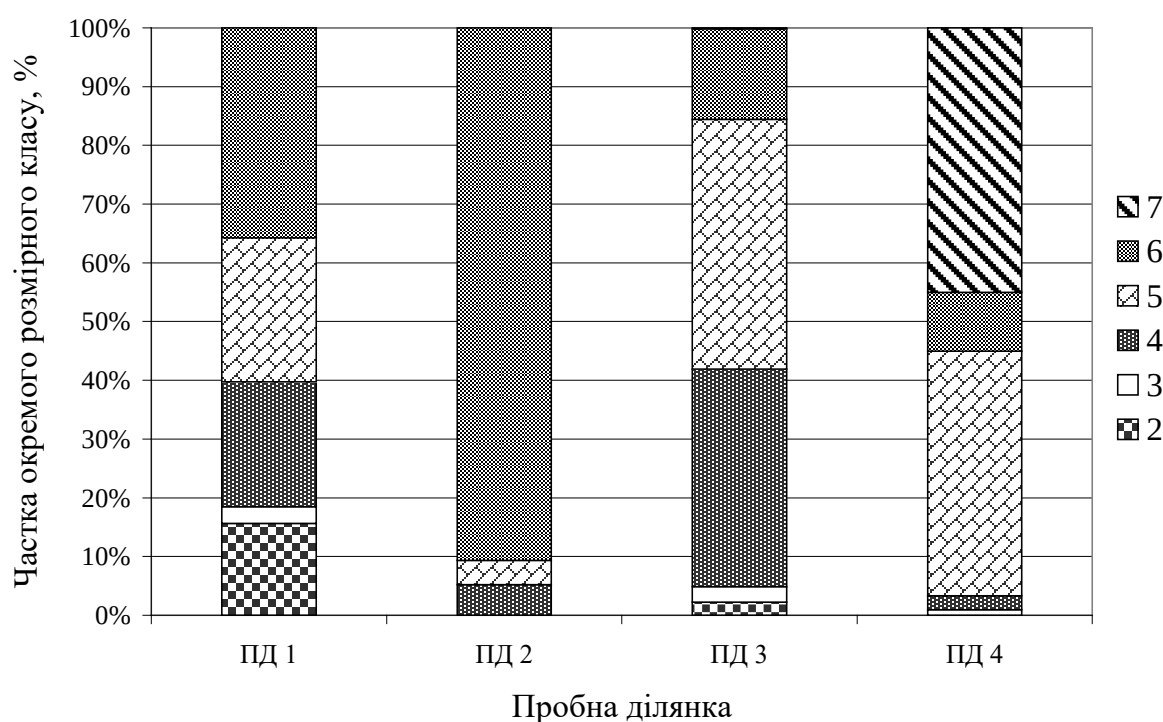


Рис. 4.3.3. Розмірна структура герпетобію:

2 – 1–1,9 мм, 3 – 2–3,9 мм, 4 – 4–7,9 мм, 5 – 8–15,9 мм, 6 – 16–31,9 мм, 7 – 32–63,9 мм; назви пробних ділянок наведені на рис. 4.3.1

Дрібні форми домінують на ділянках, де переважають фітофаги, великі форми (*Julida*) поширені на ділянці, розташованій якнайдалі від джерела забруднення (ПД 4). Серед комах середнього розміру зустрічаються *Licinus depressus* (Pk.), *Pterostichus oblongopunctatus* (F.), *Stomis pumicatus* (Panzer, 1796), *Hister spp.* Динамічна структура герпетобію визначається в першу чергу домінантними за біомасою організмами, отже, розмірна характеристика,

що визначає, зокрема, уразливість організмів, – це важливий фактор для оцінювання стану екосистеми [28]. За біомасою на ПД 1 переважають *Coleoptera* (43,3 %) та *Geophila* (19,2 %) – форми 8–15,9 та 1–1,9 мм відповідно. На другій ділянці спостерігаються здебільшого рухливі еврибіонтні форми 4–31,9 мм. Види-сильванти (*Carabus cancellatus* Ill., *Silpha carinata* (Herbst, 1783)) 4–15,9 мм переважають на ПД 3. Еврибіонтні та лісові види (*Phosphuga atrata* (L.), *Porcellio scaber* (Latr.), *Armadillidium pulchellum* (Brandt), *Megaphyllum sjaelandicum* (Mein.)) 8–15,9 та 32–63,9 мм розмірних класів найчастіше потрапляли до пасток на ПД 4.

Ценоморфічна структура герпетобію. Характеризуючи ценоморфічну структуру досліджених біогеоценозів (рис. 4.3.4), треба зазначити, що тут майже повністю відсутні степанти, а серед знайдених виявлені *Dolichus halensis* (Schaller, 1783), *Philonthus chalceus* (Stephens, 1832), *Blaps lethifera* Marsham, 1802, *Calathus errathus* (Sahlberg, 1827)).

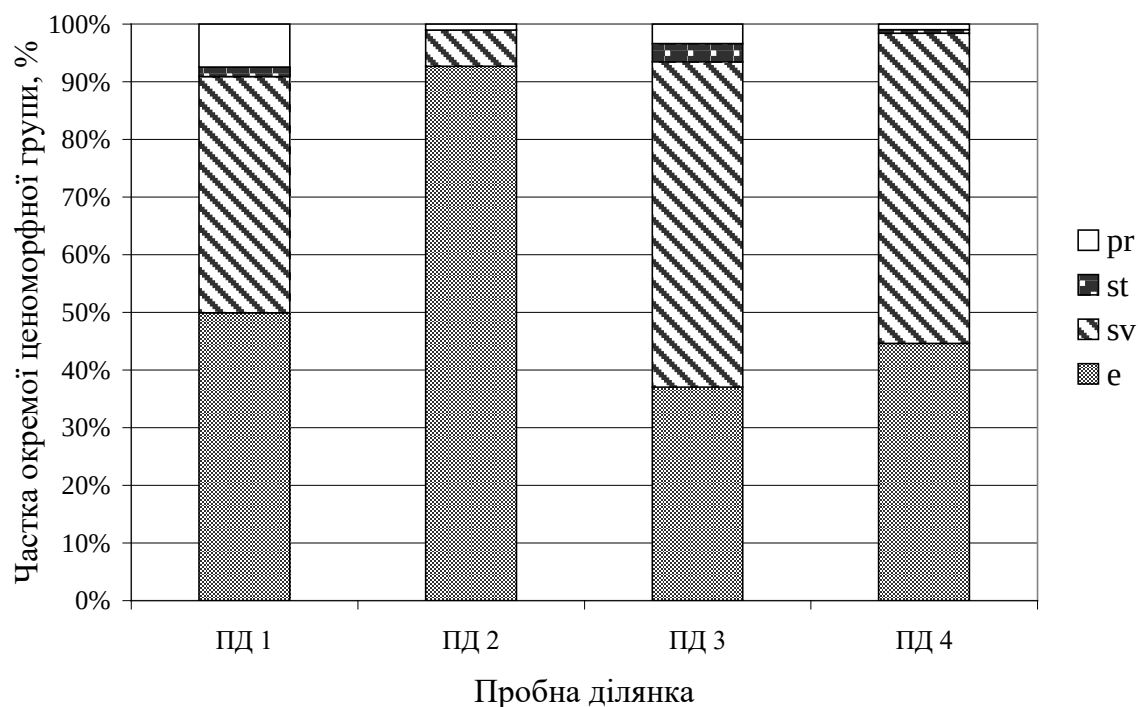


Рис. 4.3.4. Ценоморфічна структура герпетобію:

pr – лугові види; *st* – степові види; *sv* – лісові види; *e* – широко розповсюджені, смітні види; назви пробних ділянок наведені на рис. 4.3.1

У незначній кількості представлені пратанти (0,95–7,42 %): *Opiliones* sp., *Pterostichus anthracinus* (Illiger, 1798), *Broscus cephalotes* (L.). З еврибіонтів слід відмітити представників Diptera: *Sarcophaga carnaria* (Linnaeus, 1758), *Calliphora vicina* (Robineau-Desvoidy, 1830), *Lucilia caesar* (Linnaeus, 1758), *Musca domestica* (Linnaeus, 1758). Частка лісових видів становить максимум на ПД 4 і налічує 13 видів, серед яких переважають *Ph. atrata* (L.), *M. sjaelandicum* (Mein.), у незначній кількості представлені *Philonthus addendus* (Sharp, 1867), *Pseudotrachia rubiginosa* (Schmidt, 1853).

Значення індексів біорізноманіття герпетобію. Найвищого різноманіття герпетобіонти досягають на ПД 1 (табл. 4.3), де поширені такі еврибіотні форми (49,9 %): *Bradybaena fruticum* (Mill.), *Pterostichus melanarius* (Ill.), *Musca domestica* (L.).

Таблиця 4.3

**Індекси біорізноманіття угруповання герпетобію
(середнє $\pm$ ст. похибка)***

Пробна ділянка	Індекс Шеннона	Індекс Пілоу
ПД 1	3,25 $\pm$ 0,33	0,74 $\pm$ 0,07
ПД 2	0,77 $\pm$ 0,08	0,24 $\pm$ 0,02
ПД 3	2,78 $\pm$ 0,28	0,68 $\pm$ 0,07
ПД 4	1,79 $\pm$ 0,18	0,56 $\pm$ 0,06

* – назви пробних ділянок наведені на рис. 4.3.1

Максимум видового різноманіття спостерігається для угруповання герпетобіонтів ПД 1. На цій пробній ділянці встановлено 101 вид безхретних, що, вірогідно, зумовлено особливостями структури рослинного покриву та незначним рекреаційним навантаженням. Слід зазначити, що у цьому біогеоценозі зімкненість деревостану становить 60 %, а проективне покриття трав'яного ярусу – 80 %). Пертинентний вплив рослинного покриву сприяє створенню сприятливих екологічних режимів для герпетобію, що проявляє себе у найбільших показниках різноманіття. Поряд із видовим багатством слід

відмітити переважання показників індексу Шеннона ($3,25 \pm 0,33$) та Пілоу ($0,74 \pm 0,07$).

Найменшим видовим багатством (9 видів) характеризується пробна ділянка ПД 2, розміщена поблизу заводу «Дніпрошина». Ми пов'язуємо таку особливість тваринного населення зі значним техногенним впливом заводу як джерела забруднення токсичними речовинами і безпосередньо герпетобію, і рослинного покриву. Негативний вплив на рослинний покрив проявляє себе через фрагментацію структури підстилкового блоку в дослідженому насадженні. Очевидно, менш щільний підстилковий блок зменшує ресурси та можливість перебування герпетодію. У таких екстремальних умовах можуть мешкати тільки найбільш резистентні форми. Так, серед сапрофагів переважають *Isopoda* та *Julidae*. Найменшу частку угруповання (1,1–12,3 %) становлять фітофаги. У досліджених екосистемах поширені політопні форми, серед яких домінують *Porcellio scaber* (Latr.), *Harpalus rufipes* (De Geer).

Подальші моніторингові дослідження біогеоценозів екологічно небезпечних регіонів, які зазнають значного антропогенного впливу, необхідні для контролю якості середовища та виділення локальних тест-об'єктів.

Висновки по розділу

1. У різних типах біогеоценозів степового Придніпров'я з'ясовано особливості структури ентомонекрофільного комплексу. Показано, що *Diptera* та *Coleoptera* складають близько 60 % від угруповання некрофільного комплексу. Встановлено види-індикатори стадій процесу розкладання та утилізації зоогенного опаду. Процес розкладання та ентомологічні сукцесії мають специфіку залежно від виду трупа та типу біогеоценозу, де відбувається процес розкладання трупа тварини.

2. Установлено сукцесійні зміни у процесі розкладання та утилізації органіки трупів тварин. Індикатори I стадії розкладання некроорганіки – це *Muscidae* (*Musca domestica*, *M. autumnalis*, *Muscina stabulans*), *Calliphoridae* (*Lucilia sericata*, *L. caesar*, *Caliphora vicina*), *Silphidae* (*Nicrophorus antennatus*,

N. germanicus, *N. humator*, *N. fossor*, *N. investigator*, *N. vespillo*, *N. vespilloides*), Geotrupidae (*G. stercorosus*) та Staphylinidae (*Philonthus succiola*, *Ontholestes tessellatus*). Індикатори **II стадії** – Diptera родин Phoridae, Heleomyzidae, Sepsidae та Fanniidae, а також Coleoptera (*Hister quadrimaculatus*, *H. quadrinotatus*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Silpha obscura*, *Thanathophilus sinuatus*, *Geotrupes spiniger*, *G. stercorarius*, *G. stercorosus*). Індикатори **III стадії** розкладання трупів – мухи Sphaeroceridae. Індикаторами **IV стадії** розкладання некроорганіки виступають двокрилі Sepsidae, Fanniidae, жуки *Philonthus succiola*, *Dermestes lanarius*, *D. undulatus*.

3. Біологічні особливості трупів (будова шкірного покриву, хутро, пір'я, маса трупа, наявність хімусу в кишківнику, відкритих ран тощо) мають першорядне значення для колонізації трупа комахами некрофільного комплексу. Серед жуків-некробіонтів лише на трупах птахів були відмічені *N. germanicus* (липо-ясенева діброва) і *N. humator* (штучні дубові насадження). Процес розкладання та утилізації трупів птахів відбувається більш інтенсивно порівняно зі швидкістю розкладання трупів ссавців. М'які тканини птахів швидше утилізуються комахами. Скелет птахів також швидше дефрагментується, а його тонкі та дрібні кістки активніше розтягують мурахи. Але пір'яний покрив довше утилізується комахами, порівняно із зовнішніми покривами ссавців.

4. Серед комах ентомонекрокомплексу урбоекосистем домінують синантропні двокрилі (46 %). Кількість видів у герпетобію біогеоценозів промислової зони м. Дніпро зазнає суттєвих коливань (9–101 вид), що пов'язано з відстанню до промислових підприємств. На трофічну структуру герпетобію впливає зімкненість деревного і трав'яного покриву та щільність підстилки. Незбалансована розмірна структура угруповань підстилкових безхребетних свідчить про нестабільність трофічної мережі та антропогенне навантаження в досліджених біогеоценозах. Переважання екологічно пластичних еврибіонтів пояснюється високим рівнем техногенного забруднення в умовах міської агломерації.

Основні публікації дисертанта за матеріалами розділу:

1). Шульман М. В. Домінантні групи безхребетних тварин в утилізаційних процесах мертвої органіки / Науковий вісник Чернівецького університету. – 2008. – Вип. 373. Біологія. – С. 217–221.; 2). Похиленко А. П., Королєв А. В., Шульман М. В. Особенности формирования герпетобия биогеоценозов урбанизированных территорий на примере Днепропетровска. Фаунистические исследования в урбосистемах / Вестник Мордовского университета. Биологические науки. – Саранск : МордовГУ, 2009. – № 1. – С. 34–35; 3). Похиленко А. П., Корольов О. В, Шульман М. В. Особливості угруповань підстилкових безхребетних техногенно трансформованих територій на прикладі м. Дніпропетровська / Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя : ЗНУ, 2009. – Вип. 14, № 1. – С. 121–134.; 4). Булахов В. Л., Пахомов О. Є., Рева О. А., Шульман М. В. Ссавці як об'єкт досліджень у лісах степової зони України. (С. 20–35). Біогеоценологічні дослідження лісів степової зони України : монографія / За ред. А. П. Травлєєва. – Дніпро : Вид-во «Свідлер А. Л.», 2016. – 203 с.; 5). Pakhomov, O. Y., **Shulman, M. V.** Features of Birds Corpses Decomposition and Utilization Processes in Different Forest Biogeocoenosis in Steppe Dnipro River Area. Ornithological reading of memory M. A. Voinstvensky (collection of works). Vestnik zoologii, Journal of Schmalhausen Institute of Zoology. Kiev, 2017. ISSN 1608-4179. Supplement 35, 1–88, P. 59–61.

Перелік посилань

1. Барсов В. А., Карнаухова Н. В. Оценка характеристик наземной энтомофауны для индикации загрязнения степных экосистем // Вестник Днепропетровского университета. Серия: Биология и экология. – Днепропетровск : ДГУ, 1993. – Вып. 1. – С. 50–56.
2. Барсов В. А., Пилипенко А. Ф., Жуков А. В. и др. Сезонные, годовые и вызванные антропогенными факторами изменения структуры популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднепровья // Вестник

- Днепропетровского университета. Серия: Биология и экология. – Днепропетровск : ДГУ, 1996. – Вып. 2. – С. 177–184.
3. *Ван Страален Н. М., Докер М. Х., Покаржевский А. Д.* Механизмы адаптаций почвенных членистоногих при загрязнении окружающей среды тяжелыми металлами // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. – М. : Наука, 1999. – С. 281–297.
 4. *Вехов Н. В., Кудрявцева Е. Н., Макеев В. М.* Проблема зооиндикации состояния естественных экосистем различных ландшафтно-климатических зон // Вестник Днепропетровского университета. Серия: Биология и экология. – Днепропетровск : ДГУ, 1993. – Вып. 1. – С. 73–82.
 5. *Взаимодействие* почвенных микроорганизмов и беспозвоночных при трансформации растительных остатков в почвах Северной Фенноскандии / Г. А. Евдокимов, И. В. Зенкова, Н. П. Мозгова, В. Н. Переверзев // Почвоведение. – 2004. – № 10. – С. 1199–1210.
 6. *Вопросы* фитоиндикации и мониторинга загрязнения атмосферного воздуха с помощью древесных растений / И. А. Добровольский, Н. В. Гаевая, В. И. Шанда, Н. А. Щербак // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование – Днепропетровск : ДГУ, 1988. – С. 62–68.
 7. *Гиляров М. С., Перель Т. С., Бызова Ю. Б.* Изучение беспозвоночных как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценотических исследований. – М., 1974. – С. 146–168.
 8. *Емельянов И. Г.* Роль разнообразия в функциональной устойчивости экосистем // Экологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 6, № 1–2. – С. 32–38.
 9. *Емец В. М.* Динамика фенотипического состава и уровня асимметрии числа ямок на надкрыльях имаго в популяции на рекреационной территории // Зоологический журнал. – 1984. – Вып. 2. – С. 218–222.
 10. *Ермаков А. И.* Влияние медеплавильного производства на население герпетобионтных беспозвоночных // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. – Апатиты, 2004. – Ч. 1. – С. 49–51.

11. Козлов М. В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых // Итоги науки и техники: ВИНТИ. Энтомология. – 1990. – Т. 13. – 166 с.
12. Кораблева А. И., Чесанов Л. Г., Шапарь А. Г. Введение в экологическую токсикологию. – Днепропетровск : Центр экономического образования, 2001. – 308 с.
13. Кучерук В. В. Избранные труды. – М. : Т-во научных изданий КМК, 2006. – 523 с.
14. Логвиновский В. Д., Кречетова Т. В. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как объект биоиндикационных исследований в условиях северо-запада России // Вестник ВГУ. Серия: Химия, биология. – Воронеж. 2000. – С. 108–111.
15. Лябзина С. Н. Беспозвоночные-некробионты и их участие в утилизации органического вещества в наземных и водных экосистемах Европейского севера : автореф. дис....канд. биол. наук. – Петрозаводск, 2003. – 26 с.
16. Озеров А. Л. К изучению некробионтных двукрылых Дальнего Востока СССР // Насекомые в экосистемах Сибири и Дальнего Востока. – М. : Наука, 1989. – С. 110–142.
17. Пахомов А. Е. Формирование почвенной мезофауны под воздействием роющих млекопитающих в байрачных дубравах Присамарья // Экология. – 2003. – № 1. – С. 41–48.
18. Петрашова Д. А., Зенкова И. В. Структура популяции *Monotarsobius curtipes* (С. Koch, 1847) в природных и техногенно трансформированных подзонах Кольского полуострова // Экология. Тезисы молодежной междунар. конф. – Астрахань. – 2003. – С. 199.
19. Розанов Б. Г. Основы учения об окружающей среде. – М. : МГУ, 1984. – С. 124–130.
20. Стриганова Б. Р. Роль почвообитающих беспозвоночных в деструкционных процессах // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 58–61.

21. Ющук Е. В. Физико-химические особенности почв лесных насаждений Криворожья как объект мониторинга // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование – Днепропетровск : ДГУ, 1988. – С. 118–125.
22. Blackith R. E., Blackith R. M. Insect infestations of small corpses // Journal of Natural History. – 1990. – Vol. 24. – P. 699–709.
23. Boer P. J. Den. Fluctuations in morph frequency in catches of the ground-beetle *Pterostichus oblongopunctatus* F. and its ecological significance. – Belmontia. – 1968. – Vol. 13, N 2. – P. 1–20.
24. Bulakhov V. L., Pakhomov A. E. Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Mammals. (Mammalia). – Dnepropetrovsk: Dnepropetr. Univ. Press, 2006. – 356 p.
25. Bulakhov V. L., Gubkin A. A., Ponomarenko A. L., Pakhomov A. E. Biological Diversity of Ukraine. The Dnipropetrovsk region. Birds (Aves: Non-Passeriformes). Ed. prof. A. E. Pakhomov. – Dnepropetrovsk: Dnepropetr. Univ. Press, 2008. – 624 p.
26. Dajoz R. Role et diversite des insectes dans le milieu forestier // Technique & Documentation. – Paris. – 1998.
27. Goff M. L. A fly for the prosecution: how insect evidence helps solve crimes. Cambridge: Harvard University Press. 2000. 225 p.
28. Ovadia O., Schmitz O. J. Linking individuals with ecosystems: experimentally identifying the relevant organizational scale for predicting trophic abundances' // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2002. – Vol. 99, N 20. – P. 12927–12931.
29. Payne J. A. A summer carrion study on the baby pig *Sus scrofa* L. // Ecology. – 1965. – Vol. 46. – P. 592–602.
30. Pontegnien M. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community / M. Pontegnien, G. du Bus de Warnaffe, Ph. Lebrun // Pedobiologia. – 2005. – Vol. 49. – P. 199–210.

31. *Sruebig A., Kappes H., Tepp W.* Einfluss Abiotischer Umweltfaktoren Auf Das Verteilungsmusten Von Bodentieren (Mollusca und Carabidae) Im Menheimer Rheinbogen // Verh. Westdtsch. Entomologentag. – 2002. – P. 161–167.
32. *Tantawi T. I., El-Kady E. M., Greenberg B., El-Ghaffar H. A.* Arthropod succession on exposed rabbit carrion in Alexandria, Egypt// Journal of Medical Entomology. – 1996. – Vol. 33. – P. 566–580.

РОЗДІЛ 5

ВПЛИВ ЗООГЕННОГО ОПАДУ НА ХІМІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ҐРУНТУ

5.1. Вплив зоогенного опаду на рН ґрунту

Ґрунт – найважливіший і невід’ємний компонент біосфери. Саме в ньому відбувається взаємодія живої та неживої природи, тому він належить до класу біокосних тіл. Хімічні елементи мінеральної природи, звільняючись із кристалічних ґраток мінералів, стають частиною живої речовини, беруть участь у її життєвих процесах. І навпаки, жива речовина, відмираючи, мінералізується, переходить у мінеральну форму [9].

Вплив зоогенного опаду (трофометаболіти й трупи тварин) на хімічні властивості ґрунту має два прояви. Перший – це додаткове надходження цінного добрива, де у результаті деструкції зоогенного опаду ґрунт збагачується неорганічними та мінеральними речовинами. Другий – екскременти й трупи тварин стають хімічним каталізатором, що прискорює деструкційний процес накопиченого запасу органічної речовини. Обидва ці прояви зумовлюють зміни хімічних властивостей ґрунтів і підвищують їх родючість [1, 7].

У цілому вплив процесів розкладання зоогенного опаду позитивний. Наприклад, за даними А. В. Домніча (2015), екскреції ратичних в умовах островних екосистем чинять інтегрований опосередкований і безпосередній вплив на ґрунт, що сприяє процесу гумусоутворення у верхніх шарах ґрунту. Кількість гумусу, залежно від типу екосистем і виду ратичних, збільшується в 1,5–3,7 рази. Гідролітична кислотність знижується на 29–38 %. Ефективність впливу екскрецій на збільшення у ґрунті поживних речовин (комплекс *NPK*) залежить від ступеня родючості ґрунтів. У збіднених ґрунтах він більш істотний, ніж у родючих – лісових екосистемах [5]. А за даними К. Cobaugh et al. (2015), у результаті досліджень впливу розкладання трупів людей на функціональну й структурну сукцесії ґрунтових мікробіальних угруповань виявлено, що розкладання некроорганіки викликало імпульси зростання

вуглецю, поживних речовин (зокрема, аміаку), підвищення мікробіальної активності у ґрунті [12].

Розкладання та утилізація трупів тварин (курчат, щурів) на експериментальній ділянці у біогеоценозі зі штучним дубовим насадженням (ПД № 224, с. Андріївка, Новомосковський р-н, Дніпропетровська обл.), відбір проб ґрунту під трупами після активних стадій розкладання з різних ґрунтових горизонтів одночасно з контролем на хімічний аналіз дозволив визначити вплив деструкції некроорганіки на значення pH та вміст деяких хімічних елементів (N, P, K) ґрунту в досліджених біогеоценозах.

За результатами наших досліджень, процес розкладання та утилізації трупів тварин чинить позитивну дію на зниження кислотності ґрунту (рис. 5.1). У контрольних вимірах pH ґрунту відмічається поступове підвищення індексу з поверхневих шарів до глибини 30 см: у поверхневому ґрунтовому горизонті (H_0) значення pH складало у середньому 6,88, на $H1$ ґрунтовому горизонті (ГГ) на 3,2 % вище, а на $H2$ ГГ на 8,3 % вище відносно контролю у H_0 ГГ. Під трупами курчат показники pH проб ґрунту з усіх ґрунтових горизонтів мали вище значення відносно контрольних зразків, але порівняно з контрольними індексами у H_0 горизонті під трупами реакція зростає у середньому на 16,7 %, у $H1$ ГГ – на 8,4 % щодо контрольного індексу pH у цьому горизонті та на 6,4 % вище за контроль у $H2$ ГГ. Отже, найвищий показник pH розкладання трупів курчат реєструється на H_0 ґрунтовому горизонті.

За впливу розкладання трупів щурів також спостерігається підвищення реакції ґрунту порівняно з контрольними зразками: у H_0 ГГ – на 2,2 % та у $H2$ ГГ – на 14,2 % відносно контрольних значень у наведених ґрунтових горизонтах. На $H1$ ГГ показник реакції ґрунту, навпаки, зменшується у середньому на 10,6 % щодо індексів контролю у цьому шарі ґрунту. Таким чином, максимальне значення pH ґрунту (8,51) відмічається під трупами щурів у горизонті 20–30 см (рис. 5.1). Вірогідно, це пов'язано з більш тривалим процесом розкладання трупів щурів порівняно з трупами птахів, з наявністю більшої кількості некроорганіки і, як наслідок, більшим виділенням ексудату у

грунт. Ймовірно, рідкі продукти розкладання некроорганіки щурів швидко всмоктуються у шари ґрунту й акумулюються у більш глибинних ґрунтових горизонтах з більш щільною механічною структурою. Зазначимо, що підвищення рівня pH ґрунту може зумовлюватися й змінами ґрунтового мікробіоценозу, оскільки під трупами, що розкладаються, підвищується вміст протеобактерій, а ацидобактерії зменшують свою чисельність. У цілому після стадій активного розкладання некроорганіки темпи зростання біомаси мікроорганізмів у глибинних шарах ґрунту скорочуються [12].

