

Ассамблея жуков-навозников (*Coleoptera, Scarabaeoidea*) – обитателей коровьего помета в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор (Дальний Восток России)

С. А. ШАБАЛИН

ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток, Проспект 100-летия Владивостока, 159
E-mail: oxecetonia@mail.ru

Статья поступила 11.05.2023

После доработки 14.06.2023

Принята к печати 15.06.2023

АННОТАЦИЯ

В северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор (Приморский край) изучена ассамблея жуков-навозников – обитателей коровьего помета. Приводятся данные о видовом составе, динамике населения, численности и биомассе навозников. Сравнение ассамблей навозников овечьего и коровьего помета долины р. Рязановки показало, что хотя эти ассамблей географически расположены на идентичных участках, сформировались они на основе общего пула видов и имеют близкий видовой состав жуков, однако структурные особенности этих ассамблей, а также динамические процессы, проходящие в них, имеют существенные различия. Это выражается в более богатом видовом составе жуков в коровьем помете, числе видов в отдельных функциональных группах, в различиях доминирующих видов, особенностях сезонного распределения численности и биомассы (в том числе и пиковых значений этих показателей для отдельных функциональных групп навозников), совокупных показателях перекрытия временных аспектов экологических ниш копрофильных скарабеоидных жесткокрылых. Высказывается предположение, что вышеуказанные различия обусловлены как историческими процессами формирования ассамблей, так и абиотическими факторами, в первую очередь размерами и консистенцией субстрата.

Ключевые слова: жуки-навозники, ассамблея, сезонная динамика, перехват ниш, биоразнообразие, Приморский край.

ВВЕДЕНИЕ

Копрофильные скарабеоидные жуки (*Coleoptera: Scarabaeoidea*) благодаря всесветному распространению, таксономическому и экологическому многообразию являются хорошим модельным объектом для изучения структуры, динамики и особенностей организации и функционирования ассамблей насекомых [Spector, 2006; Nichols et al., 2008; Ortega-Martínez et al., 2020]. Вопросам изучения ассамблей жуков-навозников различных регио-

нов и стран мира посвящено обширное число публикаций [Hanski, Cambefort, 1991; Simmonds, Ridsdill-Smith, 2011; Scholtz et al., 2012; и др.]. Являясь эфемерным трофическим ресурсом, экскременты отдельных видов позвоночных животных обладают различной доступностью для жуков-навозников. Доступность экскрементов для копрофагов сильно варьирует во времени и пространстве и может иметь существенное значение для стабилизации или колебаний популяций этих на-

секомых. Трофический отбор может играть важную роль в существовании видов и последующем совместном использовании ресурсов [Martín-Piera, Lobo, 1996; Filgueiras et al., 2009; Tocco et al., 2018].

В России изучение ассамблей навозников находится на начальных этапах. А. М. Псаревым рассматривалось участие жуков-навозников в структуре сообществ насекомых-ко-пробионтов на примере пастбищ юга Западной Сибири [Псарев, 2003, 2016]. На Дальнем Востоке России нами рассмотрены лишь некоторые ассамблеи этих жесткокрылых в овечьем и конском помете [Шабалин, 2020, 2021, 2022а]; обитатели коровьего помета в этом аспекте ранее не изучались. Соответственно, представляет интерес изучение ассамблей жуков-навозников – обитателей коровьего помета, и сравнение его с таковым в овечьем помете, что позволит оценить роль трофического отбора и влияния локального пула видов на структуру ассамблей.

Целью настоящей работы является изучение навозников – обитателей коровьего помета в долине р. Рязановки (Хасанский район), и сравнение результатов с ранее полученными в той же локальности и в те же сроки данными по обитателям овечьего помета [Шабалин, 2021] для выявления особенностей морфологии и динамики ассамблей копрофагов, обусловленных типом помета млекопитающих в Приморском крае.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор жуков как в коровьем, так и в овечьем помете осуществлялся на юге Приморского края (Хасанский район) в долине р. Рязановки ($42^{\circ}82'$ с. ш., $131^{\circ}23'$ в. д.) на выпасах “Экофермы” методом изъятия субстрата [Шабалин, 2021] с 7 апреля по 8 ноября 2018 г., раз в декаду. Видовая идентификация жесткокрылых проводилась с использованием Определителя насекомых Дальнего Востока [Берлов, 1989; Николаев, 1989], обзорных работ [Кабаков, 2006] и с учетом новых фаунистических находок [Шабалин, Берлов, 2008; Shabalin, 2018]. В качестве сравнительного материала использовалась коллекция ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. За весь период исследования изъято и подвергнуто выгонке 91,75 л коровьего помета, собрано и определено

более 38,5 тыс. экземпляров копрофильных скарабеоидных жесткокрылых. Названия таксонов даны по Каталогу палеарктических жесткокрылых [Dellacasa et al., 2016; Nikolajev et al., 2016; Ziani, Bezděk, 2016].

Функциональные группы выделены сочетанием трофодинамических отношений жуков и их размерных классов. Типы трофодинамических отношений даны по I. Hanski, Y. Sambifort [1991]: “dweller” (двеллеры) – жуки, обитающие в толще навоза; “tunneler” (туннелеры) – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасающие провизию для личинок, “roller” (роллеры) – жуки, катающие шары из навоза. Приняты следующие размерные классы жуков: мелкие (s) – до 4,7 мм, средние (m) – от 4,7 до 8,0 мм, крупные (l) – более 8 мм [Shabalin, 2023]. Для расчета показателей биомассы использовали оригинальные данные [Shabalin, 2023], учитывающие региональную специфику фауны.

Перекрывание экологических ниш жуков оценивалось с помощью формул [Colwell, Futuyma, 1971; Hanski, 1978; Yu, Orlóci, 1990]:

$$PS_{ik} = 1 - \frac{\sum_j |p_{ij} - p_{kj}|}{2},$$
$$PS_{ik} = \sum_j \min(p_{ij}, p_{ik}),$$

где PS_{ik} – перекрытие экологических ниш для видов i и k ; p_{ij} – доля вида i в момент времени j ; p_{kj} – доля вида k в момент времени j . В первой формуле полное перекрытие экологических ниш принимает значение, равное нулю, отсутствие перекрытия – единице. Во второй формуле – полное перекрытие принимает значение, равное единице, а отсутствие перекрытия – нуль. Пороговые значения определены для первой формулы – менее 0,8, для второй – более 0,1. Расчеты выполнялись в программах EstimateSWin910, Past 3.26 и Excel 2007.

При анализе сезонных аспектов населения жуков под видовым разнообразием понимается число видов, активных на имагинальной стадии развития.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав, функциональные группы. Всего собрано и определено 38771 экз.

жуков, относящихся к 36 видам, список которых приводится ниже.

Семейство Geotrupidae: *Geotrupes (Geotrupes) koltzei* Reitter, 1892, *Phelotrupes (Chromogeotrupes) auratus auratus* (Motschulsky, 1858).

Семейство Scarabaeidae, подсемейство Scarabaeinae: *Caccobius (Caccobius) brevis* Waterhouse, 1875, *Caccobius (Caccophilus) christophi* Harold, 1879, *Caccobius (Caccophilus) kelleri* (Olsoufieff, 1907), *Caccobius (Caccophilus) sordidus* Harold, 1886, *Liatongus minutus* (Motschulsky, 1861), *Onthophagus (Strandius) japonicus* Harold, 1874, *Onthophagus (Onthophagus) bivertex* Heyden, 1887, *Onthophagus (Parentius) punctator* Reitter, 1892, *Onthophagus (Palaeonthophagus) gibbulus* Pallas, 1781 и *Onthophagus (Phanaeomorphus) fodiens* Waterhouse, 1875.

Семейство Scarabaeidae, подсемейство Aphodiinae: *Acanthobodilus languidulus* (A. Schmidt, 1916), *Acrossus binaevulus* (Heyden, 1887), *Acrossus superatratus* (Nomura & Nakane, 1951), *Aganocrossus urostigma* (Harold, 1862), *Agrilinus ater* (De Geer, 1774), *Aphodaulacus koltzei* (Reitter, 1892), *Aphodaulacus variabilis* (Waterhouse, 1875), *Aphodiellus impunctatus* (Waterhouse, 1875), *Bodilopsis sordida* (Fabricius, 1775), *Colobopterus propraetor* (Balthasar, 1932), *Colobopterus notabilipennis* (Petrovitz, 1972), *Esymus pusillus* (Herbst, 1789), *Eupleurus subterraneus* (Linnaeus, 1758), *Gilletianus comatus* (Schmidt, 1920), *Labarrus sub-*

limbatus (Motschulsky, 1860), *Liothorax plagiatus* (Linnaeus, 1767), *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *Phaeaphodius rectus* (Motschulsky, 1866), *Pharaphodius rugosostriatus* (Waterhouse, 1875), *Planolinus nikolajevi* (Berlov, 1989), *Pseudacrossus nasutus* (Reitter, 1887), *Sinodiapterna songrini* (Stebnicka & Galante, 1992), *Sinodiapterna troitzkyi* (Jakobson, 1897) и *Teuchestes brachysomus* (Solsky, 1874).

