

ЧТЕНИЯ ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ ИВАНОВИЧА КУРЕНЦОВА

A. I. Kurentsov's Annual Memorial Meetings

2020

вып. XXXI

<https://doi.org/10.25221/kurentzov.31.16>
<http://zoobank.org/References/5E2CBBFA-31BC-4B03-AF47-2FE702F84AF3>

**АССАМБЛЕЯ ЖУКОВ-НАВОЗНИКОВ (COLEOPTERA,
SCARABAEIDAE) – ОБИТАТЕЛЕЙ ОВЕЧЬЕГО ПОМЕТА
НА ЮГЕ СИХОТЭ-АЛИНЯ**

С.А. Шабалин

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной
Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия
E-mail: oxecectonia@mail.ru

В Южном Сихотэ-Алине изучено население жуков навозников – обитателей овечьего помёта. Приводятся данные о видовом составе, динамике населения, численности и биомассы навозников. Показано высокое видовое разнообразие жуков-навозников. Обсуждаются особенности разделения временного аспекта экологических ниш жуков.

Жуки и личинки навозников (Scarabaeidae) тесно связаны с экскрементами млекопитающих как трофически так и топически. Являясь деструкторами, они участвуют в трансформации органического вещества почвы, а виды подсемейства Scarabaeinae, запасая провизию для личинок, способствуют миграции органических веществ в почве, создавая гумусовые "линзы". Копрофильные жесткокрылые являются хорошим модельным объектом для изучения структуры и динамики ассамблей животных обитателей эфемерных стадий. Этим вопросам посвящен обширный список публикаций, затрагивающий отдельные регионы мира и страны (Hanski, Cambefort, 1991). В России участие жуков-навозников в структуре сообществ копробионтов рассматривалось А.М. Псаревым на примере пастбищ юга Западной Сибири (Псарев, 2003, 2016). Однако, вопросы, связанные с изучением, структуры ассамблей копрофильных жуков на Дальнем Востоке и в России в целом находятся на начальных этапах изучения. Частично участие отдельных видов скарабеоидных жесткокрылых в населении лесных биотопов рассматривались нами ранее при анализе населения герпетобионтных жесткокрылых Приморского края (Шабалин и др., 2009; Шабалин, Лафер, 2010, 2011,

2012; Шабалин, 2011). Проанализированы особенности осеннего населения жуков навозников в коровьем помете на примере долины реки Рязановка (Шабалин, 2018). Ассамблеи скарабеоидных жесткокрылых в экскрементах позвоночных животных на юге Дальнего Востока ранее не изучались. Это и определило направление настоящего исследования, целью которого было изучение особенностей населения копрофильных скарабеоидных жесткокрылых овечьего помета на юге Сихотэ-Алиня.

Материалы и методы

Сбор жуков осуществлялся методом изъятия субстрата (Шабалин, 2018) с 12 апреля по 24 октября 2019 года, раз в декаду. Всего за весь период исследования изъято и подвергнуто выгонки жуков 25,25 л. овечьего помета, собрано и определено более 14 тыс. экземпляров копрофильных скарабаеоидных жесткокрылых. Названия таксонов приведены в соответствии с последней версией Каталога Палеарктических жесткокрылых (Bezděk, 2016; Dellacasa et al., 2016; Ziani, Bezděk, 2016).

Функциональные группы получены сочетанием трофодинамических отношений жуков и их размерными классами. Типы трофодинамических отношений приводятся по Hanski, Cambifort, (1991): «roller» (r) – жуки, катающие шары из навоза; «dweller» (d) – жуки, обитающие в толще навоза; «tunneler» (t) – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасующие провизию для личинок. Размерные классы жуков были определены следующим образом: мелкие (s) до 4,7 мм, средние (m) от 4,7 мм до 8,0 мм, крупные (l) – более 8 мм.

Перекрытие временного аспекта экологических ниш жуков оценивалось с помощью формул (Colwell, Futuyama, 1971; Hanski, 1978; Yu, Orlóci, 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 по какому-то градиенту (в нашем исследовании – по временному) 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 (1) полное перекрытие какого-либо аспекта использования экологических ниш принимает значения равное нулю, отсутствие перекрытия – единице. Во второй формуле (2) – полное перекрытие принимает значение равное единице, а отсутствие перекрытия – нуль. Пороговые значения определены для первой формулы – менее 0,8, для второй – более 0,1.

Расчеты выполнялись в программах EstimateSWin910, Past 3.26 и Excel 2007.

Результаты и обсуждение

Всего было собрано и определено 14 357 экземпляров жесткокрылых насекомых, относящихся к 29 видам пластинчатоусых жуков (Coleoptera: Scarabaeidae). Выявленные жуки принадлежат к двум подсемействам – Scarabaeinae и Aphodiinae, список их приводится ниже. Ожидаемое видовое разнообразие в исследуемом местообитании оценено с помощью функций Chao2 и Мао Тао (рис. 1), получены значения в терминальных точках функций 30,13 и 30,33 вида, что составляет 96.24% и 95.61% от выявленного видового разнообразия жуков навозников.