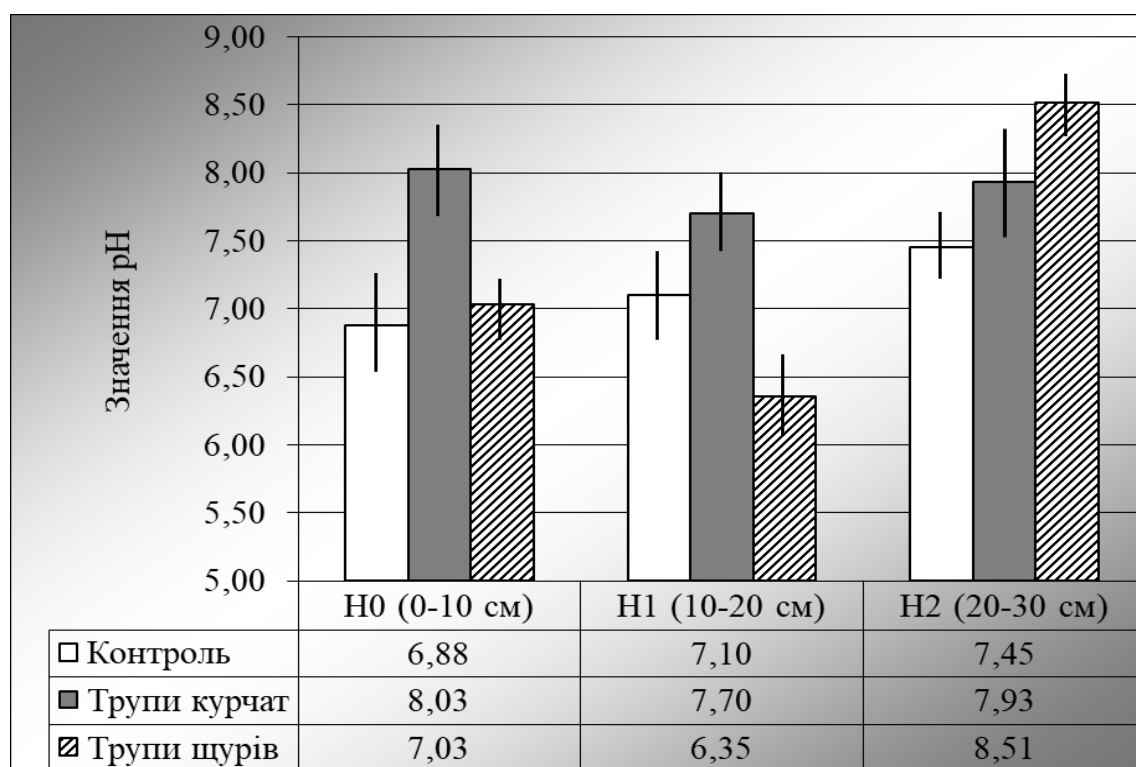


Рис. 5.1. Вплив зоогенного опад на pH водної витяжки ґрунту.

Умовні позначки: стовпці – середнє значення ознаки, вертикальні лінії – стандартна похибка

Слід зауважити, що зоогенний опад відіграє суттєву роль у прискоренні деструкційного процесу під час розкладання підстилки. Під трупами тварин, що розкладаються, на 3–5-й день експозиції трупів (активна фаза розкладання), підстилка сильно дефрагментується завдяки інтенсивній діяльності комах некробіонтного комплексу, особливо через виділення протеолітичних ферментів у процесі життєдіяльності личинок некробіонтних двокрилих

(Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae). Завдяки некробіотним Coleoptera (представникам Necrophorinae та Geotrupidae) відбувається перемішування фрагментів підстилки і верхнього шару ґрунту. Це сприяє й поліпшенню фізичних властивостей ґрунту – зменшенню його щільності, підвищенню порозності та водопроникності [8, 9]. За даними J. Cargy (1994), діяльність личинок жуків-копрофагів та некрофагів сприяє прискоренню гуміфікації та мінералізації речовин підстилки, перетворенню їх на ґрунтовий детрит і перемішуванню з мінеральною масою ґрунту [11].

Надходження і накопичення комплексу *НРК* у ґрунті за дії зоогенного опаду зумовлене багатьма факторами: кількістю трупної маси тварини, типом зовнішніх покривів трупа (луска, хутро, пір'я тощо), типом біогеоценозу, де міститься труп тварини, тривалістю експозиції трупа та кліматичними факторами – особливо дією посушливого періоду, який знижує і навіть призупиняє деструктивні процеси зоогенного опаду [6, 8].

5.2. Вплив зоогенного опаду на вміст азоту в ґрунті

Поживні елементи у ґрунті перебувають у розчиненому або обмінному стані у вигляді іонів. Рослини з ґрунту крім води одержують різні мінеральні речовини: нітроген (амонійний та нітратний іони), фосфор (моно- й дифосфати), калій, кальцій, магній, сульфур, ферум, манган, купрум, молібден, бор, цинк тощо. Такі хімічні елементи як *N*, *P*, *K* відіграють виняткову роль у розвитку органічного світу. Особливо важливе місце тут посідає азот як один з елементів-органогенів. Через те, що він фактично міститься в атмосфері, рослини відчують потребу в ньому, оскільки використовувати для своїх потреб вони можуть лише нітроген ґрунтових ресурсів [9, 12].

Дослідження впливу зоогенного опаду на вміст азоту в ґрунті виявило зростання кількості азоту в усіх експериментальних зразках ґрунту порівняно з контролем (рис. 5.2). Причому контрольні значення вмісту нітрогену поступово знижуються від поверхневих ґрунтових горизонтів до глибинних, а саме: *Н0* (на 30,0 %) > *Н1* (на 55,5 %) > *Н2*. Отже, середній вміст азоту у контрольних

зразках ґрунту на глибині 20–30 см виявився мінімальним (0,28 мг/100 г ґрунту). Аналогічна тенденція спостерігається у пробах ґрунту під трупами курчат: H_0 (на 46,1 %) > H_1 (на 43,5 %) > H_2 . У зразках ґрунту під трупами щурів показники вмісту азоту виявились практично однаковими. Найвищий середній показник вмісту азоту зареєстрований на H_1 ГГ (1,18 мг/100 г ґрунту), що на 87,3 % вище за аналогічний показник у контролі.

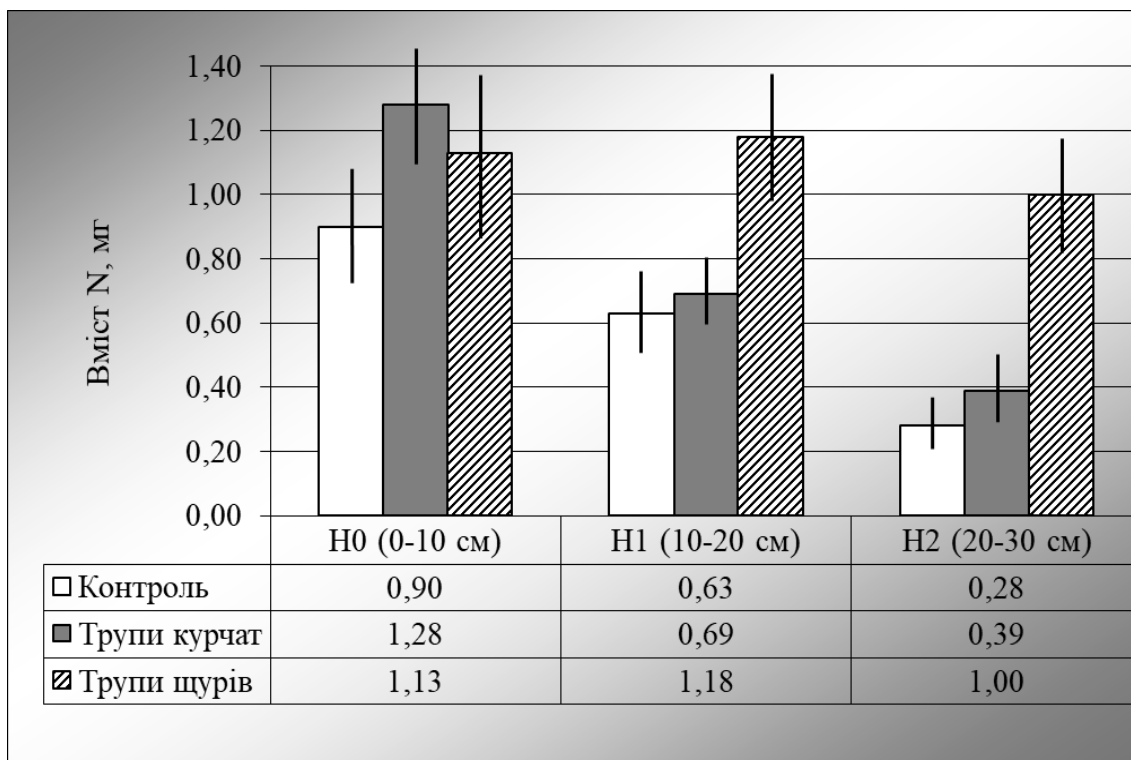


Рис. 5.2. Вплив зоогенного опаду на вміст азоту в ґрунті, (мг/100 г ґрунту).

Умовні позначки показано на рис. 5.1

Узагалі простежується тенденція зниження кількості азоту у ґрунті з поверхневих шарів до глибоких, як це показано на діаграмі з контрольними зразками ґрунту та під трупами курчат.

Високі показники вмісту азоту на H_0 ґрунтового горизонту зареєстровані під трупами курчат (на 42,2 % вище контрольного індексу). На H_2 ґрунтового горизонти (20–30 см) відмічається збільшення показників вмісту азоту на 39,3 % і на 257 % під трупами курчат і щурів відповідно. Проби ґрунту на хімічний аналіз відбиралися одночасно під усіма типами трупів. Отже, вміст азоту

накопичується більше в поверхневих та глибинних шарах ґрунту (останнє реєструється у випадку з трупами щурів).

Слід зауважити, що порівняно з розкладанням екскрементів хребетних тварин (за літературними даними) відмічається схожа тенденція [1–3, 7, 8]. Наприклад, за даними О. Є. Пахомова (1998), під екскреціями лисиці у загальній 50 см товщі ґрунту вміст азоту практично однаковий з контролем, де його зниження складає до 6 %. У верхніх шарах ґрунту (0–10 см) його значно менше порівняно з глибиною 10–20 см, де кількість азоту збільшується і перевищує контрольні індекси на 400 % [8]. А за матеріалами досліджень А. В. Домніча (2014), під екскреціями козулі європейської за півроку експозиції вміст азоту у ґрунті збільшується у середньому на 38,3 % [4].

Таким чином, максимальне значення азоту відмічається у зразках ґрунту під трупами курчат у верхньому ґрунтовому горизонті (1,28 мг/100 г ґрунту). У середньому на 9,2 % нижчим виявився показник дослідженого індексу у зразку ґрунту під трупами щурів у *H1* ґрунтовому горизонті. Зазначимо, що ефективність розкладання трупів щурів порівняно з розкладанням курчат виявилась вищою – реєструються високі показники вмісту нітрогену в пробах ґрунту на всіх горизонтах. Це, ймовірно, пояснюється тим, що азот у результаті розкладання м'яких трупних тканин активно звільняється завдяки деструкційним процесам за участю мікроорганізмів, проникає у більш глибокі шари ґрунту, де здатен накопичуватися. Трупні птахів розкладаються практично вдвічі швидше, ніж трупні ссавців, і виділяється значно менше ексудату, який не проникає у більш глибинні шари ґрунту.

Зазначимо, що під час розкладання некроорганіки спостерігається збільшення різноманітності азоту – пептиди, амінокислоти, амонійні сполуки; підвищена активність протеази і вільних коефіцієнтів обертання амінокислот, що сприяє збільшенню швидкості дихання мікробіоценозу під трупами, підвищенню інтенсивності мінералізації азоту та вуглецю [12]. Додаткове надходження азоту до ґрунтів сприяє продуктивності рослинних угруповань і біогеоценозів у цілому [9, 10].

5.3. Вплив зоогенного опаду на накопичення фосфору в ґрунті

Фосфор у ґрунт повертається із зоогенним опадом (екскрементами і під час гниття трупів). Фосфобактерії переводять органічний фосфор в неорганічні сполуки. В організмі фосфор акумулюється переважно у скелеті, м'язах і нервовій тканині [10].

Дослідження впливу зоогенного опаду на накопичення фосфору в ґрунті виявили максимальний рівень вмісту фосфору також під трупами курчат на *Ho* ґрунтовому горизонті. Під трупами щурів на *Ho* і *H2* горизонтах рівень фосфору майже однаковий (рис. 5.3).

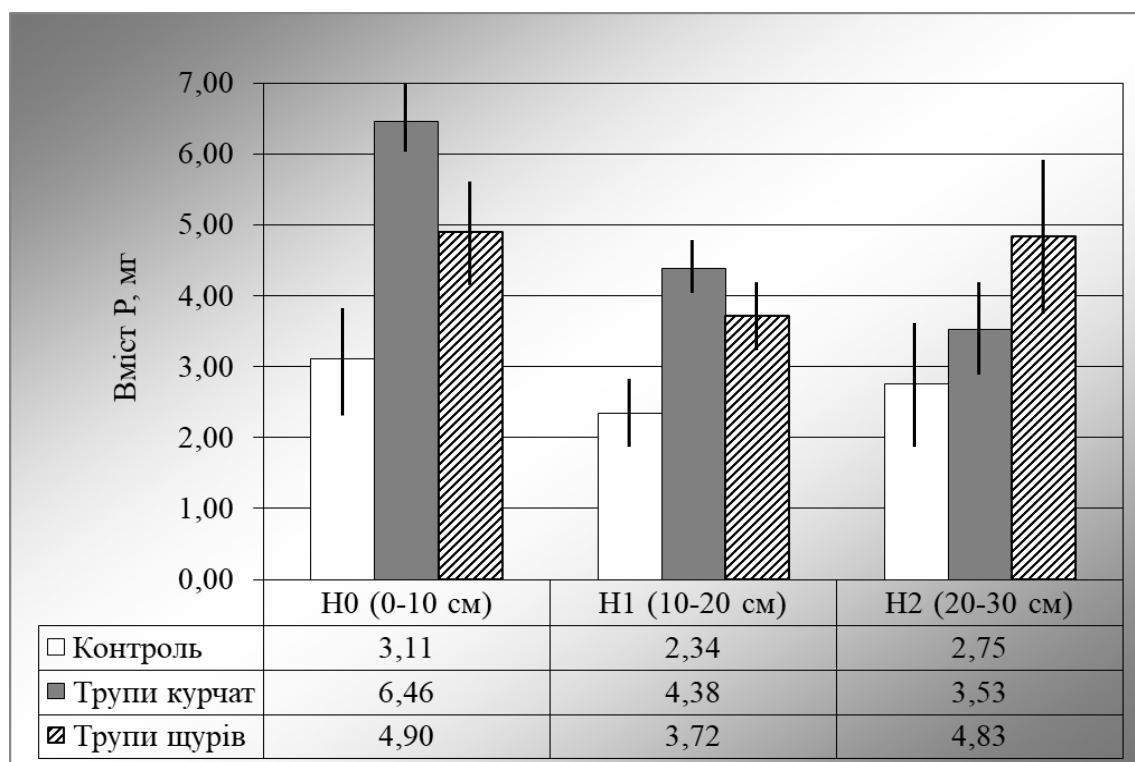


Рис. 5.3. Вплив зоогенного опаду на вміст фосфору у ґрунті, (мг/100 г ґрунту).

Умовні позначки показано на рис. 5.1

У цілому простежується тенденція акумуляції фосфору у верхньому ґрунтовому горизонті (0–10 см) та на глибині 20–30 см, особливо це помітно у зразках ґрунту під трупами щурів (*H2* ГГ), де середній показник вмісту фосфору виявився на 75,6 % вищим за контрольний індекс і на 28,4 % вищим за аналогічний показник розкладання трупів курчат. Слід зауважити, що

порівняно з розкладанням екскрементів хребетних тварин (за літературними даними) відмічається схожа тенденція. Наприклад, за даними О. Є. Пахомова (1998), вплив екскрецій кабана, козулі та лисиці на накопичення фосфору в ґрунтах штучних дубняків виявився позитивним. Так, у 50 см товщі ґрунту під екскреціями козулі його вміст збільшується на 84,9 %, під екскреціями кабана та лисиці – в середньому на 39,2 %. У верхніх горизонтах вміст фосфору завжди більший порівняно з контролем [8]. А за результатами досліджень А. В. Домніча (2014, 2015), за впливу екскрементів копитних відбувається поступове зростання запасів фосфору у середньому на 60–70 %; вміст фосфору у ґрунтах за впливу екскрецій ратичних збільшується на 14–193 % [4, 5]. Цікаво, що, за даними К. Собаugh et al. (2015), у пробах ґрунту, зібраних під трупами людей після активних фаз їх розкладання, спостерігається підвищення активності фосфодіестерази та ліполітична активність [12].

У наших дослідженнях максимальне значення фосфору виявлене на *Ho* ґрунтовому горизонті під трупами курчат (6,46 мг/100 г ґрунту), це вище на 107,7 % відносно контрольного показника. Зазначимо, що під трупами курчат вміст фосфору поступово знижується у напрямку з верхніх шарів ґрунту до глибинних: *Ho* (на 47,5 %) > *H1* (на 24,1 %) > *H2*. А в контрольних зразках та у пробах ґрунту під трупами щурів відмічається схожа тенденція – у *Ho* та *H2* ІГ показники вмісту фосфору вищі за аналогічні у *H1* ІГ (див. рис. 5.3).

5.4. Вплив зоогенного опадів на накопичення калію у ґрунті

Відомо, що частина іонів калію за дисоціювання молекул K_2CO_3 залишається у ґрунтовому розчині, який для рослин слугує джерелом живлення. Але більша частина іонів калію поглинається колоїдними частинками ґрунту в малодоступній для коренів рослин формі. «Ґрунт поглинає калій, і в цьому його чудодійна сила», – вислів академіка О. Є. Ферсмана [10]. Калій – життєво необхідний елемент для росту й розвитку рослин. Дефіцит його в ґрунті неодмінно спричинює до в'янення і загибель рослинного організму. Для організму тварин калій також у край важливий біогенний метал. Солі калію не

можуть бути замінені ніякими іншими солями. Вони містяться у крові, протоплазмі клітин, печінці й селезінці. У м'язах людини калій переважає над натрієм. Особливо багато калію міститься в мозку, печінці, серці та нирках людини [10].

Наші дослідження впливу зоогенного опадів на формування калію у ґрунті експериментального біотопу виявили більш слабкий вираз порівняно з загальною картиною накопичення азоту та фосфору. Подібна тенденція спостерігається у дослідженнях А. В. Домніча (2014, 2015) – процеси зміни вмісту калію у ґрунті під екскренціями різних видів ратичних в різних умовах виявилися відносно сповільнені порівняно зі змінами у накопиченні азоту та фосфору [5], але у середньому вміст калію у ґрунті під екскренціями копитних збільшується на 58 % [4]. Під трупами щурів зростання середнього показника вмісту калію превалює над аналогічними показниками проб ґрунту під трупами курчат на *Н₀* та *Н₂* ґрунтових горизонтах на 18,7 % і 13,9 % відповідно (рис. 5.4).

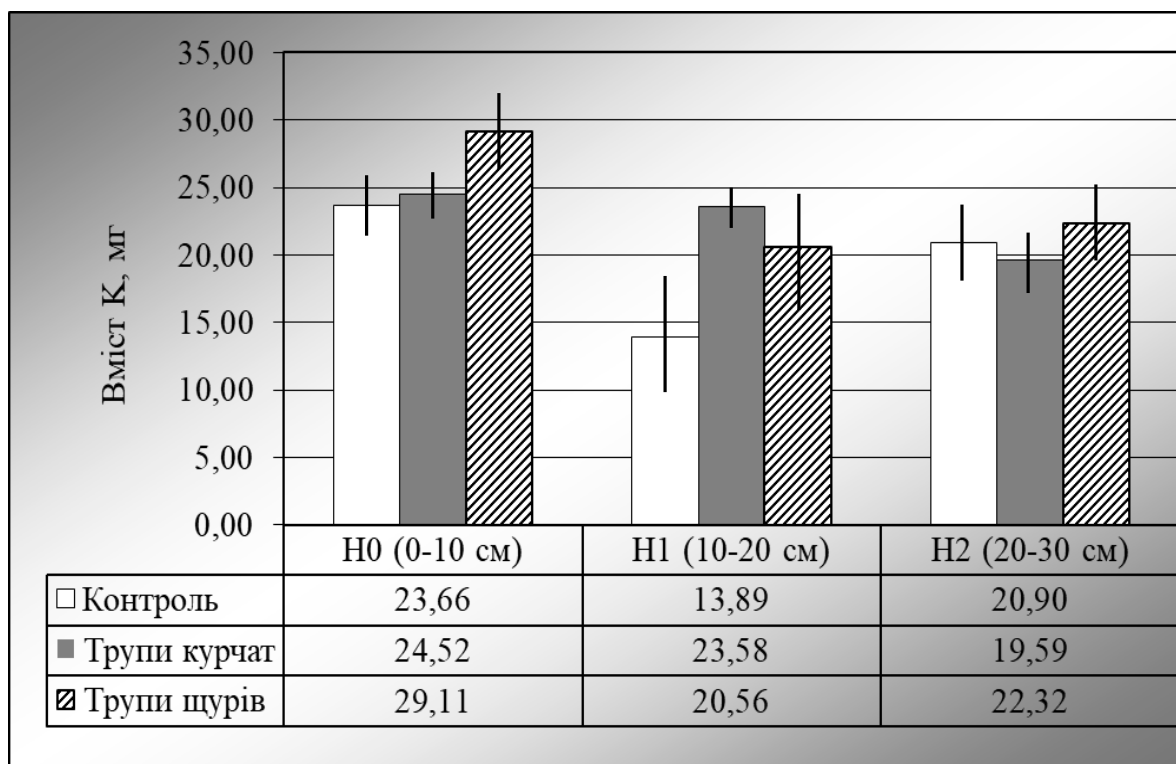


Рис. 5.4. Вплив зоогенного опадів на вміст калію у ґрунті, (мг/100 г ґрунту).

Умовні позначки показано на рис. 5.1

Вміст калію у поверхневому шарі ґрунту (0–10 см) під трупами щурів виявляється у середньому на 23 % вищим порівняно з контролем. У *H1* ПГ домінує показник вмісту калію під трупами курчат, що на 24 % вище за аналогічний показник у ґрунті під трупами щурів і на 69,8 % вище за вміст калію у контрольних зразках ґрунту. У *H2* ґрунтовому горизонті середні показники вмісту калію у всіх пробах майже однакові. Слід зазначити, що на цьому ґрунтовому горизонті за контрольний індекс вмісту калію вищим виявився тільки показник вмісту калію під трупами щурів (на 6,8 %). Ймовірно, незначне підвищення вмісту калію під трупами тварин зумовлене «моментальним» включенням цього елемента у кругообіг речовин у біотопі.

Висновки по розділу

1. За результатами наших досліджень показано, що процес розкладання та утилізації трупів тварин чинить позитивну дію на зниження кислотності ґрунту. Під трупами курчат показники *pH* проб ґрунту з усіх ґрунтових горизонтів мали вище значення відносно контрольних зразків: у *Ho* ґрунтовому горизонті під трупами реакція зростає у середньому на 16,7 %, у *H1* ПГ – на 8,4 %, та на 6,4 % вище за контроль у *H2* ПГ. Отже, найвищий показник *pH* для розкладання трупів курчат реєструється на *Ho* ґрунтовому горизонті. За впливу розкладання трупів щурів також спостерігається підвищення реакції ґрунту порівняно з контрольними зразками: у *Ho* ПГ – на 2,2 % та у *H2* ПГ – на 14,2 % відносно контрольних значень у вказаних ґрунтових горизонтах. На *H1* ПГ показник реакції ґрунту, навпаки, зменшується у середньому на 10,6 % щодо індексів контролю у цьому шарі ґрунту. Таким чином, максимальне значення *pH* ґрунту (8,51) зареєстроване під трупами щурів у горизонті 20–30 см. Вірогідно, це пов'язано з більш тривалим процесом розкладання трупів щурів порівняно з трупами птахів, з наявністю більшої кількості некроорганіки і, як наслідок, більшим виділенням ексудату у ґрунт.

2. Дослідження впливу зоогенного опаду на вміст азоту в ґрунті виявило зростання кількості азоту в усіх експериментальних зразках ґрунту порівняно з контролем. Контрольні значення вмісту нітрогену поступово знижуються від поверхневих ґрунтових горизонтів до глибинних, а саме: H_0 (на 30,0 %) > H_1 (на 55,5 %) > H_2 . Отже, середній вміст азоту в контрольних зразках ґрунту на глибині 20–30 см виявився мінімальним (0,28 мг/100 г ґрунту). Аналогічна тенденція спостерігається у пробах ґрунту під трупами курчат: H_0 (на 46,1 %) > H_1 (на 43,5 %) > H_2 . У зразках ґрунту під трупами щурів показники вмісту азоту практично однакові. Найвищий середній показник вмісту азоту зареєстрований на H_1 ГГ (1,18 мг/100 г ґрунту), що на 87,3 % вище за аналогічний показник у контролі. Високі показники вмісту азоту на H_0 ґрунтовому горизонті зареєстровані під трупами курчат (на 42,2 % вище контрольного індексу). На H_2 ґрунтовому горизонті (20–30 см) відмічається збільшення цих показників на 39,3 % і на 257 % під трупами курчат і щурів відповідно. А максимальні цифри показують у зразки ґрунту під трупами курчат у верхньому ґрунтовому горизонті (1,28 мг/100 г ґрунту).

3. Дослідження впливу зоогенного опаду на накопичення фосфору в ґрунті показали максимальне значення фосфору на H_0 ґрунтовому горизонті під трупами курчат (6,46 мг/100 г ґрунту); це вище на 107,7 % відносно контрольного показника, але він поступово знижується з верхніх шарів ґрунту до глибинних: H_0 (на 47,5 %) > H_1 (на 24,1 %) > H_2 . А в контрольних зразках та у пробах ґрунту під трупами щурів відмічається схожа тенденція – у H_0 та H_2 ГГ показники вмісту фосфору вищі за аналогічні показники у H_1 ГГ. В цілому простежується тенденція акумуляції фосфору у верхньому ґрунтовому горизонті (0–10 см) та на глибині 20–30 см, особливо це помітно у зразках ґрунту під трупами щурів (H_2 ГГ), де середній показник вмісту фосфору на 75,6 % вищий за контрольний індекс і на 28,4 % вищий за аналогічний показник щодо курчат.

4. За результатами досліджень впливу зоогенного опадів на формування калію у ґрунті експериментального біотопу виявлено: під трупами щурів зростання середнього показника вмісту калію превалює над аналогічними показниками проб ґрунту під трупами курчат на *H₀* та *H₂* ґрунтових горизонтах на 18,7 % і 13,9 % відповідно. У *H₂* ґрунтовому горизонті середні показники вмісту калію у всіх пробах майже однакові – вищим за контрольний індекс він виявився тільки у пробах ґрунту під трупами щурів (на 6,8 %). Таким чином, зоогенний опад – це загальний позитивний фактор у накопиченні азоту, фосфору та калію у ґрунті. Особливо значне накопичення цих елементів для більш глибоких горизонтів (20–30 см), бо збільшує їх доступність для коріння чагарників та деревостану, що сприяє формуванню фітоценозу.

З'ясовано, що за дії розкладання трупів тварин рівень *pH* ґрунту підвищується. Під трупами курчат *pH* зростає на 6,4–16,7 %, а щурів – на 2,2–14,2 % відносно контрольних значень. Вміст азоту в ґрунті під трупами курчат зростає на 9,5–42,2 %, а під трупами щурів – на 25,5–25,7 %. Вміст фосфору під трупами курчат зростає на 28,4–107,7 %, щурів – на 57,5–75,7 %. Вміст калію в ґрунті під трупами курчат підвищується на 3,63 % до 69,8 %, а під трупами щурів – на 6,8–23,0 %. Отже, зоогенний опад – важливий фактор у накопиченні *NPK*-комплексу в ґрунті.

Основні публікації дисертанта за матеріалами розділу:

1). Пахомов А. Е., Дубина А. А., Рева А. А., Шульман М. В. Воздействие мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в основных лесных биогеоценозах Присамарья / Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: наук. журнал. – Д. : ЛПРА, 2017. – Том 46. – С. 102–106. ISSN 2073 – 8331.

