

## Микростациональное распределение жуков-навозников (Coleoptera: Scarabaeoidea) в конском помете в Южном Сихотэ-Алине, Россия

С. А. ШАБАЛИН

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

Статья поступила 24.03.2022

После доработки 08.04.2022

Принята к печати 08.04.2022

### АННОТАЦИЯ

Впервые изучена дифференциация по микросайтам населения жуков-навозников – обитателей конского помета в Южном Сихотэ-Алине, Приморский край. Гетерогенность субстрата оказывает существенное влияние на распределение жуков по микростациям. Ключевым фактором, влияющим на сезонную динамику видового состава, численности и биомассы жесткокрылых в различных участках помета, является температурно-влажностный режим. Показано, что приуроченность отдельных видов навозников к участкам конского навоза может служить способом разделения их экологических ниш и способом избегания конкуренции внутри одной функциональной группы.

**Ключевые слова:** жуки-навозники, Coleoptera, Scarabaeoidea, ассамблея, микростациональное распределение, биоразнообразие, сезонная динамика, экологические ниши.

### ВВЕДЕНИЕ

Теоретические аспекты изучения ассамблей обеспечивает концептуальную основу для понимания процессов формирования и функционирования локальных сообществ и локальных фаун, а также динамических процессов, происходящих в них [Cody, Diamond, 1975; Strong et al., 1984; Ricklefs, 1987; Ponsio et al., 2019]. Выявление структуры ассамблей возможно при изучении факторов, влияющих на процессы формирования населения отдельных таксономических групп и особенностей дифференциации видов из близких филумов [Одум, 1975; Джиллер, 1988; Chalmardrier et al., 2013; Kraft et al., 2015]. Моза-

ичность распределения биотических и абиотических ресурсов лимитирует распределение видов в ассамблеях [Pielou, 1975], при этом главными факторами динамических процессов, происходящих в ассамблеях, являются изменения на уровне микросайтов, обеспечивающих дифференциацию паттернов внутри сообщества [Whittaker, Levin, 1977]. Благодаря всеветному распространению, таксономическому и экологическому многообразию копрофильные скарабаеоидные жуки (Coleoptera: Scarabaeoidea) являются хорошим модельным объектом для изучения структуры, динамики и особенностей организации и функционирования ассамблей насекомых [Spector, 2006;

Nichols et al., 2008; Ortega-Martínez, 2020]. Вопросы изучения ассамблей жуков-навозников различных регионов и стран мира посвящено обширное число публикаций [Hanski, Cambefort, 1991; Simmons, Ridsdill-Smith, 2011; Scholtz et al., 2012; и др.], однако в России эти аспекты находятся лишь на начальных этапах изучения [Псарев, 2003, 2016; Шабалин, 2020, 2021]. В ряде публикаций рассмотрена избирательность жуков в населении экскрементов отдельных видов млекопитающих и привлекательность этого ресурса в зависимости от типа питания позвоночных животных [Hanski, Cambefort, 1991; Martín-Piera, Lobo, 1996; Filgueiras, 2009]. Являясь эфемерным ресурсом, экскременты позвоночных животных проходят ряд преобразований, превращаясь при нахождении в течение некоторого времени на поверхности почвы из тонкодисперсной или гомогенной (в момент дефекации) среды в грубодисперсную или гетерогенную. При этом гетерогенность субстрата создается за счет действия абиотических (испаряемость влаги с поверхности) и биотических (трансформация микроорганизмами, грибами и беспозвоночными животными) факторов. Влияние гетерогенности субстрата на население жуков-навозников ранее никем не изучалось, что и определило направление исследования, целью которого является изучение особенностей дифференциации жуков-навозников по микростациям (микросайтам) на примере конского помета в Южном Сихотэ-Алине.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Жуков собирали в 15 км на северо-северо-восток от г. Партизанска Приморского края (43°26' с. ш., 133°18' в. д.) методом изъятия субстрата [Шабалин, 2018] подекадно с 15 мая по 7 октября 2019 г. Собранные в местах выпаса экскременты лошадей с учетом выделенных участков помета укладывались в пластиковые контейнеры объемом 0,5 л. Эти контейнеры помещались в двухлитровые емкости, на дне которых находилась фильтровальная бумага. Большой контейнер закрывался крышкой с отверстиями для вентиляции. Вылетавшие из навоза жуки оказывались на дне большого контейнера в слоях фильтровальной бумаги. Имаго собирались из большого контейнера два раза в сутки. Опре-

делялась их видовая принадлежность и проводился подсчет числа особей каждого вида.

Поскольку кучи конского помета при определенном допущении представляют геометрическую фигуру, напоминающую конус, было выделено три участка помета: периферический, верхний и центральный. Экскременты, находящиеся выше гипотетической плоскости, параллельной поверхности почвы и лежащей на середине высоты конуса, отнесены к верхнему участку помета. В оставшемся усеченном конусе экскременты, находящиеся за пределами цилиндра, основание которого соответствует меньшему основанию усеченного конуса, отнесены к периферическому участку, а оставшиеся экскременты внутреннего цилиндра – к центральному участку.

Жуки были определены автором с использованием Определителя насекомых Дальнего Востока и обзорных работ [Берлов, 1989; Николаев, 1989; Кабаков, 2006]. В качестве сравнительного материала использовалась коллекция ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (г. Владивосток). Названия таксонов даны по Каталогу Палеарктических жесткокрылых [Dellacasa et al., 2016; Nikolajev et al., 2016; Ziani, Bezděk, 2016]. За весь период исследования изъято и подвергнуто выгонки жуков 77 л конского помета, собрано и определено 11 994 экземпляра копрофильных скарабаеоидных жесткокрылых (таблица).

