

## Ассамблея жуков-навозников (Coleoptera, Scarabaeoidea) – обитателей овечьего 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 02.04.2021

После доработки 15.04.2021

Принята к печати 16.04.2021

### АННОТАЦИЯ

В северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор (Приморский край) изучена ассамблея жуков-навозников – обитателей овечьего помета. Приводятся данные о видовом составе, динамике населения, численности и биомассе навозников. Сравнение ассамблей навозников северных отрогов Маньчжуро-Корейских гор и Южного Сихотэ-Алиня показало, что хотя обе сформировались на базе единой фауны и имеют одинаковое число видов, однако таксономическая структура ассамблей и происходящие в них динамические (сезонные) аспекты существенно различаются. Различия в видовом составе и составе трофодинамических групп обусловлены особенностями географического положения, различными погодными климатическими условиями, пастбищным режимом и различиями в составе выпасаемых животных, а также историческими факторами процессов формирования и динамики ассамблей жуков. Погодные условия как фактор, влияющий на регидратацию овечьего помета, определяет динамические процессы в ассамблеях и лимитирует проникновение отдельных видов в горную систему Сихотэ-Алинь. Небольшие размеры овечьих экскрементов, которые являются одновременно трофическим и топливным ресурсом, определяют высокую скорость трансформации субстрата и распределение видов согласно гипотезе перехвата ниш. Показано, что перекрытие ниш у видов из одинаковых трофодинамических групп приводит к смещению сроков имагинальной активности отдельных видов.

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

Теоретические аспекты изучения ассамблей обеспечивают концептуальную основу для понимания процессов формирования и функционирования локальных сообществ и локальных фаун, а также происходящих в них динамических процессов [Cody, Diamond, 1975; Strong et al., 1984; Ricklefs, 1987; Ponsio et al., 2019]. При этом межвидовые взаимодействия, являясь ключевыми механизмами,

обеспечивают и управляют динамическими процессами в ассамблеях. Уже сложившиеся ассамблеи как результат действия различных процессов (например, абиотических фильтров и процессов расселения отдельных видов) могут выступать в качестве биологического фильтра, лимитирующего инвазии отдельных видов в их состав [Джиллер, 1988; Chalmandrier et al., 2013; Kraft et al., 2015].

Структура ассамблей, таким образом, определяется совместным действием двух факторов: с одной стороны – абиотическими, ограничивающими определенные характеристики ассамблей и входящих в них таксонов, с другой – биотическими, не позволяющими совместно сосуществующим видам быть слишком похожими [Weiher et al., 1998; Webb et al., 2002].

Копрофильные скарабаеоидные жуки (Coleoptera: Scarabaeoidea) благодаря всеветному 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 регионов и стран мира посвящено обширное число публикаций [Hanski, Cambefort, 1991; Simmons, Ridsdill-Smith, 2011; Scholtz et al., 2012; и др.], однако большая их часть базируется на изучении экскрементов крупных животных, преимущественно коров и лошадей. Являясь эфемерным трофическим ресурсом, экскременты отдельных видов позвоночных животных обладают различной доступностью для жуков-навозников. Доступность экскрементов для навозных жуков сильно варьирует во времени и пространстве и может иметь существенное значение для стабилизации или колебаний популяций этих насекомых. Привлекательность этого трофического ресурса для навозных жуков также может варьировать в зависимости от привычек питания позвоночных животных [Martín-Piera, Lobo, 1996; Filgueiras et al., 2009]. Трофический отбор может играть важную роль в сосуществовании видов и последующем совместном использовании ресурсов. В отличие от навоза крупного рогатого скота, у которого на поверхности образуется плотная корка, овечий навоз способен регидратироваться росой или дождем и, следовательно, оставаться привлекательным для навозных жуков в течение более длительного периода [Lumaret, Kirk, 1987; Sowing, Wassmer, 1994; Wassmer, 1995]. Данные по населению жуков-навозников в экскрементах овец приводятся лишь в нескольких работах, проведенных в Швеции [Landin, 1961], Германии [Sowing, Wassmer, 1994; Wass-

mer, 1995], Франции [Lumaret, Kirk, 1987], Польше [Breymeyer, 1974; Olechowicz, 1974], Венгрии [Ádám, 1986], США [Fincher et al., 1970; Kessler et al., 1974] и Бразилии [Correa et al., 2013]. В России изучение ассамблей навозников не проводилось. Лишь только А. М. Псаревым рассматривалось участие жуков-навозников в структуре сообществ насекомых-копробионтов на примере пастбищ юга Западной Сибири [Псарев, 2003, 2016], причем в основном на примере помета крупных млекопитающих. Первые результаты изучения жуков-навозников – обитателей экскрементов овец в Приморском крае, были опубликованы нами ранее [Шабалин, 2020].

Целью настоящей работы является изучение жуков-навозников в долине р. Рязановки (Хасанский район) и сравнение результатов с ранее полученными данными (с. Новицкое, Партизанский район) для выявления особенностей морфологии и динамики ассамблей копрофагов – обитателей овечьего помета в Приморском крае.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор жуков осуществлялся на юге Приморского края (Хасанский район) в долине р. Рязановки (42°82' с. ш., 131°23' в. д.) на выпасах “Экофермы” методом изъятия субстрата [Шабалин, 2018] с 25 апреля по 6 ноября 2018 г., раз в декаду. Экскременты овец, собранные в местах выпаса, помещали в пластиковые контейнеры объемом 0,5 л. На дно второго контейнера (емкостью 2 л) выкладывали фильтровальную бумагу, на которую сверху устанавливали контейнеры по 0,5 л, большой контейнер закрывался крышкой с отверстиями для вентиляции. Жуки, вылетавшие из навоза, помещенного в маленький контейнер, оказывались на дне большого контейнера в слоях фильтровальной бумаги. Вылетевшие жуки собирались из большого контейнера два раза в сутки. Определялась их видовая принадлежность и проводился подсчет числа особей.

Жуки определены с помощью 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 Биоразно-

образия ДВО РАН, определение некоторых видов подтверждено А. В. Фроловым по коллекции Зоологического института РАН.

За весь период исследования изъято и подвергнуто выгонке жуков 48 л овечьего помета, собрано и определено более 7,5 тыс. экземпляров копрофильных скарабаеоидных жесткокрылых. Названия таксонов даны по Каталогу Палеарктических жесткокрылых [Dellacasa et al., 2016; Nikolajev et al., 2016; Ziani, Bezděk, 2016].

Функциональные группы получены 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, “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 [Шабалин, 2020].

Биомассу определяли для каждого вида отдельно. Для этого жуков помещали в сушильный шкаф при температуре 70 °C 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 за конкретную выборку.

Перекрытие экологических ниш жуков оценивалось с помощью формул [Colwell, Futuyama, 1971; Hanski, 1978; Yu, Orłóci, 1990]:

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

и

$$PS_{ik} = \sum_j \min(p_{ij}, p_{ik}), \quad (2)$$

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 формуле (1) полное перекрытие экологических ниш принимает значение, равное нулю, отсутствие перекрытия – единице. В формуле (2) полное перекрытие принимает значение, равное единице, а отсутствие перекрытия – нулю. Пороговые значения для первой

формулы составили 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 иммагинальной стадии развития.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Видовой состав, функциональные группы.

Всего собрано и определено 7718 экземпляров жуков, относящихся к 29 видам, список которых приводится ниже.

Семейство Geotrupidae: *Geotrupes (Geotrupes) koltzei* Reitter, 1892.

Семейство Scarabaeoidea, 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 Scarabaeoidea, подсемейство Aphodiinae: *Acrossus superatratus* (Nomura & Nakane, 1951), *Aganocrossus urostigma* (Harold, 1862), *Agrilinus ater* (De Geer, 1774), *Aphodaulacus koltzei* (Reitter, 1892), *Aphodaulacus variabilis* (Waterhouse, 1875), *Colobopterus notabilipennis* (Petrovitz, 1972), *Colobopterus propraetor* (Balthasar, 1932), *Esymus pusillus* (Herbst, 1789), *Eupleurus subterraneus* (Linnaeus, 1758), *Gillettianus comatus* (Schmidt, 1920), *Labarrus sublimbatus* (Motschulsky, 1860), *Liothorax plagiatus* (Linnaeus, 1767), *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *Phaeaphodius rectus* (Motschulsky, 1866), *Pseudacrossus nasutus* (Reitter, 1887), *Sinodipterna songrini* (Stebnicka & Galante, 1992), *Sinodipterna troitzkyi* (Jacobson, 1897) и *Teuchestes brachysomus* (Solsky, 1874).