Перелік посилань

1. Булахов В. Л., Дубина А. А., Рева А. А. Влияние мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в пойменных лесных биогеоценозах Присамарья // Биогеоценотические исследования лесов техногенных ландшафтов степей Украины. – Днепропетровск : ДГУ, 1989. – С. 162–167.
2. Булахов В. Л., Пахомов А. Е. Средообразующая деятельность млекопитающих как биотический механизм в биотехнологическом процессе образования экологической устойчивости почв в условиях техногенеза // Новое в экологии и жизнедеятельности. Докл. Междунар. экол. конгресса. СПб. : БГТУ, 2000. – Т. 2. – С. 523–525.
3. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Середовищетвірна функція хребетних як екологічний механізм тривалого життя біогеоценозів // Проблеми сучасної екології. – Запоріжжя, 2000 а. – С. 90.
4. Домніч А. В. Изменение численности и средообразующая деятельность диких копытных на территории заповедника в период восстановления о. Хортица / Вісник Харків. нац. ун-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. – Вип. 20, № 1100, 2014. – С. 129–137.
5. Домніч А. В. Ратичні як структурно-функціональний елемент острівних заповідно-охоронних територій південного сходу України : автореф....дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.16 – екологія. Запоріжжя : ЗНУ, 2015. – 24 с.
6. Озеров А. Л. Некробионтные двукрылые (Díptera) лесов юга Дальнего Востока СССР : автореф. дис. канд. биол. наук. – М. : МГУ, 1988. – 23 с.
7. Пахомов А. Е. Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. – Днепропетровск : ДНУ, 1998. – Т. 1. – 232 с.
8. Пахомов А. Е. Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. – Днепропетровск : ДНУ, 1998. – Т. 2. – 228 с.

9. Пахомов О. Є., Дідур О. О., Кульбачко Ю. Л., Лоза І. М. Екохімічні аспекти існування безхребетних тварин у ґрунті: методи вивчення : навч. посіб. – Д. : РВВ ДНУ, 2010. – 176.

10. Станцо В. В., Черненко М. Б. Популярная библиотека химических элементов. Книга первая. Водород – Палладий. – Москва : Наука, 1983. – 603 с.

11. Curry J. Grassland invertebrates: ecology, influence on soil fertility and effects on plant growth. Chapman and Hall. London, UK. 1994. P. 340–345.

12. Cobaugh Kelly L., Schaeffer Sean M., De Bruyn Jennifer M. Functional and Structural Succession of Soil Microbial Communities below Decomposing Human Cadavers. 2015. (<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130201>).

РОЗДІЛ 6

МОДЕЛЬНІ ДОСЛІДЖЕННЯ ДОМІНАНТНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ НЕКРОБІОНТНИХ ДВОКРИЛИХ

6.1. Еколого-морфологічні особливості некробіонтних двокрилих, пластичність морфометричних ознак залежно від температурних умов на прикладі *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae)

Біоіндикація заснована на тісному взаємозв'язку живих організмів з умовами середовища, в якому вони існують. Біоіндикаторами слугують різні групи організмів, у тому числі й комахи. Біоіндикацію можна визначити як сукупність методів і критеріїв, призначених для пошуку інформативних компонентів екосистем, які могли б:

а) адекватно відображати рівень впливу середовища, включаючи комплексний характер забруднення з урахуванням явищ синергізму діючих факторів;

б) діагностувати ранні порушення у найчутливіших компонентах біотичних угруповань і оцінювати їх значущість для всієї екосистеми в найближчому і віддаленому майбутньому.

За морфологічними, фізіологічними змінами, порушеннями в онтогенезі комах можна судити про ступінь і характер забруднення навколишнього середовища, про його санітарний стан і якість. Екологічні фактори можуть виступати як подразники, що викликають пристосувальні зміни фізіологічних функцій; як обмежувачі, що зумовлюють неможливість існування тих чи інших видів у даних умовах; як модифікатори, що визначають морфоанатомічні та фізіологічні зміни організмів. Аналіз літератури свідчить, що розміри і пропорції комах на забруднених ділянках достовірно відрізняються [17, 42, 50].

У середньому Придніпров'ї до двокрилих комах – редуцентів тваринної органіки належить понад 40 видів. Відомо, що серед личинок двокрилих-некрофагів провідна роль у розкладанні тваринних решток на початковому

сукцесійному етапі належить видам із родин Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Drosophilidae, Tenebrionidae, Sepsidae, у подальшому – Borboridae, Scatopsidae, Psychodidae [24, 59, 72 та ін.].

Із літературних даних відомо, що за рік за підтримання постійної температури 27 °C мухи *Calliphora vicina* R.-D. мають до п'яти поколінь. Самка відкладає до 300 яєць на свіжі трупи. Личинки проходять три стадії розвитку. Личинки першого віку виходять із яєць приблизно через 24 години після відкладання. Через 20 годин відбувається перша линька (другий вік), ще через 48 годин – друга (третій вік). Живлення личинок триває від 3 до 4 діб. Стадія лялечки – приблизно 11 діб. Після третьої линьки ріст тіла личинок помітно уповільнюється, потім личинки припиняють живлення і переходять у фазу передлялечки (триває приблизно 4,5 – 5,0 діб за 27 °C). Тобто за 27 °C життєвий цикл *Calliphora vicina* R.-D. триває приблизно 18 діб [46, 49].

Окрім трупів, багато видів падальних мух розвиваються на екскрементах тварин. Нерідкісні випадки, коли один і той же вид здатний розвиватися на різних субстратах. Живлення м'ясом, що розкладається, створило передумови для переходу ряду видів до паразитування на живих організмах [22].

Мета експерименту – охарактеризувати морфологічну мінливість основних лінійних ознак синьої м'ясної мухи *Calliphora vicina* R.-D. за різних температурних умов культивування.

За результатами досліджень виявлено, що серед некробіонтних двокрилих в умовах паркових екосистем м. Дніпропетровськ на перших стадіях розкладання трупного матеріалу домінують види з родин Calliphoridae, Sarcophagidae, Muscidae тощо. Наймасовіші – *Lucilia sericata* Mg. та *L. caesar* (L.), *Calliphora vicina* R.-D. Як модельний вид для виявлення можливості використання падальних мух у біоіндикації антропогенних чинників було обрано *C. vicina*. Отже, матеріалом для дослідження послужили дві вибірки імаго падальних мух *Calliphora vicina*. Перша вибірка – особини, відловлені у природних умовах (паркові екосистеми м. Дніпропетровськ), друга – особини, виведені в лабораторних умовах (N = 33). Лінійні розміри імаго

визначали за допомогою окуляр-мікрометра бінокуляра МБС-10. Використовували 15 промірів (табл. 6.1), які характеризують розміри та пропорції тіла комах.

Таблиця 6.1

Морфометричні ознаки імаго *Calliphora vicina* R.-D. (N = 33)

Морфометрична ознака (у мм)	Середнє значення та стандартна похибка	95 % довірчий інтервал	Ексцес	Асиметрія
<i>1Lc</i>	1,63 ± 0,02	1,30 – 1,91	0,80	–0,24
<i>2Lc</i>	1,63 ± 0,02	1,30 – 1,85	0,72	–0,47
<i>1Sc</i>	2,14 ± 0,02	2,00 – 2,34	–1,02	0,16
<i>2Sc</i>	2,12 ± 0,03	1,55 – 2,40	5,67	–1,51
<i>1Di</i>	1,23 ± 0,03	1,10 – 1,50	–0,96	0,72
<i>2Di</i>	1,21 ± 0,02	1,00 – 1,50	0,04	0,79
<i>1Lt</i>	2,75 ± 0,02	2,50 – 3,00	–0,71	0,01
<i>2Lt</i>	2,72 ± 0,03	2,50 – 3,00	–1,09	0,07
<i>1St</i>	2,51 ± 0,03	2,30 – 2,80	–0,54	0,43
<i>2St</i>	2,50 ± 0,02	2,20 – 2,80	0,35	0,25
<i>1La</i>	2,39 ± 0,06	1,60 – 2,90	–0,12	–0,59
<i>2La</i>	2,38 ± 0,05	1,60 – 2,90	–0,20	–0,47
<i>1Sa</i>	2,81 ± 0,04	2,20 – 3,30	0,40	0,14
<i>2Sa</i>	2,80 ± 0,05	1,95 – 3,30	1,21	–0,65
<i>1Lse</i>	5,03 ± 0,08	4,10 – 5,70	–0,55	–0,47
<i>2Lse</i>	5,06 ± 0,09	4,10 – 5,90	–0,70	–0,20
<i>1Sse</i>	2,06 ± 0,03	1,70 – 2,30	–0,37	–0,32
<i>2Sse</i>	2,03 ± 0,03	1,70 – 2,30	–0,55	–0,14
<i>1Lde</i>	5,01 ± 0,09	4,00 – 5,90	–0,67	–0,20
<i>2Lde</i>	5,05 ± 0,08	4,00 – 5,90	–0,32	–0,30
<i>1Sde</i>	2,02 ± 0,04	1,50 – 2,60	0,46	–0,24
<i>2Sde</i>	2,02 ± 0,04	1,50 – 2,60	0,49	–0,17
<i>1Lb</i>	6,75 ± 0,07	6,00 – 7,50	–0,50	–0,06
<i>2Lb</i>	6,73 ± 0,07	6,00 – 7,50	–0,55	0,07

Закінчення таблиці 6.1

<i>1Lf1</i>	1,62 ± 0,05	1,10 – 2,50	3,57	1,24
<i>2Lf1</i>	1,59 ± 0,05	1,10 – 2,50	3,96	1,28
<i>1Lt1</i>	1,49 ± 0,03	1,25 – 1,70	–1,25	–0,02
<i>2Lt1</i>	1,48 ± 0,02	1,25 – 1,70	–0,62	0,17
<i>1Lta1</i>	0,87 ± 0,06	2,08 – 2,46	–0,86	0,63
<i>2Lta1</i>	0,93 ± 0,07	0,50 – 1,40	–1,58	0,21
<i>1Lf2</i>	1,82 ± 0,04	0,50 – 1,40	–0,46	–0,41
<i>2Lf2</i>	1,79 ± 0,04	1,40 – 2,20	–0,59	–0,22
<i>1Lt2</i>	1,56 ± 0,03	1,20 – 1,75	0,09	–0,75
<i>2Lt2</i>	1,56 ± 0,02	1,20 – 1,75	0,64	–0,93
<i>1Lta2</i>	1,20 ± 0,64	0,70 – 1,70	–1,21	–0,18
<i>2Lta2</i>	1,26 ± 0,07	0,70 – 1,90	–1,05	–0,20
<i>1Lf3</i>	1,77 ± 0,02	1,60 – 1,95	–0,38	–0,37
<i>2Lf3</i>	1,78 ± 0,02	1,60 – 2,00	–0,64	–0,02
<i>1Lt3</i>	1,63 ± 0,03	1,40 – 2,30	8,27	2,45
<i>2Lt3</i>	1,62 ± 0,04	1,00 – 2,30	5,86	0,57
<i>1Lta3</i>	1,30 ± 0,08	0,50 – 1,90	–1,11	–0,45
<i>2Lta3</i>	1,29 ± 0,09	0,50 – 1,90	–1,36	–0,43

Примітки: 1 – вибірка особин, виведених у лабораторних умовах, 2 – вибірка особин, зібраних у польових умовах (м. Дніпропетровськ); *Lc* – довжина голови, *Sc* – ширина голови, *Di* – діаметр ока, *Lt* – довжина грудей, *St* – ширина грудей, *La* – довжина черевця, *Sa* – ширина черевця, *Lse* – довжина лівого крила, *Sse* – ширина лівого крила, *Lde* – довжина правого крила, *Sde* – ширина правого крила, *Lb* – довжина тіла, *Lf1* – довжина стегна 1-ї пари ніг, *Lt1* – довжина гомілки 1-ї пари ніг, *Lta1* – довжина лапки 1-ї пари ніг, *Lf2* – довжина стегна 2-ї пари ніг, *Lt2* – довжина гомілки 2-ї пари ніг, *Lta2* – довжина лапки 2-ї пари ніг, *Lf3* – довжина стегна 3-ї пари ніг, *Lt3* – довжина гомілки 3-ї пари ніг, *Lta3* – довжина лапки 2-ї пари ніг.

У результаті морфометричного аналізу основних лінійних характеристик особин *Calliphora vicina* найзначущі відмінності між двома вибірками виявлено за шириною голови та довжиною окремих сегментів кінцівок. Діапазон значень за шириною голови в особин, зібраних у природних умовах, значно ширший (1,55–2,40 мм), це пов'язано з неоднорідністю мікрокліматичних умов, у яких розвивалися личинки, та різними об'ємами трофічного ресурсу. Лабораторна

вибірка особин характеризується більш константними розмірами голови (2,00–2,34 мм) (табл. 6.1).

Серед емпіричних показників асиметрія (величина, що характеризує відсутність або порушення симетрії розподілу значень певної ознаки) й ексцес (коефіцієнт гостровершинності або міра гостроти піка розподілу значень) застосовуються досить часто. Максимальна від’ємна асиметричність спостерігається в особин *Calliphora vicina* природної вибірки за шириною голови (–1,51) порівняно з особами, виведеними штучним способом (табл. 6.1).

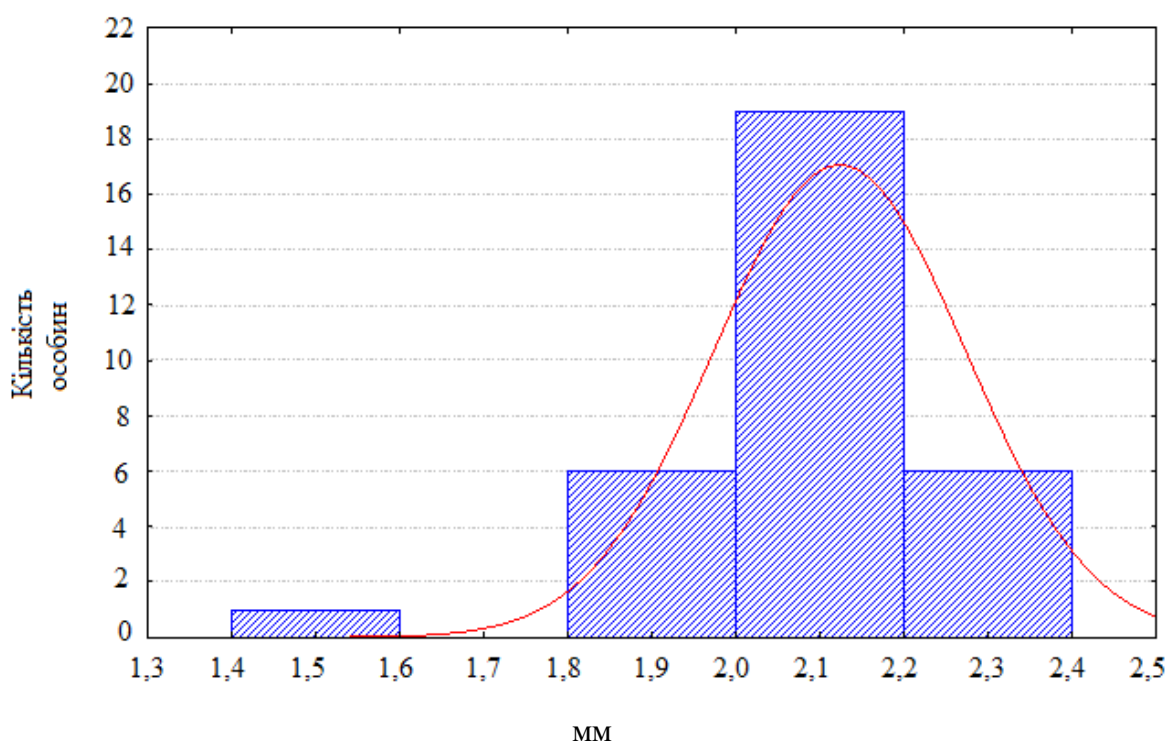


Рис. 6.1.1. Гістограма розподілу показників ширини голови особин *Calliphora vicina* R-D., зібраних у природних умовах.

Позначки: стовпці – експериментальні результати, лінія – гіпотетичний нормальний розподіл

У вибірці імаго, відловлених у природних умовах, переважають особини з відносно широкою головою, про що свідчать великі значення додатного ексцесу (5,67) (рис. 6.1.1). Проте розподіл значень в особин із лабораторної вибірки за цим проміром наближений до нормального (рис. 6.1.2).

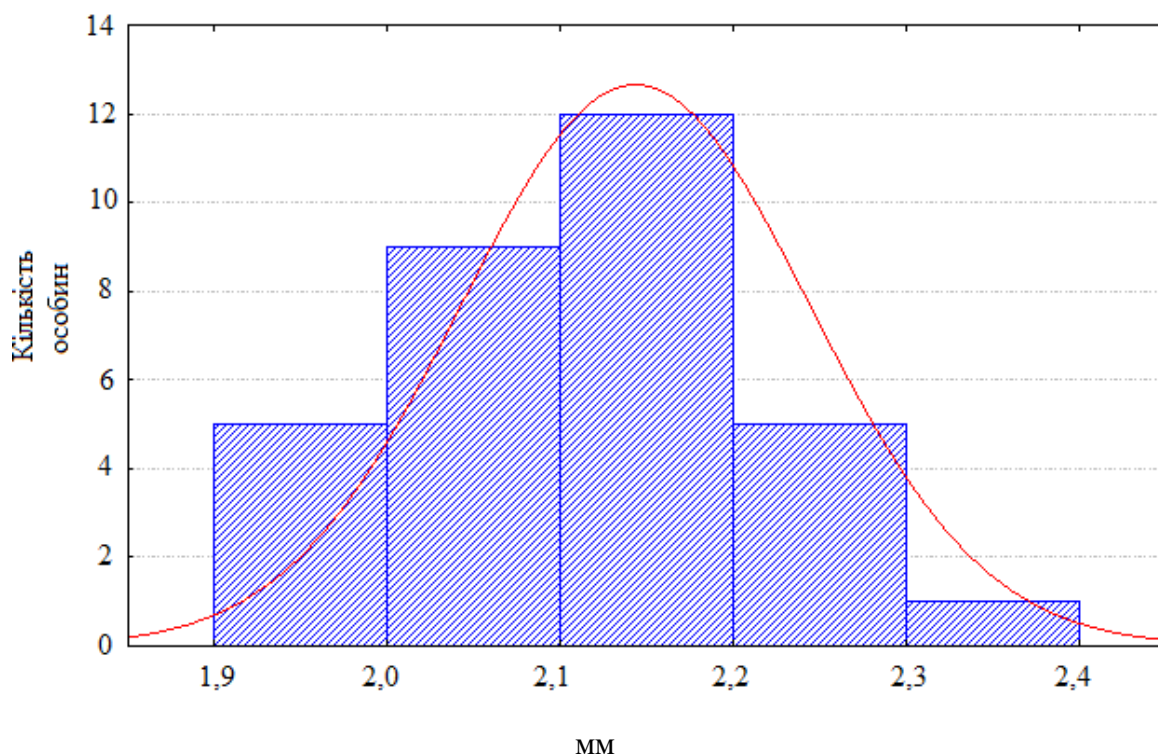


Рис. 6.1.2. Гістограма розподілу особин *Calliphora vicina* R.-D. виведених у лабораторних умовах за шириною голови.

Позначки показано на рис. 6.1.1

Максимальні значення додатної асиметричності (2,45) та додатного ексцесу (8,27) реєструються в особин лабораторної вибірки за довжиною гомілки 3-ї пари ніг, тобто у вибірці домінують особин з відносно короткими зазначеними сегментами. Природна вибірка особин за цим проміром має нижчі додатні значення. Привертають увагу значні варіювання за довжиною окремих сегментів кінцівок, наприклад стегна 2-ї пари ніг. В особин, виведених у лабораторних умовах, спостерігається вкорочення цих сегментів порівняно з природною вибіркою. Аналогічні результати реєструвалися під час лабораторного культивування комах інших груп (стафілінід) [27]. Також суттєво варіює довжина лапки 1-ї пари ніг (особинам, зібраним у природних умовах, властива довша лапка на 4,7 % порівняно з особинами, виведеними у штучних умовах). За більшістю інших лінійних промірів імаго *Calliphora vicina* значних відмінностей між особинами, культивованими за постійного температурного режиму та особинами, розвиток яких відбувався в мінливих

мікрокліматичних умовах навколишнього середовища, не виявлено (див. табл. 6.1).

Кластерний аналіз також дозволив віддзеркалити складну морфологічну організацію дослідженого угруповання комах (рис. 6.1.3).

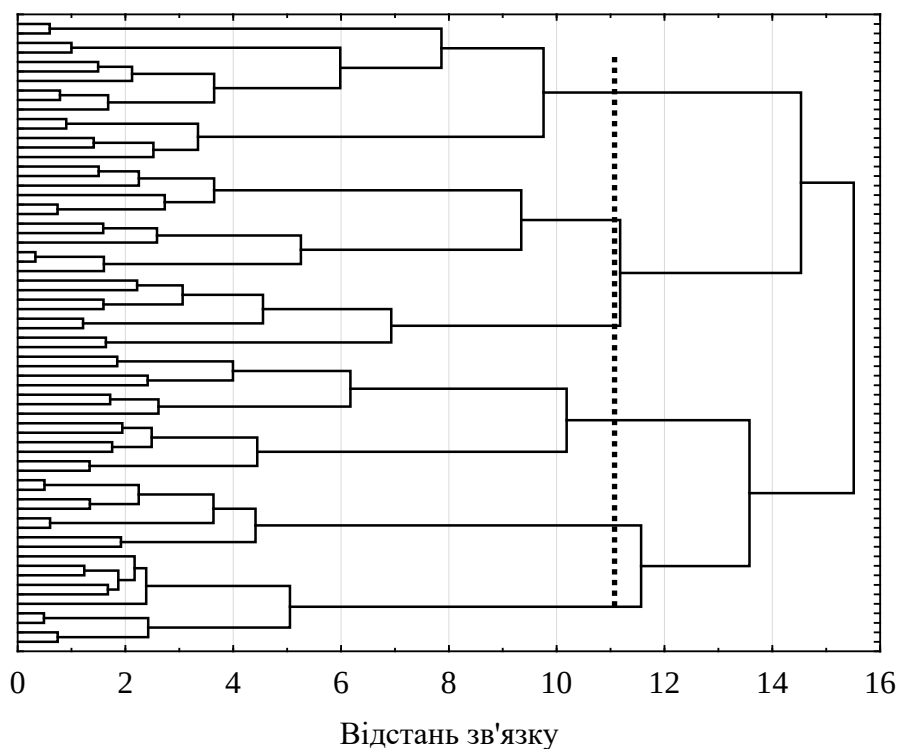


Рис. 6.1.3. Кластерний аналіз комах за морфометричними ознаками (метод Уорда, відстань Евкліда, пунктирною лінією позначене рішення з 5 кластерів)

Кластерний аналіз комах за морфометричними ознаками дозволив установити гетерогенність досліджених індивідуумів. Причину цієї гетерогенності ми вбачаємо в особливостях спектра живлення комах природної вибірки та вибірки мух, культивованих *in vitro*. Загалом це дослідження показало, що між природною та лабораторною популяціями мух неможливо знайти достовірних відмінностей за морфометричними ознаками безпосередньо, але насправді існує морфологічна специфічність в організації двох популяцій. Зазначені морфотипи більшою мірою характеризуються особливостями форми, а меншою мірою – особливостями розмірів.

Ми обрали рішення, яке складається з 5 кластерів тому, що за результатами дискримінантного аналізу для варіантів кластерних рішень від

2 до 10 рішення з 5 кластерів дає найбільш компактні кластерні угруповання в дискримінантному просторі (результати обчислень мають технічний характер, тому не наведені). Розташування морфометричних кластерів у просторі перших двох дискримінантних коренів показано на рисунку 6.1.4.

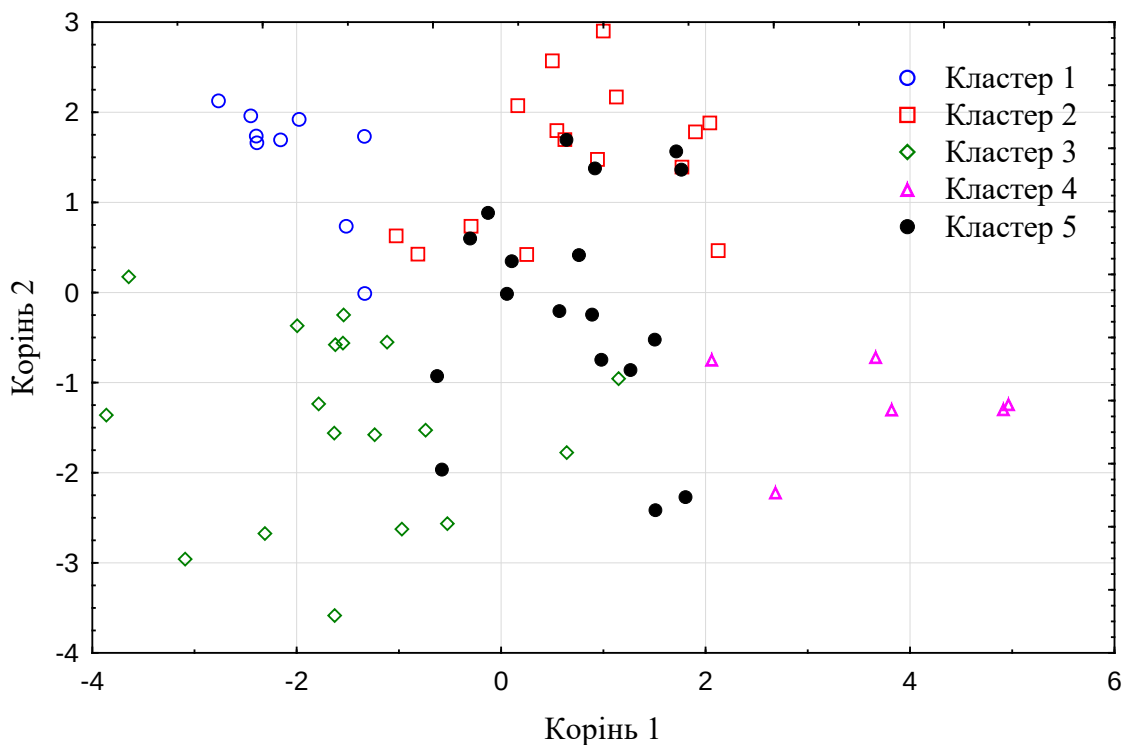


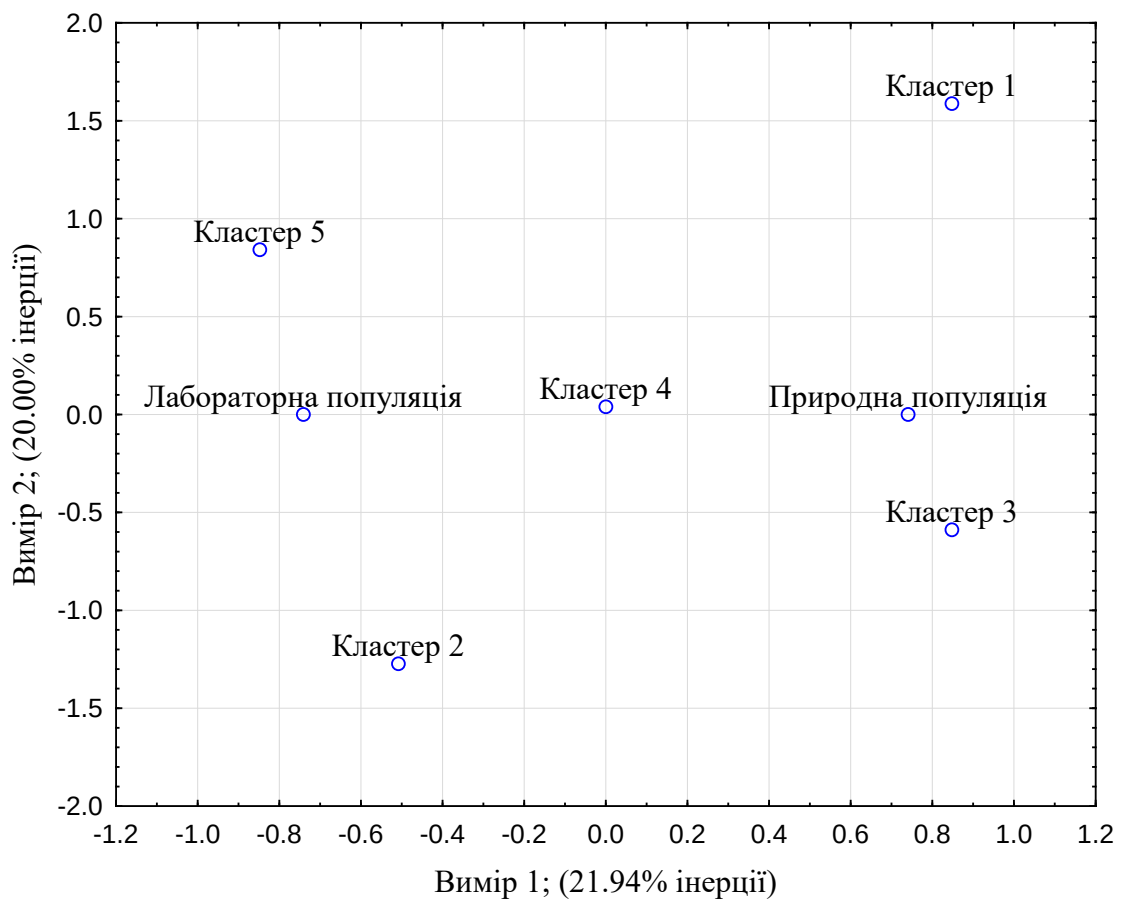
Рис. 6.1.4. Розташування морфометричних кластерів у просторі перших двох дискримінантних коренів

Аналіз факторної матриці дискримінантного аналізу (табл. 6.2) свідчить, що найбільшою дискримінантною зданістю характеризуються фактори 3 та 6 (найбільша кореляція з коренем 1 та коренем 2), фактори 6 та 7 (найбільша кореляція з коренем 3), фактори 1, 2 та 5 (найбільша кореляція з коренем 4). Слід зазначити, що найбільшою здатністю до диференціації морфотипів, якими є кластери, характеризуються мінорні головні компоненти, які описують найменшу зі статистично вірогідних дисперсію. Крім цього, фактори від першого до останнього змінюють свою чутливість від розмірів тварин до особливостей форми. Інакше кажучи, визначені морфотипи більшою мірою характеризуються особливостями форми, а меншою мірою – особливостями розмірів.