Функциональные группы определялись сочетанием трофодинамических отношений жуков и их размерных классов. Типы трофодинамических отношений даны по I. Hanski, Y. Cambifort [1991]: “dweller” (двеллеры) – жуки, обитающие в толще навоза; “tunneler” (туннелеры) – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запаасающие провизию для личинок. Приняты следующие размерные классы жуков: мелкие (*s*) – до 4,7 мм, средние (*m*) – от 4,7 до 8,0 мм, крупные (*l*) – более 8,0 мм [Шабалин, 2020].

Определение биомассы проводилось для каждого вида отдельно. Для этого жуков помещали в сушильный шкаф при температуре 70 °С и выдерживали в течение 5 суток до достижения постоянной массы. Каждый экземпляр взвешивался на весах Ohaus Explorer Pro / Adventurer. Расчеты биомассы проводились с учетом численности жуков из каждой конкретной выборки.

**Видовой состав и распределение собранных экземпляров жуков по участкам конского помета**

Вид	FG	Участки помета		
		верх	периферия	центр
Семейство Geotrupidae				
<i>Geotrupes koltzei</i> Reitter 1892	t-l	1	1	5
Семейство Scarabaeidae				
<i>Caccobius brevis</i> Waterhouse 1875	t-m	9	10	14
<i>Caccobius christophi</i> Harold 1879	t-m	1	1	3
<i>Caccobius sordidus</i> Harold 1886	t-m	419	681	273
<i>Onthophagus japonicus</i> Harold 1874	t-l	0	1	5
<i>Onthophagus bivertex</i> Heyden 1887	t-m	8	6	8
<i>Onthophagus olsoufieffi</i> Boucomont 1924	t-m	0	1	0
<i>Onthophagus punctator</i> Reitter 1892	t-m	0	1	0
<i>Aphodaulacus koltzei</i> (Reitter 1892)	d-s	2	1	0
<i>Aphodaulacus variabilis</i> (Waterhouse 1875)	d-m	3	27	15
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius 1775)	d-l	5	340	367
<i>Colobopterus propraetor</i> (Balthasar 1932)	d-l	1	2	3
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst 1789)	d-s	17	24	14
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky 1860)	d-s	1555	1842	575
<i>Liothorax plagiatus</i> (Linnaeus 1767)	d-s	9	25	13
<i>Phaenaphodius rectus</i> (Motschulsky 1866)	d-m	831	1935	1030
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i> (Waterhouse 1875)	d-s	585	46	129
<i>Plagiogonus culminarius</i> (Reitter 1900)	d-s	0	64	40
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus 1758)	d-s	3	0	1
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky 1874)	d-l	58	40	10

П р и м е ч а н и е. FG – функциональная группа: t – туннелеры, d – двеллеры, s – мелкие, m – средние, l – крупные.

Перекрытие экологических ниш жуков оценивалось с помощью формул [Colwell, Futuyma, 1971; Hanski, 1978; Yu, Orłóci, 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 – нулю. Определены пороговые значения: 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 понимает-

ся число видов, активных на имагинальной стадии развития.

**РЕЗУЛЬТАТЫ**

**Видовой состав, функциональные группы.** Всего собрано и определено 11994 экземпляра жуков, относящихся к 20 видам из двух семейств (см. таблицу).

Ожидаемое видовое разнообразие в исследуемом местообитании в целом оценено с помощью функций Chao2 и Мао Тао (рис. 1), получены значения в терминальных точках функций 21,74 и 21,68 видов, что составляет 91,98 и 92,23 % от выявленного видового разнообразия жуков-навозников. Максимальное значение видового разнообразия отмечено для периферического участка – 19 видов, тогда как в верхнем и центральном участках отмечено по 17 видов жуков-навозников. Для рассматриваемых участков помета (периферический, верхний и центральный) получены следующие значения ожидаемого видового-

го разнообразия: 20,37 и 20,47, 19,29 и 18,7, 17,0 и 17,3. Выявленное видовое разнообразие жесткокрылых составляет 93,27 и 92,82 %, 88,13 и 90,57 %, 100,00 и 98,26 % от этих значений соответственно.

Выявленные в местообитании жесткокрылые отнесены к пяти функциональным группам с учетом трофодинамических отношений и размерных классов (рис. 2). Наиболее хорошо представлены группы двеллеров мелкого размерного класса (7 видов) и туннелеров среднего размерного класса (6 видов). Крупные двеллеры представлены тремя видами, а группы крупных туннелеров и двеллеров среднего размера включают только по два вида жуков. По сравнению с общим числом видов в функциональных группах во всем местообитании в верхнем участке помета отмечено снижение на один вид крупных туннелеров и на два вида туннелеров среднего размерного класса, в периферическом участке – снижение на один вид мелких двеллеров,

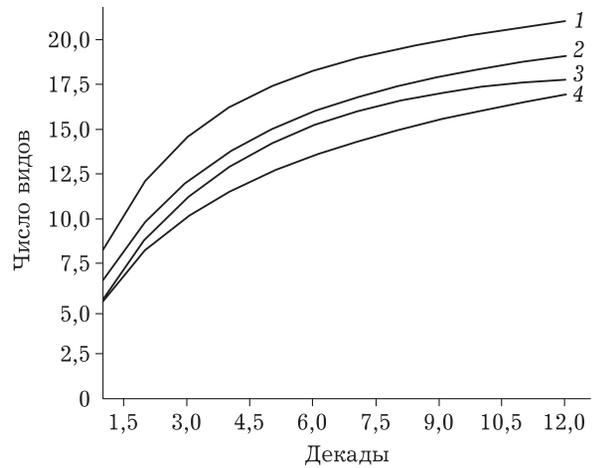


Рис. 1. Кривые накопления (Мао Тао) видов жуков-навозников в конском помете: 1 – суммарные данные по всему местообитанию, 2 – в периферическом участке, 3 – в верхнем участке, 4 – в центральном участке

а в центральном участке – снижение на один вид мелких двеллеров и на два вида туннелеров среднего размерного класса.