Ожидаемое видовое разнообразие в исследуемой ассамблее жесткокрылых оценено с помощью функций Chao2 и Mao Tao (рис. 1), получены значения в терминальных точках функций – 37,63 и 38,04 вида, выявленное разнообразие составляет 94,64 и 95,67 % от теоретически ожидаемого соответственно. Доля выявленных видов в ассамблее пластинчатоусых жуков-навозников – обитателей коровьего помета в долине р. Рязановки, составляет 56,25 % от фауны этих жуков в Хасанском районе Приморского края [Шабалин, 2022б].

Жесткокрылые отнесены к пяти функциональным группам с учетом трофодинамических отношений и размерных классов. Наиболее хорошо представлена группа дверблеров среднего размерного класса (12 видов), а также мелкие дверблеры (8 видов), в группах туннелеров среднего размерного класса и крупных туннелеров отмечено по шесть видов в каждой и только четыре вида зарегистрировано в группе крупных дверблеров.

Сезонные аспекты изменения видового состава.

Активность имаго жесткокрылых отмечается с начала апреля и продолжается до первой декады ноября. В первой декаде апреля в сборах встречается исключительно среднеразмерный дверблер *Phaeaphodius rectus*. Во второй декаде апреля к нему добавляются два мелкоразмерных дверблера – *Aphodaulacus koltzei* и *Sinodiapterna songrini*. В третьей декаде апреля появляются крупноразмерный дверблер *Teuchestes brachysomus*, крупноразмерные туннелеры (*Geotrupes koltzei* и *Onthophagus fodiens*), а также туннелеры среднего размерного класса – *Caccobius christophi* и *C. sordidus*. С третьей декады апреля до конца мая происходит увеличение числа видов, причем максимальное таксономическое разнообразие жуков, населяющих коровий помет в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор, отмечается в третьей декаде мая (20 видов). Этот первый пик таксономиче-

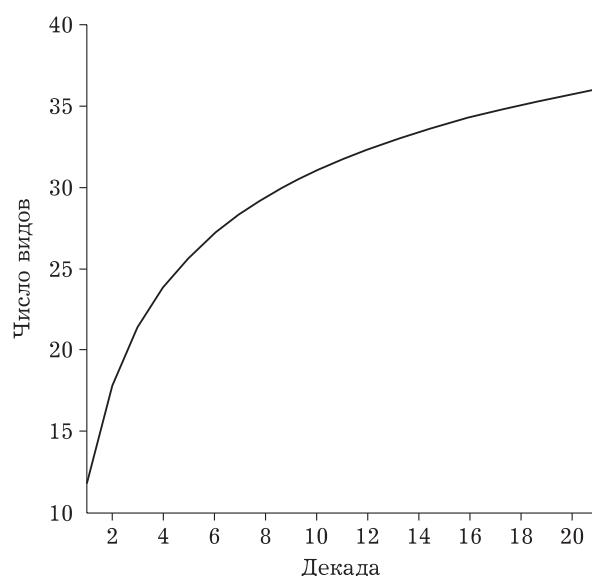


Рис. 1. Кривая накопления (Мо Тэо) видов жуков-навозников

ского разнообразия имаго связан с возрастанием до 14 числа видов дщеллеров. С первой декады июня до первой декады июля видовое разнообразие снижается. Так, в первой декаде июля отмечается активность лишь четырех видов туннелеров и двух видов дщеллеров. Со второй декады июля число активных на имагинальной стадии развития видов увеличивается и сохраняется в пределах 13–17 видов до первой декады октября. Второй небольшой пик таксономического разнообразия отмечается в третьей декаде августа и первой декаде сентября. Складывается этот пик прежде всего за счет туннелеров, видовое разнообразие которых достигает максимальных значений за вегетационный период. Со второй декады октября до первой декады ноября разнообразие резко сокращается. В первой декаде октября таксономическое разнообразие (16 видов) состоит из видов с растянутым периодом активности имаго (*Caccobius sordidus*, *Onthophagus bivertex*, *Aganocrossus urostigma*, *Labarrus sublimbatus*, *Otophorus haemorrhoidalis*, *Phaeaphodius rectus* и др.) и видов с типично осенним периодом активности (*Onthophagus gibbulus*, *Aphodaulacus variabilis*, *Planolinus nikolajevi*, *Pseudacrossus nasutus*). Со второй декады октября из видов с типично осенним периодом активности имаго встречается лишь *Onthophagus gibbulus* и наблюдается долётыование видов с растянутым периодом имаги-

нальной активности. Во второй декаде ноября с сильным понижением дневных температур активность жуков прекращается (рис. 2).

Численность и сезонные аспекты ее изменения. В долине р. Рязановки в течение вегетационного периода в коровьем помете наблюдается три пика подъема численности копрофильных скарабеоидных жесткокрылых, при этом их численность превышает 300 экз./л. Первый, самый существенный, пик с совокупной численностью навозников 571,00 экз./л, приходится на первую декаду июня, второй, с менее высокими показателями (407,92 экз./л), – в третьей декаде июля (табл. 1), небольшой третий пик – в первой декаде октября (с совокупной численностью 311,73 экз./л). Первый пик складывается, прежде всего, за счет высоких показателей мелкоразмерного дщеллера *Gilletianus comatus* (428,63 экз./л), второй – за счет высоких показателей численности этого же вида (186,83 экз./л) и среднеразмерного дщеллера *Aganocrossus urostigma* (124,25 экз./л), а третий пик (табл. 2) – исключительно за счет среднеразмерного дщеллера *Phaeaphodius rectus* (249,18 экз./л).

По соотношению численности жуков дщеллеров и туннеллеров представители последней трофодинамической группы преобладают в сборах лишь в первой и второй декадах августа. В остальные периоды по численности

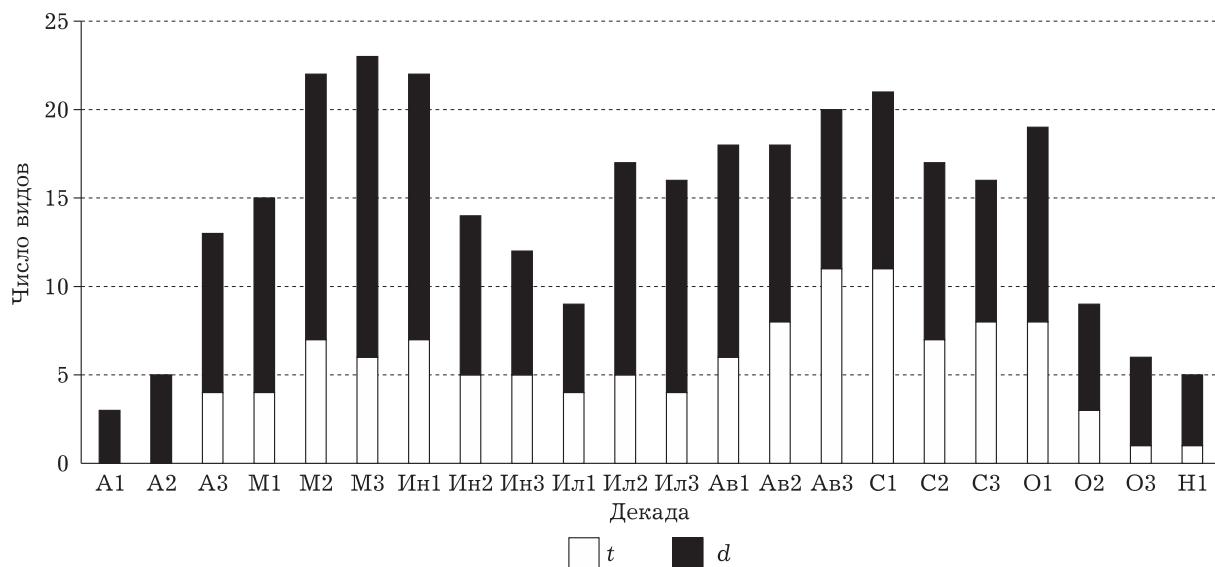


Рис. 2. Сезонная динамика числа видов. А – апрель, М – май, Ин – июнь, Ил – июль, Ав – август, С – сентябрь, О – октябрь, Н – ноябрь. Трофодинамические группы: t – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасающие провизию для личинок; d – жуки, обитающие в толще навоза