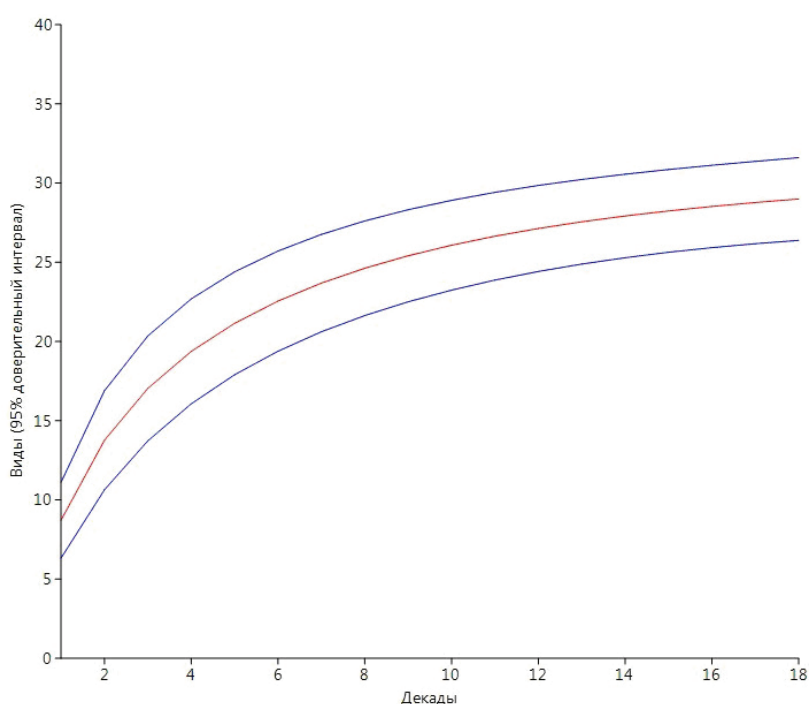


Рис. 1. Кривая накопления (Мао Тао) видов жуков навозников – обитателей овечьего помета в Южном Сихотэ-Алине.

Подсемейство Scarabaeinae: *Caccobius* (*Caccobius*) *brevis* Waterhouse, 1875, *C. (Caccophilus) christophi* Harold, 1879, *C. (C.) sordidus* Harold, 1886, *Onthophagus (Strandius) japonicus* Harold, 1874, *O. (Onthophagus) bivertex* Heyden, 1887, *O. (Palaeonthophagus) gibbulus* Pallas, 1781, *O. (P.) olsoufieffi* Boucomont, 1924, *O. (Parentius) punctator* Reitter, 1892, *O. (Phanaeomorphus) fodiens* Waterhouse, 1875 и *Sisyphus (Sisyphus) schaefferi morio* Arrow, 1909.

Подсемейство Aphodiinae: *Acanthobodilus languidulus* (A. Schmidt, 1916), *Agrilinus ater* (De Geer, 1774), *Aphodaulacus koltzei* (Reitter, 1892), *A. variabilis* (Waterhouse, 1875), *Aphodiellus impunctatus* (Waterhouse, 1875), *Bodilopsis sordida* (Fabricius, 1775), *Colobopterus propraetor* (Balthasar, 1932), *Esymus pusillus* (Herbst, 1789), *Eupleurus subterraneus* (Linnaeus, 1758), *Labarrus sublimbatus* (Motschulsky, 1860), *Liothorax plagiatus* (Linnaeus, 1767), *Phaeaphodius rectus* (Motschulsky, 1866), *Pharaphodius rugosostriatus* (Waterhouse, 1875), *Plagiogonus culminarius* (Reitter, 1900), *Pseudacrossus nasutus* (Reitter, 1887), *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *Sinodipterna songrini* (Stebnicka et Galante, 1992), *Sinodipterna troitzkyi* (Jakobson, 1897) и *Teuchestes brachysomus* (Solsky, 1874).

В результате сочетания трофодинамических отношений жуков и их размерных классов получено 6 функциональных групп. Наибольшее число видов (11 видов) отнесено к группе жуков обитающих в толще навоза среднего размерного класса. Хорошо представлены группы жуков, обитающих в толще навоза мелкого размерного класса, и жуков, запасующих провизию среднего размерного класса, 2-3 вида в группах крупных жуки, обитающие в толще навоза и жуков, делающих ходы под кучей субстрата. Единственный вид, способный катать шары, отнесен к размерному классу крупных жуков. В целом, преобладание в регионе исследования видов d отражает специфику видового состава жуков-навозников Палеарктики.

Сравнивая таксономическое разнообразие в ассамблеях жуков навозников Южного Сихотэ-Алиня с аналогичными исследованиями, проведенными на юге Франции, на участках в аналогичных широтных условиях, можно отметить, что в условиях Южного-Сихотэ население жуков навозников овечьего помета в целом более насыщено видами (29 видов), нежели на юге Франции, где было отмечено 17-24 вида (Lumaret, Kirk, 1991). В Южном Сихотэ-Алине население жуков навозников овечьего помета богаче видами, чем, расположенном южнее горном массиве Пенин в Польше, где было отмечено в овечьем помете 16 видов навозников (Breumeier, 1974). По сравнению с Японией (о. Хонсю; Yasuda, 1984), видовое разнообразие жуков-навозников отмеченных на овечьем помете в Южном Сихотэ-Алине почти в два раза богаче.