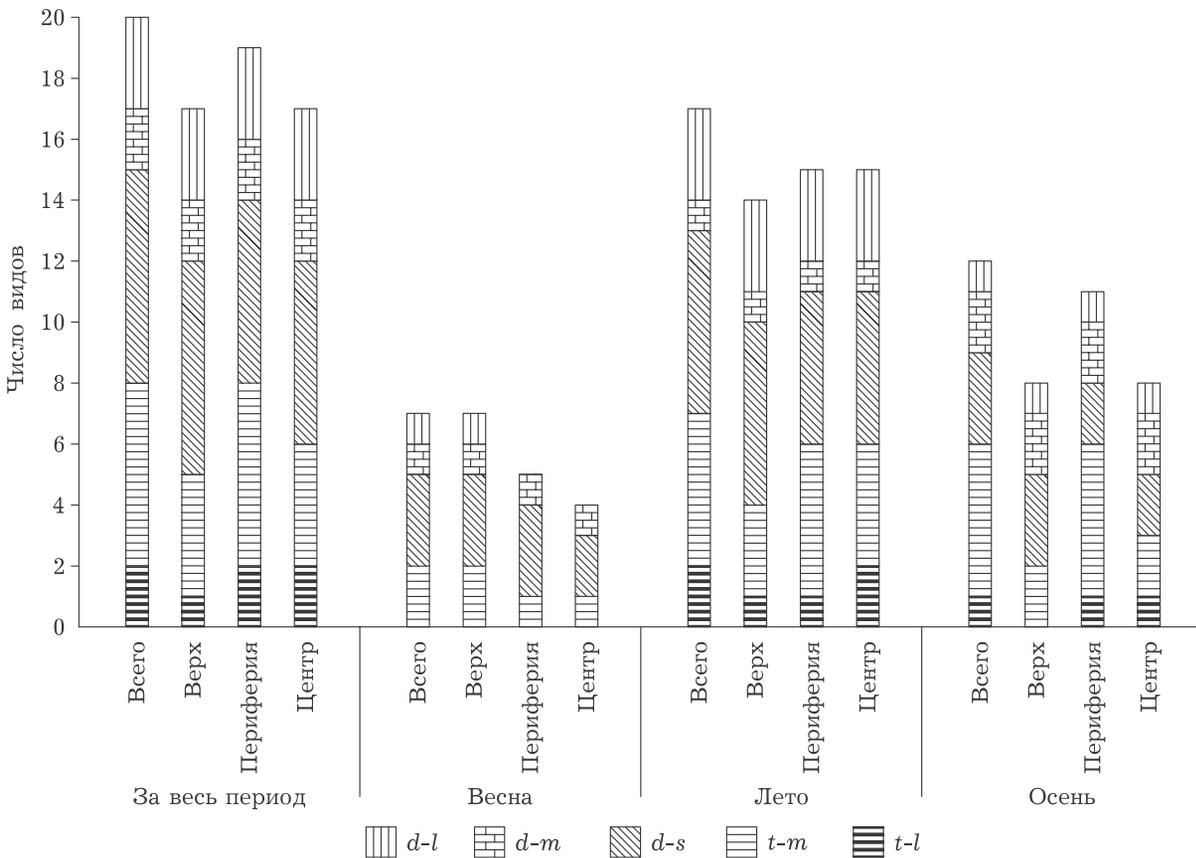


Рис. 2. Распределение числа видов навозников по функциональным группам и микростациям конского помета по сезонам.

Обозн. функциональных групп, как в таблице

**Сезонные аспекты изменения видового и численного состава функциональных групп.** В весенний период в конском помете отмечено семь видов жуков-навозников из четырех функциональных групп, причем все эти виды и функциональные группы представлены в верхнем участке помета. Периферический участок населяло пять видов, а центральный – только четыре. В весенний период в периферическом участке регистрируется на один вид меньше среднеразмерных туннелеров и один вид крупных двеллеров, а в центральном, кроме того, на один вид меньше мелких двеллеров по сравнению с верхним участком (см. рис. 2).

В летний период таксономическое разнообразие возрастает до 17 видов. В этот период жуки большим числом видов (15) представлены в центральном и периферическом участках, а верхний участок населяют только 14 видов. Отмечается уменьшение на два вида среднеразмерных туннелеров и на один вид крупных туннелеров в верхнем участке, по одному виду среднеразмерных туннелеров и мелких двеллеров в центральном участке, по одному виду крупных туннелеров и мелких двеллеров в периферическом участке от числа видов в функциональных группах, отмеченных в летний период в целом.

Осенью навозники представлены 12 видами, из которых 11 видов отмечено в периферическом участке и по 8 видов в центральном и верхнем участках. Функциональное разнообразие в этот период представлено пятью группами, причем в центральном и периферическом участках встречены представители всех этих групп, а в верхнем участке отсутствуют крупные туннелеры. Кроме того, в верхнем участке отмечается снижение на три вида среднеразмерных туннелеров, в центральном участке – на один вид мелких двеллеров и на три вида туннелеров среднего размерного класса, а в периферическом участке – на один вид мелких двеллеров от совокупного числа видов, отмеченных в осенний период (см. рис. 2).

**Сезонные аспекты изменения численности.** Численность жуков имеет существенные различия по сезонам и по участкам помета. Для периферического участка показаны максимальные показатели численности в течение вегетационного периода (рис. 3). В весенний пе-

риод максимальная численность (121,5 экз./л) наблюдается в периферическом участке, а минимальная (77,7 экз./л) – в центральном. Весной во всех участках преобладают среднеразмерные двеллеры, их численность составляет от 58,02 % в периферическом участке до 60,94 % в центральном от суммарной численности жуков в этих участках. Второе место по численности занимают среднеразмерные туннелеры, на их долю приходится от 25,93 % в периферическом участке до 28,75 % в центральном. Доля мелких двеллеров имеет существенные различия в выделенных участках субстрата. В центральном участке их доля составляет лишь 9,87 %, в верхнем – 13,27 %, а в периферическом – 16,05 % от суммарной численности жуков в этих участках (рис. 3, 4).