Т а б л и ц а 1
Численность насекомых (экз./л) в долине р. Рязановки по декадам (первая декада апреля – третья декада июля)

Вид	Декада										
	A1	A2	A3	M1	M3	Ин1	Ин2	Ин3	Ил1	Ил2	Ил3
<i>Geotrupes koltzei</i>	–	–	0,049	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Caccobius brevis</i>	–	–	–	1,400	0,909	14,250	0,429	0,528	0,857	2,571	15,000
<i>Caccobius christophi</i>	–	–	0,146	1,067	2,800	9,818	3,375	1,429	1,558	1,714	1,905
<i>Caccobius sordidus</i>	–	–	7,415	13,667	10,600	28,061	32,625	0,857	1,265	2,000	9,905
<i>Onthophagus japonicus</i>	–	–	–	0,067	0,333	0,061	0,125	–	–	–	23,000
<i>Onthophagus bivertex</i>	–	–	–	0,067	2,267	1,879	8,625	0,571	1,470	–	2,667
<i>Onthophagus punctator</i>	–	–	–	–	0,067	–	0,125	–	–	–	–
<i>Onthophagus fodiens</i>	–	–	0,098	–	0,133	0,606	0,500	0,143	0,245	0,571	0,190
<i>Acanthobdilius languidulus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,167
<i>Acrosus binaevulus</i>	–	–	–	–	–	0,303	–	–	–	–	–
<i>Acrosus superatratetus</i>	–	–	0,537	0,800	0,333	0,061	0,375	–	–	–	–
<i>Aganocrossus urostigma</i>	–	–	–	–	–	0,061	7,125	–	10,521	20,571	41,619
<i>Agriinus ater</i>	–	–	8,439	3,600	3,800	2,061	0,375	–	–	–	–
<i>Aphodaulacus koltzei</i>	–	3,033	4,049	1,600	0,400	0,364	–	–	–	–	–
<i>Colobopterus propriaeator</i>	–	–	–	20,267	9,515	16,875	4,000	–	–	–	4,286
<i>Colobopterus notabilis pennis</i>	–	–	–	–	0,545	0,125	–	–	–	–	5,500
<i>Esymus pusillus</i>	–	–	–	23,600	62,467	28,121	31,750	3,571	1,257	–	0,286
<i>Eupleurus subterraneus</i>	–	–	0,049	–	0,067	–	–	–	–	–	0,583
<i>Gilletianus comatus</i>	–	–	–	–	0,067	21,939	428,625	43,714	45,246	53,429	49,905
<i>Labarrus sublimbatus</i>	–	–	–	–	0,867	86,242	2–	3,429	4,589	–	6,762
<i>Liothorax plagiatus</i>	–	–	–	–	–	–	0,375	0,143	–	–	–
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	–	–	–	0,067	1,400	0,424	3,000	–	–	–	3,238
<i>Phaeaphodius rectus</i>	4,750	68,208	9,951	22,467	19,733	7,455	2,000	0,714	0,613	–	1,417
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3,043
<i>Sinodiapterna songrini</i>	–	0,042	–	0,867	0,067	0,061	–	–	–	–	–
<i>Teuchestes brachysomus</i>	–	–	2,927	3,200	2,467	0,606	0,750	–	–	0,095	–

П р и м е ч а н и е. Тире – имато не обнаружено. А – апрель; М – май; Ин – июнь; Ил – июль.

Таблица 2
Численность насекомых (экз./л) в долине р. Рязановки по декадам (первая декада августа – первая декада ноября)

Вид	Декада							Н1
	А _{В1}	А _{В2}	А _{В3}	С1	С2	С3	О1	
<i>Geotrupes koltzei</i>	–	–	0,148	0,226	–	–	0,091	–
<i>Phelotrupes auratus</i>	–	–	–	0,075	–	–	–	–
<i>Caccobius brevis</i>	9,583	14,294	5,185	2,717	0,480	3,200	5,909	–
<i>Caccobius christophi</i>	1,583	12,059	10,148	2,717	2,800	0,900	0,636	–
<i>Caccobius kelleri</i>	–	–	0,074	–	–	–	–	–
<i>Caccobius sordidus</i>	72,250	107,000	38,444	33,887	8,800	61,600	35,182	0,343
<i>Liatongus minutus</i>	–	0,235	0,444	0,604	0,560	0,500	–	–
<i>Onthophagus japonicus</i>	–	0,118	0,519	1,057	0,320	0,900	0,091	–
<i>Onthophagus bivertex</i>	8,333	12,353	10,815	16,151	1,280	2,100	1,636	0,057
<i>Onthophagus punctator</i>	–	–	0,296	0,075	–	–	0,091	–
<i>Onthophagus gibbulus</i>	0,167	0,118	0,296	0,679	0,480	0,400	0,273	0,057
<i>Onthophagus fodens</i>	0,167	0,059	0,296	0,151	–	0,100	–	–
<i>Acanthobodilus languidulus</i>	–	0,059	–	–	–	–	–	–
<i>Aganocrossus urostigma</i>	52,667	20,765	77,111	141,660	225,680	17,400	16,000	0,914
<i>Aphodaulacus variabilis</i>	–	–	–	–	–	–	1,636	–
<i>Aphodiellus impunctatus</i>	0,083	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bodilopsis sordida</i>	–	–	–	0,226	0,160	–	–	–
<i>Colobopterus propraetor</i>	1,333	0,471	0,444	0,377	0,160	–	–	–
<i>Colobopterus notabilis pennis</i>	0,083	–	–	–	–	–	–	–
<i>Esymus pusillus</i>	0,063	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gilletianus comatus</i>	1,167	–	–	–	–	–	–	–
<i>Labarrus sublimbatis</i>	7,000	3,412	7,407	0,302	0,560	0,200	0,091	0,286
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	0,917	0,765	1,037	0,075	0,240	0,100	0,091	–
<i>Phaeaphodius rectus</i>	–	0,059	–	0,604	0,800	104,400	249,182	15,200
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i>	2,750	0,235	0,296	0,151	0,480	–	–	0,571
<i>Planolinus nikolaevi</i>	–	–	–	–	–	–	0,091	–
<i>Pseudacrossus nasutus</i>	–	–	–	–	–	0,200	0,636	–
<i>Sinodactyptera troitzkyi</i>	–	–	0,074	–	–	–	0,091	–

Причина. Тире – имаго не обнаружено. АВ – август; С – сентябрь; О – октябрь; Н – ноябрь.

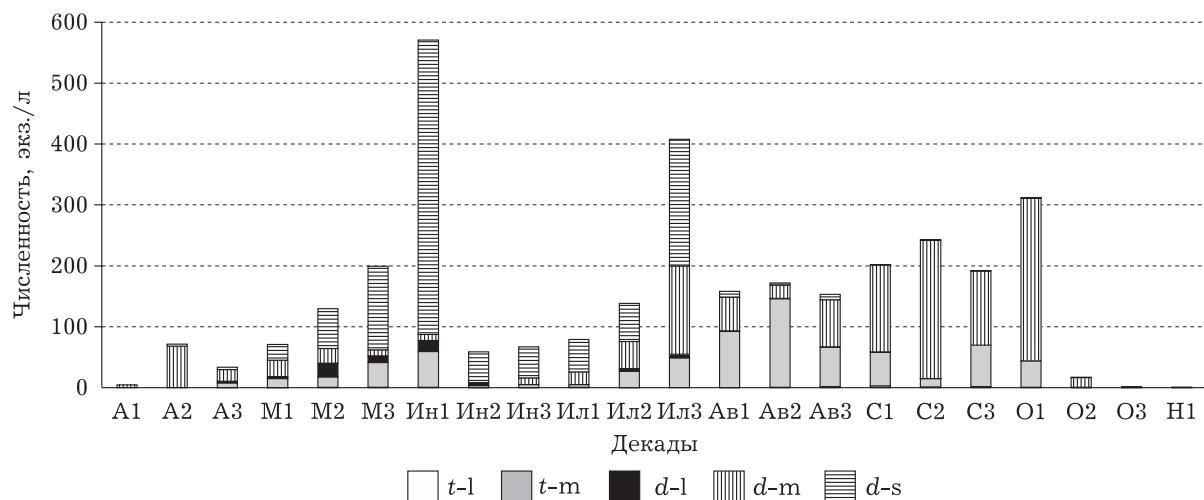


Рис. 3. Сезонная динамика численности. А – апрель, М – май, Ин – июнь, Ил – июль, Ав – август, С – сентябрь, О – октябрь, Н – ноябрь. Трофодинамические группы: *t* – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасающие провизию для личинок; *d* – жуки, обитающие в толще навоза. Размерные классы: 1 – крупные; м – средние; с – мелкие