Что касается соотношения трофодинамических групп, в Южном Сихотэ-Алине по сравнению с югом Франции (Lumaret, Kirk, 1991), скудно представлены жуки, способные катать шары из навоза (1 и 2-4 видов, соответственно); число видов, запасующих провизию в норках под навозной кучей в сравниваемых регионах сопоставимо (9 и 10-13 видов), а число видов обитающих в толще навоза в разы больше (19 и 5-10 видов, соответственно). Трофодинамические группы навозников, обитающих в овечьем помете на юге Сихотэ-Алиня, почти в два раза более насыщены видами, чем в горном массиве Пенин в Польше, где отмечено 11 видов жуков, обитающих в толще помета и 5 видов, запасующих провизию в норках (Breumeier, 1974). По сравнению с пастбищем на о. Хонсю (Yasuda, 1984) число видов жуков, запасующих провизию в норках под навозной кучей сопоставимо, а число видов, обитающих в толще навоза, значительно больше в Южном Сихотэ-Алине.

Вероятно, высокое таксономическое разнообразие и насыщенность видами отдельных трофодинамических групп жуков-навозников в Южном Сихотэ-Алине обусловлено комплексом факторов. К ним относятся умеренное антропогенное воздействие на растительные сообщества, довольно высокое таксономическое разнообразие крупных копытных, влияние особенностей географического положения (в том числе и тесная связь с Ориентальной областью, как источника проникновения видов в Палеаркхерктическую подобласть Палеарктики) и исторического развития биоценозов в регионе исследования (например, отсутствие сплошного плейстоценового оледенения).

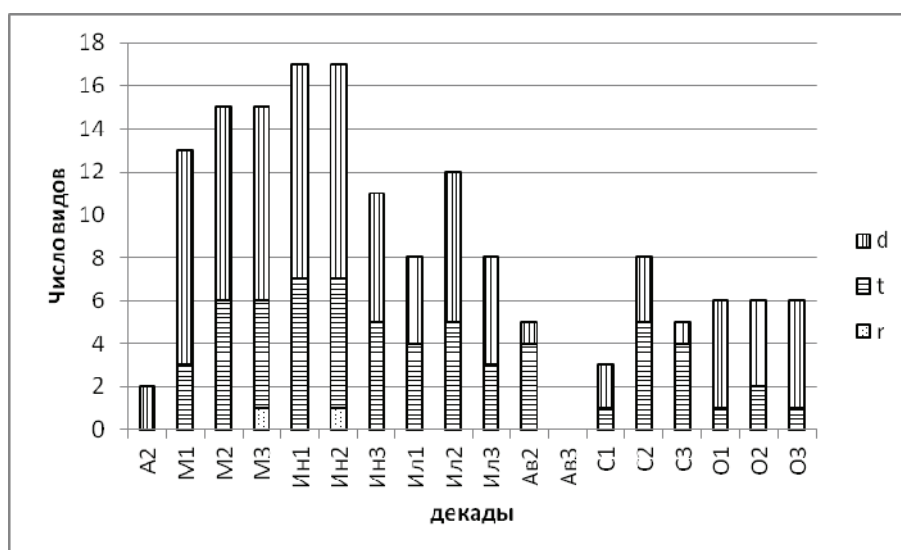


Рис. 2. Сезонная динамика числа видов. Обозначение декад: А – апрель, М – май, Ин – июнь, Ил – июль, Ав – август, С – сентябрь, О – октябрь. Функциональные группы: r – жуки, катающие шары из навоза; d – жуки, обитающие в толще навоза; t – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасующие провизию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

При анализе сезонных аспектов населения жуков под видовым разнообразием понимается число видов активных на имагинальной стадии развития. Начало активности жуков отмечено со второй декады апреля, в это время отмечены всего два вида, обитающих преимущественно в толще навоза. С весенним потеплением и повышением дневной температуры появляются на поверхности почвы и заселяют свежий овечий помет, как вероятно зимовавший на стадии имаго *Phaeaphodius rectus*, так и вероятно отродившийся весной *Aphodaulacus koltzei*. К началу мая таксономическое разнообразие возрастает до 13 видов, прежде всего за счет увеличения числа видов обитающих в толще навоза, в этот период начинают встречаться жуки, запасующие провизию в норках под кучей навоза – *Caccobius sordidus*, *Onthophagus japonicus* и *O. bivertex* (рис. 2).

Максимальное видовое разнообразие отмечено в начале – середине июня (17 видов). В указанные период встречаются представители всех трех трофодинамических групп пластинчатых жуков. Далее к концу августа таксономическое разнообразие с незначительными флуктуациями снижается, достигая нулевых значений к третьей декаде августа. Вероятно, такое снижение видового разнообразия обусловлено сезонными муссонными осадками, что наблюдалась нами на примере жужелиц и мертвоедов в Южном Сихотэ-Алине (Шабалин, 2011). С первой декады сентября таксономическое разнообразие возрастает с трех до восьми видов во второй декаде сентября и сохраняется на уровне 5-6 видов с третьей декады сентября до конца октября. В ноябре с сильным понижением дневных температур видовое разнообразие жуков принимает нулевые значения.