В летний период максимальная численность составила 228,03 экз./л в периферическом участке, а минимальная – 106,04 экз./л – в центральном. В этот период практически во всех участках преобладают мелкие двеллеры, численность которых в центральном – 49,17 экз./л, в верхнем – 141,76 экз./л и в периферическом участке – 150,07 экз./л, что составляет 46,37, 65,81 и 67,71 % соответственно от суммарной численности жуков, выявленных в этих участках. Существенные значения численности отмечены для среднеразмерных двеллеров: 17,50 экз./л – в центральном участке, 32,92 экз./л – в периферическом, 40,07 экз./л – в верхнем, или 16,50, 14,44 и 19,14 % от суммарной численности жуков в этих участках соответственно. Следует отметить довольно существенные отличия в летний период численности крупных двеллеров в рассматриваемых участках. Так, численность жуков вышеуказанной функциональной группы изменяется от 3,85 экз./л в верхнем участке до 15,21 экз./л в периферическом и достигает максимальных значений (25,57) в центральном, а доля этих навозников составляет 1,84, 6,67 и 24,11 % соответственно.

В осенний период суммарные показатели численности жуков в периферическом (101,98 экз./л) и центральном (100,38 экз./л) участках принимают весьма близкие значения, а в центральном участке – более низкие (39,25 экз./л). В этот период довольно высокая численность среднеразмерных двеллеров: 31,50 экз./л – в верхнем, 82,01 – в периферическом

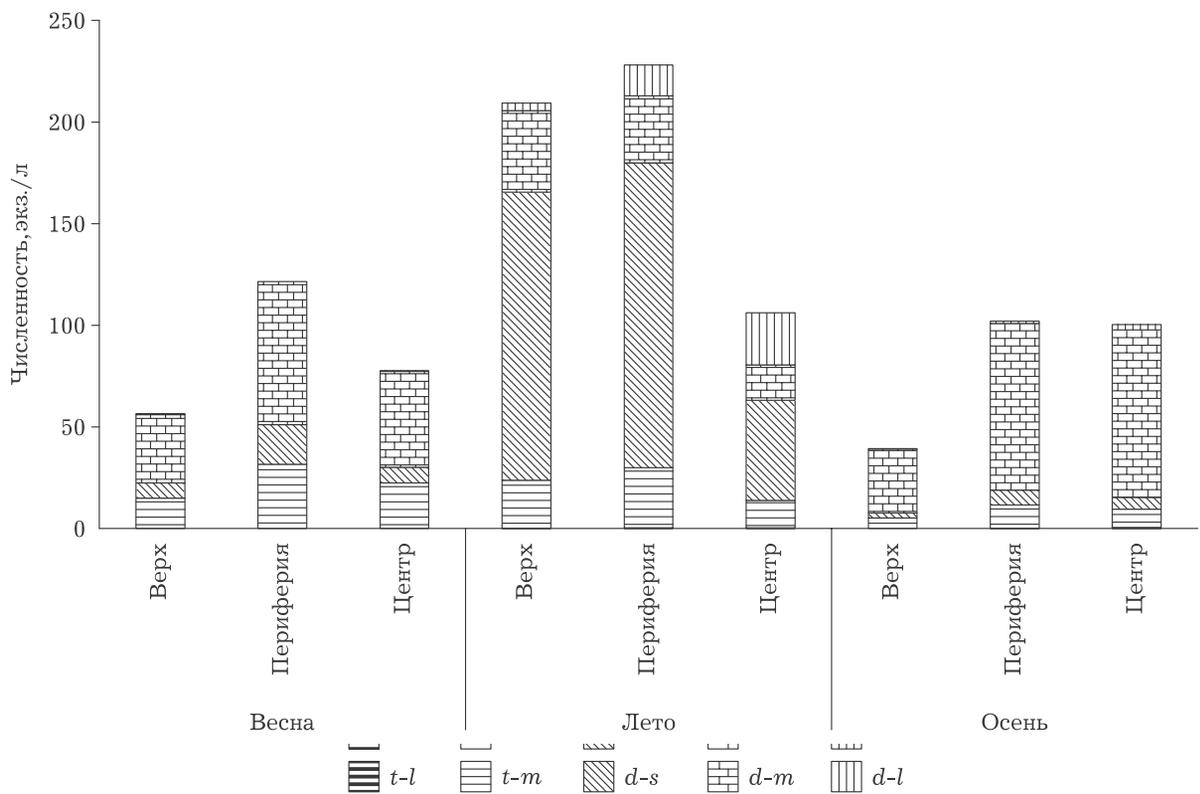


Рис. 3. Численность функциональных групп навозников в микростациях конского помета по сезонам.  
Обозн. функциональных групп, как в таблице