Ожидаемое видовое разнообразие в исследуемом местообитании оценено с помощью функций Chao2 и Мао Тао (рис. 1), полученные значения в терминальных точках функций – 30,89 и 30,33 вида, что составляет 93,88

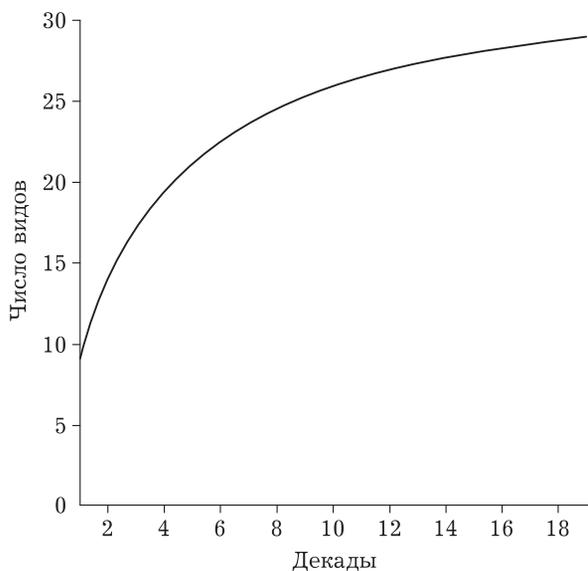


Рис. 1. Кривая накопления (Мао Тао) видов жуков-навозников

и 95,61 % соответственно от выявленного видового разнообразия жуков-навозников.

Жесткокрылые отнесены к пяти функциональным группам с учетом трофодинамических отношений и размерных классов. Наиболее хорошо представлена группа двеллеров среднего размерного класса (9 видов), а также мелкие двеллеры (6 видов), туннелеры среднего размерного класса (6 видов) и крупные туннелеры (5 видов). Только 3 вида отмечено в группе крупных двеллеров.

**Сезонные аспекты изменения видового состава.** В конце апреля в долине р. Рязановки отмечено семь видов жуков, один из которых запасает провизию для личинок (*Caccobius sordidus*), и шесть видов, обитающих в толще навоза: *Acrossus superatratus*, *Agrilinus ater*, *Aphodaulacus koltzei*, *Esymus pusillus*, *Phaeaphodius rectus* и *Teuchestes brachysotmus*. К началу мая таксономическое разнообразие возрастает до 10 видов, добавляются два туннелера (*Caccobius christophi* и *Onthophagus fodiens*) и один двеллер — *Sinodipterna songrini*. Максимальное видовое разнообразие отмечено в конце мая (21 вид). В этот период максимальным числом видов представлены как жуки, обитающие в толще навоза (8 видов), так и жуки, запасающие в почве провизию для личинок (13 видов). К июлю таксономическое разнообразие снижается до 10 видов. В период муссонных осадков (конец июля — август) имагинальная активность от-

мечается лишь у 3–7 видов. К середине сентября разнообразие незначительно возрастает до 10 видов, прежде всего за счет туннелеров. С наступлением заморозков в конце сентября — начале октября отмечается резкое снижение видового разнообразия, что связано с прекращением активности и отмиранием имаго видов с летним типом активности. В конце октября наблюдается лет восьми видов жуков. В это время продолжают встречаться виды с растянутым периодом активности и запасающие провизию для личинок (*Caccobius brevis*, *C. sordidus*, *Onthophagus bivertex* и *O. punctator*), а также *O. gibbulus* — вид с типично осенним периодом активности. Среди жуков, обитающих в толще навоза, в этот период заканчивает лет *Phaeaphodius rectus*, и появляются виды с типично осенним (либо с осенне-весенним) типом активности имаго (*Aphodaulacus variabilis* и *Pseudacrossus nasutus*). В начале ноября отмечено лишь три вида с осенним типом имагинальной активности. Во второй декаде ноября с сильным понижением дневных температур и формированием снежного покрова активность жуков прекращается (рис. 2).

**Численность и сезонные аспекты ее изменения.** В течение вегетационного периода наблюдается три пика подъема численности навозников. Первый из них, растянутый по времени, приходится на май — первую декаду июня (суммарная численность составляет от 269,80 до 477,00 экз./л), второй — на третью декаду июля (суммарная численность 482,00 экз./л), небольшой третий пик — на третью декаду сентября (суммарная численность 182,00 экз./л). Основной вклад в первые два пика численности вносят преимущественно мелкие двеллеры: во второй декаде мая преобладает *Esymus pusillus*, численность которого составляет 319,33 экз./л, а в третьей декаде июля численность другого вида (*Gilletianus comatus*) достигает 348,00 экз./л (табл. 1). Исключение составляет третья декада мая, когда лидирующую позицию по численности занимают туннелеры среднего размерного класса, например *Caccobius sordidus* (180,75 экз./л). Третий пик обусловлен резким повышением численности двеллера среднего размерного класса *Phaeaphodius rectus* (табл. 2), численность которого в этот период составляет 150,67 экз./л.

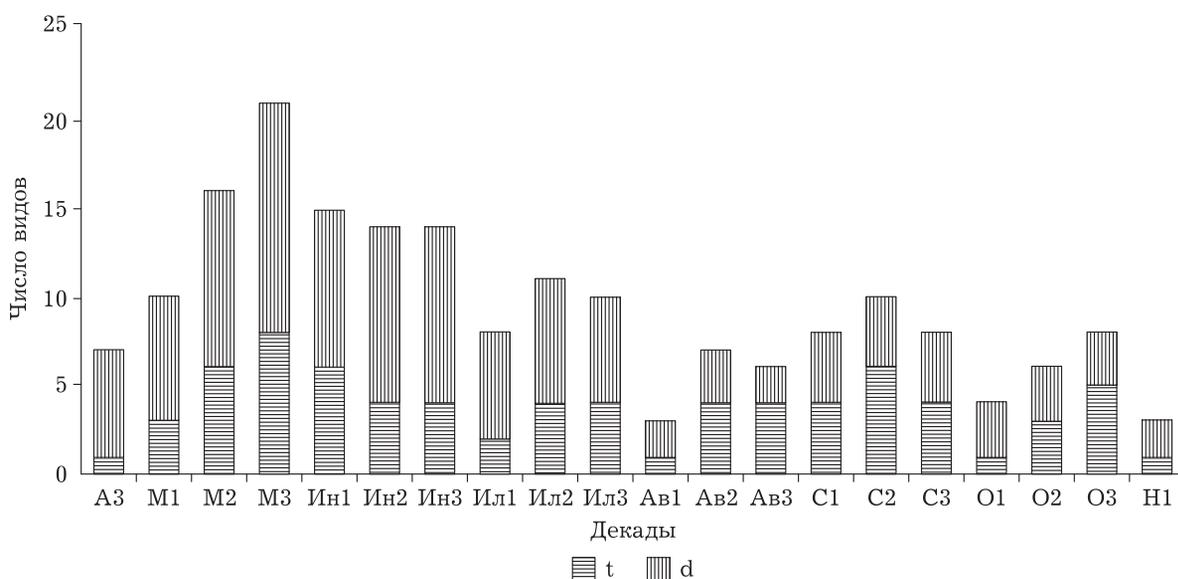


Рис. 2. Сезонная динамика числа видов. А – апрель; М – май; Ин – июнь; Ил – июль; Ав – август; С – сентябрь; О – октябрь; Н – ноябрь. Трофодинамические группы: d – жуки, обитающие в толще навоза; t – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасующие провизию для личинок

По соотношению численности жуков двеллеров и туннеллеров, представители последней трофодинамической группы преобладают в сборах в третьей декаде мая и с первой декады августа по первую декаду сентября (рис. 3).

Численность жуков, запасующих для личинок провизию в почве, возрастает с конца апреля до третьей декады мая, когда она принимает максимальные для вегетационного периода значения (до 230,25 экз./л) преимущественно за счет высоких показателей у *Saccobius sordidus*. В третьей декаде мая численность туннеллеров составляет 41,76 % от суммарной годовой. Далее численность падает и изменяется в течение года с небольшими флуктуациями, повышаясь до 52,67 экз./л во второй декаде июля за счет *S. christophi*, причем это повышение составляет лишь 6,89 % от суммарной годовой численности туннеллеров.