существенная роль принадлежит двеллерам (рис. 3). Численность туннеллеров в течение вегетационного периода имеет три пика. Первый небольшой пик приходится на первую декаду июня, значительный второй пик – 42,20 % от совокупной годовой численности этих жуков – на три декады августа, и менее выраженный третий – на третью декаду сентября (см. рис. 3). Аналогичным образом выражена сезонная динамика численности

и у туннеллеров среднего размерного класса, пики их численности соответствуют пикам численности туннеллеров в целом, а в августе численность этой функциональной группы составляет 42,57 % от суммарной годовой навозников (рис. 4). Все три пика обусловлены высокими показателями численности среднеразмерного туннелера *Caccobius soridulus* (32,63–107,00 экз./л). Крупные туннелеры в целом немногочисленны, лишь только

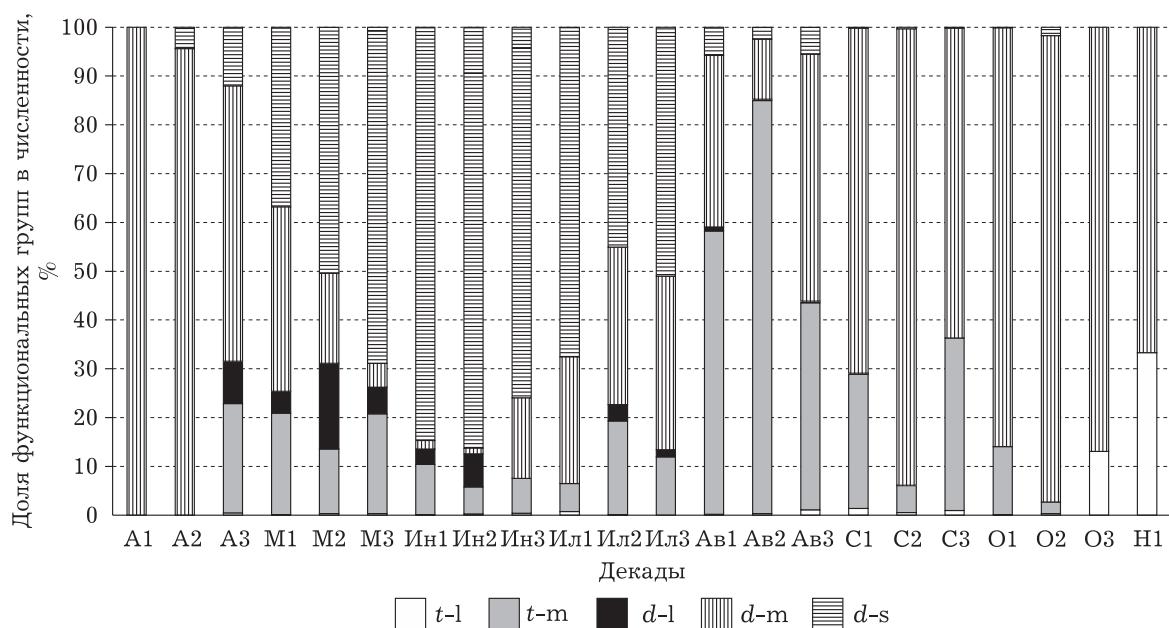


Рис. 4. Доля функциональных групп в численности жуков. Обозначение месяцев, функциональных групп жуков, как на рис. 3

с третьей декады августа до третьей декады сентября численность жуков этой группы достигает значений выше 1,4 экз./л, причем на этот период приходится 61,85 % от суммарной годовой численности жуков этой группы, тогда как в течение остального периода показатели численности не превышают 0,66 экз./л (см. рис. 4).

Высокие показатели (более 150 экз./л) численности дверлеров отмечены с третьей декады мая до первой декады июня, а также в третьей декаде июля, во второй декаде сентября и первой декаде октября (см. рис. 3), что составляет 26,14, 14,03, 8,91 и 10,46 % от их годовой численности соответственно. Низкие показатели у дверлеров (менее 50 экз./л) регистрировались в третьей декаде апреля, во второй декаде августа и со второй декады октября до первой декады ноября. Существенная доля от годового показателя численности дверлеров приходится на периоды с третьей декады мая до первой декады июня, с первой декады июля до первой декады августа и с третьей декады августа до первой декады октября (см. рис. 4).

Крупные дверлеры имели пики численности в третьей декаде мая и в первой декаде июня в основном за счет высокой численности *Colobopterus propriaetor*. Для функциональной группы дверлеров среднего размерного класса пики численности отмечены в третьей декаде июля и в сентябре – первой декаде октября. Летний пик численности среднеразмерных дверлеров складывается за счет высоких показателей у *Aganocrossus urostigma*, а осенний – за счет того же вида и *Phaeaphodius rectus*. Подъемы численности мелких дверлеров отмечены в третьей декаде мая – первой декаде июня. Весенний пик обусловлен высокой численностью *Labarrus sublimbatus* и *Gilletianus comatus*, в то время как летний – исключительно высокой численностью последнего.

Биомасса и сезонные аспекты ее изменения. В рассматриваемой ассамблее жесткокрылых отмечено три пика подъема значений биомассы: первый – в начале июня, растянутый по времени второй – с третьей декады июля до первой декады сентября, а третий – в последней декаде сентября и первой декаде октября (рис. 5). Высокие значения биомассы в конце мая – начале июня складываются

из высоких показателей у крупных и мелких дверлеров и среднеразмерных туннелеров. Второй пик биомассы складывается за счет нарастания биомассы среднеразмерных туннелеров и среднеразмерных и мелких дверлеров. Однако если в начале пика в третьей декаде июля сохраняется существенная роль мелких дверлеров, то в августе в целом по показателям биомассы преобладают туннелеры среднего размерного класса, а в первой декаде сентября – среднеразмерные туннелеры и дверлеры (табл. 3, 4). Осенний пик складывается за счет высоких значений биомассы у среднеразмерных дверлеров и туннелеров в третьей декаде сентября, а в первой декаде октября – исключительно за счет представителей первой функциональной группы жесткокрылых (см. рис. 5).

Пик подъема биомассы крупных туннелеров отмечен в третьей декаде августа – третьей декаде сентября, на этот период приходится 65,83 % от их годовой биомассы, в основном за счет высоких значений у *Geotrupes koltzei*, *Onthophagus gibbulus* и *Liatongus minutus* (рис. 6). Туннеллеры среднего размерного класса имеют пик биомассы с третьей декады августа до первой декады сентября, на этот период приходится 51,36 % их годовой биомассы; обусловлен этот пик совместно высокими значениями биомассы у *Caccobius sordidus* и *Onthophagus bivertex*.

Более 68 % от годовой биомассы для группы крупных дверлеров приходится на вторую декаду мая – первую декаду июня исключительно за счет *Colobopterus propriaetor*. Подъемы показателей биомассы дверлеров среднего размерного класса отмечены в третьей декаде июля и с первой декады сентября по первую декаду октября. На летний (третья декада июля) период приходится 9,52 %, а на осенний – 59,22 % от годовой биомассы жуков этой группы. Аналогично пикам численности среднеразмерных дверлеров, летний пик биомассы у этой группы связан высокими показателями у *Aganocrossus urostigma*, а осенний – с тем же видом и *Phaeaphodius rectus*. Причем в течение осеннего пика наблюдается снижение биомассы *Aganocrossus urostigma* и нарастание биомассы *Phaeaphodius rectus*.