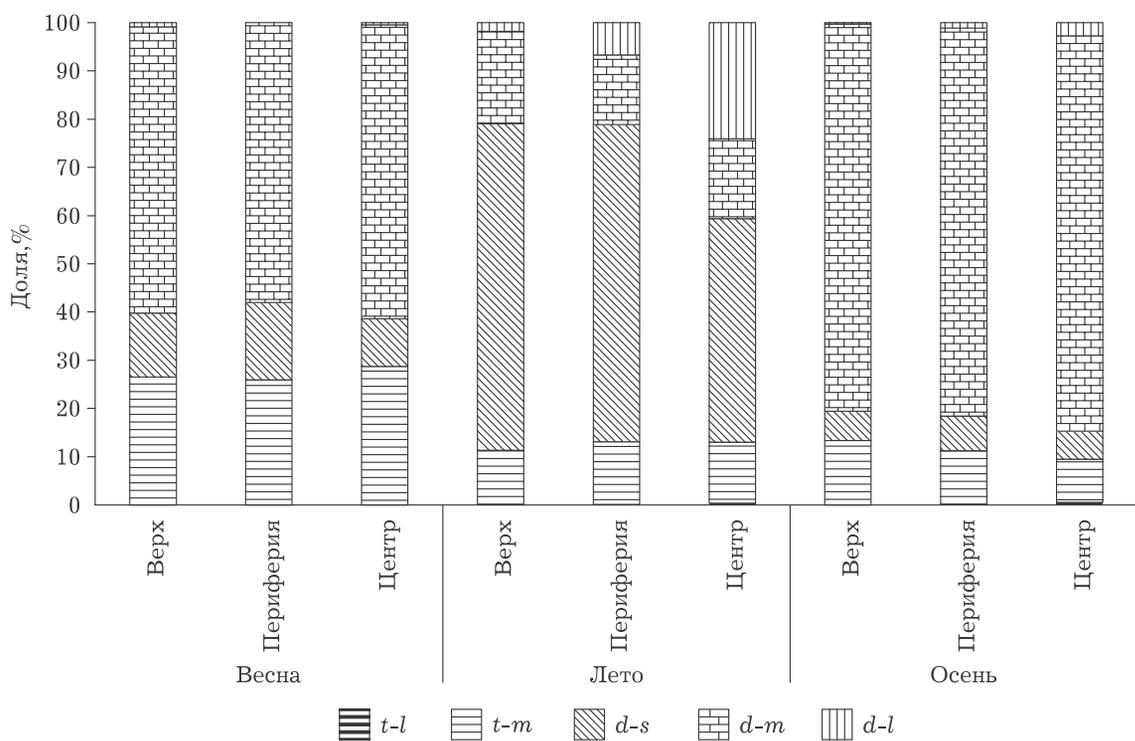


Рис. 4. Доля численности функциональных групп навозников в микростациях конского помета по сезонам.  
Обозн. функциональных групп, как в таблице

и 82,25 экз./л – в центральном, что составляет 80,25, 80,41 и 81,94 % соответственно. Второе место по численности занимают среднеразмерные туннелеры, их доля составляет 8,97 % – в центральном, 11,15 % – в периферическом и 13,38 % – в верхнем участке от численности жуков в соответствующих участках. По сравнению с летним периодом численность мелких двеллеров в осенний период снижается, достигая лишь 2,38 экз./л в верхнем участке, 5,85 экз./л – в центральном и 7,35 экз./л – в периферическом участке, что составляет 6,05, 5,85 и 7,21 % соответственно (см. рис. 3, 4).

**Сезонные аспекты изменения биомассы.** В весенний период максимальные значения биомассы жуков-навозников (430,41 мг/л) отмечены в периферическом участке, минимальные (226,82 мг/л) – в верхнем, а промежуточные (290,97 мг/л) – в центральном (рис. 5). Наиболее значимый вклад в биомассу в этот период вносят среднеразмерные двеллеры, их доля от общей биомассы навозников в отдельных участках составляет от 85,96 % в верхнем участке до 95,33 % в периферическом. Остальные функциональные группы имеют невысокие показатели биомассы и их вклад в совокупную биомассу отдельных участков лежит в пределах от 4,67 % в периферическом до 14,04 % в верхнем участке (рис. 5, 6).

В летний период распределение показателей биомассы по участкам субстрата аналогично распределению численности: максимальные значения (842,08 мг/л) отмечены в периферическом участке, минимальные (564,96 мг/л) – в центральном и промежуточные (746,97 мг/л) – в верхнем. Однако если по численности практически во всех участках преобладали мелкие двеллеры, то их показатели по биомассе довольно высоки в верхнем (401,95 мг/л) и периферическом (403,44 мг/л) участках, а в центральном – только 134,91 мг/л, что составляет 53,81, 47,91 и 23,88 % от суммарной биомассы жуков, найденных на этих участках соответственно. Для среднеразмерных двеллеров в летний период выявлены следующие показатели биомассы: 233,22 мг/л – в верхнем участке, 191,64 мг/л – в периферическом и 101,85 мг/л в центральном, или 31,22, 22,76 и 18,03 % от совокупной биомассы навозников в этих участках соответственно. Как и в слу-

чае с численностью в летний период, обращают на себя внимание довольно существенные отличия по биомассе крупных двеллеров в рассматриваемых участках. Так, биомасса жуков вышеуказанной функциональной группы изменяется от 86,48 мг/л в верхнем участке до 161,93 мг/л в периферическом и достигает максимальных значений (234,01 мг/л) в центральном, доля этих навозников составляет 11,58, 19,23 и 41,42 % соответственно (см. рис. 5, 6).

В отличие от показателей численности максимальные значения биомассы в осенний период отмечены не в периферическом, а в центральном участке, где они составили 526,71 мг/л. В этот период в периферическом участке совокупная биомасса навозников составила 500,21 мг/л, а в верхнем – 188,67 мг/л. По биомассе, так же как и по численности, преобладают среднеразмерные двеллеры, их доля от совокупной биомассы жуков отдельных микросайтов составляет 90,08 % в центральном участке, 93,94 % – в периферическом и 96,71 % – в верхнем. Если по численности в осенний период второе место занимали среднеразмерные туннелеры, то доля этой функциональной группы жуков в совокупной биомассе отдельных участков навоза весьма низка и в максимальном варианте (периферический участок) не превышает 1,21 % (см. рис. 5, 6).