Пик численности у крупных туннеллеров отмечен в третьей декаде мая (см. рис. 3) за счет высокой численности *Onthophagus bivertex*. Также пик численности в третьей декаде мая наблюдается у функциональной группы туннеллеров среднего размерного класса.

Высокие показатели (более 150 экз./л) численности двеллеров отмечены с первой декады мая до первой декады июня, а также

в третьей декаде июля и в третьей декаде сентября (см. рис. 3), что составляет 58,32, 18,03 и 6,87 % от их годовой численности соответственно. Низкие показатели у двеллеров (менее 48 экз./л) регистрировались в августе – второй декаде сентября и в октябре – первой декаде ноября. Существенная доля от годового показателя численности двеллеров приходится на периоды с конца апреля до третьей декады июля и со второй декады сентября до третьей декады октября (рис. 4).

Крупные двеллеры имели пики численности во второй и третьей декадах мая в основном за счет высокой численности *Coloboapterus propraetor*. Для функциональной группы двеллеров среднего размерного класса пики численности отмечены в первой – второй декадах мая, а также в третьей декаде июля и в третьей декаде сентября. Весенний пик численности среднеразмерных двеллеров складывается за счет высоких показателей у *Phaeaphodius rectus* и *Agrilinus ater*, а осенний – за счет первого вида. Подъемы численности мелких двеллеров отмечены в первой и третьей декадах мая, а также в первой декаде июня и в третьей декаде июля. Майский пик (первая и третья декады) обусловлен высокой численностью *Esymus pusillus*, июньский (первая декада) – *Labarrus sublimbatus*, июльский (третья декада) – *Gilletianus comatus*.

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

Вид	Декада										
	А3	М1	М2	М3	Ин1	Ин2	Ин3	Ил1	Ил2	Ил3	
<i>Geotrupes koltzei</i> Reitter, 1892	-	-	-	0,250	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caccobius brevis</i> Waterhouse, 1875	-	-	7,667	2,500	7,600	4,857	4,500	-	5,333	6,000	
<i>Caccobius christophi</i> Harold, 1879	-	1,200	7,333	13,750	6,400	0,286	0,500	1,000	38,000	16,000	
<i>Caccobius sordidus</i> Harold, 1886	3,500	19,800	26,000	180,750	8,400	1,714	2,500	3,000	8,667	14,000	
<i>Onthophagus japonicus</i> Harold, 1874	-	-	-	0,500	-	-	-	-	-	-	
<i>Onthophagus bivertex</i> Heyden, 1887	-	-	6,333	25,750	0,800	0,286	1,000	-	-	2,000	
<i>Onthophagus punctator</i> Reitter, 1892	-	-	0,667	0,250	0,800	-	-	-	-	-	
<i>Onthophagus fodiens</i> Waterhouse, 1875	-	0,800	0,667	6,500	0,400	-	-	-	0,667	-	
<i>Acrossus superatratus</i> (Nomura & Nakane, 1951)	4,500	7,400	3,000	1,250	-	-	-	-	-	-	
<i>Aganocrossus urostigma</i> (Harold, 1862)	-	-	-	-	2,000	-	3,000	11,000	5,333	71,000	
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	6,000	32,600	43,000	3,500	4,400	1,143	1,000	-	-	-	
<i>Aphodaulacus koltzei</i> (Reitter, 1892)	24,000	8,800	0,667	0,250	-	-	-	-	-	-	
<i>Colobopterus notabilis pennis</i> (Petrovitz, 1972)	-	-	-	-	-	-	-	-	2,000	1,000	
<i>Colobopterus propraactor</i> (Balthasar, 1932)	-	-	18,667	7,750	-	0,571	0,500	-	-	1,000	
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	0,500	151,200	319,333	110,250	70,400	8,857	8,000	1,000	4,667	22,000	
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	0,286	0,500	-	-	-	
<i>Gilletianus comatus</i> (Schmidt, 1920)	-	-	-	2,250	178,000	126,286	115,000	21,000	38,667	348,000	
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	-	-	7,333	15,250	155,600	1,143	5,000	18,000	2,000	1,000	
<i>Liothorax plagiatus</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	4,750	2,400	1,143	1,500	1,000	-	-	
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	3,000	1,250	5,200	0,857	1,000	1,000	2,000	-	
<i>Phacaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	12,000	39,600	30,333	25,250	24,000	1,143	1,000	-	-	-	
<i>Sinodiapterna songrini</i> (Stebnicka & Galante, 1992)	-	6,400	2,333	0,250	-	0,286	-	-	-	-	
<i>Sinodiapterna troitzkyi</i> (Jacobson, 1897)	-	-	-	0,250	-	-	-	-	0,667	-	
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	1,000	2,000	0,667	3,250	0,400	-	-	-	-	-	

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

## Численность навозников (экз./л) в долине р. Рязановки по декадам (первая декада августа – первая декада ноября)

Вид	Декада										
	Ав1	Ав2	Ав3	С1	С2	С3	О1	О2	О3	Н1	Н1
<i>Caccobius brevis</i> Waterhouse, 1875	–	4,000	–	0,500	0,400	4,000	0,500	0,500	0,222	–	–
<i>Caccobius christophi</i> Harold, 1879	–	–	4,000	15,500	9,600	2,000	0,500	0,500	–	–	–
<i>Caccobius kelleri</i> (Olsoufieff, 1907)	–	–	0,500	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Caccobius sordidus</i> Harold, 1886	3,500	12,000	1,500	14,500	7,600	5,333	–	–	0,444	–	–
<i>Liatongus minutus</i> (Motschulsky, 1861)	–	–	–	0,500	–	–	–	–	–	–	–
<i>Onthophagus japonicus</i> Harold, 1874	–	–	–	–	0,200	–	–	–	–	–	–
<i>Onthophagus bivertex</i> Heyden, 1887	1,000	12,000	2,000	–	0,600	1,333	0,500	0,500	1,778	–	–
<i>Onthophagus punctator</i> Reitter, 1892	–	–	–	–	–	–	–	–	0,222	–	–
<i>Onthophagus gibbulus</i> Pallas, 1781	–	–	–	–	0,200	–	–	–	1,778	0,222	–
<i>Onthophagus fodiens</i> Waterhouse, 1875	–	2,000	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Aganocrossus ustigma</i> (Harold, 1862)	–	2,000	2,000	12,000	25,800	17,333	0,500	0,500	–	–	–
<i>Aphodaulacus variabilis</i> (Waterhouse, 1875)	–	–	–	–	–	–	1,000	1,000	1,556	0,889	–
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	0,500	2,000	6,500	7,000	4,800	0,667	0,000	–	–	–	–
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	–	4,000	–	–	0,200	–	–	–	–	–	–
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	–	–	–	1,500	3,200	150,667	19,000	19,000	2,889	–	–
<i>Pseudacrossus nasutus</i> (Reitter, 1887)	–	–	–	–	–	–	–	–	1,333	0,444	–
<i>Sinodiapterna songrini</i> (Stebnicka & Galante, 1992)	–	–	–	0,500	–	0,667	–	–	–	–	–