**Кореляція предикторів (багатовимірних факторів)
та дискримінантних коренів**

Предиктори	Корінь 1	Корінь 2	Корінь 3	Корінь 4
F1	0,04	0,01	-0,10	-0,43
F2	0,02	0,08	0,16	0,44
F3	0,41	-0,84	0,04	0,06
F4	0,02	-0,10	-0,17	-0,28
F5	0,02	-0,06	0,04	0,65
F6	0,66	0,44	0,51	-0,18
F7	-0,22	-0,16	0,91	-0,25

Аналіз відповідностей дозволив установити, що природна популяція представлена переважно морфологічними типами 1 та 3, лабораторна популяція – переважно типами 2 та 5. Морфологічний тип 4 зустрічається в обох популяціях (рис. 6.1.5).



**Рис. 6.1.5. Аналіз відповідностей джерела походження популяцій
та морфологічних типів комах**

У просторі дискримінантних коренів морфологічний тип 4 займає крайнє праве положення, що відповідає особинам із найбільшим проявом диференціальних ознак. Очевидно, ця особливість є причиною того, що між природною та лабораторною популяціями неможливо знайти достовірних відмінностей за морфометричними ознаками безпосередньо, хоч насправді існує морфологічна специфічність в організації двох популяцій.

Між природною та лабораторною популяціями неможливо знайти достовірних відмінностей за морфометричними ознаками безпосередньо, але насправді існує морфологічна специфічність в організації двох популяцій. Визначені морфотипи більшою мірою характеризуються особливостями форми, а меншою мірою – особливостями розмірів.

Таким чином, найзначущі відмінності між двома вибірками імаго *Calliphora vicina* R.-D. виявлено за шириною голови (лабораторні особини характеризуються більш константними її розмірами) та довжиною окремих сегментів кінцівок. В імаго, виведених у лабораторних умовах, спостерігається вкорочення сегментів I-ї пари ніг порівняно з особинами природної вибірки. Подібні результати отримано під час лабораторного культивування інших груп комах.

За більшістю інших лінійних промірів падальних мух суттєві відмінності між вибірками не реєструються. Ефемерність субстрату існування синіх падальних мух зумовлює високу еволюційно сформовану пристосованість виду до варіювання мікрокліматичних умов усередині трупного матеріалу. Незначна мінливість морфометричних характеристик вказує на еволюційно зумовлену стійкість виду до зміни абіотичних факторів середовища. Тому використовувати *Calliphora vicina* (за умов розвитку в температурному діапазоні +17...+28 °C) як вид – індикатор змін температурного фактора доцільно.

Таким чином, аналіз варіабельності лінійних характеристик особин *Calliphora vicina* показав їх залежність від температурних умов. Найзначніші

відмінності виявлено у ширині голови та довжині окремих сегментів кінцівок. Діапазон коливань ширини голови в особин у природних умовах значно більший (1,55–2,40 мм), що пов'язано з неоднорідністю мікрокліматичних умов, у яких розвивалися личинки, та з різними об'ємами трофічного ресурсу. Лабораторна вибірка особин характеризується меншою варіабельністю розміру голови (2,00–2,34 мм). Також суттєво варіює довжина лапки 1-ї пари ніг (особинам, зібраним у природних умовах, властива лапка, довша на 4,7 % порівняно з особинами, виведеними у штучних умовах). Отже, еколого-морфологічні дослідження вказують на пластичність морфометричних ознак *C. vicina* та гнучкість в освоєнні видом різноманітного середовища існування.

6.2. Екологічні аспекти онтогенезу та інтенсивність накопичення біомаси некробіонтних двокрилих на прикладі *Lucilia caesar* (L.) (Diptera: Calliphoridae)

Дослідження проводилися в літній період (липень–серпень 2007 року) на території Міжнародного біосферного стаціонара імені О. Л. Бельгарда (Дніпропетровськ, Новомосковський р-н, с. Андріївка, Присамар'я). Як приманку використовували шматочки несвіжої яловичини (65 г кожний), які розміщали на дно прозорих пластикових стаканчиків (150 мл) в загальній кількості 10 штук. Відстань між стаканчиками складала 5 метрів. Їх закривали протимоскітною сіткою з чарунками 1×1 мм, коли помічали муху, що відкладала яйця. Сітку фіксували резинкою.

Зазначимо, що зелені м'ясні мухи (*Lucilia caesar* (L.)) почали відвідувати приманки практично одразу після їх установаження, але спочатку (протягом 1,5 години) тільки ті, що були на сонці, причому в один стаканчик з приманкою залітало не більше 2 комах. Спостереження за розвитком та накопиченням біомаси личинок проводили кожні 2 дні у лабораторних умовах. Вагу личинок вимірювали за допомогою торсійних ваг. Протягом усього експерименту фіксували температуру та вологість навколишнього середовища. Протягом

лабораторного експерименту температура у приміщенні складала +22...+26 °С, а вологість повітря – 53–57 %.

Через добу відродилися з яєць личинки I віку (кількість яких складала 62–158 з одного стаканчика). Личинки на цьому етапі важили 0,2–1,3 мг, мали довжину 1,5–4 мм. На 3-тю добу аналогічні показники личинок майже всі досягли II віку й дорівнювали 15–23 мг; 7–12 мм; 5-й день (личинки III віку): 29–45 мг; 12–14 мм; 7-й день: 49–61 мг; 14–15 мм. Зазначимо, що загальна кількість личинок, що досягли III віку розвитку, була майже втричі меншою порівняно із загальною кількістю личинок I віку. Це відбувається через конкуренцію за їжу, і особливо це явище помітне, коли кількість поживного субстрату обмежена [57] (в такому випадку, за даними R. Putman (1977), розвивається близько 17,5 % личинок від первинної кількості) [63]. 250 личинок III віку були пересаджені до індивідуальних пластикових стаканчиків (150 мл), наповнених тирсою без приманки. Личинки занурювалися на дно і переходили у стан спокою (стадія передпупарію тривала 1–2 доби). На 10-й день всі личинки перейшли у стан псевдолялечки (утворили пупарій).

Цікавий факт: вага личинок до утворення пупарію була більша на 3–8 мг порівняно з тими ж личинками у пупарії. На 15-й день почали відроджуватися молоді мухи. Причому з пупаріїв більшої ваги відроджувались імаго на 2 дні швидше, ніж із пупаріїв меншої ваги. Вага імаго коливалась у межах 22–34,5 мг, а вага пупаріїв значно менша: 2,5–3 мг. Молоді мухи важили у середньому на 22 мг менше за пупарії.

Імаго мух у стаканчиках без їжі існували протягом тижня. Вага мух через день після їх загибелі була в 1,5–2 рази менша, ніж у живих мух, а на 4-й день аналогічний показник зменшився вже в 4–5 разів (рис. 6.2.1), (табл. 6.3). Відмітемо, що вага пустих пупаріїв залишалася майже незміненою.

Відносна довжина тіла *Lucilia caesar* протягом онтогенезу теж сильно варіює на переході личинок з II у III вік розвитку. Довжина личинок постійно зростає до утворення ними пупаріїв. Зазначимо, що довжина лялечки й імаго

виявляється приблизно однаковою, хоча вага імаго вдвічі менша (рис. 6.2.2), (табл. 6.3).

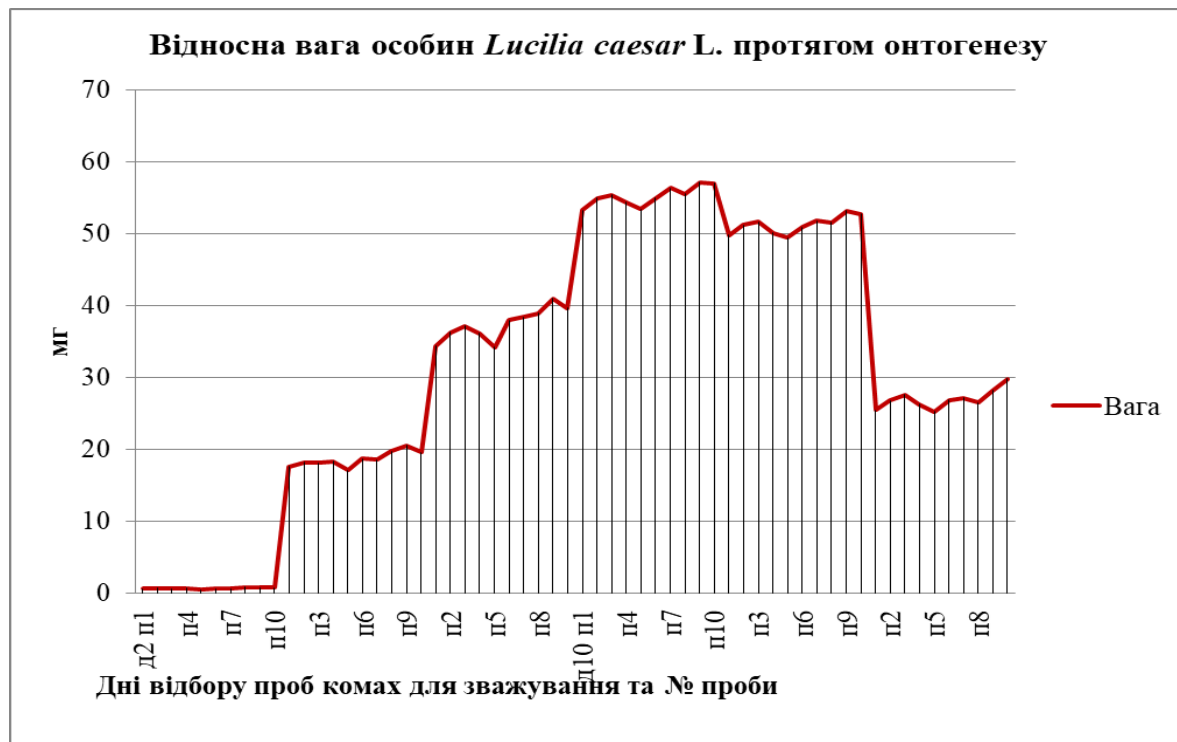


Рис. 6.2.1. Відносна вага особин *Lucilia caesar* (L.) протягом онтогенезу
(Д – день зважування комах, п – нумерація проб)

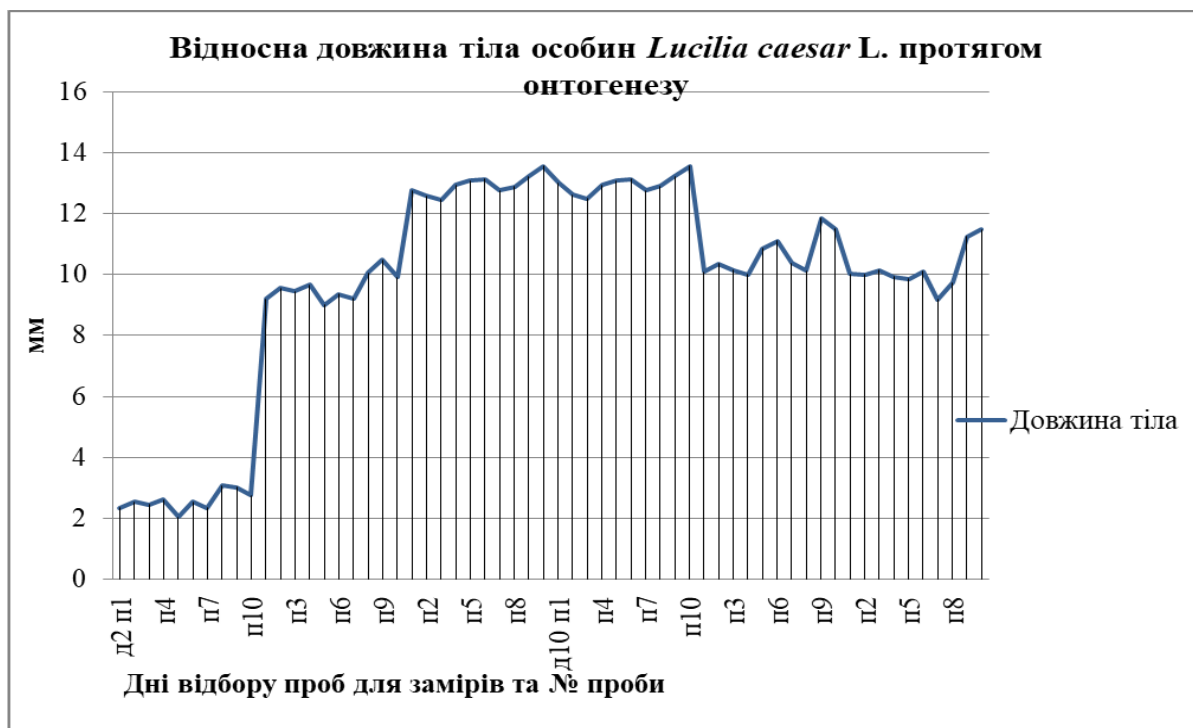


Рис. 6.2.2. Відносна довжина тіла особин *Lucilia caesar* (L.)
протягом онтогенезу
(Д – день зважування комах, п – нумерація проб)

Таблиця 6.3

Динаміка морфофізіологічних показників протягом онтогенезу***Lucilia caesar* (L). у лабораторних умовах (липень)**

Періодизація дослідження	Стадія онтогенезу	X ± m	
		вага, мг	довжина, мм
День 2-й	larvae I віку	0,72 ± 0,043	2,51 ± 0,102
День 5-й	larvae II віку	18,68 ± 0,333	9,63 ± 0,143
День 8-й	larvae III віку	37,45 ± 0,701	12,94 ± 0,113
День 10-й	larvae IV віку	55,26 ± 0,432	13,02 ± 0,121
День 13-й	pupae	51,26 ± 0,385	10,64 ± 0,214
День 15-й	imago	27,02 ± 0,423	10,17 ± 0,234

Примітка: X – середнє значення вибірки, ± m – стандартна похибка

У результаті повторного експерименту в серпні виявилося таке: вагу личинки набирали інтенсивніше в 1,5 раза, але кількість личинок, що досягнули III віку розвитку, була вдвічі меншою порівняно з експериментом у липні. Вірогідно це пов'язано з пониженням рівня вологості у повітрі приміщення, яка складала в цей час 49–52 %, а температура була вищою за 27–28 °С, через що шматочки м'яса швидше висихали і личинки жорсткіше конкурували за їжу. Цікаво, що тут не спостерігалось активного утворення «поживного бульйону» порівняно з експериментом у липні, де вже на 2-й день у процесі життєдіяльності личинок *Lucilia caesar* м'ясо занурювалось у рідинно-пінний розчин і температура всередині стаканчиків помітно збільшувалася. Такий температурний підйом пов'язаний з інтенсивною обробкою поживного субстрату ферментами личинок, що підтверджено літературними даними [24, 40, 58, 59, 63, 64]. Також спостерігалось скорочення строку утворення пупарію у 1,2 раза і подовження процесу метаморфозу на одну добу (табл. 6.4).

Отже, дослідження з інтенсивності накопичення біомаси личинками *L. caesar* у серпні встановило, що личинки з II до III віку розвитку за 2 доби набирають біомасу майже у 30 разів. Вага личинок до утворення пупарію була більшою на 3–10 мг порівняно з тими ж личинками у сформованому пупарію.

Вага імаго коливалася у межах 20–27 мг і була на 2–2,5 мг меншою за вагу пупарію, що свідчить про складні процеси метаморфозу мух на стадії псевдолялечки.

Таблиця 6.4

**Динаміка морфофізіологічних показників протягом онтогенезу
Lucilia caesar (L). у лабораторних умовах (серпень)**

Періодизація дослідження	Стадія онтогенезу	X ± m	
		вага, мг	довжина, мм
День 2-й	larvae I віку	0,68 ± 0,241	2,40 ± 0,214
День 4-й	larvae II віку	20,56 ± 0,221	9,58 ± 0,183
День 6-й	larvae III віку	35,26 ± 0,433	12,80 ± 0,234
День 8-й	larvae IV віку	52,34 ± 0,666	13,00 ± 0,121
День 10-й	pupae	47,20 ± 0,332	10,12 ± 0,143
День 13-й	imago	23,68 ± 0,342	8,95 ± 0,113

Примітка: X – середнє значення вибірки, ± m – стандартна похибка

Установлено, що у процесі онтогенезу некробіонтних двокрилих *Lucilia caesar* відбуваються три стрибки зростання ваги личинок мух, особливо різкі й високі на перших стадіях онтогенезу: личинки з I до II віку за два дні збільшують вагу у 26 разів ($0,72 \pm 0,043$ – $18,68 \pm 0,333$ мг), що пояснюється екологічною специфікою цієї групи комах, оскільки некробіонтні двокрилі – це головні утилізатори м'яких тканин трупів. Вага імаго мух коливалася у межах 25–30 мг і була у 1,89 раза меншою за вагу пупаріїв. Довжина личинок постійно зростає до IV віку ($13,02 \pm 0,121$ мм), під час утворення пупаріїв довжина зменшується у 1,2 раза ($10,64 \pm 0,214$ мм), що свідчить про складні процеси метаморфозу мух на стадії псевдолялечки.

Таким чином, ми виявили, що на інтенсивність накопичення біомаси личинками *Lucilia caesar* впливають як абіотичні фактори (температура, вологість повітря), так і біотичні (у даному випадку внутрішньовидова конкуренція).

6.3. Токсикологічні ефекти важких металів (Cd, Pb) на розвиток некробіонтних двокрилих на прикладі *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae)

Науково-технічний прогрес спричинив різке зростання забруднення навколишнього середовища через збільшення обсягів промислових відходів, які викидаються у біосферу, що зміцнює негативний вплив токсикантів на розвиток живих організмів, у тому числі й людини. Особливе місце серед забруднювальних речовин посідають важкі метали (ВМ), основними джерелами яких виступають кар'єри, шахти з видобутку поліметалічних руд, виробництва кольорової металургії, хімічна промисловість, виробництво мінеральних і використання органічних добрив. Первинними акумуляторами ВМ виступають рослини, через які по трофічних ланцюгах вони передаються тваринам і людині.

Особливість забруднення навколишнього середовища ВМ полягає в тому, що вони не вилучаються і їх концентрація поступово зростає, внаслідок чого збільшується їх негативна дія на організми, що викликає порушення у будові та функціонуванні органів і систем органів [6, 76]. Установлено, що найбільш чутливі до дії ВМ перші стадії розвитку живих істот [3, 60]. Важкі метали викликають мутагенні [2, 62] і канцерогенні дії [1, 5]. Усі живі організми мають певну стійкість до дії ВМ. Вона визначається здатністю організмів у разі потрапляння металів виробляти специфічні молекули металотіонеїнів (МТ). Завдяки наявності у тканинних білках толових, карбоксильних і амінних груп відбувається зв'язування ВМ і виведення їх з організму [51, 78]. Дія різних доз окремих металотоксикантів досліджена на багатьох тваринних об'єктах як у природних умовах, так і в лабораторних експериментах [7]. Однак більшість праць цієї тематики присвячена вивченню водних об'єктів. Менш за все досліджені представники інсектофауни, незважаючи на їх колосальне видове біорізноманіття та важливу роль у природі й житті людини.

Моделювальний вплив різних концентрацій іонів свинцю та кадмію на лабораторні культури комах вивчений недостатньо. У нашому дослідженні оцінено вплив нітратів кадмію та свинцю різної концентрації (1^{-2} – 10^{-9} М) на розвиток личинок, пупаріїв і імаго *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1830 (Diptera: Calliphoridae). Виявлено прискорення темпів розвитку личинок, збільшення маси пупаріїв за додавання в корм личинок іонів свинцю і її зменшення за додавання іонів кадмію. Зареєстровано нанізм і мальформації імаго мух у дослідах зі свинцем і кадмієм у харчовому субстраті. За впливу іонів досліджених важких металів порівняно з контролем спостерігалися знижена рухова активність личинок мух на всіх стадіях розвитку, затримка утворення пупаріїв, уповільнення виходу імаго.

Урбанізація в цілому і техногенне забруднення зокрема виступають причиною насичення навколишнього середовища різними хімічними елементами [45, 66]. Забруднення навколишнього середовища токсичними і небезпечними речовинами викликає серйозні проблеми для живих організмів [12, 15, 44]. Серед цих забруднювальних речовин важкі метали (ВМ) найважливіші. ВМ мають тенденцію до накопичення в живих організмах і більшість іонів мають токсичні або канцерогенні властивості [16, 29].

Важкі метали дуже поширені в повітрі, воді та ґрунті. Через зростання рівня використання цих металів у промисловості вони негативно впливають на здоров'я людини [8, 45, 77]. Надходження до біогеохімічних циклів природних екосистем сполук важких металів порушує сталість елементарного складу біологічних систем різного рівня організації. Фахівці з охорони навколишнього середовища серед металів-токсикантів виокремили пріоритетну групу, в яку входять кадмій, мідь, миш'як, нікель, ртуть, свинець, цинк і хром як небезпечні для живих організмів; з них ртуть, свинець і кадмій – найбільш токсичні [4].

Важкі метали – група елементів, для яких щільність чистого металу становить понад 5 г/см^3 . Деякі іони важких металів являють собою необхідні елементи в структурі білків (Fe, Zn, Cu), інші не мають біологічної функції і, тому, обґрунтовано, є так званими «несуттєвими» металами (Cd, Pb, Hg, Ni).

Ці «непотрібні» метали перебувають у навколишньому середовищі разом із біологічно необхідними металами, наприклад, у вулканічних породах, рудах, різних відкладах, утворених у результаті індустріальної діяльності [28, 67]. Як біологічно необхідні, так і небажані метали можуть бути токсичними для організмів у дозах, що перевищують критичний рівень [41].

Наприклад, свинець може бути причиною таких хвороб людини: ниркова недостатність, гіпертонія, анемія, порушення в репродуктивних органах, розлади нервової системи [8]. Свинець має тенденцію акумулюватися в кістках, і під час кровотворних процесів реалізується в кров'яному руслі, тим самим впливаючи не тільки на стан дорослого організму, а й на розвиток ембріонів. Свинець може вражати репродуктивні органи плода [9]. Таким чином, дослідження з визначення токсичності важких металів у період онтогенезу різних організмів дуже важливі.

Інший екологічно важливий метал – кадмій [12], один із найбільш значущих забруднювачів навколишнього середовища, відомий своїми канцерогенними властивостями [54]. Головне джерело цього елемента – відходи кольорової металургії.

Отже актуальними бачаться експерименти, що моделюють вплив різних концентрацій іонів свинцю та кадмію на лабораторні культури безхребетних тварин. Важливий аспект таких досліджень полягає у виявленні морфофізіологічних порушень в організмі тварин, реєстрації змін залежно від концентрації токсичних сполук у навколишньому середовищі. Ці дані необхідні для проведення екологічних досліджень антропогенно трансформованих екосистем.

У низці праць багато уваги приділено потенційним впливам забруднення важких металів на різних безхребетних. Серед ґрунтових мікроартропод оцінено їх дію на колембол (*Collembola*), які широко використовуються в біоіндикації [26, 35, 38, 71]. Добре досліджені в даному аспекті дощові черв'яки (*Lumbricidae*) [25, 36, 39, 43; 53; 69], черевоногі молюски (*Gastropoda*) [11, 34,

56, 61, 70], личинки хірономід (Diptera, Chironomidae) [48; 75], плодові мухи (*Drosophila*) [10; 66].

Накопичення ВМ в організмі комах може впливати на їх розвиток. Важкі метали акумулюються в органах комах у процесі травлення, накопичуються або виводяться у формі «гранул» [68]. Інтенсивно досліджуються клітинні механізми, що захищають клітини й організм у цілому від стресу, викликаного отруєнням токсичними металами [31, 37, 47, 65]. Головний шлях надходження іонів *Cd* у клітини комах – це кальцієві канали [14]. Кадмій хімічно близький до цинку, кальцію і заліза, здатний заміщати ці іони в біохімічних реакціях, виступаючи як псевдоактиватор або, навпаки, інгібітор, що містять ці метали ензимів, змінюючи таким чином активність багатьох гормонів і ферментів [21]. Завдяки здатності пов'язувати сульфгідрильні групи (–SH) кадмій з'єднується з цитоплазматичним і ядерним матеріалом клітин, пошкоджуючи їх [33]. Іони свинцю зв'язуються з ферментами клітин, що відповідають за перебіг метаморфозу в комах, пошкоджують кристи мітохондрій, знижуючи тим самим синтез АТФ. Виявлено також негативний ефект свинцю на вироблення гормонів росту [66].

Важкі метали накопичуються в рослинах і передаються за допомогою трофічних ланцюгів, утримуються ґрунтопоглинальним комплексом [12]. Личинки багатьох синантропних двокрилих на стадії пупарію перебувають у підстилці та верхніх шарах ґрунту. Отже, вони можуть бути проміжною ланкою у процесах міграції та акумуляції забруднювальних речовин. Таким чином, дослідження впливу важких металів на онтогенез цих двокрилих становлять значний інтерес для екологічного контролю природних і урбанізованих територій. Перспективними для індикації рівня забрудненості наземних екосистем важкими металами вважаються безхребетні-фітофаги, сапрофаги та некрофаги, які мають підвищену здатність до їх накопичення.

Мета нашого дослідження – оцінити вплив різних концентрацій (10^{-2} – 10^{-9} М) нітратів свинцю та кадмію на терміни розвитку личинок, розміри та масу пупаріїв і морфологію імаго *Calliphora vicina* R.-D.

У результаті експериментів виявлено, що споживання їжі з додаванням іонів свинцю личинками *C. vicina* (рис. 6.3.1) не викликає до достовірної зміни маси пупаріїв ($F = 5.01$, $F_{0.05} = 1.96$; $df_1 = 8$, $df_2 = 351$; $P = 7.0 \cdot 10^{-6}$). Додавання свинцю в концентрації 10^{-9} М до фонового вмісту металу (ГДК хімічних речовин м'ясних продуктів $0.5 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ для *Pb* і $0.05 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ для *Cd* відповідно [4] зумовлює достовірне збільшення маси пупаріїв на 45,0 до 51,7 мг ($F = 3.96$, $F_{0.05} = 13.42$; $df_1 = 1$, $df_2 = 78$; $P = 4.5 \cdot 10^{-4}$). Цікаво, що подальше поступове збільшення концентрації металу не викликає достовірних змін маси пупаріїв ($F = 0.67$, $F_{0.05} = 2.04$; $df_1 = 7$, $df_2 = 312$; $P = 0.699$), і середня маса пупаріїв перебуває в межах 51,7–53,4 мг.