**Перекрытие экологических ниш.** Среди жуков, запасующих провизию для личинок в почве, перекрытие экологических ниш в конском помете в целом, с учетом пороговых значений, установлено для 14 пар видов (из максимально возможного сочетания – 28 пар), из которых 7 пар видов относятся к одинаковым размерным группам: *Caccobius brevis* – *C. sordidus*, *C. brevis* – *Onthophagus bivertex*, *C. christophi* – *C. sordidus*, *C. christophi* – *O. olsoufieffi*, *C. sordidus* – *O. bivertex*, *C. sordidus* – *O. punctator*, *O. bivertex* – *O. punctator*.

Для двеллеров перекрытие экологических ниш получено для 27 пар видов из максимально возможного сочетания в 77 парах. Генерации *Phaeaphodius rectus* разделены на весеннюю (в) и осеннюю (о). С учетом дифференциации жуков по размерным классам представлены семь пар видов, для которых наблюдается существенное перекрытие: *Aphodaulacus koltzei* – *Esymus pusillus*, *A. variabilis* –

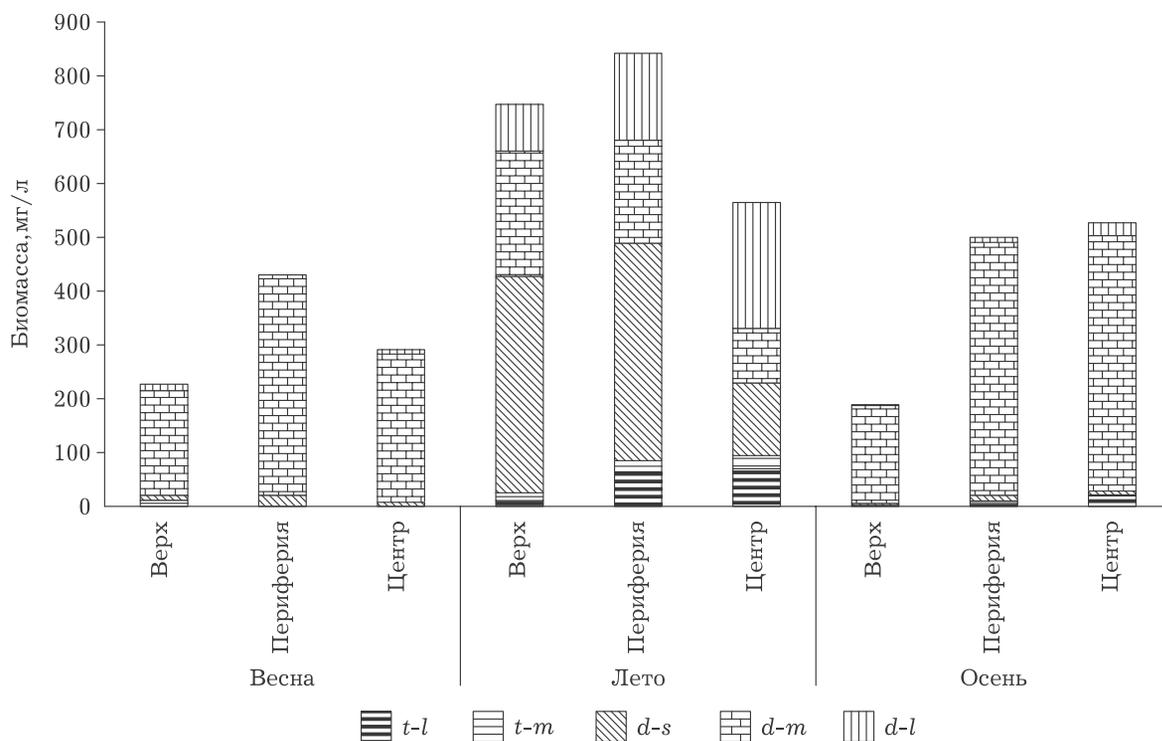


Рис. 5. Биомасса функциональных групп навозников в микрогруппах конского помета по сезонам. Обозн. функциональных групп, как в таблице