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

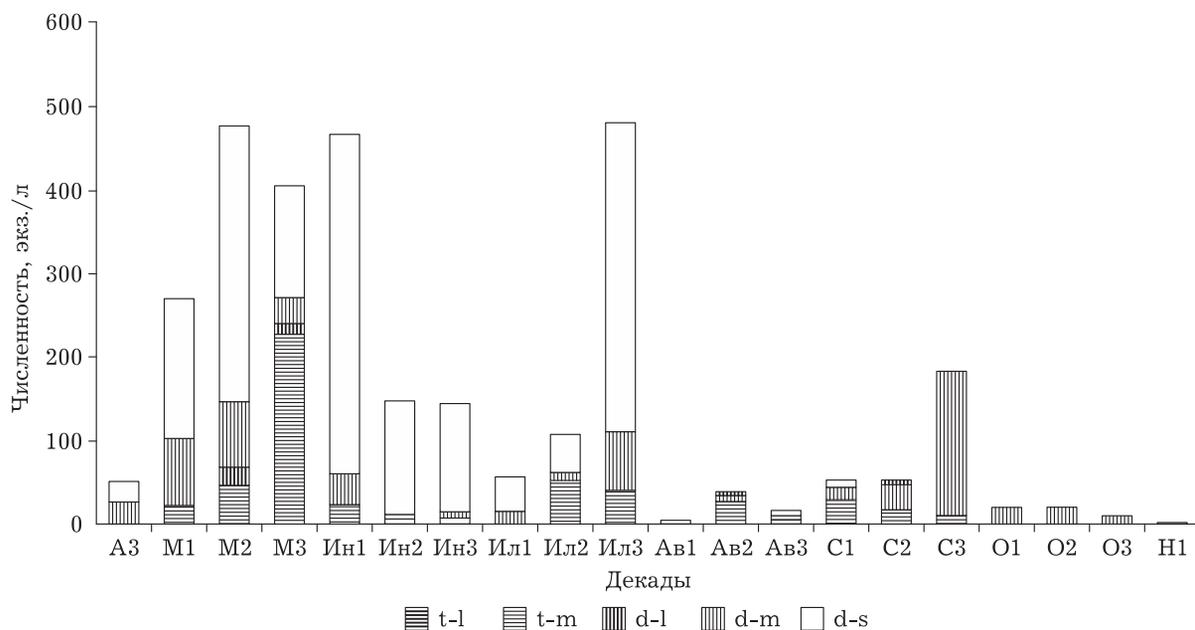


Рис. 3. Сезонная динамика численности. А – апрель; М – май; Ин – июнь; Ил – июль; Ав – август; С – сентябрь; О – октябрь; Н – ноябрь. Трофодинамические группы: d – жуки, обитающие в толще навоза; t – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасующие провизию для личинок. Размерные классы: l – крупные;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

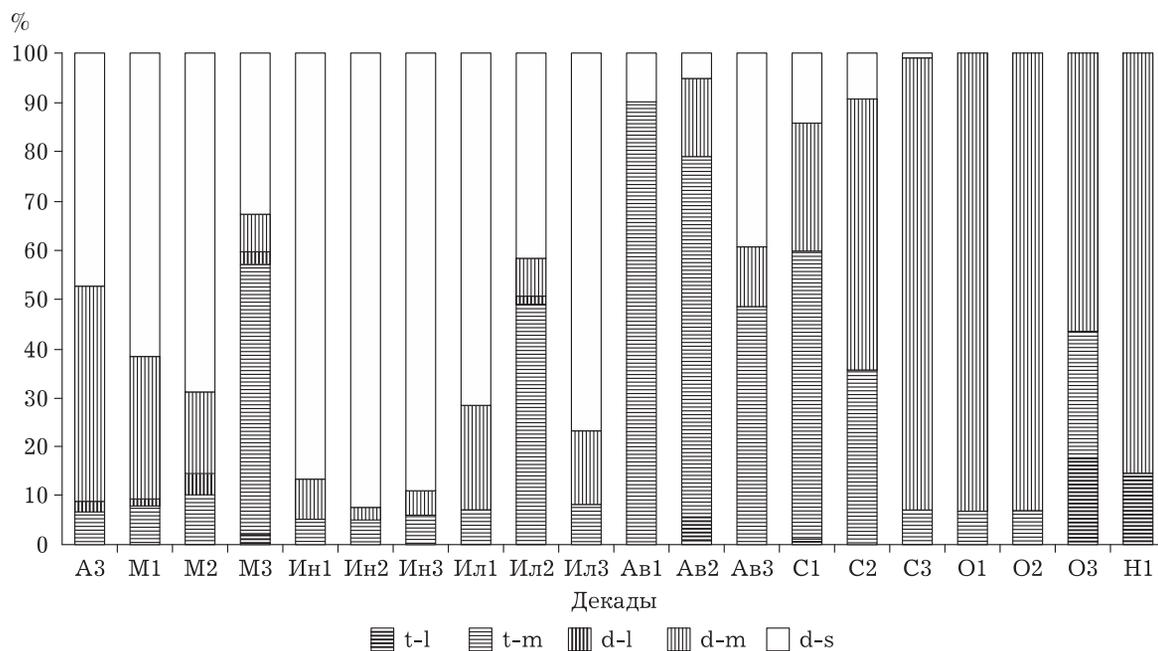


Рис. 4. Доля функциональных групп в численности жуков. Обозначение месяцев, функциональных групп жуков, как на рис. 3

**Биомасса и сезонные аспекты ее изменения.** Отмечено три пика подъема значений биомассы: первый – со второй декады мая по первую декаду июня, второй – в третьей декаде июля, а третий – в последней

декаде сентября (рис. 5). Высокие значения биомассы во второй декаде мая складываются из высоких показателей у двеллеров всех размерных классов, в последней декаде мая – у туннеллеров среднего размерно-

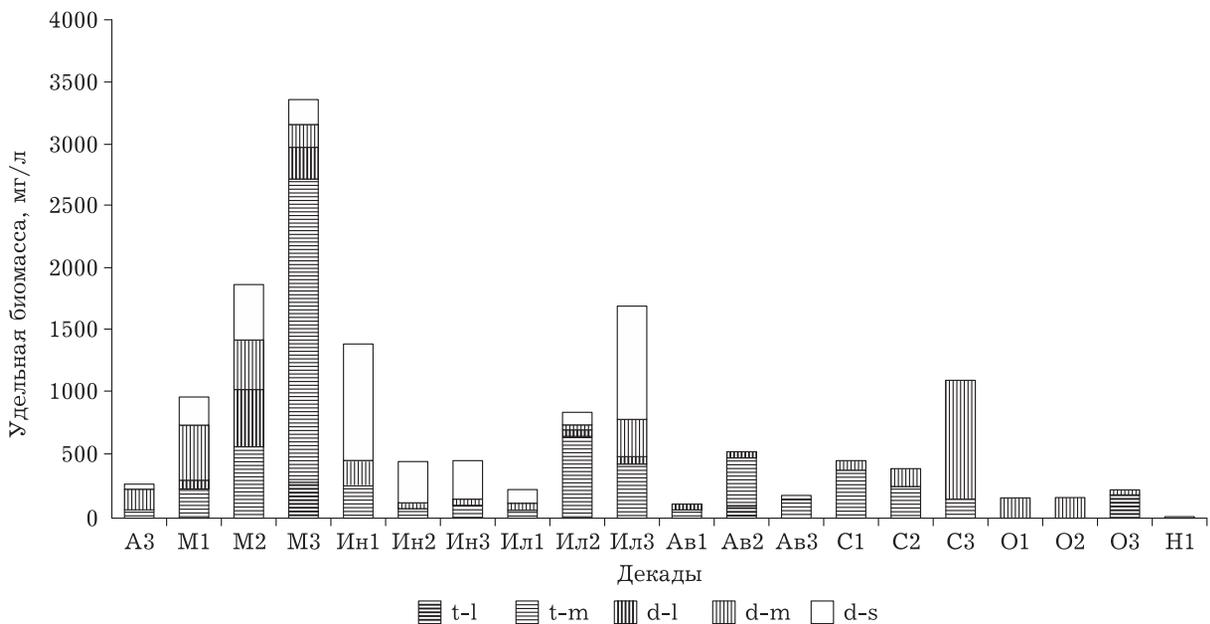


Рис. 5. Сезонная динамика биомассы. Обозначение месяцев, функциональных групп жуков, как на рис. 3

го класса, в первой декаде июня и в третьей декаде июля – у мелких двеллеров, а в третьей декаде сентября – у двеллеров среднего размерного класса (табл. 3, 4). В целом, отставание подъема биомассы от подъема численности в первой – второй декадах мая связано с нарастанием удельной биомассы и численности крупных двеллеров.

Пик подъема биомассы крупных туннеллеров отмечен в третьей декаде мая (рис. 6), на этот период приходится 47,25 % от их годовой биомассы, в основном за счет высоких значений у *Onthophagus fodiens* и *Geotrupes koltzei*. Туннеллеры среднего размерного класса имеют пики биомассы в третьей декаде мая и во второй декаде июля, на эти пики приходится 50,95 % их годовой биомассы. Майский пик связан с высокими показателями биомассы у *Caccobius sordidus* и *Onthophagus bivertex*, тогда как июльский – с увеличением биомассы *Caccobius christophi*.