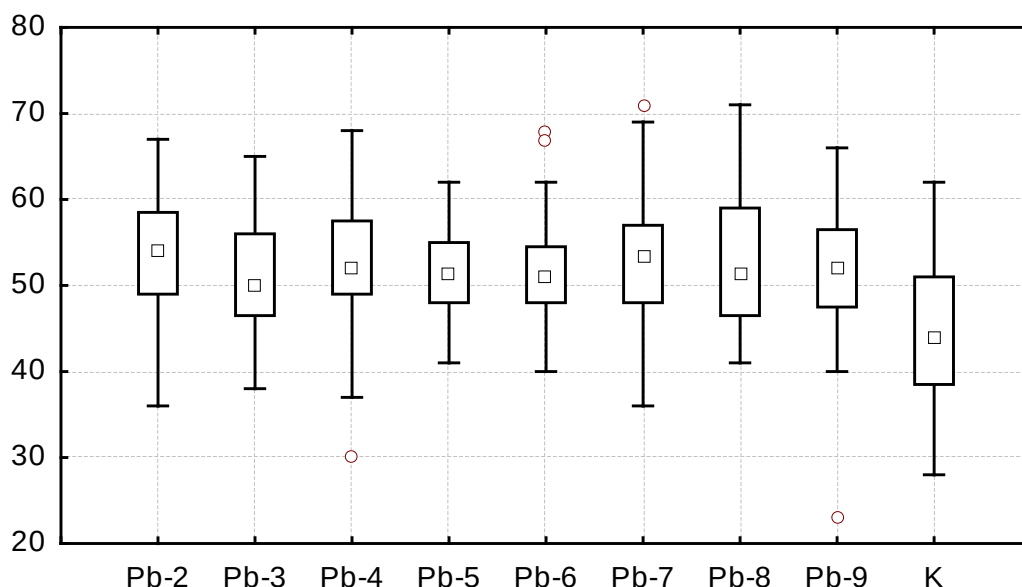


Рис. 6.3.1. Зміни в масі пупаріїв *C. vicina* (мг, жива вага)

відносно концентрації *Pb* у харчовому субстраті: Pb^{-2} – Pb^{-9} – вміст свинцю в харчовому субстраті, що відповідає 10^{-2} – 10^{-9} М; К – контроль, без додавання металу (10^{-15} М) в субстрат; $n = 40$ для кожної концентрації металу; Y-вісь показує масу пупаріїв (мг)

На відміну від свинцю, забруднення корму кадмієм спричинює значну смертність личинок II і III віків. Уже на 7-й день експерименту в досліді з концентраціями *Cd* 10^{-7} М загинуло 45 % личинок, *Cd* 10^{-3} М – 33 % і з 10^{-2} М

загинуло 50 % з 80 личинок в кожному з варіантів досліду. Досліджений діапазон концентрацій кадмію охоплює всі значення меж витривалості *C. vicina* аж до 98 % смертності. Споживання личинками *C. vicina* їжі з додатковим внесенням солей кадмію (рис. 6.3.2) викликає достовірні зміни маси пупаріїв ($F = 12.39$, $F_{0.05} = 2.04$; $df_1 = 7$; $df_2 = 269$; $P = 9.1 \cdot 10^{-8}$). Середня маса пупаріїв у контролі (45,0 мг) зростає вже за найменшого збільшення концентрації металу – 10^{-9} М (59.1 мг). За концентрації 10^{-3} і 10^{-2} М гине понад половина екземплярів личинок, і маса пупаріїв, які залишилися, знову зменшується, досягаючи менших, ніж у контролі, значень (43,5 мг у 10^{-2} М).

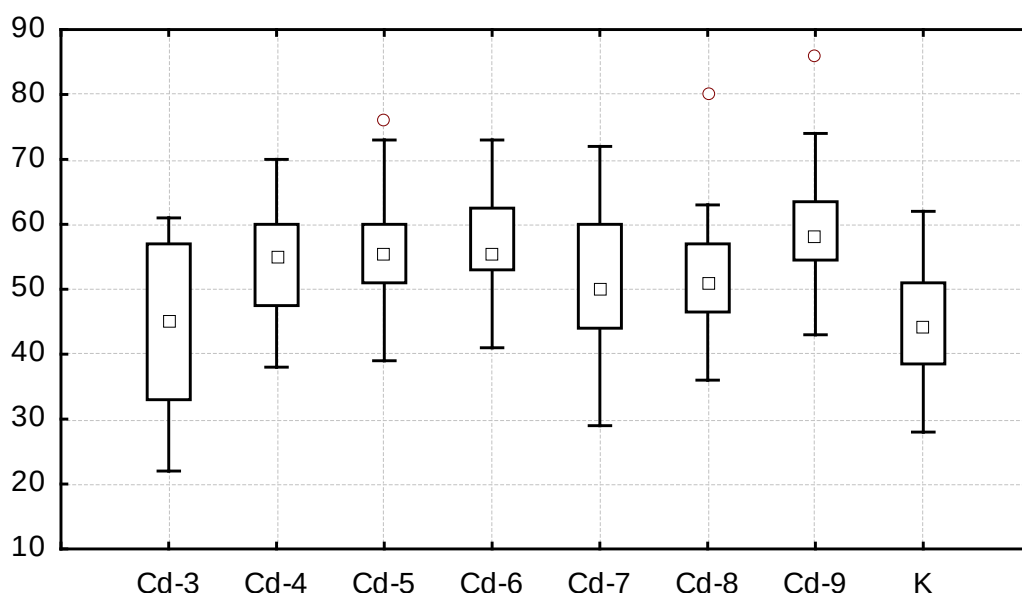


Рис. 6.3.2. Зміни в масі пупаріїв *C. vicina* (мг, жива вага)

відносно концентрації Cd у харчовому субстраті: Cd^3 – Cd^9 – вміст кадмію в харчовому субстраті, що відповідає 10^{-2} – 10^{-9} М; К – контроль, без додавання металу (10^{-15} М) в субстрат; $n = 40$ для кожної концентрації металу; Y-вісь показує масу пупаріїв (мг).

У результаті вживання насиченої іонами свинцю їжі (рис. 6.3.3) вміст сухої речовини в пупаріях *C. vicina* достовірно не змінюється ($F = 1.00$, $F_{0.05} = 2.05$; $df_1 = 8$, $df_2 = 81$; $P = 0.439$). Середні значення для різних варіантів досліду коливалися в межах 33,6–40,3 %. Реєструється поступове зменшення

обводнення від контрольних значень до 10^{-8} М Рb. Потім спостерігається недостовірне збільшення вмісту води в пупаріях до 10^{-6} М і нерівномірне зниження вмісту води в пупаріях до максимальної з вивчених концентрацій (10^{-2} М).

За впливу кадмію (рис. 6.3.4) виникають достовірні відмінності у вмісті сухої речовини між контрольними значеннями і 10^{-6} , а також 10^{-9} М ($F = 5.65$; $F_{0.05} = 3.35$; $df_1 = 2$; $df_2 = 27$; $P = 0.009$). Відмінності між контролем й іншими варіантами дослідів не достовірні ($F = 0.58$; $F_{0.05} = 2.43$; $df_1 = 5$; $df_2 = 44$; $P = 0.718$).

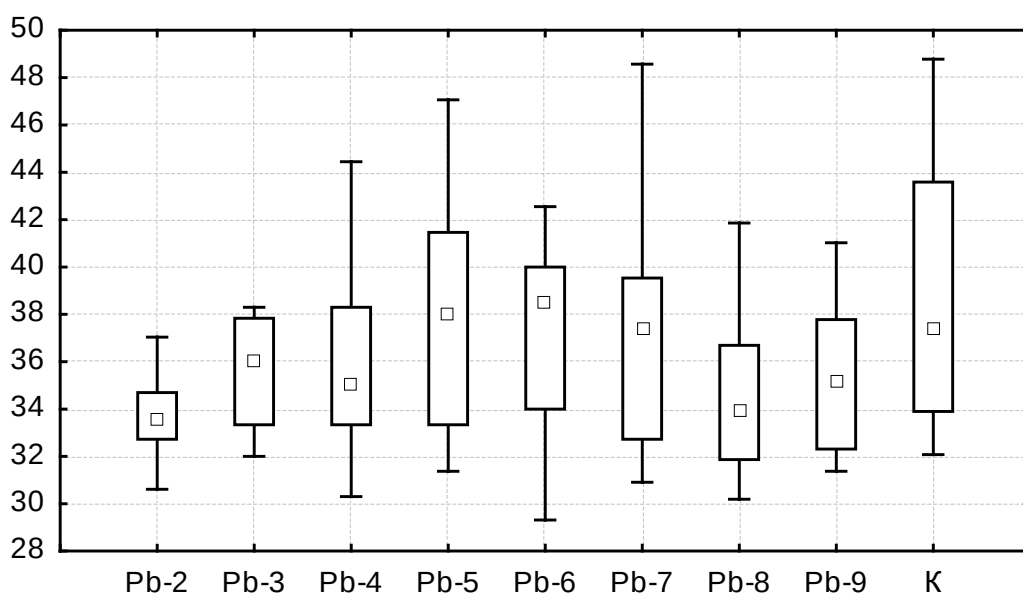


Рис. 6.3.3. Зміни показників сухої ваги пупаріїв *C. vicina* відносно концентрації Pb у харчовому субстраті: Pb^{-2} – Pb^{-9} – вміст свинцю в харчовому субстраті відповідає 10^{-2} – 10^{-9} М; К – контроль, без додавання металу (10^{-15} М) в субстрат; $n = 10$ для кожної концентрації металу; Y-вісь показує вміст сухої речовини (%)

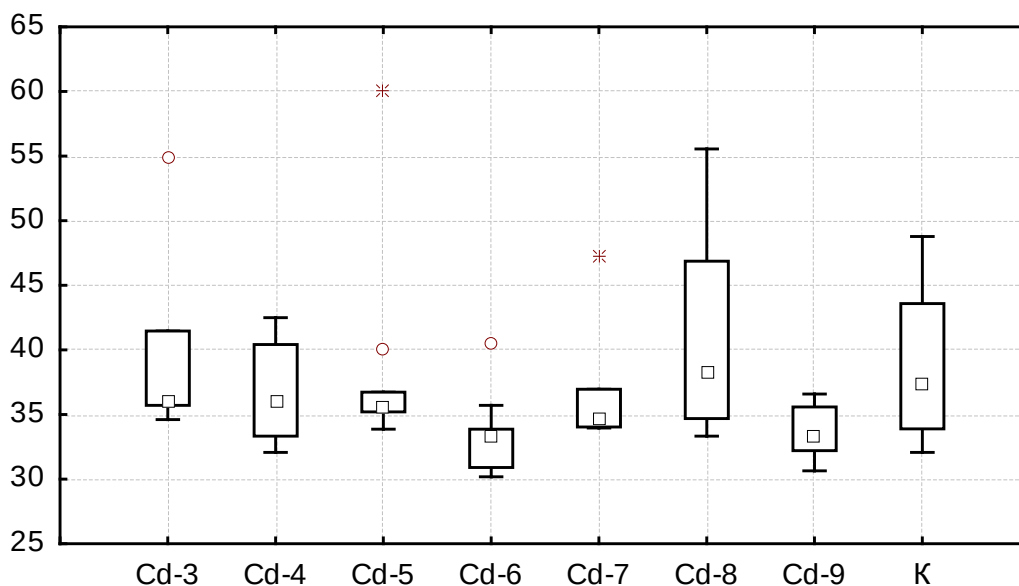


Рис. 6.3.4. Зміни показників сухої ваги пупаріїв *C. vicina* відносно концентрації *Cd* у харчовому субстраті: Cd^3 – Cd^9 – вміст кадмію в харчовому субстраті відповідає 10^{-2} – 10^{-9} М; К – контроль, без додавання металу (10^{-15} М) в субстрат; $n = 10$ для кожної концентрації металу; Y-вісь показує вміст сухої речовини (%)

Спостерігається зворотна залежність між масою пупарію і вмістом у ньому сухої речовини (рис. 6.3.5), яка описується рівнянням квадратичної регресії: $A = 0.020 m^2 - 2.513 m + 110.3$, де A – вміст сухої речовини (%), m – жива вага пупарію (мг). Слід зазначити, що аналогічних даних для інших видів Calliphoridae раніше отримано не було.

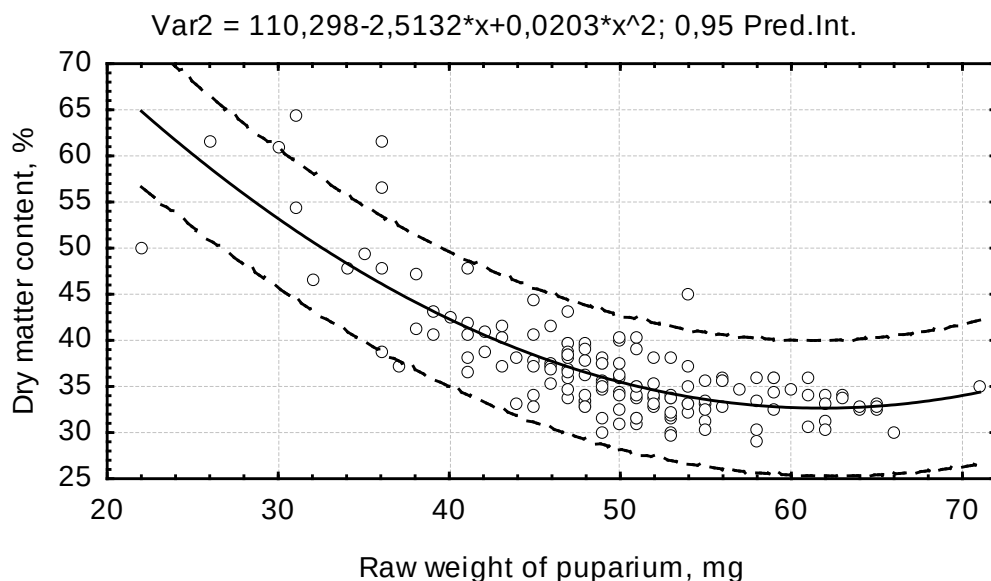


Рис. 6.3.5. Залежність між вагою пупаріїв *C. vicina* і вмістом його сухої речовини з контрольної групи й експериментальних зразків, що описується рівнянням квадратичної регресії: $A = 0.020 m^2 - 2.513 m + 110.3$, де A – вміст сухої речовини (%), m – сира вага пупаріїв (мг), ($n = 150$)

У разі збільшення маси пупарію, як і передбачалося перед початком експерименту, відзначається нелінійне збільшення його об'єму (рис. 6.3.6): $V = 0.013 m^2 - 0.882 m + 57.1$, де V – об'єм пупарію (мм^3), m – жива вага пупарію (мг). Об'єм пупарію пов'язаний зі ступенем наповнення повітрям дихальної системи личинки безпосередньо перед склеротизацією пупарію. Достовірних відмінностей за об'ємом пупарію між варіантами експерименту не виявлено: за впливу на личинок підвищених концентрацій свинцю середній обсяг пупарію складає 43,3–50,7 мм^3 , а в контролі – на рівні 43,9 мм^3 ($F = 1.93$, $F_{0.05} = 2.06$; $df_1 = 8$, $df_2 = 81$; $P = 0.066$). Достовірних змін для варіантів експерименту з кадмієм також не зареєстровано: об'єм пупарію змінювався в межах 40,4–48,8 мм^3 ($F = 2.03$, $F_{0.05} = 2.16$; $df_1 = 7$, $df_2 = 62$; $P = 0.065$).

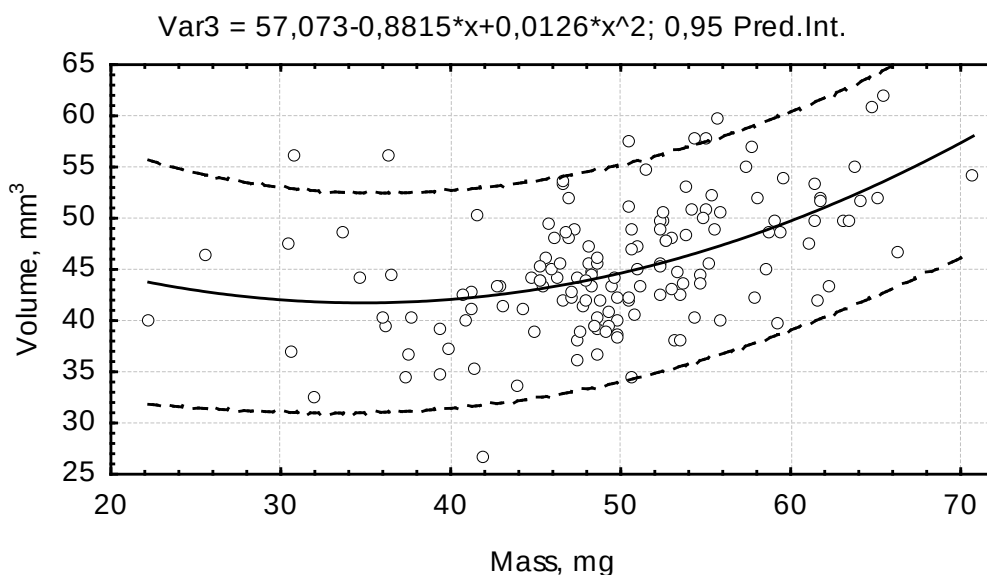


Рис. 6.3.6. Співвідношення між масою пупарію *C. vicina* (мг) і його об'ємом (мм³) з контрольної групи і експериментальних зразків (n = 150)

Визначаючи мінливість лінійних розмірів пупарію, встановили наявність слабких достовірних відмінностей окремих варіантів експерименту. У градієнті концентрації свинцю мінімальні середні значення довжини пупарію (8,30 і 8,34 мм) відповідають 10^{-9} М і контролю, а максимальні (8,73 і 8,83 мм) – 10^{-4} і 10^{-2} М *Pb* (рис. 6.3.7). Достовірні зміни довжини пупарію ($F = 2.23$, $F_{0.05} = 2.05$; $df_1 = 8$, $df_2 = 81$; $P = 0.033$) супроводжуються, як зазначено вище, збереженням постійного його об'єму за рахунок зменшення висоти і ширини пупарію у випадку зростання концентрації *Pb*.

Для варіантів дослід з кадмієм достовірні відмінності по довжині пупарію ($F = 5.74$, $F_{0.05} = 4.41$; $df_1 = 1$, $df_2 = 18$; $P = 0.028$) зафіксовані лише для контролю і 10^{-5} М – 8,34 і 8,79 мм відповідно (рис. 6.3.8). Між іншими варіантами дослід відмінності недостовірні ($F = 1.76$, $F_{0.05} = 2.28$; $df_1 = 6$, $df_2 = 53$; $P = 0.125$).

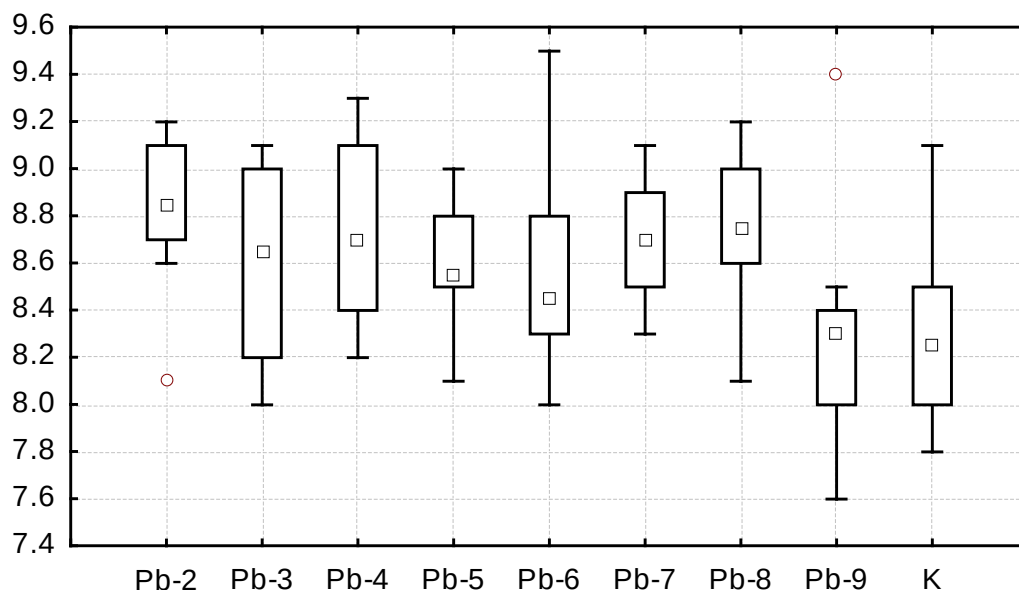


Рис. 6.3.7. Зміни у параметрах пупаріїв *C. vicina* відносно концентрації Pb; на Y-вісі показано довжину пупаріїв (мм)

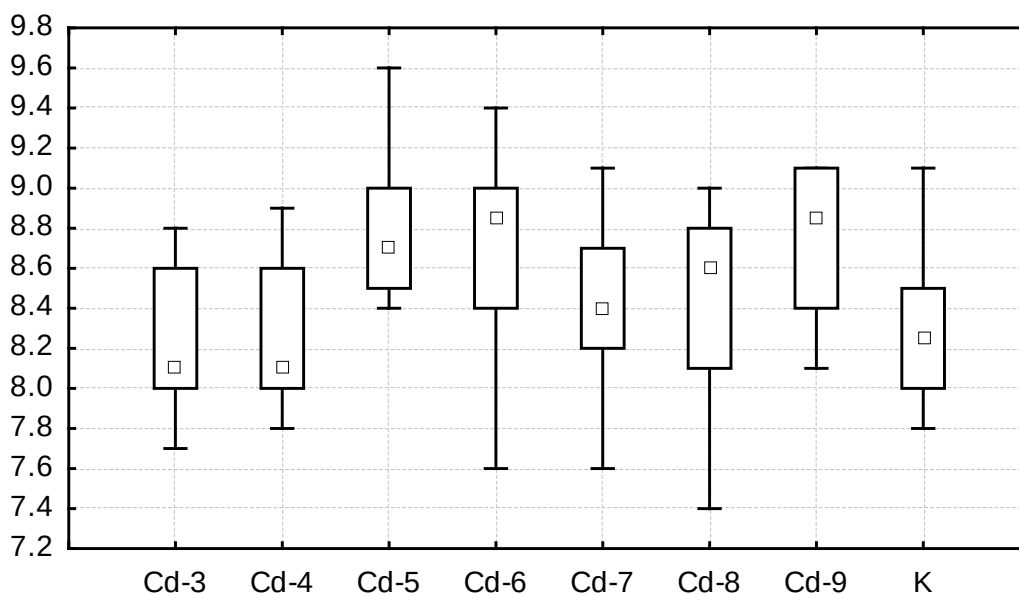


Рис. 6.3.8. Зміни в параметрах пупаріїв *C. vicina* відносно концентрації Cd; Y-вісь показує довжину пупаріїв (мм)

Більш життєздатними личинками *C. vicina* виявилися в експерименті зі свинцем, де пупаріації досягло більшість особин. У серії дослідів із кадмієм такого не спостерігалось: в концентрації $Cd\ 10^{-2}$ М до пупарію не змогла розвинути жодна личинка, причому смертність понад 25 % склала вже протягом перших 96 годин експерименту. У дослідях із концентрацією $Cd\ 10^{-3}$

М у харчовому субстраті до пупарію розвинулися 14 особин із 40, з концентрацією $Cd\ 10^{-7}\ M$ – 27, а з $Cd\ 10^{-9}\ M$ – 36 особин. В решті дослідів (концентрації $Cd\ 10^{-4}$, 10^{-5} , 10^{-6} і 10^{-8}) всі личинки утворили пупарії.

У серії дослідів із кадмієм у найвищих концентраціях личинки були малоактивними порівняно з найменшими концентраціями і контролем. Як правило, вони утворювали скупчення під тирсою, мало рухалися і, відповідно, не так активно харчувалися. Однак в середині експерименту (8–14 діб) личинки, які залишилися життєздатними, проявляли помітну активність у процесі споживання субстрату. У стаканчиках, де личинки гинули, їх трупи виявити було складно: ймовірно, особини, що залишилися, активно харчуючись, впливали своїми протеолітичними ферментами (карбоксипептидаза А і Б, лейцинові амінопептидази, колагенази, аспартилові й серинові протеази і металопротеази [18]) і на деструкцію тканин загинувих личинок *C. vicina*. В усіх концентраціях свинцю личинки активно харчувалися практично протягом усього експерименту. Особливо активними вони були в дослідях із низькою концентрацією іонів свинцю ($10^{-8}\ M$), де в результаті процесу розкладання харчового субстрату до кінця дослідів повністю була зруйнована і тирса. У всіх градаціях свинцю спостерігалася своєрідна «піна» – супутнє явище нормального позакишкового травлення в результаті життєдіяльності личинок *C. vicina* на відміну від малоактивної, що майже не утворює характерної «піни», життєдіяльності личинок мух у серії дослідів з іонами *Cd*.

Зазначимо, що заляльковувалися личинки раніше в тих дослідях, де концентрація важких металів була мінімальною: першими – з $10^{-9}\ M$, другими – з 10^{-8} і $10^{-7}\ M$, третіми – з 10^{-6} , 10^{-5} і $10^{-4}\ M$, останніми – з 10^{-3} і $10^{-2}\ M$. Причому відродження імаго спостерігалася практично в такій само послідовності. До 80 % молодих мух з'явилося у варіантах експерименту з концентрацією металів 10^{-9} і $10^{-8}\ M$, а патології у відродженні імаго спостерігалися в концентраціях з 10^{-3} і $10^{-2}\ M$ (рис. 6.3.9, д, е).

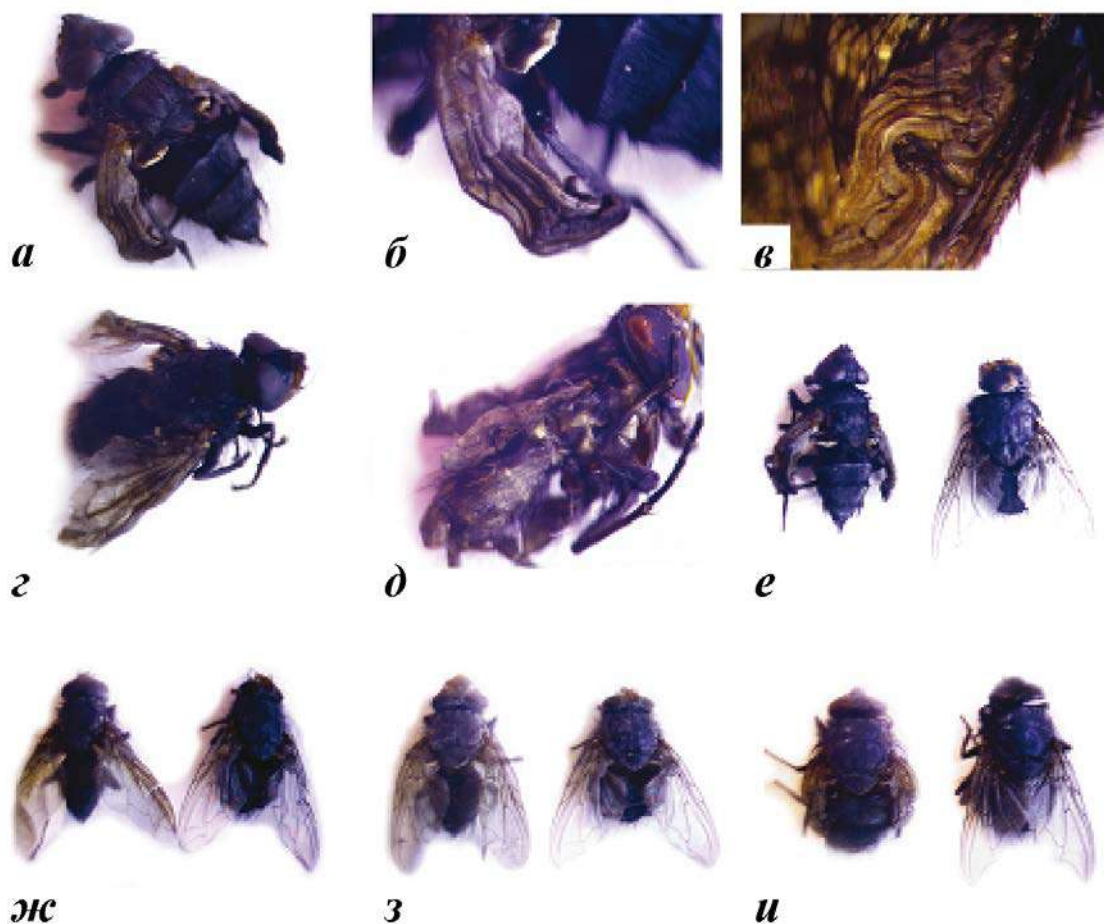


Рис. 6.3.9. Імаго *C. vicina*, які піддавалися впливу солей кадмію в харчовому субстраті: 10^{-3} , 10^{-4} , 10^{-5} і 10^{-6} М: а, б, в, г, д – варіанти мальформацій крила; е, и – порівняння особин із вадами крил і особин з нормальними крилами; ж, з – порівняння особин з вузьким черевцем (патології після ефекту Cd) і нормальним черевцем (особини з контрольної групи)

Із личинок у контрольному варіанті досліду (без додавання солей важких металів у харчовий субстрат) після стадії пупарію відродилося 96,6 % імаго мух, з яких 41,4 % склали самці (♂) і 58,6 % – самки (♀) за загальної кількості пупаріїв, що дорівнює 60. У дослідах із додаванням солей Cd і Pb спостерігається високий показник смертності особин на стадії личинки. Подібна тенденція спостерігається і на стадії пупи в дослідах із високими концентраціями солей металів у харчовому субстраті. Наприклад, у досліді з

концентрацією солі $Cd\ 10^{-3}\ M$ з 12 пупаріїв змогли вийти імаго в 50 % випадків, решта загинули. Під час експерименту з концентраціями солі $Pb\ 10^{-2}$ і $10^{-3}\ M$ з 42 і 40 пупаріїв вийшли 31 і 30 імаго відповідно (75 %). З них у першому випадку: ♂ – 38,7 %, ♀ – 61,3 %; у другому: ♂ – 22,5 %, ♀ – 52,5 %. Однак зазначимо, що із серії дослідів зі свинцем у субстраті до стадії пупарію благополучно розвинулися практично всі личинки. Це може свідчити, що солі свинцю менш токсичні для личинок *C. vicina*, порівняно із солями кадмію, оскільки в досліді із концентрацією $Cd\ 10^{-2}\ M$ усі личинки загинули, не досягнувши III віку (за винятком однієї, яка померла на стадії передпупи). У всіх дослідіх співвідношення самців і самок має схожу тенденцію: самок більше, ніж самців у 1,5–2,0 рази. Причому мальформації (аномалії розвитку) відроджених мух спостерігаються переважно також у самок. Деформація крил частіша удвічі–втричі у самок, ніж у самців (рис. 6.3.9, а, б, в, д, е, и). У досліді у результаті впливу солей $Cd\ 10^{-3}\ M$ з 24 самок у 6 виявлено цю аномалію, а в самців – із 12 особин лише в одного (рис. 6.3.9, з, ж), причому деформація крил у нього виражена менш яскраво.