Для мелких дверлеров установлены подъемы показателей биомассы с третьей декады мая – первой декады июня и в третьей декаде

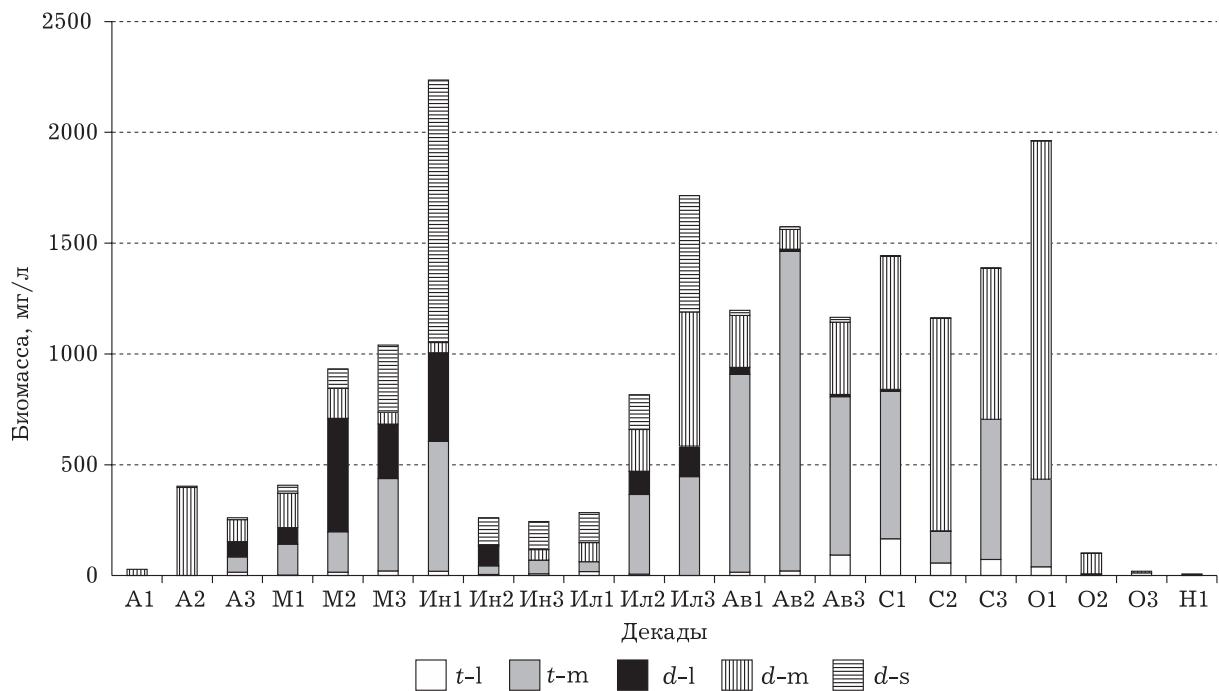


Рис. 5. Сезонная динамика биомассы. Обозначение месяцев, функциональных групп жуков, как на рис. 3

июля. На первый, самый существенный пик приходится 54,04 % годовой биомассы этой группы, прежде всего за счет высокой численности *Gilletianus comatus* и *Labarrus sublimbatus*. Второй пик (19,06 % годовой биомассы) складывается за счет высоких показателей у последнего вида.

Распределение видов по обилию. Распределение видов в пространстве log числа экземпляров – ранг видов графически выглядит в виде прямой линии (рис. 7). Полученная линейная модель с достаточно высоким коэффициентом детерминации соответствует геометрическому ряду или гипотезе перехвата

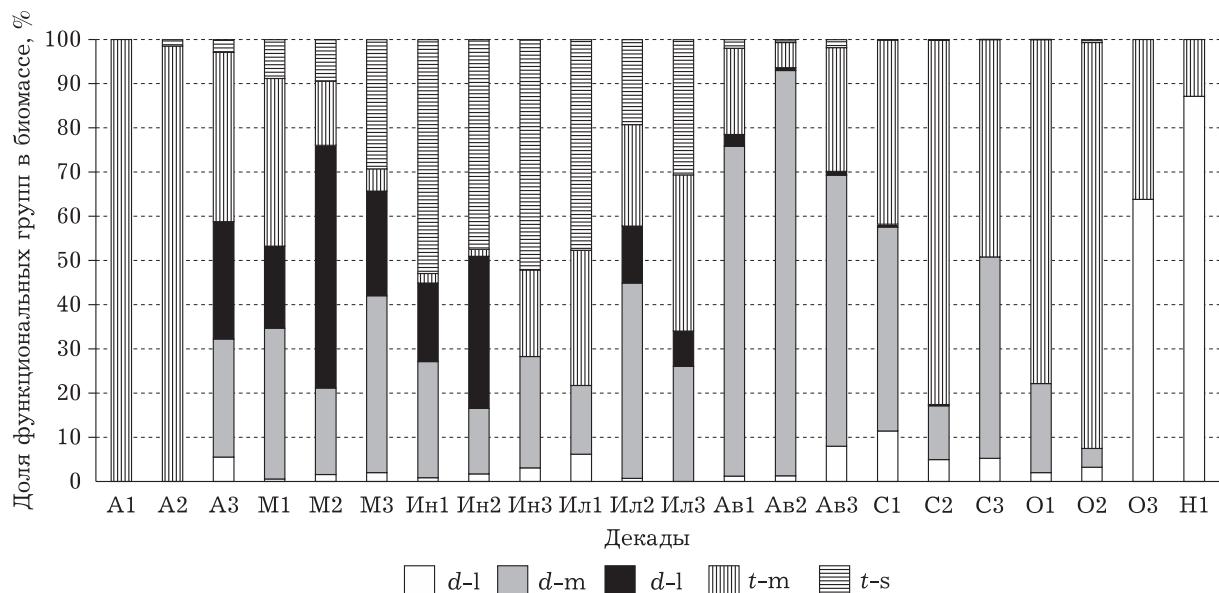


Рис. 6. Доля функциональных групп в биомассе. Обозначение месяцев, функциональных групп жуков, как на рис. 3

Т а б л и ц а 3
Динамика удельной биомассы насекомых (мг /л) в долине р. Рязановки по декадам (первая декада апреля – третья декада июля)

Вид	Декада										
	A1	A2	A3	M1	M3	Ин1	Ин2	Ин3	Ил1	Ил2	Ил3
<i>Geotrupes koltzei</i>	–	–	11,428	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Caccobius brevis</i>	–	–	–	8,134	5,282	82,793	2,490	3,065	4,980	14,940	87,150
<i>Caccobius christophii</i>	–	–	1,785	13,013	34,160	119,782	41,175	17,429	20,914	23,238	98,617
<i>Caccobius sordidus</i>	–	–	67,696	124,777	96,778	256,193	297,866	7,826	11,547	18,260	90,430
<i>Onthophagus japonicus</i>	–	–	–	2,171	10,853	1,973	4,070	–	–	–	–
<i>Onthophagus bivertex</i>	–	–	–	1,267	43,089	35,716	163,961	10,863	27,935	–	231,741
<i>Onthophagus punctator</i>	–	–	–	–	0,453	–	0,849	–	–	–	–
<i>Onthophagus fodiens</i>	–	–	2,990	–	4,087	18,576	15,325	4,379	7,511	17,514	5,838
<i>Acanthobodilus languidulus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,983
<i>Acrosus binaeculus</i>	–	–	–	–	–	5,227	–	–	–	–	–
<i>Acrosus superstratus</i>	–	–	5,731	8,544	3,560	0,647	4,005	–	–	–	–
<i>Aganocrossus urostigma</i>	–	–	–	–	–	0,255	29,996	–	44,295	86,606	175,216
<i>Agriinus ater</i>	–	–	35,697	15,228	16,074	8,716	1,586	–	–	–	–
<i>Aphodaulacus koltzei</i>	–	5,704	7,490	2,960	0,740	0,673	–	–	–	–	–
<i>Colobopterus protractus</i>	–	–	–	–	454,176	213,235	378,169	89,640	–	–	96,043
<i>Colobopterus notabilis pennis</i>	–	–	–	–	–	13,042	2,989	–	–	–	6,831
<i>Esymus pusillus</i>	–	–	–	30,208	79,957	35,995	40,640	4,571	1,609	–	3,170
<i>Eupleurus subterraneus</i>	–	–	0,444	–	0,607	–	–	–	–	–	0,853
<i>Gilletianus comatus</i>	–	–	–	–	0,169	55,507	1084,421	110,597	114,471	135,174	126,259
<i>Labarrus sublimbatus</i>	–	–	–	–	2,115	210,432	48,800	8,366	11,198	–	16,499
<i>Liothorax plagiatus</i>	–	–	–	–	–	–	0,263	0,100	–	–	–
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	–	–	–	0,223	4,676	1,417	10,020	–	–	–	10,815
<i>Phaephadius rectus</i>	–	27,645	396,973	57,916	130,756	114,848	43,385	11,640	4,157	3,565	–
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	12,038
<i>Sinodiapterna songreni</i>	–	0,117	–	2,427	0,187	0,170	–	–	–	–	4,732
<i>Teuchestes brachysomus</i>	–	–	68,956	75,392	58,115	14,279	17,670	–	–	–	81,633
										2,244	–

П р и м е ч а н и е. Тире – имаго не обнаружено. А – апрель; М – май; Ин – июнь; Ил – июль.