Более 78 % биомассы от годовой для группы крупных двеллеров приходится на вторую и третью декады мая исключительно за счет *Colobopterus propraetor*.

Подъемы показателей биомассы двеллеров среднего размерного класса отмечены в первой и второй декадах мая и последней декаде сентября. На майский период приходится 26,34 %, а на сентябрьский – 29,51 % от годовой биомассы жуков этой группы. Анало-

гично пикам численности среднеразмерных двеллеров, весенний пик биомассы у этой группы связан с совместно высокими показателями у *Phaeaphodius rectus* и *Agrilinus ater*, а осенний – исключительно с *Phaeaphodius rectus*.

Для мелких двеллеров установлены подъемы показателей биомассы во второй декаде мая, первой – во второй декаде июня и в третьей декаде июля. На первый небольшой пик приходится 12,14 % годовой биомассы этой группы прежде всего за счет высокой численности *Esymus pusillus*. Второй пик (34,51 % годовой биомассы) складывается за счет высоких показателей у *Labarrus sublimbatus* и *Gilletianus comatus*. Третий пик (24,73 % годовой биомассы) отмечен в третьей декаде июля и обусловлен высокими показателями у *Gilletianus comatus*.

**Распределение видов по обилию.** Распределение видов в системе 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 ниш. Предполагается, что такая модель распределения видов [Уиттекер, 1980] является результатом конкуренции между ограниченным числом видов, зависящих от одних и тех же ресурсов среды, а для отдельных групп насекомых

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

Вид	Декада									
	А3	М1	М2	М3	Ин1	Ин2	Ин3	Ил1	Ил2	Ил3
<i>Geotrupes koltzei</i> Reitter, 1892	-	-	-	56,023	-	-	-	-	-	-
<i>Caccobius brevis</i> Waterhouse, 1875	-	-	44,543	14,525	44,156	28,220	26,145	-	30,987	34,860
<i>Caccobius christophi</i> Harold, 1879	-	-	97,387	182,600	84,992	3,794	6,640	13,280	504,640	212,480
<i>Caccobius sordidus</i> Harold, 1886	31,955	180,774	237,380	1650,248	76,692	15,651	22,825	27,390	79,127	127,820
<i>Onthophagus japonicus</i> Harold, 1874	-	-	-	19,625	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus bivertex</i> Heyden, 1887	-	-	144,970	589,418	18,312	6,540	22,890	-	-	45,780
<i>Onthophagus punctator</i> Reitter, 1892	-	-	4,527	1,698	5,432	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus fodiens</i> Waterhouse, 1875	-	24,520	20,433	199,225	12,260	-	-	-	20,433	-
<i>Acrossus superatatus</i> (Nomura & Nakane, 1951)	48,060	79,032	32,040	13,350	-	-	-	-	-	-
<i>Aganocrossus urostigma</i> (Harold, 1862)	-	-	-	-	8,420	-	12,650	46,310	22,453	298,910
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	25,380	137,898	181,890	14,805	18,612	4,834	4,230	-	-	-
<i>Aphodaulacus koltzei</i> (Reitter, 1892)	44,400	16,280	1,233	0,463	-	-	-	-	-	-
<i>Colobopteris notabilipennis</i> (Petrovitz, 1972)	-	-	-	-	-	-	-	-	47,820	23,910
<i>Colobopteris propraetor</i> (Baithasar, 1932)	-	-	437,173	181,505	-	13,383	11,710	-	-	23,420
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	0,660	199,584	421,520	145,530	92,928	11,691	10,560	1,320	6,160	29,040
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	2,600	4,550	-	-	-
<i>Gilletianus comatus</i> (Schmidt, 1920)	-	-	-	5,693	450,340	319,503	290,950	53,130	97,827	880,440
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	-	-	18,480	38,430	392,112	2,880	12,600	45,360	5,040	2,520
<i>Liothorax plagiatus</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	3,325	1,680	0,800	1,050	0,700	-	-
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	10,020	4,175	17,368	2,863	3,340	3,340	6,680	-
<i>Phaeophodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	69,840	230,472	176,540	146,955	139,680	6,651	5,820	-	-	-
<i>Sinodiapterna songrini</i> (Stebnicka & Galante, 1992)	-	17,920	6,533	0,700	-	0,800	-	-	-	-
<i>Sinodiapterna troitzkyi</i> (Jacobson, 1897)	-	-	-	1,960	-	-	-	-	5,227	-
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	23,560	47,120	15,707	76,570	9,424	-	-	-	-	-

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

Динамика удельной биомассы навозников (мг/л) в долине р. Рязановки по декадам (первая декада августа – первая декада ноября)

Вид	Декада										
	Ав1	Ав2	Ав3	С1	С2	С3	О1	О2	О3	Н1	
<i>Caccobius brevis</i> Waterhouse, 1875	-	23,240	-	2,905	2,324	23,240	2,905	2,905	1,291	-	
<i>Caccobius christophi</i> Harold, 1879	-	-	53,120	205,840	127,488	26,560	6,640	6,640	-	-	
<i>Caccobius kelleri</i> (Olsoufieff, 1907)	-	-	10,900	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Caccobius sordidus</i> Harold, 1886	31,955	109,560	13,695	132,385	69,388	48,693	-	-	4,058	-	
<i>Liatongus minutus</i> (Motschulsky, 1861)	-	-	-	19,770	-	-	-	-	-	-	
<i>Onthophagus japonicus</i> Harold, 1874	-	-	-	-	7,850	-	-	-	-	-	
<i>Onthophagus bivertex</i> Heyden, 1887	22,890	274,680	45,780	-	13,734	30,520	11,445	11,445	40,693	0,000	
<i>Onthophagus punctator</i> Reitter, 1892	-	-	-	-	-	-	-	-	1,509	0,000	
<i>Onthophagus gibbulus</i> Pallas, 1781	-	-	-	-	12,748	-	-	-	113,316	14,164	
<i>Onthophagus fodiens</i> Waterhouse, 1875	-	61,300	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Aganocrossus urostigma</i> (Harold, 1862)	-	8,420	8,420	50,520	108,618	72,973	2,105	2,105	-	-	
<i>Aphodaulacus variabilis</i> (Waterhouse, 1875)	-	-	-	-	-	-	3,550	3,550	5,522	3,156	
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	1,260	5,040	16,380	17,640	12,096	1,680	-	-	-	-	
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	-	13,360	-	-	0,668	-	-	-	-	-	
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	-	-	-	8,730	18,624	876,880	110,580	110,580	16,813	-	
<i>Pseudacrossus nasutus</i> (Reitter, 1887)	-	-	-	-	-	-	-	-	4,813	1,604	
<i>Sinodiapterna songrini</i> (Stebnicka & Galante, 1992)	-	-	-	1,400	-	1,867	-	-	-	-	

Примечание. Тире – имаго не обнаружено. Ав – август; С – сентябрь; О – октябрь; Н – ноябрь.