Деформація параметрів черевця у мух також проявляється в особин (здебільшого в самиць) із серії дослідів із кадмієм (рис. 6.3.9, з; рис. 6.3.10).

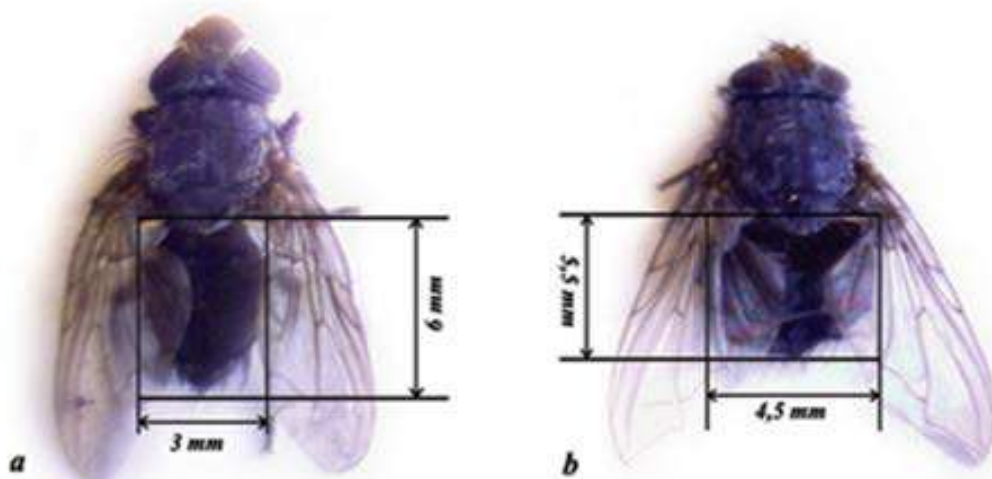


Рис. 6.3.10. Параметри черевця імаго *C. vicina*: а – після впливу солей кадмію; б – без впливу металу (особина з контрольної групи)

У дослідах із концентраціями солей Рb 10^{-2} і 10^{-4} , 10^{-6} і 10^{-7} М зустрічальність аномалії крил у самок у середньому становить 44,5 %, у самців – 23,3 % (рис. 6.3.11, а, б, в). Нанізм (карликовість) імаго мух також більше виражений у самок, особливо це помітно в серії експериментів із солями свинцю (рис. 6.3.11, б, в). Тут у деяких екземплярів спостерігається також «павукоподібний» вигляд особин (маленький розмір тіла і довгі кінцівки, окрас монотонно чорний). Цікаво, що подібних мух не було в серії дослідів із кадмієм (рис. 6.3.11, г).

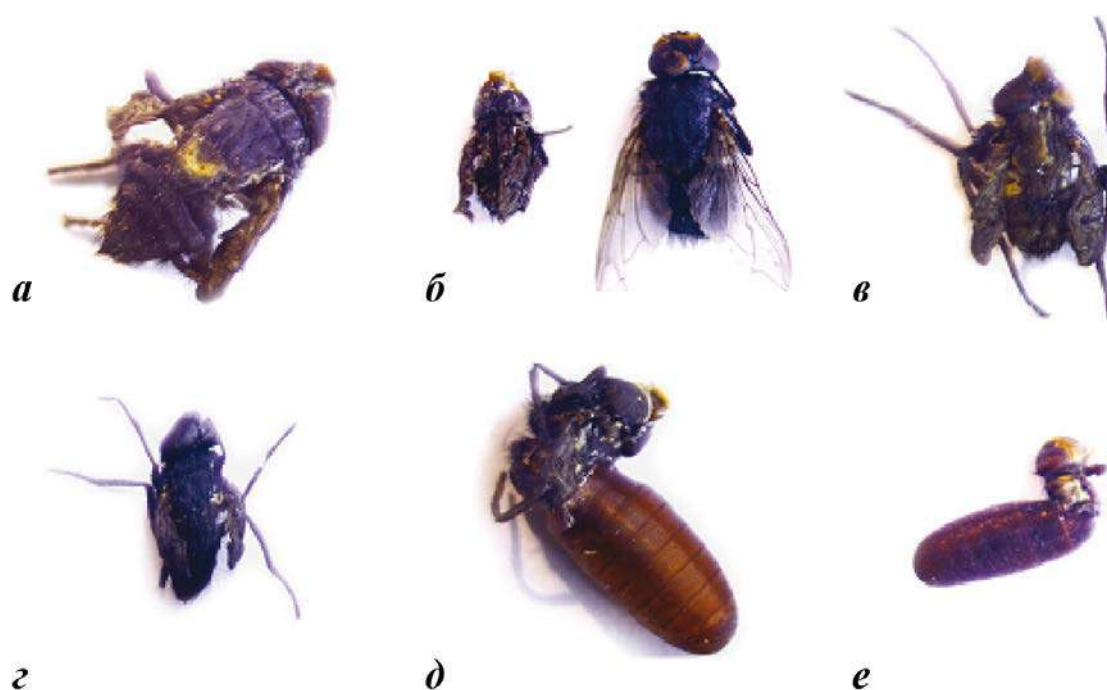


Рис. 6.3.11. Імаго *C. vicina* після впливу солей свинцю в харчовому субстраті: 10^{-2} , 10^{-4} і 10^{-6} М: а, в, г – варіанти мальформацій крила; б – порівняння особин із мальформацією крила, карликовістю й особин із контрольної групи – нормального розміру і без патологій крил; г – особина чорного кольору і «павукоподібного» зовнішнього вигляду (аномалія після впливу Cd); д, е – варіанти патологій під час процесів відродження імаго (нездатність виповзання з пупарію)

У дослідах з концентрацією солей $Cd\ 10^{-5}$ М нанізм яскравіше виражений у самок і становить 11,1 %, на відміну від самців (6,3 %). Аналогічні показники реєструються в дослідах із концентраціями солей свинцю 10^{-2} і 10^{-4} М, де ця мальформація становить 15,8 % (♀) і 15,6 % (♂), а також 14,6 % (♀) і 14, 2 % (♂) відповідно.

Мухи з потворствами були поміщені в окремі контейнери для спостереження їх поведінки і отримання наступного покоління. В етології цієї експериментальної групи були ідентифіковані зміни порівняно з мухами контрольної групи. Особливо це проявляється у відносинах між самцями та самками. Особи проявляли індіферентність до протилежної статі або процес спарювання виявлявся неможливим через морфофізіологічні аномалії мух. Спроби отримати друге покоління не увінчалися успіхом.

У дослідах із кадмієм, де концентрація металу становила 10^{-2} , 10^{-3} і 10^{-4} М, спостерігалася помітна сухість харчового субстрату порівняно з меншими концентраціями цього металу і з аналогічними показниками із серії дослідів зі свинцем. Вірогідно, це пов'язано зі зниженням рухової активності личинок внаслідок токсичного впливу кадмію у високих концентраціях. Тобто харчовий субстрат виявлявся «незадіяним» у результаті меншого виділення протеолітичних ферментів під час неактивного харчування личинок мух, а також зі зниженням кількості бактерій – супутників розкладання харчового субстрату, на які діють ті ж солі токсиканта. Зазначимо також, що харчовий субстрат у дослідах з $Cd\ 10^{-3}$, 10^{-4} , 10^{-5} і 10^{-6} М мав зеленувате забарвлення, а в тих же концентраціях із Pb – рожевий відтінок.

Таким чином, Calliphoridae – одні з перших комах, які виявляють і колонізують трупи тварин і людей [23, 32]. Морфометричні параметри і біологічні особливості цих мух широко застосовують судові ентомологи для встановлення мінімального часу, що минув із моменту смерті [13, 19]. Отже, інформація, наведена в нашому дослідженні, корисна не тільки у біомоніторингових дослідженнях, а і для фахівців судово-медичної експертизи в галузі ентомології для визначення часу розкладання трупів [32, 77], особливо

в промислово розвинених регіонах планети, де свинець і кадмій являють собою пріоритетні техногенні забруднювачі [4].

Найцікавішим фактом, виявленим у нашому дослідженні, стала реєстрація постійного об'єму пупарію, незалежно від його маси і смертності личинок від отриманих доз важких металів. Тобто нестачу маси тіла личинка під час заляльковування компенсує роздуванням повітроносних мішків, розташованих у черевному відділі («air sacs» [20]).

У процесі спостереження за мухами експериментальної групи помічено вплив важких металів на репродуктивну здатність. Це підтверджується працями Morgen & Trumble (2010) [52], які показують, що значні концентрації металів часто викликають модифікації проковтування, порушення локомоторного апарату і зміни репродуктивної поведінки (зниження плодючості і життєздатності потомства). Однак *C. vicina* можна віднести до групи толерантних до важких металів комах, які мають пристосування, що дозволяють їм витримувати вплив відносно високих концентрацій деяких важких металів [30], оскільки в наших експериментах із концентраціями *Pb* і *Cd* в 10^{-6} – 10^{-8} М личинки виживають, утворюють пупарії і більшість із відроджених імаго не мають очевидних морфологічних аномалій. Невелика кількість личинок, які все ж «відставали» в рості поряд з усіма, ймовірно, пов'язана з ендогенними процесами [55, 73, 74], або ж з індивідуальною надчутливістю до токсикантів.

Таким чином, найбільш токсичним металом виявився кадмій, оскільки в наведеній серії експериментів помітна висока смертність особин на стадії личинки і пупарію порівняно з аналогічними показниками у варіантах дослідів зі свинцем. До середини експерименту і в дослідах із *Pb* смертність личинок досягала близько 50 %, проте в подальшому практично всі пупарії перетворилися на імаго, на відміну від серії дослідів із *Cd*, де загибель особин спостерігалася протягом усього експерименту. В результаті впливу солей кадмію на розвиток личинок мух зареєстровано такі мальформації: деформація крил, нанізм, деформація черевця і патології пупаріації. Вплив солей свинцю на

личинок *C. vicina* виражений у таких аномаліях розвитку: деформація крил, нанізм, чорне забарвлення (меланізм) і патологія пупаризації (рис. 6.3.11, *д, е*). У строках виходу мух із пупаріїв спостерігалася затримка: молоді мухи відродилися в середньому пізніше на 18 і 24 години в експериментах зі свинцем і кадмієм відповідно, порівняно з аналогічним показником у мух контрольної групи. У 50 % імаго мух, личинки яких харчувалися субстратом, що містив солі *Cd*, відзначався нанізм (карликовість). Дорослі мухи, личинки яких вживали з їжею солі *Pb*, лише в 10 % мали аналогічні аномалії. В обох експериментах (*Cd*, *Pb*) більшість імаго мух проявили морфологічні мутації ніг і крил. Через патологію крил (вкороченість і деформація) мухи були не здатні до польоту і спаровування.

На підставі наших досліджень, ми діходимо висновку, що пупарії – це одна з найзручніших стадій розвитку для екологічних, морфологічних досліджень двокрилих, оскільки як імаго, так і личинки значною мірою залежать від ступеня «насиченості їжею» і часу переходу від стадії до стадії.

Експериментальні дослідження впливу важких металів на розвиток комах робить їх актуальними і перспективними в загальній проблемі біологічних аспектів охорони навколишнього середовища.

Висновки по розділу

1. Аналіз варіабельності лінійних характеристик особин *Calliphora vicina* R.-D. показав їх залежність від температурних умов. Найзначніші відмінності виявлено у ширині голови та довжині окремих сегментів кінцівок. Діапазон коливань ширини голови в особин у природних умовах значно ширший (1,55–2,40 мм), що пов'язано з неоднорідністю мікрокліматичних умов, у яких розвивалися личинки, та з різними обсягами трофічного ресурсу. Лабораторна вибірка особин характеризується меншою варіабельністю розміру голови (2,00–2,34 мм). Також суттєво варіює довжина лапки 1-ї пари ніг (особинам, зібраним у природних умовах, властива лапка, довша на 4,7 % порівняно з особинами, виведеними у штучних умовах). Отже, еколого-

морфологічні дослідження вказують на пластичність морфометричних ознак *C. vicina* та гнучкість в освоєнні видом різноманітного середовища існування.

2. Установлено, що у процесі онтогенезу некробіонтних двокрилих *Lucilia caesar* (L.) відбуваються три стрибки зростання ваги личинок мух, особливо різкі й високі на перших стадіях онтогенезу: личинки з I до II віку за два дні збільшують вагу у 26 разів ($0,72 \pm 0,043 - 18,68 \pm 0,333$ мг), що пояснюється екологічною специфікою цієї групи комах, оскільки некробіонтні двокрилі постають головними утилізаторами м'яких тканин трупів. Вага імаго мух коливалася у межах 25–30 мг і була у 1,89 раза меншою за вагу пупаріїв. Довжина личинок постійно зростає до IV віку ($13,02 \pm 0,121$ мм), під час утворення пупаріїв довжина зменшується у 1,2 раза ($10,64 \pm 0,214$ мм). Це свідчить про складні процеси метаморфозу мух на стадії псевдолялечки.

3. Негативні токсикологічні ефекти важких металів на розвиток некробіонтних двокрилих (на прикладі *Calliphora vicina* R.-D.) проявляються в деформації крил, нанізмі, деформації черевця і патології в пупаріації. Установлено летальну дозу для личинок *C. vicina* (10^{-2} М для *Cd*). У дослідженні зареєстровано майже постійний об'єм пупарію, незалежно від його маси і доз важких металів у субстраті, який споживали личинки. Вплив солей свинцю на розвиток *C. vicina* виражений у таких мальформаціях: деформація крил, нанізм, викривлення кінцівок, меланізм і патології в пупаризації. Доведено, що *C. vicina* можна віднести до групи комах, толерантних до дії важких металів та здатних витримувати вплив відносно високих концентрацій *Cd* та *Pb*.

Основні публікації дисертанта за матеріалами розділу:

- 1). Фали Л. І., Шульман М. В. Пластичність морфометричних ознак *Calliphora vicina* у постійних і мінливих температурних умовах культивування. Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2013. 21 (1): 3–9.;
- 2). Marija V. Shulman, Olexandr Y. Pakhomov, Viktor V. Brygadyrenko. Effect of plumbum and cadmium ions upon the pupariation and morphological changes of

Calliphora vicina (Diptera, Calliphoridae). *Folia Oecologica* – vol. 44, no 1 (2017). – P. 28–37. Doi: 10.1515/foecol-2017-0004).P. «SCOPUS» (IF 0,29).

Перелік посилань

1. *Абилев С. К., Тарасов А. В., Тарасов В. А.* Прогностическая эффективность краткосрочных тест-систем при оценке канцерогенной активности химических соединений // *Экологическая генетика*. 2004. – Т.11, № 4. – С. 12–21.
2. *Баянова М. Ф., Кулкыбаев К. К., Султанбекова З. К., Дюсенбаева Н. К.* Цитогенетическая нестабильность у рабочих титаново-магниевого производства в зависимости от условий труда // *Мед. труды и пром. экология*. – 2004. – № 11. – С. 16–20.
3. *Барашинев Ю. И., Бахарев В. А.* Эмбриофенопатии. Диагностика и профилактика аномалий центральной нервной системы и скелета. М. : Триада-Х, 2010. – 480 с.
4. *Бобильов Ю. П., Бригадиренко В. В., Булахов В. Л., Гайченко В. О., Гассо В. Я., Дідух Ю. П., Івашов О. В., Кучерявий В. П., Мальований М. С., Мицик Л. П., Пахомов О. Є., Царік І. В., Шабанов Д. О.* Екологія. Підручник. – Харків : Фоліо, 2014. – 672 с.
5. *Коста М., Хек Дж.Д.* Канцерогенность ионов металлов // *Некоторые вопросы токсичности металлов / Пер. с англ.* М. : Мир, 1993. – С. 213–227.
6. *Свинухова С. В.* Экологическая обусловленность хронической заболеваемости населения малых городов // *Пробл. регион. экол.* 2010. № 1. – С. 230–236.
7. *Слободян В. А.* Содержание кадмия в различных почвенно-климатических зонах Ивано-Франковской области и его влияние на рост животных и растений // *Микроэлементы в окружающей среде*. Киев : Наукова думка, 1980. – С. 43–46.

8. Ahamed M., Siddiqui M. K. (2007). Low level lead exposure and oxidative stress: Current opinions. *Clinica Chimica Acta*. Vol. 383: 57–64.
9. Apostoli P., Catalani S. (2011). Metal ions affecting reproduction and development. *Metal Ions in Life Sciences*. Vol. 8: 263–303.
10. Bahadorany S., Hilliker A. J. (2009). Biological and behavioral effects of heavy metals in *Drosophila melanogaster* adults and larvae. *Journal of Insect Behavior*. Vol. 22: 399–411.
11. Berger B., Dallinger R. (1993). Terrestrial snails as quantitative indicators of environmental metal pollution. *Environmental Monitoring and Assessment*. Vol. 25: 65–84.
12. Bessonova V. P., Ivanchenko O. E., Ponomaryova E. A. (2015). Combined impact of heavy metals (Pb^{2+} and Cd^{2+}) and salinity on the condition of *Lolium perenne* long-term assimilation apparatus. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*. Vol. 23: 15–20.
13. Bharti M. (2009). Studies on life cycles of forensically important flies, *Calliphora vicina* and *Musca domestica* nebula at different temperatures. *Journal of Entomological Research*. Vol. 33: 273–275.
14. Braeckman B., Smugghe G., Brutsaert N., Cornelis R., Raes H. (1999). Cadmium uptake and defense mechanism in insect cells. *Environmental Research*. Vol. 80: 231–243.
15. Brygadyrenko V. V., Ivanyshyn V. M. (2014). Impact of ferric salt on body weight of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and litter granulometric composition in the laboratory experiment. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*. Vol. 22: 83–87.
16. Brygadyrenko V. V., Ivanyshyn V. M. (2015). Changes in the body mass of *Megaphyllum kievense* (Diplopoda, Julidae) and the granulometric composition of leaf litter subject to different concentrations of copper. *Journal of Forest Science*. Vol. 61: 369–376.

17. Butovskij R. O., Gongal'skij K. B. Ispol'zovanie morfometricheskikh parametrov populjacii dlja ocenki urovnja antropogennogo vozdejstvija // Bioindikacija radioaktivnyh zagriznenij: sb. nauch. trudov. – 1999. – S. 308–319.
18. Chambers L., Woodrow S., Brown A.P., Harris P.D., Phillips D., Hall M., Church J.C.T., Pritchard D.I. (2003): Degradation of extracellular matrix components by defined proteinases from greenbottle larva *Lucilia sericata* used for the clinical debridement of non-healing wounds. *British Journal of Dermatology*. Vol. 148: 14–23.
19. Chen C. D., Nazni W. A., Ramli R., Chia K. H. M. (2011). First study on the larval growth parameter and growth rate of a forensically important blow fly, *Hypopygiopsis violacea* (Macquart, 1835) (Diptera; Calliphoridae). *International Conference on Biomedical Engineering and Technology IPCBEE*. Vol. 11: 159–163.
20. Chown S. L., Nicolson S. W. (2004). *Insect physiological ecology mechanisms and patterns*. Oxford: Oxford University Press, 153 p.
21. Craig A., Hare L., Tessier A. (1999). Experimental evidence for cadmium uptake via calcium channels in the aquatic insect *Chironomus staegeri*. *Aquatic Toxicology*. Vol. 44: 255–262.
22. 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.
23. Donovan S. E. et al. (2006). Larval growth rates of the blowfly, *Calliphora vicina*, over a range of temperatures. *Medical and Veterinary Entomology*. Vol. 20: 106–114.
24. Early M., Goff M. L. (1986). Arthropod Succession Patterns in Exposed Carrion on the Island Of O'hau, Hawaiian Islands, USA. *Medical entomology*. Vol. 23 (5), 520–531.
25. Emmerling C., Krause K., Schrader D. (1997). The use of earthworms monitoring soil pollution by heavy metals. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde*. Vol. 160: 33–39.

26. Faber J., Heijmans G. (1997). Polycyclic aromatic hydrocarbons in soil detritivores. In: Van Straalen NM, Krivolutsky DM (eds). Bioindicator systems for soil pollution. NATO ASI Series. Vol. 16. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Pp. 31–42.
27. Fali L. I. Plastichnist' morfometrichnih oznak *Philonthus spinipes* (Coleoptera, Staphylinidae) v umovah eksperimentu // Pitannja bioindikaciï ta ekologii. – Zaporizhzhja, 2009. – Vip. 4, № 2. – S. 175–181.
28. Florea A. M., Busselberg D. (2006). Occurrence, use and potential toxic effects of metals and metal compounds. *Biometals*. Vol. 19: 419–427.
29. Fu F., Wang Q. (2011). Removal of heavy metal ions from wastewaters. *Journal of Environmental Management*. Vol. 92: 407–418.
30. Gall J. E., Boyd R.S., Rajakaruna N. (2015). Transfer of heavy metals through terrestrial food webs: a review. *Environ Monit Assess* 187: 201.
31. Gillespie J. P., Kanost M. R., Trenszeck T. (1997). Biological mediators of insect immunity. *Annual Review of Entomology*. Vol. 42: 611–643.
32. Greenberg B. (1991). Flies as forensic indicators. *Journal of Medical Entomology*. Vol. 28: 565–577.
33. Greenwood N. N., Earnshaw A. (1997). Chemistry of the elements. Oxford: Elsevier Butterworth-Heinemann, 1305 p.
34. Greville R. W., Morgan A. J. (1990). The influence of size on the accumulated amounts of metals (Cu, Pb, Cd, Zn and Ca) in six species of slug sampled from a contaminated woodland site. *Journal of Molluscan Studies*. Vol. 56: 355–362.
35. Hagvar S. (1982). Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I: Relations to plant communities and soil fertility. *Pedobiologia*. Vol. 22: 255–296.
36. Heikens A., Peijnenburg W. J., Hendriks A. J. (2001). Bioaccumulation of heavy metals in terrestrial invertebrates. *Environmental Pollution*. Vol. 113: 385–393.
37. Hopkin S. P. (1989). Ecophysiology of metals in terrestrial invertebrates. London: Elsevier Applied Science Publishers Ltd., 366 p.

38. Huhta V., Ikonen E., Vilkamaa P. (1979). Succession of invertebrate populations in artificial soil made of the sewage sludge and crushed bark. *Annales Zoologici Fennici*. Vol. 16: 223–270.
39. Ireland M. P. (1983). Heavy metal uptake and tissue distribution in earthworms. In: Satchell J.E. (ed.). *Earthworm Ecology – from Darwin to Vermiculture*. London: Chapman and Hall, 247–265.
40. James M. T. Family Calliphoridae // A catalog of the Diptera of the Oriental Region. – 1977. – VIII. – P. 526–556.
41. Janssens T. K. S., Roelofs D., Van Straalen N. M. (2009). Molecular mechanisms of heavy metal tolerance and evolution in invertebrates. *Insect Science*. Vol. 16: 3–18.
42. Kachalova O. L. Vozdejstvie vybrosov avtotransporta na prirodnuju sredu. – M.: Nauka, 1992. – 185 s.
43. Kulbachko Y. L., Didur O. O., Pakhomov O. Y., Loza I. M. (2014). Trophic-metabolic activity of earthworms (Lumbricidae) as a zoogenic factor of maintaining reclaimed soils' resistance to copper contamination. *Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, Ecology*. Vol. 22: 99–104.
44. Kulbachko Y. L., Didur O. O., Loza I. M., Pakhomov O. Y., Bezrodnova O. V. (2015). Environmental aspects of the effect of earthworm (Lumbricidae, Oligochaeta) tropho-metabolic activity on the pH buffering capacity of remediated soil (Steppe zone, Ukraine). *Biology Bulletin*. Vol. 42: 899–904.
45. Li G., Zhao Z., Liu J., Jiang G. (2011). Effective heavy metal removal from aqueous systems by thiol functionalized magnetic mesoporous silica. *Journal of Hazardous Materials*. Vol. 192: 277–283.
46. Lobanov A. M. Potencial'naja plodovitost', typy sozrevaniya i otkladki jaic u muh semejstva Fanniidae i Calliphoridae // Dvukrylye nasekomye. – M. : MGU, 1984. – S. 58–69.
47. Luce M. C., Schyberg J. P., Bunn C. L. (1993). Metallothionein expression and stress response in aging human diploid fibroblasts. *Experimental Gerontology*. Vol. 28: 17–38.

48. Mackie G. L. (1989). Tolerances of five benthic invertebrates to hydrogen ions and metals (Cd, Pb, Al). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. Vol. 18: 215–223.
49. Marchenko M. I., Vinogradova E. B. Vlijanie sezonnyh izmenenij temperatury na skorost' razrushenija trupa lichinkami muh // Sud.-med. jekspertiza. – 1984. – № 4. – S. 11–14.
50. Melecis V. P., Spungis V. V., Shternbergs M. T. Indikacionnoe znachenie pochvennyh bespozvonochnyh v uslovijah industrial'nogo zagriznenija // Problemy pochvennoj zoologii: sb. nauch. trudov. – K. : Radjans'ke Zakarpattja, 1981. – S. 136–137.
51. *Metal Ions in Life Sciences*. Editors Astrid Sigel, Helmut Sigel and Roland K. O. Sigel, Metallothioneins and Related Chelators, Vol. 5, 156–175. ISSN 1559-0836. Royal Society of Chemistry, 2009. DOI: 10.1039/9781847558992-FP007.
52. Morgen C., Trumble J. (2010) The impact of metals and metalloids on insect behaviour. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. Vol. 135: 1–17.
53. Nahmani J., Lavelle P., Lapied E., Van Oort F. (2003). Effects of heavy metal pollution on earthworm communities in the north of France. *Pedobiologia*. Vol. 47: 663–669.
54. Nawrot T., Plusquin M., Hogervorst J., Roels H., Celis H., Thijs L., Vangronsveld J., Van Hecke E., Staessen J. (2006). Environmental exposure to cadmium and risk of cancer: A prospective population-based study. *Lancet*. Vol. 7: 119–126.
55. Nesin A. P., Simonenko N. P., Humata H., Chernysh S. I. (1995). Effects of photoperiod and parental age on the maternal induction of larval diapause in the blowfly, *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera: Calliphoridae). *Applied Entomology and Zoology*. Vol. 30: 351–356.
56. Nott J. A., Nicolaidou A. (1989). The cytology of heavy metal accumulation in the digestive glands of three marine gastropods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Vol. 237: 347–362.