Т а б л и ц а 4
Динамика удельной биомассы насекомых (мг /л) в долине р. Рязановки по декадам (первая декада августа – первая декада ноября)

Вид	Декада						
	Aв1	Aв2	Ab3	C1	C2	C3	O1
							O2
<i>Geotrupes koltzei</i>	–	–	34,707	53,042	–	–	21,297
<i>Phelotrupes auratus</i>	–	–	–	13,448	–	–	–
<i>Caccobius brevis</i>	55,679	83,049	30,126	15,786	2,789	18,592	34,332
<i>Caccobius christophi</i>	19,317	147,118	123,807	33,147	34,160	10,980	7,764
<i>Caccobius kelleri</i>	–	–	1,615	–	–	–	–
<i>Caccobius sordidus</i>	659,643	976,910	350,998	309,386	80,344	562,408	321,210
<i>Liatongus minutus</i>	–	8,155	15,404	20,927	19,410	17,330	–
<i>Onthophagus japonicus</i>	–	3,831	16,883	34,403	10,419	29,304	2,960
<i>Onthophagus bivertex</i>	158,417	234,829	205,590	307,029	24,333	39,921	31,107
<i>Onthophagus punctator</i>	–	–	2,012	0,512	–	–	–
<i>Onthophagus gibbulus</i>	9,505	6,709	16,898	38,737	27,374	22,812	15,554
<i>Onthophagus fodiens</i>	5,108	1,803	9,081	4,626	–	3,065	–
<i>Acanthobodilus languidulus</i>	–	0,347	–	–	–	–	–
<i>Aganacrossus urostigma</i>	221,727	87,419	324,638	596,390	950,113	73,254	67,360
<i>Aphodaulacus variabilis</i>	–	–	–	–	–	–	–
<i>Aphodiellus impunctatus</i>	0,971	–	–	–	–	–	–
<i>Bodilopsis sorilda</i>	–	–	–	1,870	1,322	–	–
<i>Colobopterus praetor</i>	29,880	10,546	9,960	8,457	3,586	–	–
<i>Colobopterus notabilis pennis</i>	1,933	–	–	–	–	–	–
<i>Esymus pusillus</i>	0,107	–	–	–	–	–	–
<i>Gilletianus comatus</i>	2,952	–	–	–	–	–	–
<i>Labarrus sublimbatus</i>	17,080	8,325	18,074	0,737	1,366	0,488	0,222
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i>	3,062	2,554	3,464	0,252	0,802	0,334	0,304
<i>Phaeaphodius rectus</i>	–	0,342	–	3,514	4,656	607,608	1450,238
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i>	10,863	0,929	1,170	0,596	1,896	–	–
<i>Planolinus nikolajevi</i>	–	–	–	–	–	–	0,697
<i>Pseudacrossus nasutus</i>	–	–	–	–	–	0,722	2,297
<i>Sinodiapterna troitzkii</i>	–	–	0,581	–	–	0,713	–

П р и м е ч а н и е. Тире – имаго не обнаружено. Ав – август; С – сентябрь; О – октябрь; Н – ноябрь.

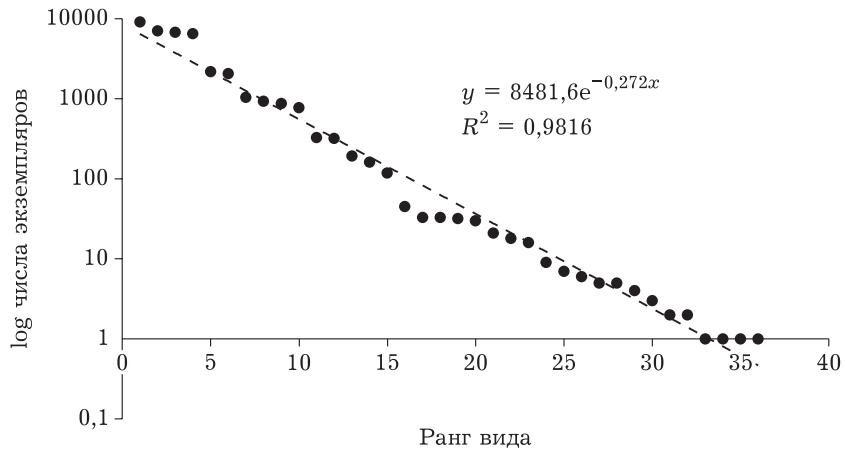


Рис. 7. Ранговое распределение видов

ниш. Известно, что такая геометрическая модель наиболее близка к рядам значимости видов для отдельных ассамблей, являющихся частью сообществ, когда отчетливо выражается доминирование небольшого числа видов [Джиллер, 1988], а существенная часть видов представлена лишь небольшим числом экземпляров. Кроме того, геометрический ряд может выражать исход конкуренции захвата ниш между ограниченным числом видов [Уиттакер, 1980], зависящих от одних и тех же ресурсов среды.

Перекрытие экологических ниш. Пере-
крытие временных аспектов экологических ниш для туннелеров в коровьем помете в це-
лом с учетом пороговых значений установлено
для 51 пары видов (из максимально возможного
сочетания – 66 пар), из которых 21 пара
видов относится к одинаковым размерным
группам (31,82 % от максимально возможного
сочетания): *G. koltzei* – *Ph. auratus*, *G. koltzei* –
O. fodiens, *Ph. auratus* – *L. minutus*, *Ph. auratus* –
O. japonicus, *Ph. auratus* – *O. gibbulus*,
C. brevis – *C. christophi*, *C. brevis* – *C. kelleri*,
C. brevis – *C. sordidus*, *C. brevis* – *O. biver-
tex*, *C. brevis* – *O. punctator*, *C. christophi* –
C. kelleri, *C. christophi* – *C. ordidus*, *C. chris-
tophi* – *O. bivertex*, *C. christophi* – *O. punctator*,
C. kelleri – *O. bivertex*, *C. kelleri* – *O. punctator*,
C. sordidus – *O. bivertex*, *C. sordidus* – *O. punc-
tator*, *L. minutus* – *O. fodiens*, *O. japonicus* –
O. fodiens, *O. bivertex* – *O. punctator*.

Для двереллеров такое перекрытие времен-
ных аспектов экологических ниш получено
для 87 пар видов из максимально возможного
сочетания в 299 пар. Генерации *Phaeaphodius*

rectus разделены на весеннюю (в) и осеннюю (о). С учетом дифференциации жуков по раз-
мерным классам представлены 33 пары видов (11,04 % от максимально возможного сочета-
ния), для которых наблюдается существенное
перекрытие временных аспектов экологиче-
ских ниш: *A. languidulus* – *A. urostigma*, *A. lan-
guidulus* – *Ph. rugosostriatus*, *A. binaevulus* –
C. propraetor, *A. binaevulus* – *C. notabilipennis*,
A. superatratus – *A. ater*, *A. superatratus* –
E. subterraneus, *A. superatratus* – *Ph. rectus*
(в), *A. urostigma* – *B. sordida*, *A. urostigma* –
Ph. rugosostriatus, *A. urostigma* – *S. troitzkyi*,
A. ater – *Ph. rectus* (в), *A. koltzei* – *E. pusillus*,
A. koltzei – *S. songrini*, *A. variabilis* – *Ph. rec-
tus* (о), *A. variabilis* – *P. nasutus*, *A. varia-
bilis* – *S. troitzkyi*, *A. impunctatus* – *Ph. ru-
gosostriatus*, *C. propraetor* – *C. notabilipennis*,
C. propraetor – *T. brachysomus*, *C. notabilipen-
nis* – *T. brachysomus*, *E. pusillus* – *G. comatus*,
E. pusillus – *L. sublimbatus*, *E. pusillus* – *L. pla-
giatus*, *E. pusillus* – *O. haemorrhoidalis*, *E. pu-
sillus* – *S. songrini*, *G. comatus* – *L. sublimbatus*,
G. comatus – *L. plagiatus*, *G. comatus* – *O. haem-
orrhoidalis*, *L. sublimbatus* – *O. haemorrhoidalis*,
L. plagiatus – *O. haemorrhoidalis*, *O. haemor-
rhoidalis* – *S. songrini*, *Ph. rectus* (о) – *P. na-
sutus*, *Ph. rectus* (о) – *S. troitzkyi*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют срав-
нить ассамблей навозников в коровьем и овчье-
м помете [Шабалин, 2021] с учетом того, что наблюде-
ния проведены в идентич-
ных географических условиях и временных

рамках. В рассматриваемых ассамблеях жуки относятся к двум семействам. Ассамблея обитателей коровьего помета более разнообразна таксономически, в ней отмечено 36 видов, в то время как в овечьем помете – только 29, причем все они обнаружены и в коровьем помете. Только в коровьем помете были обнаружены *Phelotrupes auratus*, *Acrossus binaevulus*, *Acanthobodilus languidulus*, *Aphodiellus impunctatus*, *Bodilopsis sordida*, *Pharaphodius rugosostriatus* и *Planolinus nikolajevi*. Соответственно, в коровьем помете большим числом видов представлены крупные туннелеры (на один вид больше), крупные дверлиры (на один вид больше), дверлиры среднего размерного класса (на четыре вида больше) и мелкие дверлиры (на один вид больше), чем в овечьем помете.