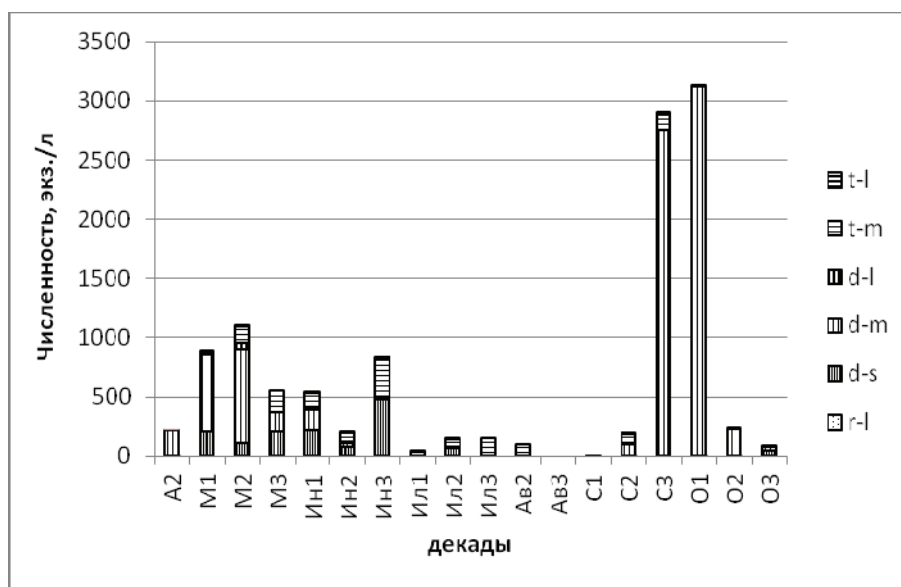


Рис. 3. Сезонная динамика численности. Обозначение декад: А – апрель, М – май, Ин – июнь, Ил – июль, Ав – август, С – сентябрь, О – октябрь. Функциональные группы: r – жуки, катающие шары из навоза; d – жуки, обитающие в толще навоза; t – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасующие провизию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

В течение года наряду с изменением числа видов активных на имагинальной стадии развития наблюдается изменение и численности / биомассы пластинчатых жуков, обитающих в овечьем помете (рис. 3). В вегетационный период отмечается два пика численности жуков (с суммарной численностью более 1000 экз. жуков / 1 литр овечьего помета). Первый пик приходится на вторую декаду мая, второй – на третью декаду сентября – первую декаду октября (табл. 1, 2).

Таблица 1

Численность навозников (экз./л) по декадам
(вторая декада апреля – первая декада июля)

Виды	A2	M1	M2	M3	Ин1	Ин2	Ин3	Ил1
<i>C. brevis</i>	–	–	4,67	33,33	37,20	28,00	190,00	10,00
<i>C. christophi</i>	–	–	3,33	1,33	0,40	0,25	–	2,00
<i>C. sordidus</i>	–	9,71	74,00	86,67	42,80	13,00	42,00	8,00
<i>O. japonicus</i>	–	1,71	2,00	–	–	–	1,00	–
<i>O. bivertex</i>	–	0,29	58,00	61,33	43,20	29,25	77,00	2,00
<i>O. olsoufieffi</i>	–	–	–	–	0,40	–	–	–
<i>O. punctator</i>	–	–	–	1,33	4,80	2,75	16,00	–
<i>O. fodiens</i>	–	–	1,33	–	1,20	0,25	–	–
<i>S. schaefferi</i>	–	–	–	0,67	–	0,25	–	–
<i>A. languidulus</i>	–	–	–	–	0,40	–	12,00	–
<i>A. ater</i>	–	18,29	25,33	8,67	6,40	1,00	–	–
<i>A. koltzei</i>	0,50	0,29	–	–	–	–	–	–
<i>B. sordida</i>	–	–	–	–	0,40	–	–	–
<i>C. propraetor</i>	–	3,14	53,33	8,67	10,40	11,25	13,00	2,00
<i>E. pusillus</i>	–	199,43	92,00	195,33	214,80	71,75	470,00	12,00
<i>E. subterraneus</i>	–	0,29	–	–	–	–	–	–
<i>L. sublimbatus</i>	–	–	–	1,33	–	1,00	3,00	6,00
<i>L. plagiatus</i>	–	–	12,67	7,33	3,20	0,50	–	–
<i>P. rectus</i>	217,00	627,14	760,67	127,33	153,60	32,50	2,00	–
<i>O. haemorrhoidalis</i>	–	0,57	1,33	15,33	8,40	4,00	1,00	6,00
<i>S. songrini</i>	–	12,86	6,67	7,33	0,40	0,25	–	–
<i>S. troitzkyi</i>	–	0,29	0,67	2,67	0,40	0,75	–	–
<i>T. brachysomus</i>	–	2,57	3,33	–	–	0,25	–	–

Таблица 2

Численность навозников (экз./л) по декадам
(вторая декада июля – третья декада октября)