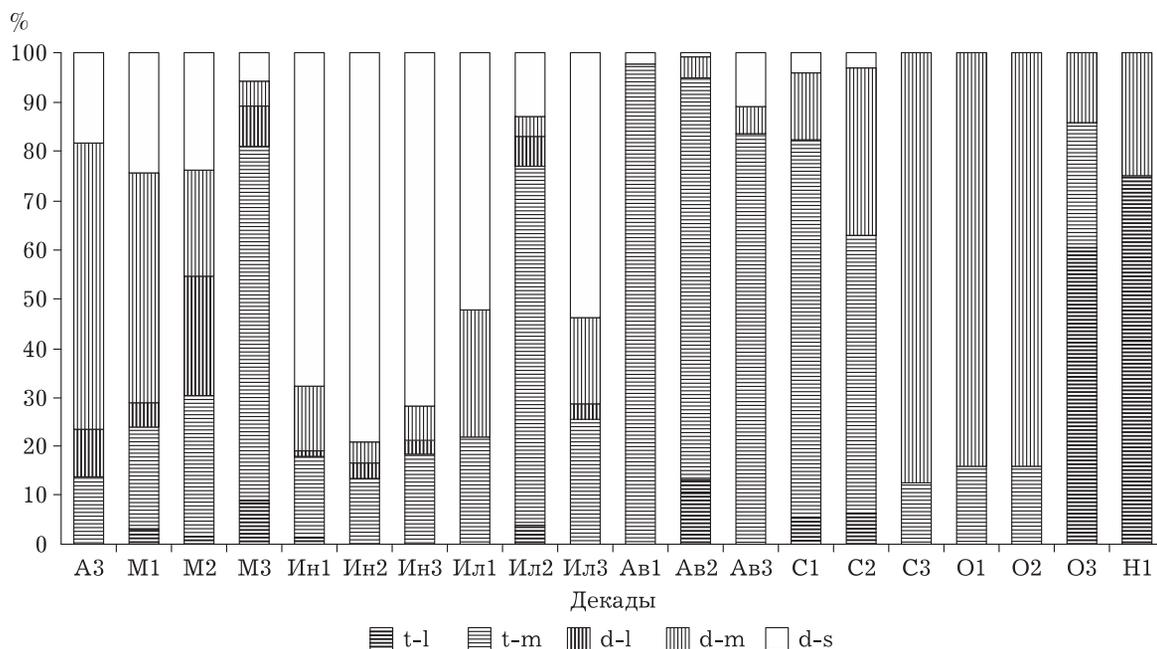


Рис. 6. Доля функциональных групп в биомассе. Обозначение месяцев, функциональных групп жуков, как на рис. 3

такое распределение характерно для начальных стадий сукцессий [Джиллер, 1988].

**Перекрывание экологических ниш.** Для ассамблей жуков – обитателей эфемерных субстратов, решающее значение имеет как скорость деструкции навоза, так и продолжительность лета жуков. Перекрывание экологических ниш позволяет выявить пары видов, для которых показатели биомассы и временные аспекты взаимодействия с субстратом совпадают.

Среди жуков, запасавших провизию для личинок в почве, перекрывание экологических ниш с учетом пороговых значений установлено для 19 пар видов (из максимально воз-

можного сочетания – 55 пар), из которых 8 пар видов относятся к одинаковым размерным группам: *Caccobius brevis* – *C. sordidus*, *C. brevis* – *Onthophagus bivertex*, *C. brevis* – *O. punctator*, *C. christophi* – *C. sordidus*, *C. christophi* – *O. bivertex*, *C. christophi* – *O. punctator*, *C. sordidus* – *O. punctator* и *O. bivertex* – *O. punctator*.

Для жуков, обитающих в толще навоза, перекрывание экологических ниш получено для 54 пар видов из максимально возможного сочетания в 153 пары. Генерации *Phaeaphodius rectus* разделены на весеннюю (в) и осеннюю (о). С учетом дифференциации жуков по размерным классам представлены 18 пар видов, для которых наблюдается существенное перекрывание: *Acrossus superatratus* – *Agrilinus ater*, *A. superatratus* – *Phaeaphodius rectus* (в), *Aganocrossus urostigma* – *Otophorus haemorrhoidalis*, *A. urostigma* – *Ph. rectus* (о), *A. ater* – *O. haemorrhoidalis*, *A. ater* – *Ph. rectus* (в), *Aphodaulacus koltzei* – *Esymus pusillus*, *A. koltzei* – *Sinodiapterna songrini*, *Colobopterus propraetor* – *Teuchestes brachysomus*, *E. pusillus* – *Gilletianus comatus*, *E. pusillus* – *Labarrus sublimbatus*, *E. pusillus* – *Liothorax plagiatus*, *E. pusillus* – *S. songrini*, *G. comatus* – *L. sublimbatus*, *G. comatus* – *L. plagiatus*, *L. sublimbatus* – *L. plagiatus*, *O. haemorrhoida-*

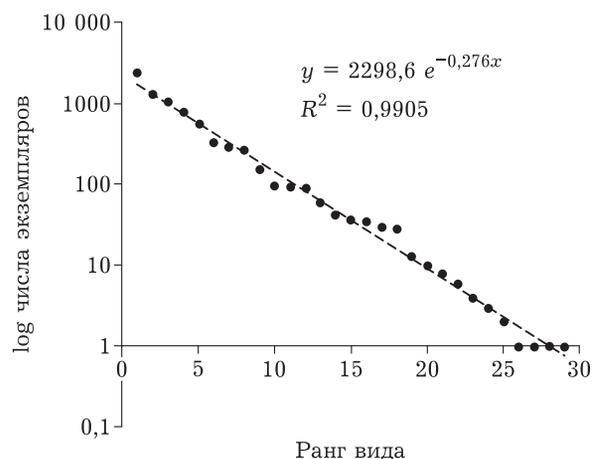


Рис. 7. Ранговое распределение видов

*lis* – *Ph. rectus* (в) и *O. haemorrhoidalis* – *Sinodiapterna troitzkyi*.

Вероятно, для перечисленных пар видов разделение ниш достигается иными способами, среди которых, вероятно, решающее значение должны иметь размер поглощаемых частиц пищи, ритмы суточной активности, особенности локализации в субстрате и возможность перехода на другие трофические ресурсы.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты позволяют сравнить ассамблеи навозников в овечьем помете в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор и полученные ранее данные по южным отрогам Сихотэ-Алиня [Шабалин, 2020]. В обоих случаях отмечено одинаковое число видов, но на юге Сихотэ-Алиня не обнаружены представители семейства Geotrupidae. В сравниваемых ассамблеях преобладают обитающие в толще помета представители подсемейства Arhodiinae, что типично для умеренного пояса Палеарктики в целом. Немаловажным фактором в формировании видовой структуры ассамблей навозников является состав выпасаемых животных. В долине р. Рязановки наряду с овцами выпасались коровы и кони, в то время как в окрестностях с. Новецкое – исключительно овцы [Шабалин, 2020]. Отмеченные в помете овец в Южном Сихотэ-Алине *Plagiogonus culminarius* (Reitter, 1900), *Acanthobodilus languidulus* (A. Schmidt, 1916), *Aphodiellus impunctatus* (Waterhouse, 1875), *Bodilopsis sordida* (Fabricius, 1775) и *Pharaphodius rugosostriatus* (Waterhouse, 1875) [Шабалин, 2020] в отрогах Маньчжуро-Корейских гор населяют исключительно коровий или конский помет. По всей видимости, для перечисленных выше видов колонизация овечьего помета является факультативной, либо предпочтения жуков в заселении коровьих экскрементов является способом избегания конкуренции.

Сравнивая таксономическое разнообразие ассамблей навозников Маньчжуро-Корейских гор и Южного Сихотэ-Алиня с результатами исследований в европейской части Палеарктики, следует отметить, что в условиях Приморского края население жуков-навозников в овечьем помете таксономически более раз-

нообразно (29 видов), чем в горном массиве Пенин в Польше (16 видов) [Breymeyer, 1974], на юге Франции (17–24 вида) [Lumaret, Kirk, 1991] и в юго-западных районах Германии, откуда отмечено 23 вида [Wassmer, 1995].

По соотношению трофодинамических групп в Южном Сихотэ-Алине по сравнению с югом Франции [Lumaret, Kirk, 1991] бедно представлены жуки, способные катать шары из навоза (1 и 2–4 вида соответственно), а в отрогах Маньчжуро-Корейских гор представители этой группы не отмечены. Известно, что роллеры имеют центры видовой разнообразия в Афротропической, Неотропической и Австралийской областях, а в Голарктике в целом представлены небольшим числом видов [Hanski, Cambefort, 1991]. Число видов туннеллеров в сравниваемых регионах Палеарктики сопоставимо (9 видов в Южном Сихотэ-Алине, 11 видов в Маньчжуро-Корейских горах, 10–13 видов на юге Франции [Lumaret, Kirk, 1991], 8 видов в Юго-Западной Германии [Wassmer, 1995]), а число видов двеллеров в разы больше (19 и 18 и 5–10 и 15 видов соответственно). Следует отметить, что в горном массиве Пенин в Польше выявлено лишь 11 видов двеллеров и 5 видов туннеллеров [Breymeyer, 1974], что почти вдвое меньше, чем в Приморском крае.