57. Nuorteva P. Sarcosaprophagous insects as forensic indicators // Forensic medicine: A study in trauma and environmental hazards – Philadelphia, London, Toronto. – 1977. – Vol. 2. – P. 1072–1095.
58. Ozerov A. L. K izucheniju trupnyh muh Dal'nego Vostoka SSSR // Arhiv Zoologich. muzeja Moskov. gos. in-ta. – 1989. – № 27. – S. 114–142.
59. Payne J. A. (1965). A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology*. Vol. 46 (5), 592–602.
60. Pietrock M., Meinelt N., Marcogliese D. J. (2008). Effects of cadmium exposure on embryogenesis of *Stagnicola elodes* (Molluska, Gastropoda): potential consequences for parasite transmission // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* Vol. 55: 43–48.
61. Presing M., Balogh K. V., Salinki J. (1993). Cadmium uptake and depuration in different organs of *Lymnaea stagnalis* L. and the effect of cadmium on the natural zinc level. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. Vol. 24: 28–34.
62. Pruski A. M., Dixon D. R. Effects of cadmium on nuclear integrity and DNA repair efficiency in the gill cells *Mytilis edulis* L. // *Aquat. Toxicol.* 2002. – Vol. 57. – № 3. – P. 127–137.
63. Putman R. J. (1977). Dynamics of the blowfly *Calliphora erythrocephala* within carrion. *Animal Ecology*. Vol. 46: 853–866.
64. Putman R. J. (1983). Carrion and dung. The decomposition of animal wastes. London: Edward Arnold, 1–29.
65. Ratcliffe N. A., Götz P. (1990). Functional studies on insect haemocytes, including non-self recognition. *Research in Immunology*. Vol. 141: 919–923.
66. Safaee S., Fereidoni M., Mahdavi-Shanri N., Haddad F., Mirshamsi O. (2014). Effects of lead on the development of *Drosophila melanogaster*. *Periodicum Biologorum*. Vol. 116: 259–265.
67. Sharma R. K., Agrawal M. (2005). Biological effects of heavy metals: An overview. *Journal of Environmental Biology*. Vol. 26: 301–313.

68. Sun H-X., Liu Y., Zhang G-R. (2007). Effects of heavy metal pollution on insects. *Acta Entomologica Sinica*. Vol. 50: 178–185.
69. Tischer S. (2009). Earthworms (Lumbricidae) as bioindicators: The relationship between in-soil and in-tissue heavy metal content. *Polish Journal of Ecology*. Vol. 57: 513–523.
70. Triebkorn R., Köhler H. R. (1996). The impact of heavy metals on the grey garden slug, *Deroceras reticulatum* (Müller): Metal storage, cellular effects and semi-quantitative evaluation of metal toxicity. *Environmental Pollution*. Vol. 93: 321–343.
71. Van Straalen N. M. (1997). Community structure of soil arthropods as bioindicator of soil health. In: Pankhurst C, Doube BM, Gupta VVSR. (eds.) Biological indicators of soil health. CAB International, Wallingford, New York. 235–264.
72. Viktorov-Nabokov O. V., Verves Ju. G. Muhi semejstva Muscidae, Calliphoridae, Sarcophagidae v sinantropnyh kompleksah Ukrainy // Mater VII s#ezda VJeO. – L., 1974. – T. 4, № 1. – 210 s.
73. Vinogradova E. B., Reznik S. Y. (2000). Endogenous changes of the tendency to larval diapause in laboratory generations sequences of the blowfly, *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae). *International Journal of Dipterological Research*. Vol. 11: 3–8.
74. Vinogradova E. B. (1984). The blowfly, *Calliphora vicina* as a model object for the ecological and physiological studies. Proceedings of ZIN RAS. Vol. 118. Leningrad: Nauka, 272 p.
75. Westcott K., Kalff J. (1996). Enviromental factors affecting methyl mercury accumulation in zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. Vol. 53: 2221–2228.
76. Xu Y., Wang Y., Zheng Q., Li B. et al. Clinical manifestations and arsenic methylation after a rare subacute arsenic poisoning accident // Toxicol. Sci. 2008. – Vol. 103. – № 2. – P. 278–284.

77. Zhang M., Pu J. (2011). Mineral materials as feasible amendments to stabilize heavy metals in polluted urban soils. *Journal of Environmental Sciences (China)*. Vol. 23: 607–615.

78. Znidarsic N., Tusek-Znidarsic M., Falnoga I., Scancar J., Strus. J. Metallothionein-like proteins and zinc–copper interaction in the hindgut of *Porcellio scaber* (Crustacea: Isopoda) exposed to zinc. *Biological Trace Element Research*. 2005, Vol. 106, Issue 3, pp. 253–264.

ВИСНОВКИ

1. У різних типах біогеоценозів степового Придніпров'я з'ясовано особливості структури ентомофільного комплексу. Показано, що Diptera та Coleoptera складають близько 60 % від угруповання некрофільного комплексу. Встановлено види-індикатори стадій процесу розкладання та утилізації зоогенного опаду. Процес розкладання та ентомологічні сукцесії мають специфіку залежно від виду трупів та типу біогеоценозу, де відбувається процес розкладання трупів тварини.

2. Установлено сукцесійні зміни у процесі розкладання та утилізації органіки трупів тварин. Індикатори **I стадії** розкладання некроорганіки – це Muscidae (*Musca domestica*, *M. autumnalis*, *Muscina stabulans*), Calliphoridae (*Lucilia sericata*, *L. caesar*, *Calliphora vicina*), Silphidae (*Nicrophorus antennatus*, *N. germanicus*, *N. humator*, *N. fossor*, *N. investigator*, *N. vespillo*, *N. vespilloides*), Geotrupidae (*G. stercorosus*) та Staphylinidae (*Philonthus succiola*, *Ontholestes tessellatus*). Індикатори **II стадії** – Diptera родин Phoridae, Heleomyzidae, Sepsidae та Fanniidae, а також Coleoptera (*Hister quadrimaculatus*, *H. quadrimaculatus*, *Oiceoptoma thoracicum*, *Silpha obscura*, *Thanatophilus sinuatus*, *Geotrupes spiniger*, *G. stercorarius*, *G. stercorosus*). Індикатори **III стадії** розкладання трупів – мухи Sphaeroceridae. Індикаторами **IV стадії** розкладання некроорганіки виступають двокрилі Sepsidae, Fanniidae, жуки *Philonthus succiola*, *Dermestes lanarius*, *D. undulatus*.

3. Біологічні особливості трупів (будова шкірного покриву, хутро, пір'я, маса трупів, наявність хімусу в кишківнику, відкритих ран тощо) мають першорядне значення для колонізації трупів комахами некрофільного комплексу. Серед жуків-некробіонтів лише на трупах птахів були відмічені *N. germanicus* (липо-ясенєва діброва) і *N. humator* (штучні дубові насадження). Процес розкладання та утилізації трупів птахів відбувається більш інтенсивно порівняно зі швидкістю розкладання трупів ссавців. М'які тканини птахів швидше утилізуються комахами. Скелет птахів також швидше дефрагментується, а його тонкі та дрібні кістки активніше розтягують мурахи.

Але пір'яний покрив довше утилізується комахами, порівняно із зовнішніми покриттями ссавців.

4. Серед комах ентомоценозу урбоекосистем домінують синантропні двокрили (46 %). Кількість видів у герпетобіо біогеоценозів промислової зони м. Дніпро зазнає суттєвих коливань (9–101 вид), що пов'язано з відстанню до промислових підприємств. На трофічну структуру герпетобіо впливає зімкненість деревного і трав'яного покриву та щільність підстилки. Незбалансована розмірна структура угруповань підстилкових безхребетних свідчить про нестабільність трофічної мережі та антропогенне навантаження в досліджених біогеоценозах. Переважання екологічно пластичних еврибіонтів пояснюється високим рівнем техногенного забруднення в умовах міської агломерації.

5. За дії розкладання трупів тварин рівень pH ґрунту підвищується. Під трупами курчат pH зростає на 6,4–16,7 %, а щурів – на 2,2–14,2 % відносно контрольних значень. Вміст азоту в ґрунті під трупами курчат зростає на 9,5–42,2 %, а під трупами щурів – на 25,5–25,7 %. Вміст фосфору під трупами курчат зростає на 28,4–107,7 %, а щурів – на 57,5–75,7 %. Вміст калію в ґрунті під трупами курчат підвищується на 3,63 % до 69,8 %, а під трупами щурів – на 6,8–23,0 %. Отже, зоогенний опад – важливий фактор у накопиченні NPK -комплексу в ґрунті.

6. Аналіз варіабельності лінійних характеристик особин *Calliphora vicina* R.-D. показав їх залежність від температурних умов. Найзначніші відмінності виявлено у ширині голови та довжині окремих сегментів кінцівок. Діапазон коливань ширини голови в особин у природних умовах значно ширший (1,55–2,40 мм), що пов'язано з неоднорідністю мікрокліматичних умов, у яких розвивалися личинки, та з різними об'ємами трофічного ресурсу. Лабораторна вибірка особин характеризується меншою варіабельністю розміру голови (2,00–2,34 мм). Також суттєво варіює довжина лапки I пари ніг (особинам, зібраним у природних умовах, властива лапка, довша на 4,7 % порівняно з особинами, виведеними у штучних умовах). Отже, еколого-

морфологічні дослідження вказують на пластичність морфометричних ознак *C. vicina* та гнучкість в освоєнні видом різноманітного середовища існування.

7. Установлено, що у процесі онтогенезу некробіонтних двокрилих *Lucilia caesar* (L.) відбуваються три стрибки зростання ваги личинок мух, особливо різкі й високі на перших стадіях онтогенезу: личинки з I до II віку за два дні збільшують вагу у 26 разів ($0,72 \pm 0,043$ – $18,68 \pm 0,333$ мг), що пояснюється екологічною специфікою цієї групи комах, оскільки некробіонтні двокрилі постають головними утилізаторами м'яких тканин трупів. Вага імаго мух коливалася у межах 25–30 мг і була у 1,89 раза меншою за вагу пупаріїв. Довжина личинок постійно зростає до IV віку ($13,02 \pm 0,121$ мм), при утворенні пупаріїв довжина зменшується у 1,2 раза ($10,64 \pm 0,214$ мм). Це свідчить про складні процеси метаморфозу мух на стадії псевдолялечки.

8. Негативні токсикологічні ефекти важких металів на розвиток некробіонтних двокрилих (на прикладі *Calliphora vicina* R.-D.) проявляються в деформації крил, нанізмі, деформації черевця і патології в пупаріації. Установлено летальну дозу для личинок *C. vicina* (10^{-2} М для *Cd*). У дослідженні зареєстровано майже постійний об'єм пупарію, незалежно від його маси і доз важких металів у субстраті, який споживали личинки. Вплив солей свинцю на розвиток *C. vicina* виражений у таких мальформаціях: деформація крил, нанізм, викривлення кінцівок, меланізм і патології в пупаризації. Доведено, що *C. vicina* можна віднести до групи комах, толерантних до дії важких металів та здатних витримувати вплив відносно високих концентрацій *Cd* та *Pb*.

ДОДАТОК 1

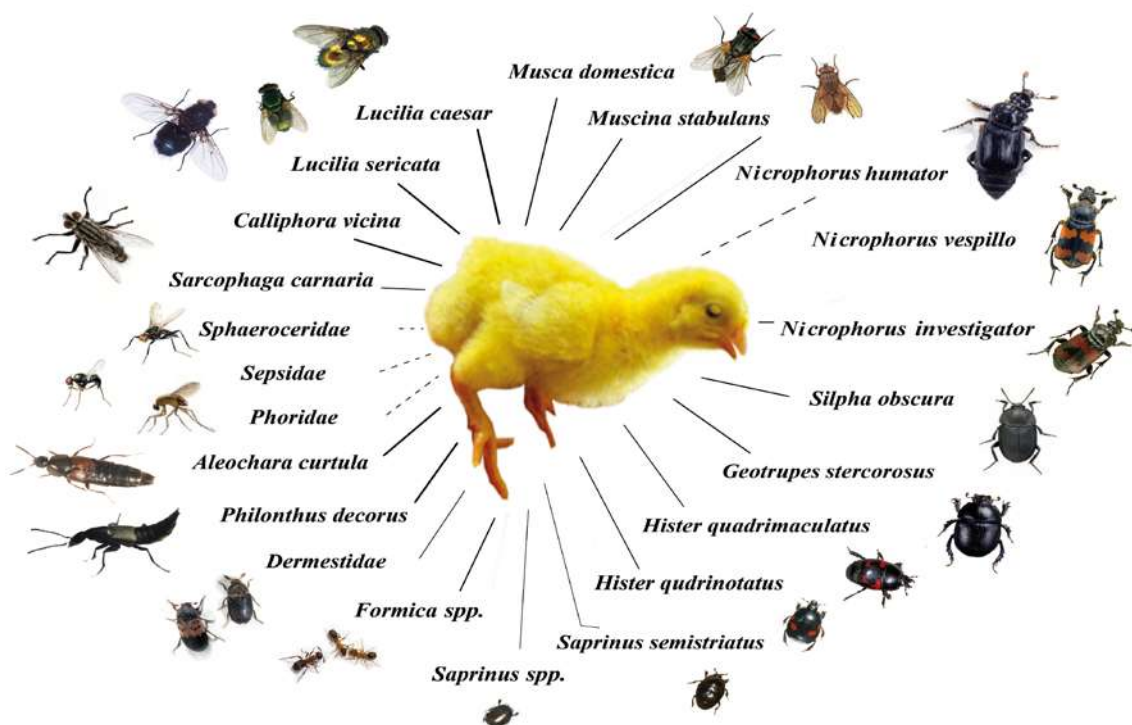


Рис. 4.1. Схема-ілюстрація домінантних представників ентомонекрокомплексу на трупах птахів у біотопах зі штучним дубовим насадженням на плакорі (ПД № 224)

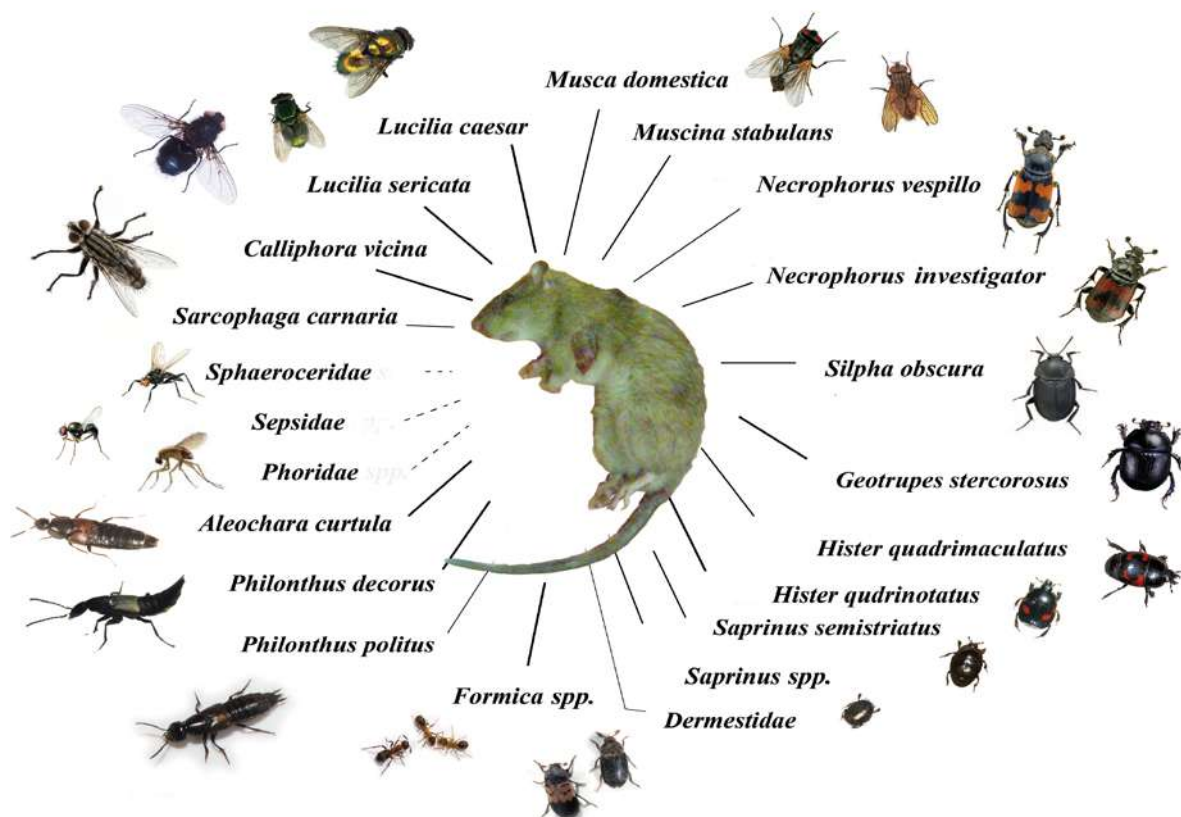


Рис. 4.2. Схема-ілюстрація домінантних представників ентомонекрокомплексу на трупах мікромамалій у біотопах зі штучним дубовим насадженням на плакорі (ПД № 224)

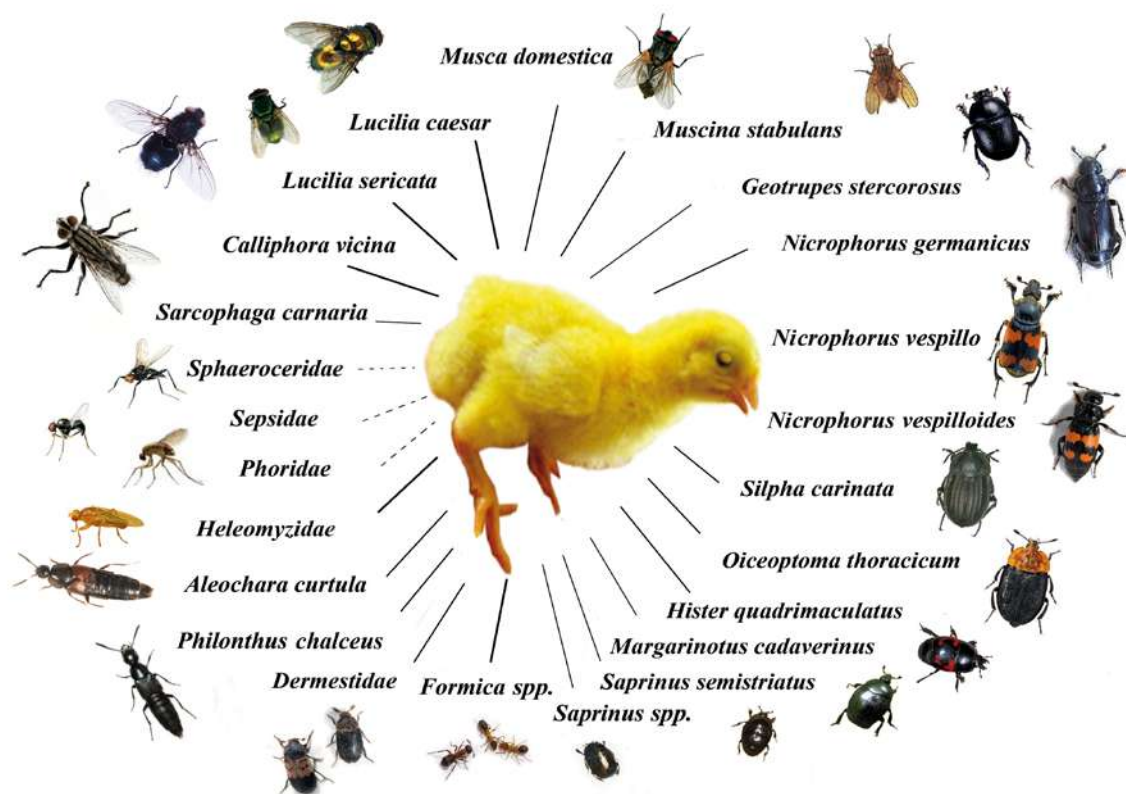


Рис. 4.3. Схема-ілюстрація домінантних представників ентомонекрокомплексу на трупах птахів у біотопах липо-ясеневої діброви (ПД № 207)

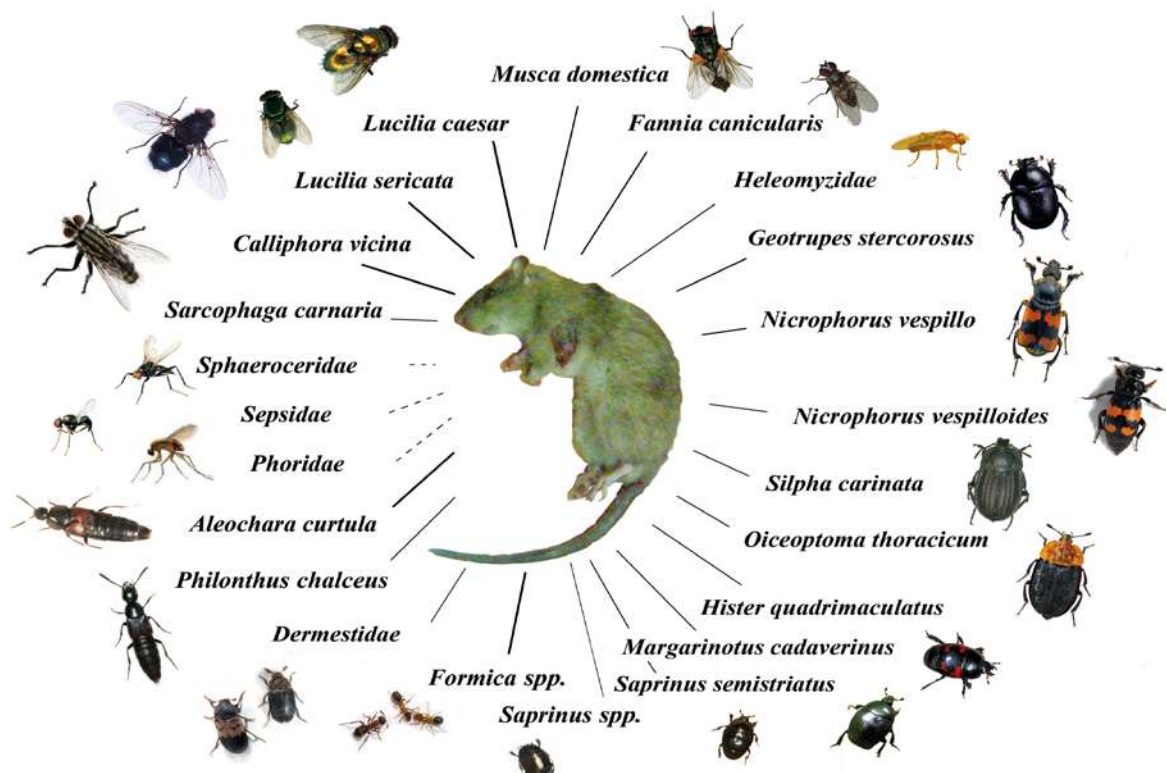


Рис. 4.4. Схема-ілюстрація домінантних представників ентомонекрокомплексу на трупах мікромамалій у біотопах липо-ясеневої діброви (ПД № 207)

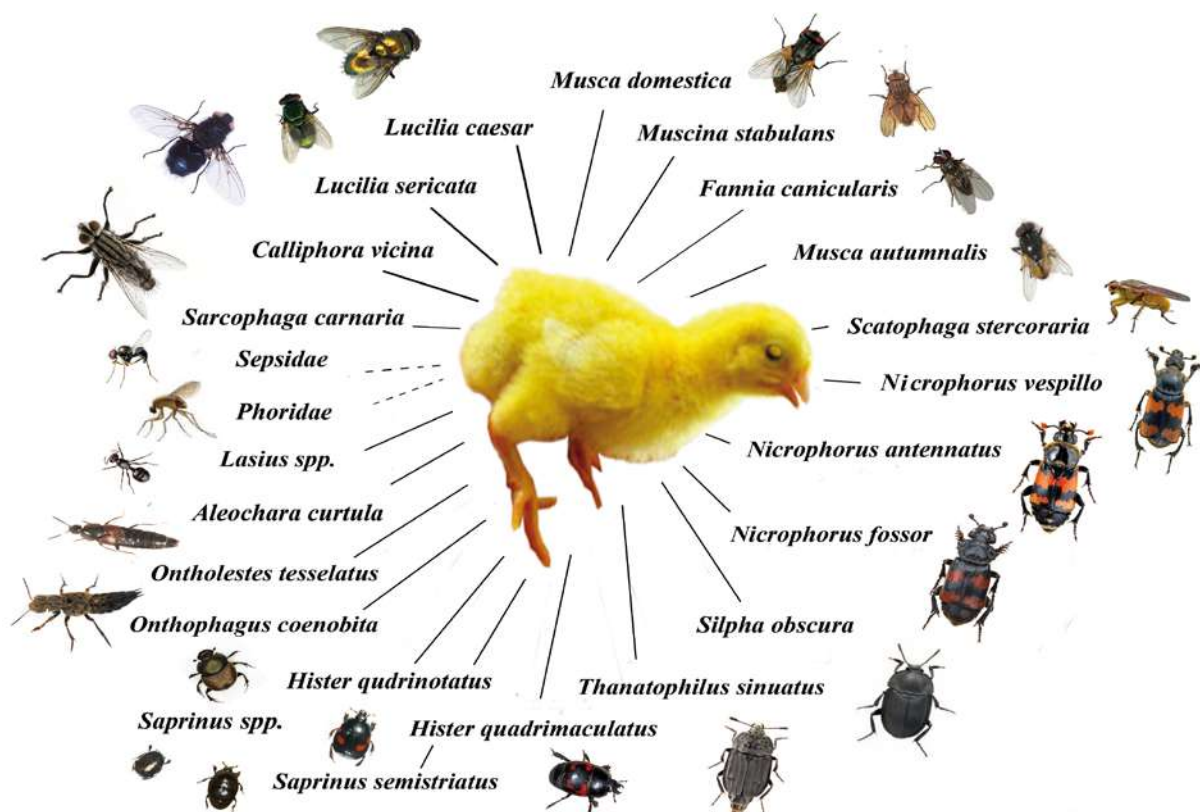


Рис. 4.5. Схема-ілюстрація домінантних представників ентомодекрокомплексу на трупах мікромамалій у біотопах степової цілини (ПД № 201)

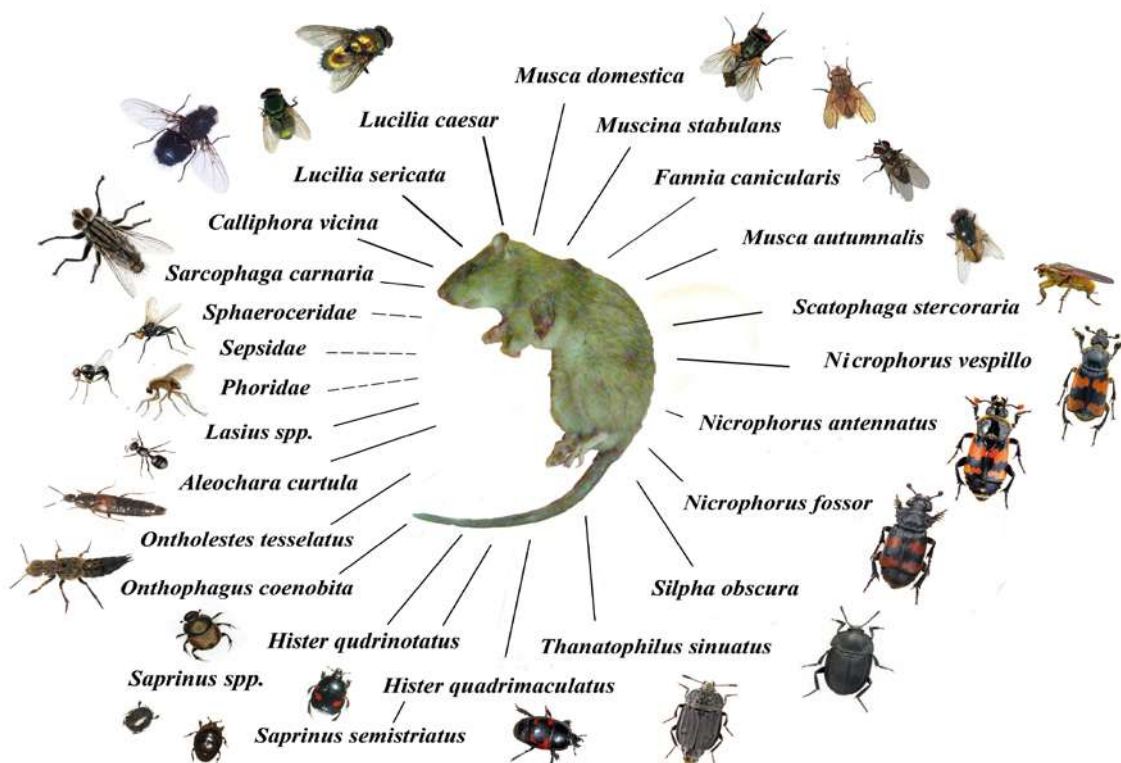


Рис. 4.6. Схема-ілюстрація домінантних представників ентомодекрокомплексу на трупах мікромамалій у біотопах степової цілини (ПД № 201)