Виды	Ил2	Ил3	Ав2	С1	С2	С3	О1	О2	О3
<i>C. brevis</i>	12,00	99,00	12,00	–	20,00	38,00	–	1,00	1,50
<i>C. sordidus</i>	53,00	32,00	76,00	1,00	62,00	90,00	–	–	–
<i>O. japonicus</i>	–	–	–	–	4,00	12,00	1,00	–	–
<i>O. bivertex</i>	8,00	22,00	8,00	–	2,00	4,00	–	–	–
<i>O. gibbulus</i>	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>O. olsoufieffi</i>	–	–	–	–	–	–	–	1,00	–
<i>O. punctator</i>	–	–	2,00	–	4,00	–	–	–	–
<i>O. fodiens</i>	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. languidulus</i>	4,00	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. variabilis</i>	–	–	–	–	–	–	170,00	11,00	0,50
<i>A. impunctatus</i>	1,00	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. propraetor</i>	1,00	1,00	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. pusillus</i>	39,00	1,00	–	–	–	–	–	–	–
<i>L. sublimbatus</i>	23,00	–	–	–	2,00	–	–	–	0,50
<i>P. rectus</i>	–	–	–	5,00	90,00	2756,00	2939,00	189,00	30,00
<i>P. rugosostriatus</i>	5,00	1,00	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. culminarius</i>	–	–	–	–	–	–	7,00	8,00	39,50
<i>P. nasutus</i>	–	–	–	–	–	–	1,00	17,00	4,00
<i>O. haemorrhoidalis</i>	–	1,00	2,00	–	2,00	–	–	–	–
<i>S. songrini</i>	1,00	–	–	1,00	–	–	3,00	–	–
<i>S. troitzkyi</i>	–	1,00	–	–	–	–	–	–	–

Основу первого пика создают обитающие в толще навоза жуки средних размеров, прежде всего *Phaeaphodius rectus*, численность которого в этот период составляет 760,67 экз. / 1 литр. Второй пик, как и первый, обусловлен резким скачком численности *Phaeaphodius rectus*, численность которого по данным учета в третьей декаде сентября – первой декаде октября достигала 2756,00 – 2939,00 экз. / 1 литр.

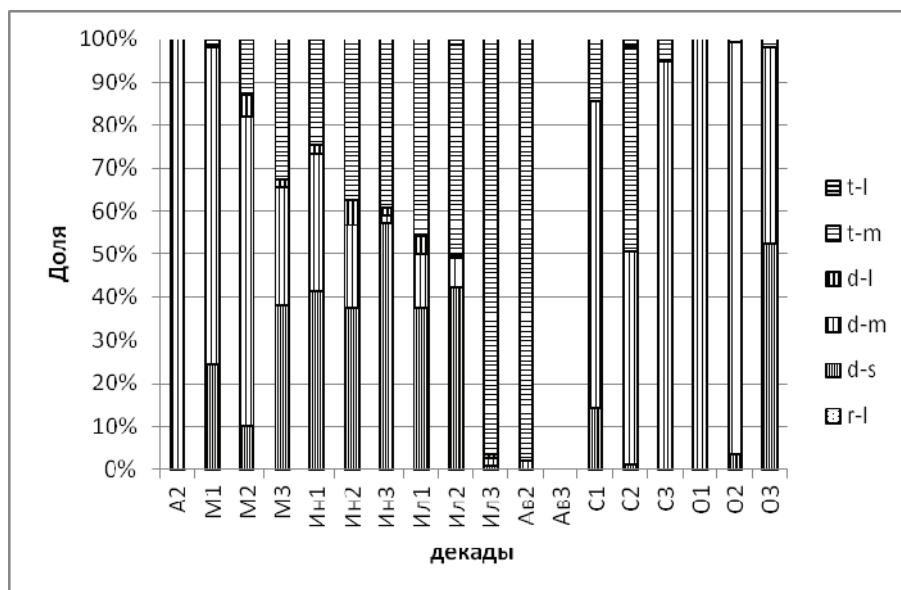


Рис. 4. Доля функциональных групп в численности жуков. Обозначение декад и функциональных групп жуков как на рис. 3.

Со второй декады апреля до третьей декады июля соотношение численности обитающих в толще навоза жуков и жуков, запасующих провизию для личинок, изменяется в сторону увеличения доли последней трофодинамической группы, на долю представителей которой в третьей декаде июля – первой декаде августа приходится до 96-98% от суммарной численности жуков в указанный период. Сезонные изменения отмечаются и в численности внутри одной трофодинамической группы, но среди различных размерных классов жуков. Так, например, численность обитающих в толще овечьего помета жуков, среднего размерного класса с начала вегетационного периода уменьшается к третьей декаде июня, а численность жуков мелкого размерного класса той же трофодинамической группы увеличивается до 473,00 экз. / л., что составляет 57,2% от суммарной численности жуков, прежде всего за счет высокой численности *Esymus pusillus* (рис. 4).

Таблица 3

Динамика удельной биомассы навозников (мг /л) по декадам
(вторая декада июля – третья декада октября)