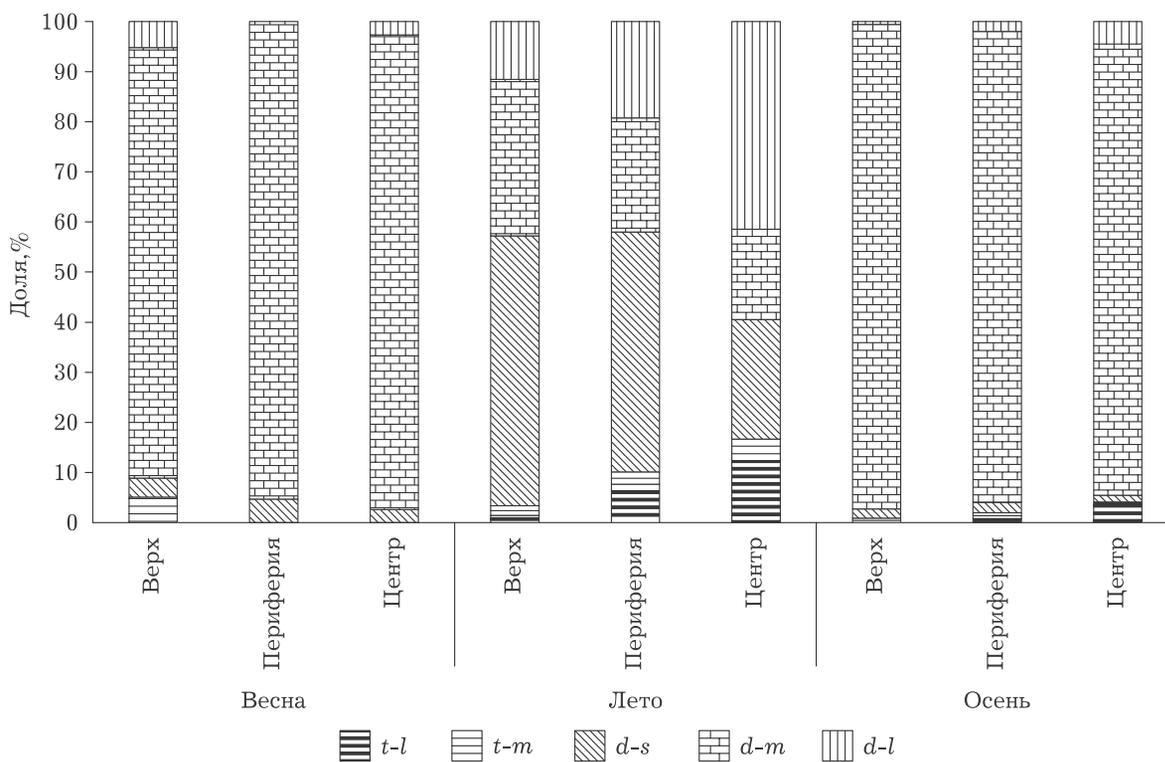


Рис. 6. Доля биомассы функциональных групп навозников в микрогруппах конского помета по сезонам. Обозн. функциональных групп, как в таблице

*Phaeaphodius rectus* (o), *Bodilopsis sordida* – *Colobopterus propriator*, *C. propraetor* – *Teuchestes brachysomus*, *E. pusillus* – *Labarrus sublimbatus*, *E. pusillus* – *Liothorax plagiatus*, *L. sublimbatus* – *Otophorus haemorrhoidalis*.

Дальнейший анализ перекрытия ниш проведен отдельно для выделенных участков помета. При этом только для двух пар туннелеров (*Caccobius brevis* – *C. sordidus* и *C. sordidus* – *Onthophagus bivertex*) наблюдалось перекрытие ниш во всех участках помета, для четырех пар (*C. brevis* – *Onthophagus bivertex*, *C. christophi* – *O. olsoufieffi*, *C. sordidus* – *O. punctator* и *O. bivertex* – *O. punctator*) перекрытие отмечалось только в периферическом участке, а для пары *C. christophi* – *C. sordidus* – в периферическом и центральном участках. У пары двеллеров *Labarrus sublimbatus* – *Otophorus haemorrhoidalis* перекрытие ниш на отдельных участках конского помета не наблюдалось вовсе. У трех пар видов перекрытие ниш наблюдается только в одном участке помета: у *Aphodaulacus koltzei* – *Esymus pusillus* – в периферическом, у *Bodilopsis sordida* – *Colobopterus propriator* – в центральном, а у *C. propraetor* – *Teuchestes brachysomus* – в верхнем. Для двух пар видов (*E. pusillus* – *Labarrus sublimbatus*, *E. pusillus* – *Liothorax plagiatus*) перекрытие ниш установлено в периферическом и верхнем участках. Во всех участках перекрываются ниши у *A. variabilis* и *Phaeaphodius rectus* (o), однако в сентябре обычно у *Phaeaphodius rectus* отмечается пик лёта имаго, а у *A. variabilis* лёт только начинается и продолжается до октября месяца. Следует отметить, что численность этих двух видов в октябре имеет невысокие значения, в связи с чем их ниши хоть и значительным образом перекрываются, но при избыточности трофического ресурса в осенний период конкурентные взаимоотношения у *Ph. rectus* и *A. variabilis* представляются нам маловероятными.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют провести сравнение ассамблей навозников в конском помете в Южном Сихотэ-Алине и полученных ранее данных по навозникам-обитателям овечьего помета в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор [Шабалин, 2021]. В срав-

ниваемых ассамблеях преобладают представители подсемейства Aphodinae, что типично для умеренного пояса Палеарктики в целом. Таксономическое разнообразие навозников, отмеченных в конском помете на юге Сихотэ-Алиня, значительно беднее такового ассамблеи навозников-обитателей овечьего помета в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор. Однако функциональное разнообразие, выражаемое сочетанием трофодинамических групп и размерных классов для сравниваемых ассамблей, одинаково.

В Южном Сихотэ-Алине формирующаяся в процессе трансформации конского помета гетерогенность субстрата оказывает существенное влияние на население жуков-навозников. Это приводит к существенной их дифференциации по микросайтам, причем на эти процессы оказывает влияние и сезонность. Отмеченное снижение таксономического разнообразия в функциональных группах в весенний период в центральном и периферическом участках обусловлено различной прогреваемостью субстрата. Весной в дневное время верхний участок прогревается сильнее, чем соприкасающиеся с поверхностью прохладной почвы периферический и центральный участки, поэтому как таксономическое разнообразие, так и число видов в функциональных группах жуков здесь наибольшие. Центральный участок прогревается хуже всех, поэтому здесь отмечается самое низкое видовое разнообразие и снижение числа видов в отдельных функциональных группах жуков. В летний период решающее значение в распределении жуков по микростациям играют особенности колонизации субстрата, взаимодействия навозников с субстратом и его влажность. Так, например, туннелеры запасают провизию для личинок в норках в почве, поэтому в летний период представители этой трофодинамической группы наиболее разнообразны в центральном и периферическом участках, а в верхнем участке эти жесткокрылые отмечаются в момент колонизации субстрата (колонизация субстрата происходит с периферического и верхнего участков, откуда жуки проникают в центральный) либо в период имагинального питания. Отмеченное снижение числа видов мелких двеллеров в центральном и периферическом участках в летний период также связано с особенностями

ми заселения субстрата. Наибольшее испарение влаги происходит с поверхности конского помета, значительные потери влаги испытывает поверхностный участок, а в местах соприкосновения субстрата с почвой в периферическом и центральном участках в летний период влага способна сохраняться в течение довольно продолжительного времени, в связи с чем в указанных участках и отмечается наибольшее таксономическое разнообразие жуков-навозников. В осенний период на распределение навозников существенное влияние оказывает понижение температуры. Туннелеры в этот период в основном заселяют периферический участок, где жуки способны при дневном повышении температуры запастись провизию для личинок, а мелкие двеллеры предпочитают лучше прогреваемый верхний участок.