У копрофагов – обитателей овечьего помета в Приморском крае, выделено шесть функциональных групп. Пять из этих групп являются общими для исследованных ассамблей, а единственный вид роллеров – *Sisyhus schaefferi* (Linnaeus, 1758), приурочен исключительно к обширным безлесным участкам в Южном Сихотэ-Алине [Шабалин, 2020]. В Маньчжуро-Корейских горах по сравнению с южными отрогами Сихотэ-Алиня наблюдается увеличение числа видов крупных туннеллеров и крупных двеллеров. Увеличение доли крупных жуков, возможно, связано с особыми погодно-климатическими условиями. Анализируя многолетние данные для ближайших к местам исследования сообществ метеостанций (пос. Славянка и г. Партизанск), следует отметить, что в Южном Сихотэ-Алине среднегодовая температура воздуха на 1,5 °C ниже, чем в отрогах Маньчжуро-Корейских гор [Научно-прикладной справочник..., 1988].

Вероятно, различия в видовом составе и составе трофодинамических групп двух

сравниваемых ассамблей жуков-навозников Приморского края обусловлены особенностями географического положения, различными погодно-климатическими условиями, пастбищным режимом и различием в составе выпасаемых животных, историческими факторами процессов формирования и динамики ассамблей жуков. Особенности географического расположения ассамблеи жесткокрылых Маньчжуро-Корейских гор на крайнем юге Приморского края обуславливают возможности проникновения в ее состав более южных видов. Недавно впервые для фауны России из Хасанского района отмечено три вида жуков-навозников, известных ранее из сопредельных регионов Кореи и Китая: *Liatongus minutus*, *Aganocrossus urostigma* и *Sinodiapterna songrini* [Кабаков, 2006; Шабалин, Берлов, 2008; Shabalin, 2018], из которых два вида уже проникли в более северные районы.

Высокое таксономическое разнообразие и насыщенность видами отдельных трофодинамических групп жуков-навозников – обитателей овечьего помета в Приморском крае, зависят от комплекса факторов, среди которых можно отметить умеренное антропогенное воздействие на растительные сообщества, довольно высокое таксономическое разнообразие крупных диких копытных (косули, олени, кабаны), а также влияние географического и исторического факторов. Так, например, особенности географического положения объясняют наличие в фауне Приморского края довольно большого числа индо-малайских таксонов. Известно, что покровное плейстоценовое оледенение практически полностью уничтожило фауну туннеллеров на севере Европы и в Северной Америке [Hanski, Cambridge, 1991], тогда как эта трофодинамическая группа хорошо представлена на юге Дальнего Востока – территории, не подвергшейся сплошному оледенению.

В ассамблеях навозников овечьего помета северных отрогов Маньчжуро-Корейских гор и южных отрогов Сихотэ-Алиня [Шабалин, 2020] отмечается небольшая гетерохрония динамики числа видов. В первом случае максимальное видовое разнообразие отмечено в конце мая (21 вид), а во втором – в первой – второй декадах июня (17 видов). При этом в обеих ассамблеях максимальным числом видов представлены жуки, как оби-

тающие в толще навоза, так и запасующие провизию для личинок в почве. Общим для рассматриваемых ассамблей является резкое снижение таксономического разнообразия в августе и после этого незначительное повышение разнообразия за счет видов, активных на имагинальной стадии развития осенью.

Вероятно, высокое таксономическое разнообразие жесткокрылых – обитателей овечьего помета в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор, в конце мая обусловлено более южным географическим положением этого местообитания, более ранним прогреванием почвы [Научно-прикладной справочник..., 1988] и, как следствие, более ранним развитием жуков. Кроме того, в Маньчжуро-Корейских горах невысокие, но достаточные для развития имаго температуры почвы весной и в начале лета приводят к наложению периодов лета жуков с весенним и вылетом жуков с весенне-летним и летним типом имагинальной активности. В Южном Сихотэ-Алине необходимое для развития жуков прогревание почвы происходит в более поздние сроки, в результате чего максимальное видовое разнообразие отмечается на одну-две декады позже. В Приморском крае резкое снижение таксономического разнообразия в августе вызвано сезонными муссонными осадками, что наблюдалась нами и на примере ассамблей жужелиц и мертвоедов [Шабалин, 2011] и жуков-навозников [Шабалин, 2020]. Возможно, эта тенденция снижения видового разнообразия напочвенных жесткокрылых является адаптацией жизненных циклов жуков к погодно-климатическим условиям. Отмеченное в обоих местообитаниях снижение видового разнообразия жуков-навозников в осенний период обусловлено незначительным числом видов с осенним типом имагинальной активности и продолжающимся летом видов с растянутым периодом.

Динамика численности навозников в двух сравниваемых ассамблеях имеет существенные различия. В Южном Сихотэ-Алине отмечено два пика численности жуков – первый приходится на вторую декаду мая, а второй – на третью декаду сентября – первую декаду октября, причем эти пики обусловлены высокой численностью двеллера среднего размера класса – *Phaeaphodius rectus*. В северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор

наблюдалось три пика подъема численности: первый – со второй декады мая по первую декаду июня, второй – в третьей декаде июля, а небольшой третий – в третьей декаде сентября. Основу первых двух пиков составляют обитающие двеллеры мелкого размерного класса, прежде всего *Esymus pusillus* и *Gilletianus comatus*, исключение составляет третья декада мая, когда лидирующую позицию по численности занимают туннеллер среднего размерного класса *Caccobius sordidus*. Третий пик обусловлен резким повышением численности двеллера среднего размерного класса *Phaeaphodius rectus*.

В северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор доля основной численности и биомассы навозников – обитателей овечьего помета, приходится на май – июнь (более 84 % численности жуков и более 76 % биомассы от годовой), а в Сихотэ-Алине приходится на сентябрь – октябрь (более 57 % численности и 56 % биомассы). Обращает на себя внимание некоторая растянутость (с начала мая до первой декады июня) пика численности жуков-навозников в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор (см. рис. 3), тогда как в Южном Сихотэ-Алине весенний пик отчетливый и приходится на вторую декаду мая [Шабалин, 2020]. В весенне-летний период влажные воздушные массы с Японского моря выносятся к северным отрогам Маньчжуро-Корейских гор, где выпадают в виде постоянных мелкодисперсных осадков (туман и морось) и регидратируют овечий помет, создавая условия для потребления последнего жуками. В Сихотэ-Алине в мае – июне овечий помет хоть и регидратируется по утрам росой, но быстро высыхает и становится непривлекательным для жуков. В осенний период наблюдается иная картина: туманы обычны в горах Сихотэ-Алиня, а на побережье устанавливается солнечная сухая погода. В результате основная доля численности и биомассы навозников в Сихотэ-Алине приходится на осень.

Пик численности в третьей декаде июля обусловлен наличием в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор представителя рода *Gilletianus*. Большинство видов этого рода распространено в Ориентальной области [Dellacasa et al., 2001], а на крайний юг Приморского края проникает лишь *G. comatus*. Вероятно, регидратация овечьего помета ча-

стыми туманами в июле, совпадающая с периодом имагинальной активности этого вида, позволяет ему обитать в отрогах Маньчжуро-Корейских гор, а низкая влажность кормового субстрата в Сихотэ-Алине лимитирует возможность проникновения на север. Осенний пик численности навозников в Приморском крае создает среднеразмерный двеллер *Phaeaphodius rectus*, однако его численность в Маньчжуро-Корейских горах на порядок ниже, чем в Сихотэ-Алине, что, вероятно, обусловлено наличием конкурента *Aganocrossus urostigma* из той же функциональной группы.

Общей особенностью ассамблей навозников северных отрогов Маньчжуро-Корейских гор и Сихотэ-Алиня является линейная зависимость между  $\log$  числа экземпляров и рангами видов. Распределение видов, согласно гипотезе перехвата ниш, отмечалось для начальных стадий сукцессий [Джиллер, 1988]. В рассматриваемых нами ассамблеях регидратация старого помета овец делает его привлекательным для жуков, обеспечивая инициальную стадию сукцессии. Предполагается, что указанная модель распределения видов является результатом конкуренции между ограниченным числом видов, зависящих от одних и тех же ресурсов среды [Уиттекер, 1980]. Еще одной особенностью овечьего помета является его значительная диспергированность по площади выпасов. Небольшие размеры экскрементов и их эфемерные особенности обуславливают высокую скорость трансформации этого субстрата. Выделить медиальную и терминальную стадии разложения практически невозможно, можно обозначить лишь инициальную стадию, на которой происходит колонизация помета. Вероятно, комплекс вышеперечисленных факторов объясняет распределение видов согласно гипотезе перехвата ниш.