По сравнению с овечьим пометом, в котором жуки отмечались с третьей декады апреля, в коровьем помете жуки регистрировались уже с первой декады того же месяца. Завершение лёта жуков происходит в обоих случаях во второй декаде ноября при сильном понижении дневных температур и формировании снежного покрова. В сравниваемых ассамблеях максимальное видовое разнообразие отмечается в третьей декаде мая. Следует отметить, что в овечьем помете это разнообразие формируется за счет большого числа туннеллеров (13 видов), в коровьем – за счет дверлилеров (14 видов). Наблюдаемое снижение таксономического разнообразия в овечьем помете в конце июля – августе в коровьем помете не выражено, наоборот, в период муссонных осадков в последнем субстрате происходит увеличение видового разнообразия копрофильных жесткокрылых насекомых, которое к первой декаде сентября достигает довольно высоких значений. В конце октября – начале ноября в обеих ассамблеях видовое разнообразие резко снижается и представлено преимущественно видами с осенним (либо весенне-осенним) типом имагинальной активности.

Пики численности жуков в рассматриваемых ассамблеях приходятся в основном на сходные периоды с небольшими флюктуациями. Так, если в овечьем помете весенний пик численности жуков растянут во времени и приходится на вторую декаду мая – первую декаду июня, то в коровьем помете этот пик сжат по времени и приходится исклю-

чительно на первую декаду июня; осенний пик в овечьем помете отмечен в третьей декаде сентября, а в коровьем – в первой декаде октября. Существенные различия наблюдаются в числовых показателях этих пиков: в овечьем помете максимальная численность навозников регистрировалась в третьей декаде июля, а в коровьем – в первой декаде июня. Кроме того, эти пики, хотя и сформированы в основном за счет высокой численности дверлилеров, но обусловлены подъемами численности преимущественно разных видов, только осенний пик в обоих случаях связан с высокой численностью среднеразмерного дверлилера *Phaeaphodius rectus*. Летний пик в овечьем помете обусловлен высокой численностью мелкоразмерного дверлилера *Gilletianus comatus*, в то время как в коровьем помете – этим же видом и дверлилером среднего размерного класса *Aganocrossus urostigma*. Существенный вклад в весенний пик численности в коровьем помете вносит *Gilletianus comatus*, а в овечьем – мелкоразмерный дверлилер *Esyttis pusillus* и туннелер среднего размерного класса *Cassobius sordidus*.

Преобладание по численности в сборах туннеллеров, отмечавшееся в овечьем помете в третьей декаде мая и с первой декады августа по первую декаду сентября, в коровьем помете наблюдается лишь в первой и второй декадах августа. Сравнивая численность отдельных функциональных групп навозников в овечьем и коровьем помете в аналогичных пространственно-временных условиях, следует отметить, что значительные пики численности туннеллеров приходятся на разные периоды, а пики численности дверлилеров, хоть и совпадают по времени, однако сезонное распределение численности по этим пикам существенно различается. Так, в овечьем помете значительный пик численности туннеллеров (41,76 % от суммарной годовой) приходится на третью декаду мая, а в коровьем – на три декады августа (42,57 % от суммарной годовой). В первой ассамблее на весенний пик численности приходится 26,14 % от годовой численности дверлилеров, а в овечьем – 58,32 % от таковой.

Биомасса навозников, обитающих как в коровьем, так и в овечьем помете, характеризуется пиковыми значениями примерно в одинаковое время с небольшими отклонениями на 1–2 декады. Однако роль отдельных

функциональных групп в формировании биомассы не одинакова. Весенний пик биомассы в овечьем помете обусловлен высокими показателями у среднеразмерных туннелеров и двеллеров всех размерных классов, а в случае с коровьим пометом – исключительно крупно- и мелкоразмерных двеллеров. Летний пик биомассы в овечьем помете сформирован за счет высоких показателей у мелкоразмерных двеллеров, а в коровьем – за счет среднеразмерных туннелеров, мелких и средних двеллеров. Осенью пиковые значения в обоих случаях достигаются за счет высоких показателей биомассы у среднеразмерных двеллеров, хотя в коровьем помете среднеразмерные туннелеры по этому показателю продолжают играть существенную роль.

Наблюдаются существенные отличия в распределении пиковых значений биомассы у крупных и среднеразмерных туннелеров. Так, в овечьем помете пиковые показатели биомассы вышеуказанной группы жесткокрылых зарегистрированы в третьей декаде мая (47,25 % от годовой биомассы), а в коровьем помете – в третьей декаде августа – третьей декаде сентября, и на этот период приходится 51,36 % их годовой биомассы. Более половины от годовой биомассы среднеразмерных туннелеров, обитающих в овечьем помете, приходится на третью декаду мая и вторую декаду июля, а в случае с коровьим пометом – на третью декаду августа и первую декаду сентября.

Распределение биомассы крупноразмерных двеллеров в коровьем помете более растянуто по времени, нежели в овечьем, где на первые две декады мая приходится более 78 % годовой биомассы этой группы жуков.

В овечьем помете пики биомассы двеллеров среднего размерного класса отмечались в весенний (первая – вторая декады мая) и осенний (третья декада сентября) периоды, а в коровьем – в летний (третья декада июля) и осенний периоды, причем если в коровьем помете на осенний период приходится 59,22 % от годовой биомассы этих жуков, то в овечьем – только 29,51 %. В группе мелких двеллеров возрастание биомассы отмечается как в овечьем, так и в коровьем помете в мае – второй декаде июня и третьей декаде июля.

Ранговое распределение видов в рассматриваемых ассамблеях соответствует геометриче-

скому ряду или гипотезе перехвата ниш. Однако для коровьего помета получены более низкие показатели степени, что соответствует более резкому наклону линии функции и более выраженному доминированию небольшого числа таксонов.

Рассматривая перекрытие временных аспектов экологических ниш навозников в овечьем и коровьем помете в долине р. Рязановки, следует отметить, что совокупные показатели указанного параметра для двеллеров сопоставимы (11,76 и 11,04 % соответственно от максимально возможного сочетания), а для туннелеров существенно различаются. Для туннелеров выявлено перекрытие временных аспектов экологических ниш в коровьем помете в 31,82 % случаев, а в овечьем – только в 14,54 % от максимального возможного сочетания пар видов.

Проведенные выше сравнения ассамблей навозников – обитателей овечьего и коровьего помета на выпасах “Экофермы” показывают, что хотя эти ассамблеи расположены в одном месте, сформировались они на основе общего пула видов и имеют близкий видовой состав жуков, но структурные особенности этих ассамблей, а также проходящие в них динамические процессы имеют существенные различия. Это выражается в более бедном видовом составе и числе видов в отдельных функциональных группах в овечьем помете, в различиях доминирующих видов, особенностях сезонного распределения численности и биомассы (в том числе и пиковых значений этих показателей для отдельных функциональных групп навозников), совокупных показателях перекрытия временных аспектов экологических ниш копрофильных скарабеоидных жесткокрылых.

По всей видимости, приведенные различия обусловлены рядом факторов, среди которых следует отметить исторические процессы формирования ассамблей копрофильных скарабеоидных жесткокрылых в рассматриваемом регионе. Костные останки как коров, так и овец отмечались на юге Приморского края в голоцене [Гасилин, 2013]. Однако останки крупного рогатого скота принадлежат к раннему субатлантическому периоду (2500–1800 лет назад), а овец – к среднему субатлантическому периоду (1800–750 лет назад). Кроме того, в средние века в рассматриваемом

регионе останки овец не были так широко представлены, как останки крупного рогатого скота [Kuzmin, 1997].

Другим существенным фактором является размер экскрементов позвоночных животных. Экскременты крупного рогатого скота более богаты влагой, нежели таковые у овец [Мамченков, 1973]. Крупные коровьи экскременты дегидратируются в течение продолжительного времени, долго сохраняя привлекательность для жуков. Наиболее актуально это становится с установлением высоких положительных температур. Овечий помет имеет небольшие размеры и дегидратируется быстрее коровьего, однако способен регидратироваться и вновь становится привлекательным для жуков. Заселение овччьего помета в летний период с установлением высоких дневных температур возможно лишь в течение непродолжительного времени. Поскольку на поверхности навоза крупного рогатого скота при нахождении последнего на почве образуется плотная корка, которая препятствует испарению влаги из толщи навоза, тем самым делая его доступным для жуков в течение продолжительного времени. Кроме того, крупные размеры коровьего помета по сравнению с овчьим способны поддерживать сложенные гигротермические условия более продолжительное время, долго оставаясь привлекательными для копрофильных жесткокрылых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение ассамблей навозников – обитателей коровьего и овччьего помета в идентичных пространственно-временных условиях и сформированных на основе общего пул видов, показало, что видовой состав этих ассамблей сходен, но их структурные особенности и проходящие в них динамические процессы имеют существенные различия. Это выражается в более богатом видовом составе и числе видов в отдельных функциональных группах в коровьем помете, в различиях доминирующих видов, особенностях сезонного распределения численности и биомассы (в том числе и пиковых значений этих показателей для отдельных функциональных групп навозников), совокупных показателях перекрытия временных аспектов экологических ниш копрофильных жесткокрылых.