Представленные данные по перекрытию ниш у жуков-навозников – обитателей конского помета на юге Сихотэ-Алиня, демонстрируют относительно невысокие значения: у двеллеров реализуется только 9 %, а у туннелеров – 25 % от числа возможных комбинаций. Дифференциальное использование ресурсов достигается прежде всего в ярко выраженной сезонной активности жуков и их приуроченности к микросайтам помета с гетерогенными условиями среды. Избирательность жуков-навозников в населении отдельных участков конского помета может являться как способом избегания конкуренции за трофический ресурс, так и результатом конкурентных взаимоотношений, приводящих к смещению некоторых видов в менее благоприятные участки субстрата.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые полученные результаты по дифференциации населения жуков-навозников – обитателей конского помета в Южном Сихотэ-Алине, по микросайтам позволяют сделать следующие обобщения. Формирующаяся под действием биотических и абиотических факторов в процессе трансформации конского помета гетерогенность субстрата оказывает существенное влияние на дифференциацию населения жуков-навозников по микростациям. Неравномерность видового и функционального разнообразия жуков

в выделенных участках помета обусловлена особенностями взаимодействия жуков с субстратом, а также значительным влиянием испаряемости влаги с поверхности в периферическом и верхнем участках. Ключевым фактором, влияющим на сезонную динамику видового состава, численности и биомассы жесткокрылых в рассматриваемых участках помета, является температурно-влажностный режим, который создает наиболее благоприятные условия для жизнедеятельности жуков в весенний период в верхнем участке, в летний период – в периферическом и центральном, а в осенний период – в верхнем и периферическом. Перемещения имаго в толще навоза после его колонизации обусловлены способами взаимодействия жуков с субстратом. Так, запасающие провизию для личинок туннелеры наиболее разнообразны и многочисленны в периферическом и центральном участках, а откладывающие яйца в толще навоза двеллеры – в верхнем и периферическом участках. Приуроченность отдельных видов навозников к разным участкам конского помета, наряду с сезонной дифференциацией населения и разделением жуков по трофодинамическим группам и размерным классам, может служить способом разделения экологических ниш жуков и избегания конкуренции внутри одной функциональной группы.

Автор признателен С. Ю. Стороженко и А. С. Лелею (ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН, г. Владивосток) за обсуждение статьи и замечания по тексту. Исследование выполнено в рамках государственного задания Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (AAAA-A17-117062710094-0).

## 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.
- 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.
- 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.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

- Псарев А. М. Структура и динамика сообществ копробионтных 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.
- Шабалин С. А. Осеннее население копрофильных скарабаеидных жесткокрылых (Coleoptera: Scarabaeoidea) в долине реки Рязановка, Приморский край // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. 29. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2018. С. 99–112.
- Шабалин С. А. Ассамблея жуков-навозников (Coleoptera: Scarabaeoidea) – обитателей овечьего помета на юге Сихотэ-Алиня // Чтения памяти А. И. Куренцова. 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>]
- Chalmandrier L., Münkemüller T., Gallien L., de Bello F., Mazel F., Lavergne S., Thuiller W. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns // J. Vegetat. Sci. 2013. Vol. 24, N 5. P. 853–864.
- Cody M. L., Diamond J. M. (Ed.). Ecology and Evolution of Communities. Cambridge, Massachusetts, London: Harvard University Press, 1975. 560 p.
- Colwell R. K., Futuyama 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.
- Kraft N. J. B., Adler P. B., Godoy O., James E. C., Fuller S., Levine J. M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor // Functional Ecology. 2015. Vol. 29, N 5. P. 592–599.
- Martín-Piera F., Lobo J. M. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities // Miscellània Zoològica. 1996. Vol. 19, N1. P. 13–31.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezcuita 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., Ríos-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.
- Pielou E. C. Ecological Diversity. New York, London, Sydney, Toronto: John Wiley & Sons, 1975. 165 p.
- Ponisio L. C., Valdovinos F. S., Allhoff K. T., Gaiarsa M. P., Barner A., Guimarães P. R., Hembry D. H., Morrison B., Gillespie R. A Network Perspective for Community Assembly // Front. Ecol. Evolut. 2019. N 103.
- Ricklefs R. E. Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes // Science. 1987. Vol. 235, N 4785. P. 167–171.
- Scholtz C., Davis A., Kryger U. Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles. Pensoft Publishers, 2012. 566 p.
- 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.
- Strong D. R., Simberloff D., Abele L. G., Thistle A. B. (Ed.). Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1984. 632 p.
- Whittaker R. H., Levin S. A. The role of mosaic phenomena in natural communities // Theoret. Populat. Biol. 1977. Vol. 12. P. 117–139.
- 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.

# Microstatal distribution of dung-beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the horse excrements in South Sikhote-Alina, Russia

S. A. SHABALIN

*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,  
Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences  
690022, Vladivostok, Prospekt 100-letiya Vladivostoka, 159  
E-mail: oxecectonia@mail.ru*

For the first time, the differentiation by microsites of the population of dung beetles of the inhabitants of horse droppings in South Sikhote-Alin, Primorsky Territory was studied. The heterogeneity of the substrate has a significant effect on the distribution of beetles among microstations. The key factor affecting the seasonal dynamics of the species composition, abundance and biomass of beetles in different parts of the droppings are the temperature and humidity regime. It is shown that the confinement of certain species of dung beetles to areas of horse manure can serve as a way of dividing their ecological niches and a way of avoiding competition within one functional group.

**Key words:** dung-beetles, Coleoptera, Scarabaeoidea, assembly, microstatal distribution, biodiversity, seasonal dynamic, ecological niches.