Виды	A2	M1	M2	M3	Ип1	Ип2	Ип3	Ил1
<i>C. brevis</i>	–	–	29,367	209,767	234,100	176,204	1195,670	62,930
<i>C. christophi</i>	–	–	48,230	19,292	5,788	3,617	–	28,938
<i>C. sordidus</i>	–	88,643	675,250	790,833	390,550	118,625	383,250	73,000
<i>O. japonicus</i>	–	69,567	81,162	–	–	–	40,581	–
<i>O. bivertex</i>	–	5,824	1182,272	1250,219	880,589	596,232	1569,568	40,768
<i>O. olsoufieffi</i>	–	–	–	–	3,776	–	–	–
<i>O. punctator</i>	–	–	–	8,969	32,290	18,499	107,632	–
<i>O. fodiens</i>	–	–	41,777	–	37,600	7,833	–	–
<i>S. schaefferi</i>	–	–	–	40,500	–	15,188	–	–
<i>A. languidulus</i>	–	–	–	–	2,391	–	71,736	–
<i>A. ater</i>	–	79,241	109,782	37,557	27,734	4,334	–	–
<i>A. koltzei</i>	0,926	0,529	–	–	–	–	–	–
<i>B. sordida</i>	–	–	–	–	3,444	–	–	–
<i>C. propraetor</i>	–	73,612	1249,173	202,991	243,589	263,498	304,486	46,844
<i>E. pusillus</i>	–	262,926	121,292	257,527	283,191	94,595	619,646	15,821
<i>E. subterraneus</i>	–	3,114	–	–	–	–	–	–
<i>L. sublimbatus</i>	–	–	–	3,367	–	2,525	7,575	15,150
<i>L. plagiatus</i>	–	–	8,312	4,812	2,100	0,328	–	–
<i>P. rectus</i>	1263,725	3652,239	4429,831	741,540	894,507	189,268	11,647	–
<i>O. haemorrhoidalis</i>	–	2,033	4,744	54,556	29,887	14,232	3,558	21,348
<i>S. songrini</i>	–	35,772	18,548	20,403	1,113	0,696	–	–
<i>S. troitzkyi</i>	–	2,262	5,279	21,115	3,167	5,939	–	–
<i>T. brachysomus</i>	–	60,570	78,517	–	–	5,889	–	–

В осенний период численно преобладают обитающие в толще навоза жуки, лишь только во второй декаде сентября отмечена довольно высокая доля (47,3%) жуков запасующих для личинок провизию, прежде всего за счет высокой численности *Caccobius sordidus*, которая достигала в указанный период 62,00 экз. / л. Преобладание по численности в третьей декаде октября обитающих в толще навоза мелких жуков, связано с высокой численностью типично осеннего вида *Plagiogonus culminarius*, численность которого в указанный период составляла 39,50 экз. / л (рис. 4; табл. 2).

Аналогично численности меняется и биомасса, пиковые значения которой отмечены во второй декаде мая и в третьей декаде сентября – первой декаде октября (рис. 5; табл. 3, 4). Обращает на себя внимание более резкое повышение роли в биомассе жуков, запасующих провизию для личинок, нежели это было отмечено при анализе численности жуков. Если численность вышеназванной трофодинамической группы приобретает высокую долю ко второй декаде июля, то преобладание по биомассе достигается уже ко второй декаде мая (рис. 6). Вклад в биомассу обитающих в толще навоза мелких жуков в третьей декаде октября не превышает 17,4%, в то время как их вклад в численность составлял 52,6%.

Таблица 4

Динамика удельной биомассы навозников (мг /л) по декадам
(вторая декада июля – третья декада октября)

Виды	Ил2	Ил3	Ав2	С1	С2	С3	О1	О2	О3
<i>C. brevis</i>	75,516	623,007	75,516	–	125,860	239,134	–	6,293	9,440
<i>C. sordidus</i>	483,625	292,000	693,500	9,125	565,750	821,250	–	–	–
<i>O. japonicus</i>	–	–	–	–	162,324	486,972	40,581	–	–
<i>O. bivertex</i>	163,072	448,448	163,072	–	40,768	81,536	–	–	–
<i>O. gibbulus</i>	67,947	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>O. olsoufieffi</i>	–	–	–	–	–	–	–	9,440	–
<i>O. punctator</i>	–	–	13,454	–	26,908	–	–	–	–
<i>O. fodiens</i>	31,333	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. languidulus</i>	23,912	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. variabilis</i>	–	–	–	–	–	–	603,354	39,041	1,775
<i>A. impunctatus</i>	11,650	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. propraetor</i>	23,422	23,422	–	–	–	–	–	–	–
<i>E. pusillus</i>	51,417	1,318	–	–	–	–	–	–	–
<i>L. sublimbatus</i>	58,074	–	–	–	5,050	–	–	–	1,262
<i>P. rectus</i>	–	–	–	29,118	524,125	16049,886	17115,607	1100,663	174,708
<i>P. rugosostriatus</i>	19,769	3,954	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. culminarius</i>	–	–	–	–	–	–	7,174	8,199	40,483
<i>P. nasutus</i>	–	–	–	–	–	–	3,090	52,530	12,360
<i>O. haemorrhoidalis</i>	–	3,558	7,116	–	7,116	–	–	–	–
<i>S. songrini</i>	2,782	–	–	2,782	–	–	8,347	–	–
<i>S. troitzkyi</i>	–	7,918	–	–	–	–	–	–	–

Преобладание по биомассе видов, запасующих провизию для личинок с третьей декады мая до второй декады августа, по всей видимости, обусловлено адаптацией жизненных циклов жуков к погоднo-климатическим условиям Южного Сихотэ-Алиня и эфемерными особенностями станции их обитания. С повышением температуры окружающего воздуха экскременты животных быстро теряют влагу, однако если запасть этот субстрат в толще почвы, то испарение влаги существенно сократится, либо вообще прекращается.