Вероятно, вышеуказанные различия связаны с историческими процессами формирования ассамблей копрофильных скарабеоидных жесткокрылых в рассматриваемом регионе, размерами и структурой экскрементов позвоночных животных. Экскременты крупного рогатого скота богаты влагой, дегидратируются в течение продолжительного времени, в них формируются более сложенные гигротермические условия, что позволяет этому субстрату сохранять продолжительную привлекательность для копрофильных жесткокрылых.

Дальнейшее изучение ассамблей навозников крупных млекопитающих на юге Приморского края позволит обосновать гипотезу о формировании современной фауны этой группы жесткокрылых в исследуемом регионе, определить механизмы формирования ассамблей, а также установить ведущие факторы, лимитирующие разнообразие жуков в этих ассамблеях.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

ЛИТЕРАТУРА

- Берлов Э. Я. 6. Подсем. *Aphodiinae* // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. С. 387–402.
- Гасилин В. В. Крупные млекопитающие Приморья в го-лоцене // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 9. С. 1055–1063.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Кабаков О. Н. Пластинчатоусые жуки подсемейства *Scarabaeinae* (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 374 с.
- Мамченков И. П. Навоз // Сельскохозяйственная энци-клопедия. Т. 4. М.: Сов. энциклопедия, 1973. С. 126–131.
- Николаев Г. В. 2. Подсем. *Geotrupinae* // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. С. 384–385.
- Псарев А. М. Структура и динамика сообществ копро-бионтных насекомых горных пастбищ юга Западной Сибири, востока и юго-востока Казахстана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2003. 42 с.
- Псарев А. М. Фауна и экология жесткокрылых пастбищ Русского Алтая. Бийск: Алт. гос. гум.-пед. ун-т им. В. М. Шукшина, 2016. 185 с.
- Уиттекер Н. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Шабалин С. А. Ассамблея жуков-навозников (Coleop-тера: Scarabaeidae) – обитателей овччьего помета на юге Сихотэ-Алиня // Чтения памяти А. И. Ку-ренцова. Вып. 31. Владивосток: Дальнаука, 2020. С. 185–198.

- Шабалин С. А. Ассамблея жуков-навозников (Coleoptera, Scarabaeoidea) – обитателей овечьего помета в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор (Дальний Восток России) // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28, № 5. С. 623–640. <https://doi.org/10.15372/SEJ20210511> [Shabalin S. A. Assembly of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) – inhabitants sheep dung in the northern spurs of the Manchurian-Korean Mountains (Russian Far East) // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, N 5. P. 500–514. [https://doi.org/10.1134/S1995425521050140\]](https://doi.org/10.1134/S1995425521050140)
- Шабалин С. А. Микростациональное распределение жуков-навозников (Coleoptera: Scarabaeoidea) в конском помете в Южном Сихотэ-Алине, Россия // Сиб. экол. журн. 2022а. Т. 29, № 5. С. 538–549. <https://doi.org/10.15372/SEJ20220505> [Shabalin S. A. Microstatal Distribution of Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Horse Excrement in the Southern Sikhote-Alina, Russia // Contemporary Problems of Ecology. 2022, Vol. 15, N 5. P. 475–483. [https://doi.org/10.1134/S1995425522050110\]](https://doi.org/10.1134/S1995425522050110)
- Шабалин С. А. Таксономическое разнообразие копрофильных скарабеоидных жесткокрылых (Coleoptera, Scarabaeoidea) южной части Приамурской провинции Палеарктики // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. 33. Владивосток: ПСП95, 2022б. С. 43–54.
- Шабалин С. А., Берлов Э. Я. Новый для фауны России вид рода *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 1. С. 122–123.
- Colwell R. K., Futuyma D. J. On the measurement of niche breadth and overlap // Ecology. 1971. Vol. 52, N 4. P. 567–576.
- Dellacasa M., Dellacasa G., Král D., Bezděk A. Tribe Aphodiini Leach, 1815 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Leiden, Boston: Brill, 2016. P. 98–155.
- Filgueiras B. K. C., Liberal C. N., Aguiar C. D. M., Hernández M. I. M., Ianuzzi L. Attractivity of omnivore, carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) in a Tropical Atlantic Rainforest remnant // Revista Brasileira de Entomologia. 2009. Vol. 53, N 3. P. 422–427.
- Hanski I. Some comments on the measurement of niche metrics // Ecology. 1978. Vol. 59, N 1. P. 168–174.
- Hanski I., Cambefort Y. (Ed.). Dung beetle ecology. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1991. 481 p.
- Kuzmin Ya. V. Vertebrate animal remains from prehistoric and medieval settlements in Primorye (Russian Far East) // Int. J. Osteoarchaeol. 1997. Vol. 7. P. 172–180.
- Martín-Piera F., Lobo J. M. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetles communities // Miscellánea Zoològica. 1996. Vol. 19, N 1. P. 13–31.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezquita S., Favila M. E. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles // Biol. Conserv. 2008. Vol. 141. P. 1461–1474.
- Nikolajev G. V., Král D., Bezděk A. family Geotrupidae Latreille, 1802 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Leiden, Boston: Brill, 2016. P. 33–52.
- Ortega-Martínez I. J., Moreno C. E., Rios-Díaz C. L., Arellano L., Rosas F., Castellanos I. Assembly mechanisms of dung beetles in temperate forests and grazing pastures // Sci. Rep. 2020. Vol. 10, N 391.
- Scholtz C., Davis A., Kryger U. Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles. Pensoft Publishers, 2012. 566 p.
- Shabalin S. A. First record of *Sinodiapterna songrini* (Stebnicka et Galante, 1992) (Coleoptera: Scarabaeidae) from Russia // Far Eastern Entomol. 2018. N 363. P. 8–10.
- Shabalin S. A. Estimation of biomass of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) from the Russian Far East // Far Eastern Entomol. 2023. N 475. P. 17–30.
- Simmons L. W., Ridsdill-Smith T. J. (Ed.). Ecology and Evolution of Dung Beetles. Blackwell Publishing Ltd., 2011. 347 p.
- Spector S. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation // Coleopter. Bull. 2006. Monograph N 5. P. 71–83.
- Tocco C., Balmer J. P., Villet M. H. Trophic preference of southern African dung beetles (Scarabaeoidea: Scarabaeinae and Aphodiinae) and its influence on bioindicator surveys // Afr. J. Ecol. 2018. Vol. 56, Is. 4. P. 938–948.
- Yu S. X., Orlóci L. On the niche overlap and its measurements // Coenoses. 1990. Vol. 5, N 3. P. 159–165.
- Ziani S., Bezděk A. Tribe Onthophagini Burmeister, 1846 // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Leiden, Boston: Brill, 2016. P. 180–204.

Assembly of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) – inhabitants cow dung in the northern spurs of the Manchurian-Korean Mountains (Russian Far East)

S. A. SHABALIN

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, FEB RAS
690022, Vladivostok, Prospekt 100-letiya Vladivostoka, 159
E-mail: oxecectonia@mail.ru*

In the northern spurs of the Manchurian-Korean Mountains (Primorsky Territory), an assembly of dung beetles, inhabitants of cow dung, was studied. Data on species composition, population dynamics, number and biomass of dung beetles are presented. A comparison of the assemblies of sheep and cow dung beetles in the conditions of the northern spurs of the Manchurian-Korean mountains showed that, despite the fact that these assemblies are geographically located in identical areas, formed on the basis of a common pool of species and have a similar species composition of beetles, the structural features of these assemblies, and also the dynamic processes taking place in them have significant differences. This is expressed in a richer species composition in cow dung, in the number of species in individual functional groups, in differences in dominant species, in features of the seasonal distribution of abundance and biomass (including the peak values of these indicators for individual functional groups of dung beetles), and in aggregate indicators of overlapping temporal aspects, ecological niches of coprophilous scarab beetles. It is suggested that the above differences are due to both the historical processes of the formation of assemblies and abiotic factors, first at all, by size and consistency of substrate.

Key words: dung beetles, assembly, seasonal dynamic, niches interception, biodiversity, Primorsky krai.