Попарное перекрытие экологических ниш имеет существенные различия в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор и в Южном Сихотэ-Алине. В долине р. Рязановки, в отличие от изученной ранее ассамблеи навозников в Сихотэ-Алине, при большем таксономическом разнообразии туннеллеров перекрытие ниш установлено для меньшего числа пар видов, а для размерного класса крупных жуков не было отмечено вовсе. При одина-

ковом числе видов, относящихся к двеллерам мелкого размерного класса, число парных перекрытий ниш значительно выше в отрогах Маньчжуро-Корейских гор. Различия в перекрытии ниш у туннеллеров, вероятно, обусловлены довольно длительным периодом лета жуков и разобщением периода имагинальной активности в северных отрогах Маньчжуро-Корейских гор по сравнению с Сихотэ-Алинем. Наличие *Gilletianus comatus* в ассамблее навозников в Маньчжуро-Корейских горах, возможно, существенно сокращает период имагинальной активности у двеллеров мелкого размерного класса. Также на перекрытие ниш у двеллеров в целом существенное влияние оказывает растянутость сроков лета отдельных видов, обусловленная более сглаженными погодными условиями по сравнению с Сихотэ-Алинем.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение ассамблей навозников – обитателей овечьего помета северных отрогов Маньчжуро-Корейских гор и Южного Сихотэ-Алиня, показало, что, хотя обе ассамблеи сформировались на базе единой фауны и имеют численно одинаковый видовой состав, таксономическая структура и происходящие в них динамические (сезонные) аспекты весьма различны. Различия в видовом составе и составе трофодинамических групп обусловлены особенностями географического положения, различными погодными условиями, пастбищным режимом и составом выпасаемых животных, а также историческими факторами процессов формирования и динамики ассамблей жуков. Погодные условия как фактор, влияющий на регидратацию овечьего помета, определяют динамические процессы в ассамблеях и лимитируют проникновение отдельных видов в горную систему Сихотэ-Алинь.

Небольшие размеры овечьих экскрементов, которые являются одновременно трофическим и топическим ресурсом, определяют высокую скорость трансформации субстрата и распределение видов согласно гипотезе перехвата ниш. Перекрытие ниш у видов из одинаковых трофодинамических групп приводит к смещению сроков имагинальной активности отдельных видов.

Несомненно, что дальнейшие исследования жуков-навозников в Приморском крае позволят выявить и иные варианты действия абиотических факторов на процессы формирования и функционирования ассамблей и оценить межвидовые взаимодействия и механизмы разделения ниш у совместно обитающих видов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Берлов Э. Я. 6. Подсем. Aphodiinae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1989. С. 387–402.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
- Кабачков О. Н. Пластинчатые жуки подсемейства Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 374 с.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Ч. 1-6. Вып. 26. Приморский край. Л.: Гидрометеоздат, 1988. 416 с.
- Николаев Г. В. 2. Подсем. Geotrupinae // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. III. Жесткокрылые, или жуки. Ч. 1. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1989. С. 384–385.
- 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.
- Уиттекер Н. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Шабалин С. А. Герпетобионтные жесткокрылые (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Scarabaeidae) кедрово-широколиственных лесов западного макросклона Южного и Среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука, 2011. 139 с.
- Шабалин С. А. Осеннее население копрофильных скарабаеоидных 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: Scarabaeidae) – обитателей овечьего помета на юге Сихотэ-Алиня // Чтения памяти А. И. Куренцова. Вып. 31. Владивосток: Дальнаука, 2020. С. 185–198.
- Шабалин С. А., Берлов Э. Я. Новый для фауны России вид рода *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 1. С. 122–123.
- Ádám L. Beetles (Coleoptera) inhabiting sheep droppings in dry pastures of Hungary // Folia Entomologica Hungarica. 1986. Vol. 47, N 1-2. P. 5–12.
- Breymeyer A. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains (the Carpathians). XI. The role of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the utilization of sheep dung // Ekologia Polska. 1974. Vol. 22, N 3-4. P. 617–634.
- 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. Veget. Sci.* 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., Futuyma D. J. On the measurement of niche breadth and overlap // *Ecology*. 1971. Vol. 52, N 4. P. 567–576.
- Correa C., Puker A., Korasaki V., Oliveira N. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae) attracted to sheep dung in exotic pastures // *Rev. Bras. Entomol.* 2013. Vol. 57, N 1. P. 113–116.
- Dellacasa G., Bordat P., Dellacasa M. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae // *Memorie Della Societa Entomologica Italiana*. 2001. [2000]. Vol. 79. P. 1–482.
- 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.
- Fincher G. T., Stewar T. B., Davis R. Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals // *J. Parasit.* 1970. Vol. 56, N 2. P. 378–383.
- 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.
- Kessler H., Balsbaugh E. U., McDaniel B. Faunistic comparison of adult Coleoptera recovered from cattle and sheep manure in east-central South Dakota // *Entomol. News*. 1974. Vol. 84, N 3. P. 67–71.
- 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 // *Funct. Ecol.* 2015. Vol. 29, N 5. P. 592–599.
- Landin B. O. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae) // *Opuscula Entomol.* 1961. Suppl. 19. P. 1–227.
- Lumaret J.-P., Kirk A. A. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae) // *Acta Zoologica Mexicana (n. s.)*. 1987. N 24. P. 1–55.
- Lumaret J.-P., Kirk A. A. South temperate dung beetles // *Dung beetle ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1991. P. 97–115.
- Martín-Piera F., Lobo J. M. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetles communities // *Miscellània Zoològica*. 1996. Vol. 19, N 1. 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.
- Olechowicz E.: Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it // *Ekologia Polska*. 1974. Vol. 22, N 3–4. P. 589–616.
- Ortega-Martínez I. J., Moreno C. E., Rios-Díaz C. L., Arelano L., Rosas F., Castellanos I. Assembly mechanisms of dung beetles in temperate forests and grazing pastures // *Sci. Rep.* 2020. Vol. 10, N 391.
- Poniso 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 // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 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.
- 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.
- Simmons L. W., Ridsdill-Smith T. J. (Ed.). *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Blackwell Publishing Ltd., 2011. 347 p.
- Sowing P., Wassmer T. Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: Phenology and microhabitat preferences // *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*. 1994. Bd. 121. S. 171–192.
- Spector S. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation // *Coleopterists Bulletin*. 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.
- Wassmer T. Selection of the spatial habitat of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany) // *Acta Oecol.* 1995. Vol. 16, N 4. P. 461–478.
- Webb C. O., Ackerly D. D., McPeck M. A., Donoghue M. J. Phylogenies and Community Ecology // *Annual Rev. Ecol. and Systemat.* 2002. Vol. 33. P. 475–505.
- Weiher E., Clarke G. D., Keddy P. A. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species // *Oikos*. 1998. Vol. 81, N 2. P. 309–322.
- 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 sheep 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 of FEB RAS  
690022, Vladivostok, Prospekt 100-letiya Vladivostoka, 159  
E-mail: oxece-tonia@mail.ru*

In the northern spurs of the Manchurian-Korean Mountains (Primorsky Territory), an assembly of dung beetles from sheep dung was studied. Data on the species composition, population dynamics, number and biomass of dung beetles are presented. Comparison of assemblages of dung beetles of the inhabitants of sheep dung of the northern spurs of the Manchurian-Korean Mountains and the South Sikhote-Alin Mountains shows that despite the fact that both groups were formed on the base of one local fauna and have the same number of species, but the taxonomic structure and dynamic (seasonal) aspects are quite different. Differences in the species composition and composition of trophodynamic groups are due to the peculiarities of the geographic location, different weather and climatic conditions, grazing regime and differences in the composition of grazed animals, historical factors of the formation and dynamics of beetle assemblages. Weather conditions, as a factor influencing the rehydration of sheep droppings, determines the dynamic processes in assemblages and limits the penetration of certain species into the Sikhote-Alin Mountain system. A small size of sheep excrements, which are both trophic and topical resources, determines a high transformation rate of the substrate and the distribution of species according to a hypothesis of niche interception. The overlapping of niches in species from the same trophodynamic groups leads to a shift in the timing of the imaginal activity of certain species

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