ДОДАТОК 2

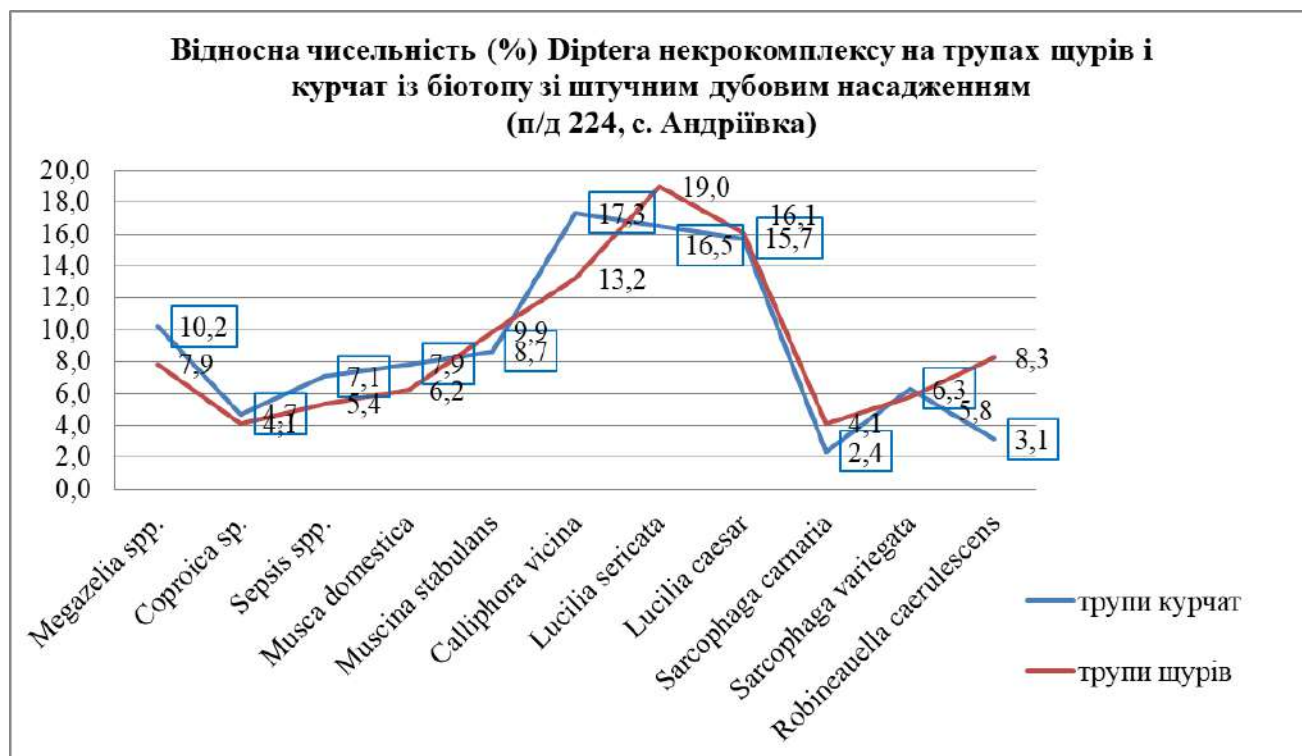


Рис. 4.7. Структура угруповань двокрилих некрокомплексу птахів і мікромамалій (ПД № 224)



Рис. 4.8. Структура угруповань двокрилих некрокомплексу птахів і мікромамалій (ПД № 207)

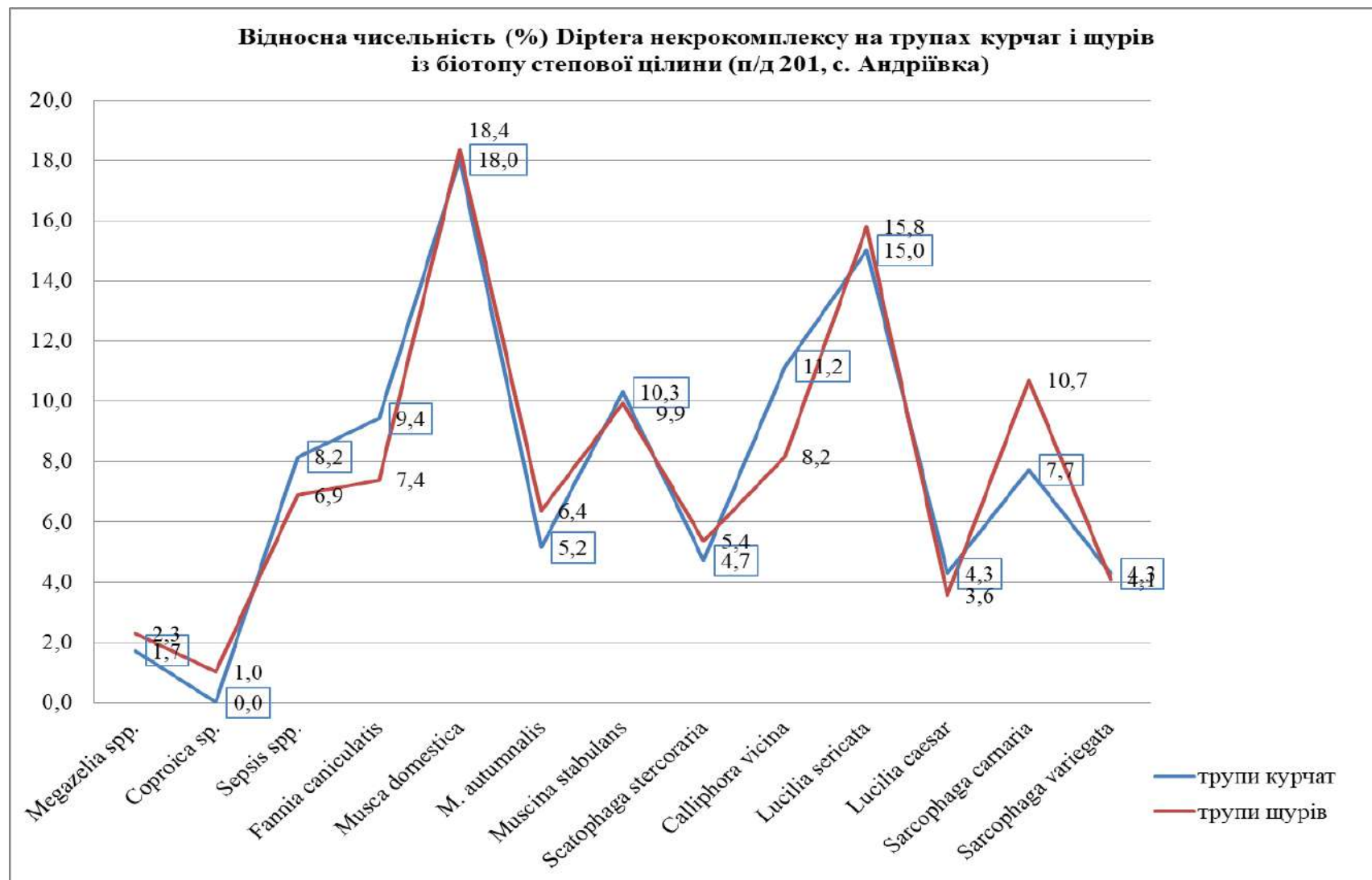


Рис. 4.9. Структура угруповань двокрилих некрокомплексу птахів і мікромамалій (ПД № 201)

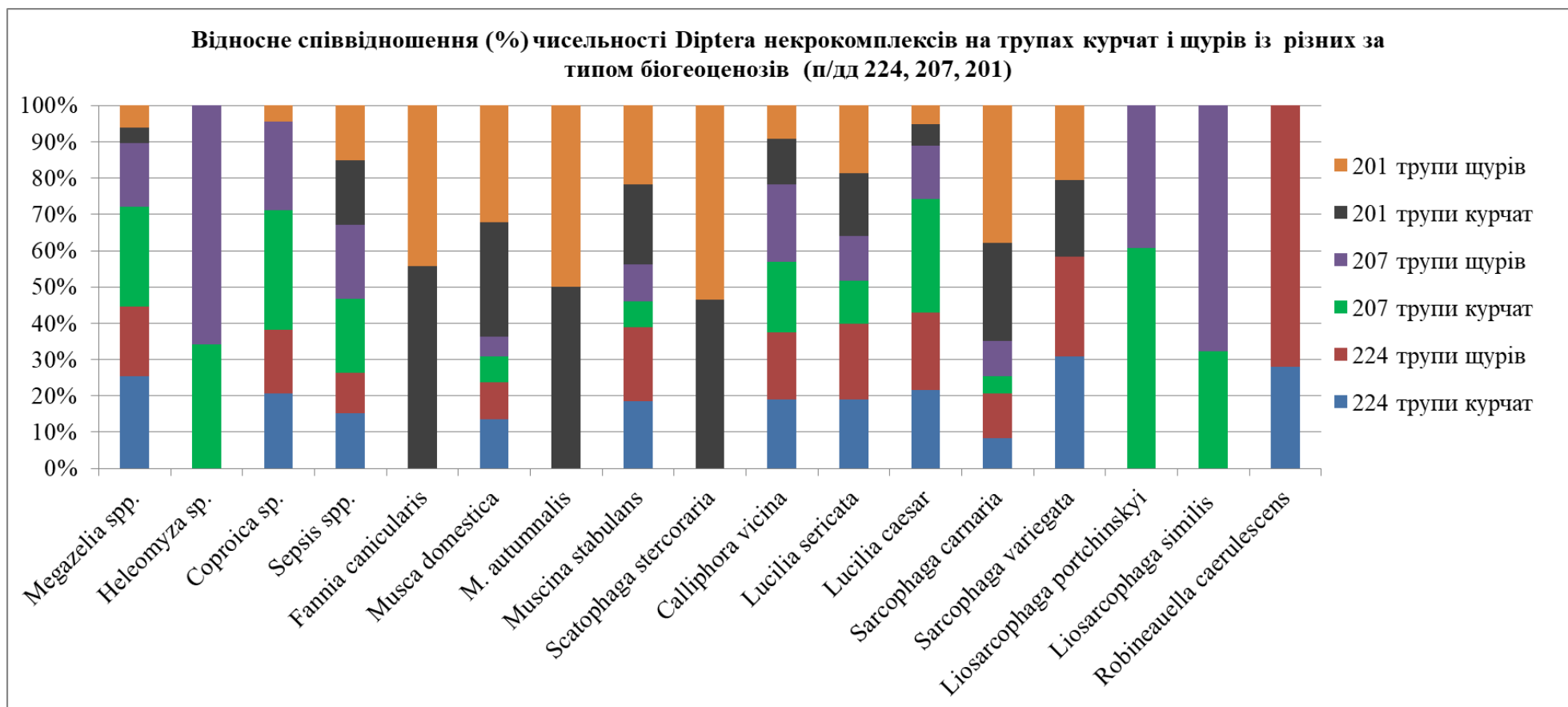


Рис. 4.10. Структура угруповань двокрилих некрокомплекса птахів і мікромамалій (ПДД № 201, 207, 224)

ДОДАТОК 3

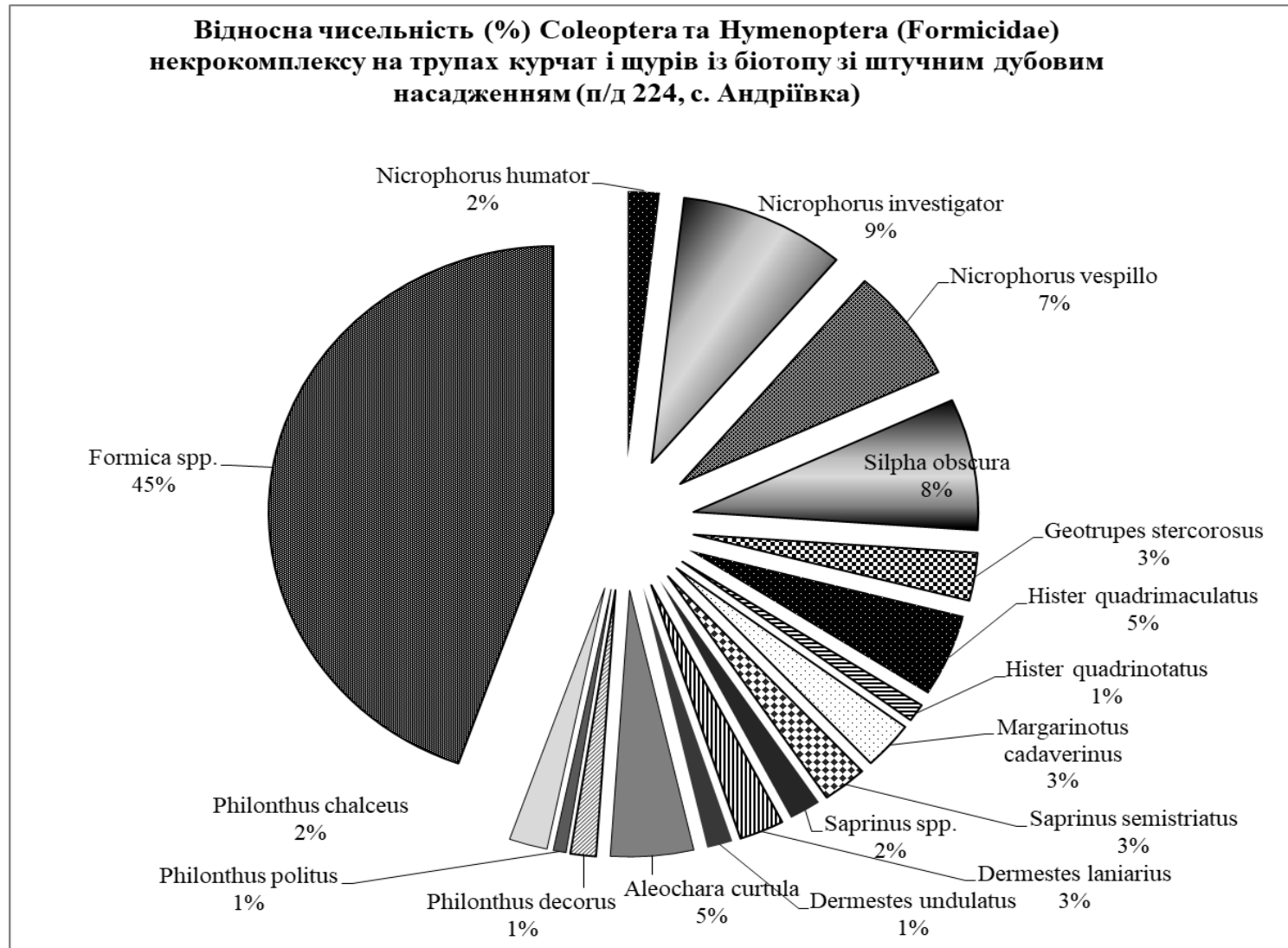


Рис. 4.11. Структура угруповань твердокрилих і мурах некрокомплексу птахів і мікромамалій (ПД № 224)

Відносна чисельність (%) Coleoptera та Hymenoptera (Formicidae) некрокомплексу на трупах курчат і шурів із біотопу липо-ясеневої діброви (п/д 207, с. Андріївка)

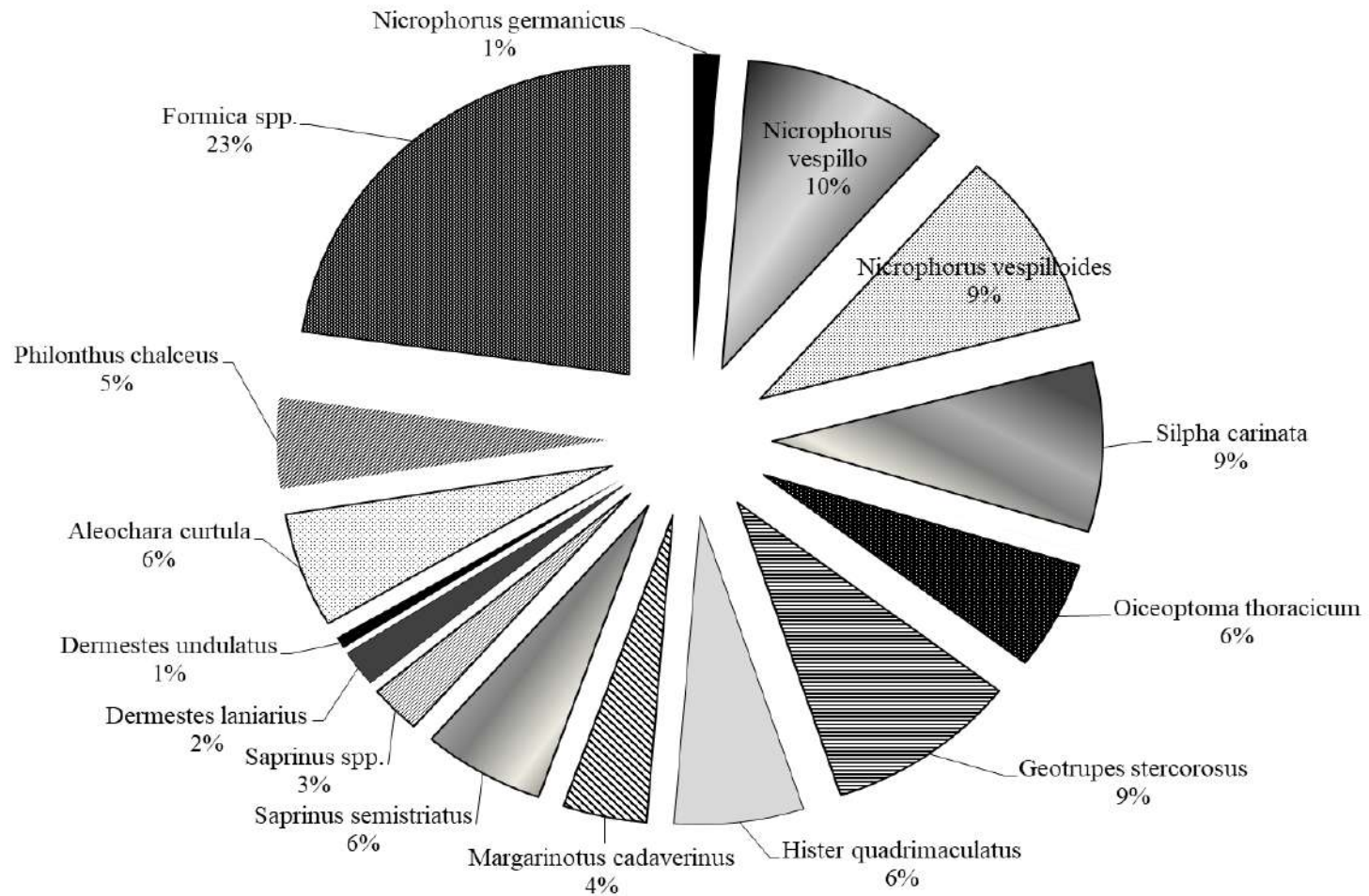


Рис. 4.12. Структура угруповань твердокрилих і мурах некрокомплекса птахів і мікромамалій (ПД № 207)

Відносна чисельність (%) Coleoptera та Hymenoptera (Formicidae) некрокомплексу на трупах курчат і щурів із біотопу степової цілини (п/д 201, с. Андріївка)

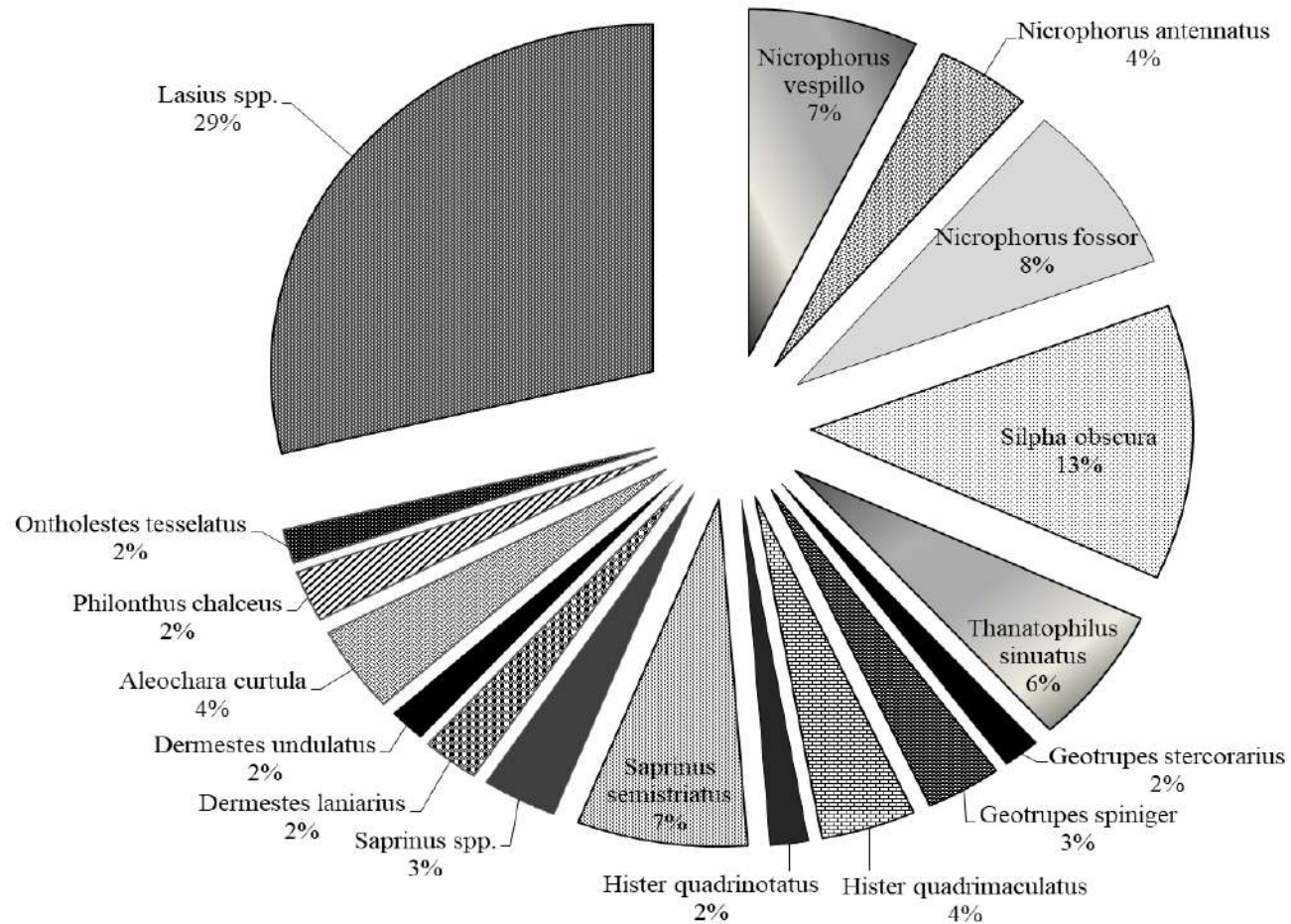


Рис. 4.13. Структура угруповань твердокрилих і мурах некрокомплексу птахів і мікромамалій (ПД № 201)

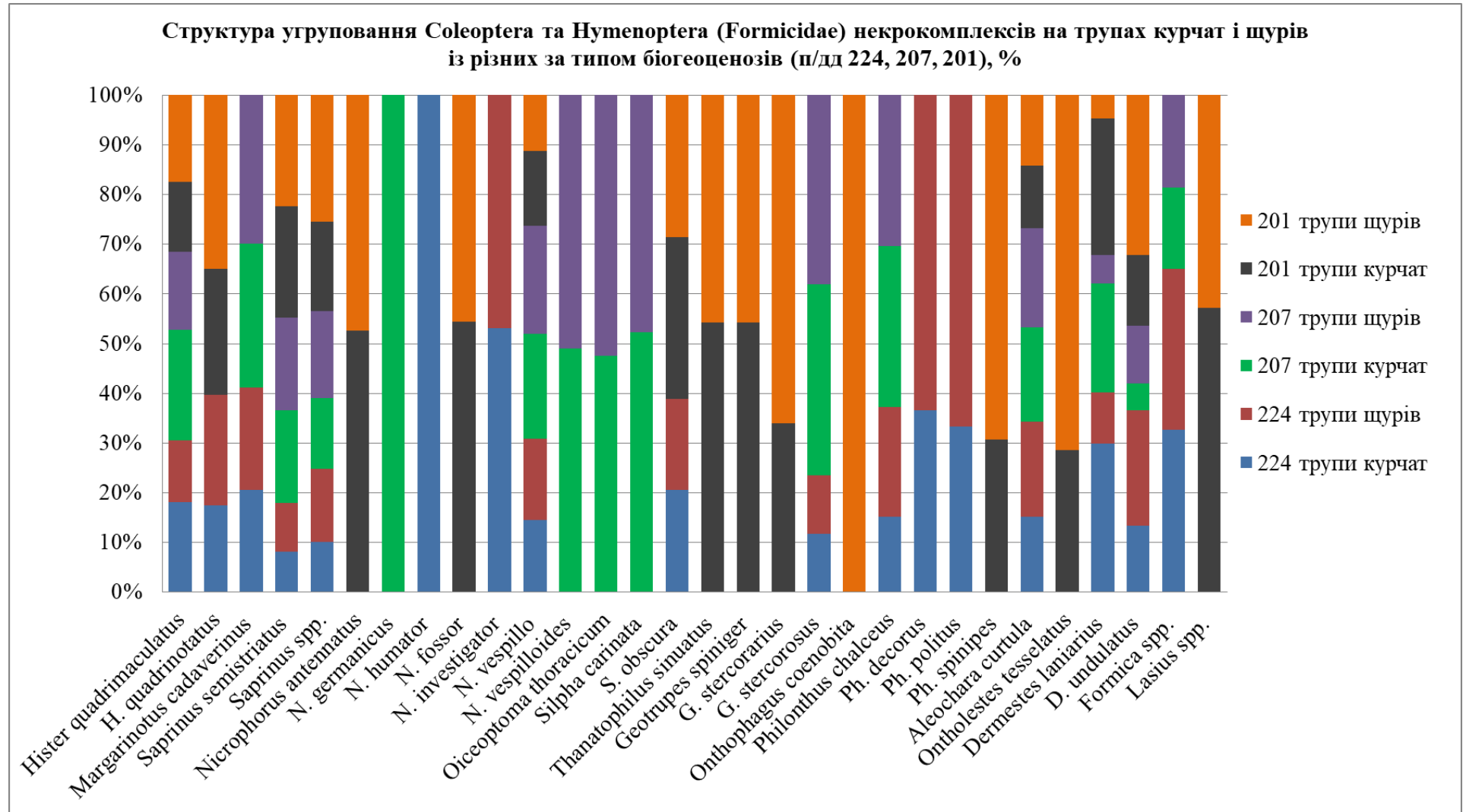


Рис. 4.14. Структура угруповань твердокрилих і мурах некрокомплекса птахів і мікромамалій (ПДД № 224, 207, 201)