В осенний период, с понижением среднесуточных температур испаряемость влаги с овечьего помета, вероятно, снижается, что приводит к увеличению в биомассе доли жуков обитающих в толще навоза.

Перекрытие временного аспекта использования экологических ниш среди жуков запасующих провизию для личинок с учетом пороговых значений было установлено для 18 пар видов (из максимально возможного сочетания – 36 пар), из которых 7 пар видов (например, такие как *Caccobius brevis* – *Onthophagus japonicus*, *C. sordidus* – *O. japonicus*, *O. japonicus* – *O. punctator* и др.) относятся к разным размерным классам, и вероятно, различным образом используют топический субстрат. Для оставшихся 11 пар видов (*Caccobius brevis* – *C. christophi*, *C. brevis* – *C. sordidus*, *C. brevis* – *O. bivertex*, *C. brevis* – *O. punctator*, *C. brevis* – *O. fodiens*, *C. christophi* – *C. sordidus*, *C. christophi* – *O. bivertex*, *C. sordidus* – *O. bivertex*, *C. sordidus* – *O. punctator*, *O. bivertex* – *O. punctator* и *O. fodiens* – *O. gibbulus*) временной аспект использования экологической ниши существенно перекрывается.

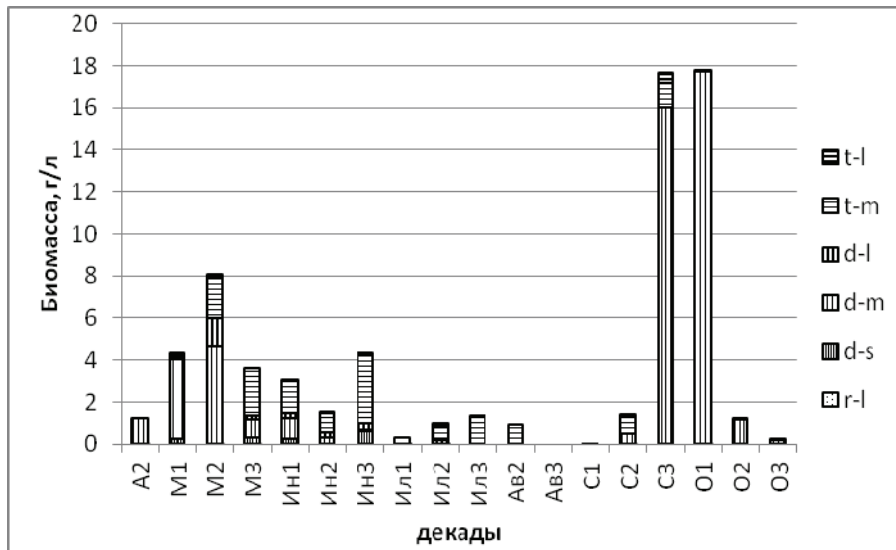


Рис. 5. Сезонная динамика биомассы. Обозначение декад и функциональных групп жуков как на рис. 3.

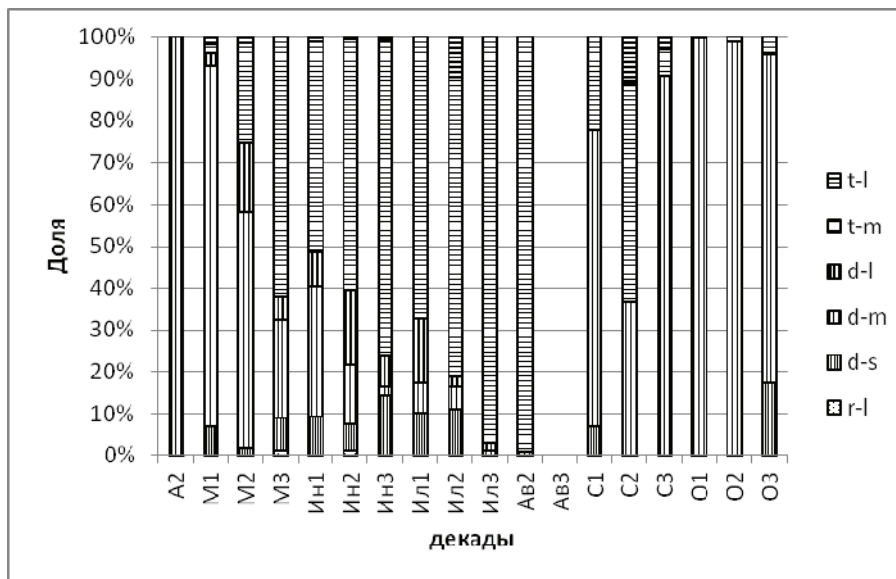


Рис. 6. Доля функциональных групп в биомассе. Обозначение декад и функциональных групп жуков как на рис. 3.

При анализе временного использования ниши у жуков, обитающих в толще навоза генерации *Phaeaphodius rectus* разделены на весеннюю (в) и осеннюю (о). Для жуков, обитающих в толще навоза, перекрывание временного аспекта использования экологической ниши было получено для 51 пар видов из максимально возможного сочетания в 190 пар. С учетом дифференциации жуков по размерным классам остается 15 пар видов, для которых наблюдается перекрывание временного ресурса и размерных классов: *Acanthobodilus languidulus* – *Aphodiellus impunctatus*, *Agrilinus ater* – *Bodilopsis sordida*, *A. ater* – *Eupleurus subterraneus*, *A. ater* – *Otophorus haemorrhoidalis*, *A. ater* – *Sinodipterna troitzkyi*, *Aphodaulacus variabilis* – *Phaeaphodius rectus* (о), *A. variabilis* – *Pseudacrossus nasutus*, *Colobopterus propraetor* – *Teuchestes brachysomus*, *E. pusillus* – *Labarrus sublimbatus*, *E. pusillus* – *Liothorax plagiatus*, *E. pusillus* – *Sinodipterna songrini*, *E. subterraneus* – *Ph. rectus* (в), *Ph. rectus* (в) – *S. troitzkyi*, *Ph. rectus* (о) – *P. nasutus* и *S. troitzkyi* – *O. haemorrhoidalis*.

Вероятно, разделение перечисленных выше пар видов жуков происходит по иным градиентам и аспектам ниши, среди которых довольно весомое значение могут играть такие как ритмы суточной активности, глубина локализации под топическим субстратом, гигропреферендум и др.

Для рассматриваемых нами жуков-навозников овечьих помет одновременно является как трофическим, так и топическим ресурсом. Равномерность распределения этого ресурса, вероятно, достигается различными вариантами разделения ниш. Ключевыми способами разделения ниш являются адаптация жизненных циклов жуков к климатическим / погодным условиям, (сроки лета, продолжительность лета, моновольтинность и поливольтинность), разделение по трофодинамическим группам и размерным классам.

Заключение

В Южном Сихотэ-Алине в ассамблее обитателей овечьего помета отмечено высокое видовое разнообразие жуков-навозников и высокие показатели числа жуков, обитающих в толще навоза. Предполагается, что эти особенности обусловлены рядом причин: умеренным антропогенным воздействием на растительные сообщества, высоким таксономическим разнообразием нативных копытных, влиянием особенностей географического положения и исторического развития биоценозов в регионе исследования.

Максимальное видовое разнообразие отмечено в начале – середине июня (17 видов), к концу августа таксономическое разнообразие с незначительными флуктуациями снижается, достигая нулевых значений к третьей декаде августа. Вероятно, такое снижение видового разнообразия обусловлено сезонными муссонными осадками.

В течение года наблюдается изменение численности / биомассы пластинчатых жуков, обитающих в овечьем помете. Первый пик численности / биомассы приходится на вторую декаду мая, второй – на третью декаду сентября – первую декаду октября. Сезонные особенности в распределении и соотношении функциональных групп Scarabaeidae обусловлены адаптацией жизненных циклов

жуков к погоднo-климатическим условиям Южного Сихотэ-Алиня и эфемерными особенностями станции их обитания.

Равномерность распределения овечьего помета как топического и трофического ресурса, вероятно, достигается различными вариантами разделения ниш. Ключевыми способами разделения ниш являются адаптация жизненных циклов жуков к климатическим / погодным условиям (сроки лёта, продолжительность лёта, моновольтинность и поливольтинность), разделение по трофодинамическим группам, размерным классам.

Литература

Псарев А.М. 2003. *Структура и динамика сообществ копробионтных насекомых горных пастбищ юга Западной Сибири, востока и юго-востока Казахстана.* Автореф. дисс. д.б.н. Томск. 42 с.

Псарев А.М. 2016. *Фауна и экология жесткокрылых пастбищ Русского Алтая.* Бийск: Алтайский государственный гуманитарно-педагогический университет им. В.М. Шукшина. 185 с.

Шабалин С.А. 2011. *Герпетобионтные жесткокрылые (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Scarabaeidae) кедрово-широколиственных лесов западного макросклона Южного и Среднего Сихотэ-Алиня.* Владивосток: Дальнаука. 139 с.

Шабалин С.А. 2018. Осеннее население копрофильных скарабаеоидных жесткокрылых (Coleoptera: Scarabaeoidea) в долине реки Рязановка, Приморский край // *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 29.* Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. С. 99–112. DOI: <https://doi.org/10.25221/kurentzov.29.9>

Шабалин С.А., Лафер Г.Ш. 2010. Летнее население герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Scarabaeidae) долинных лесов Среднего Сихотэ-Алиня. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 21.* Владивосток: Дальнаука. С. 71–81.

Шабалин С.А., Лафер Г.Ш. 2011. Летнее население герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Scarabaeidae) предгорий хребта Синий (Южный Сихотэ-Алинь). *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 22.* С. 255–262.

Шабалин С.А., Лафер Г.Ш. 2012. Население герпетобионтных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Lucanidae, Scarabaeidae) чернопихтово-широколиственных лесов полуострова Муравьева-Амурского. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 23.* С. 167–176.

Шабалин С.А., Лафер Г.Ш., Стороженко С.Ю. 2009. Сообщества напочвенных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Silphidae, Scarabaeidae) Среднего Сихотэ-Алиня: морфологический и хорологический аспекты. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 20.* Владивосток: Дальнаука. С. 114–125.

Bezděk A. 2016. Tribe Sisyphini Mulsant, 1842. In: Löbl I., Löbl D. (Ed.). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition.* Leiden, Boston: Brill. P. 207–208.

Breymeyer A. 1974. 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*, 22(3/4): 617–634.

Colwell R.K., Futuyma D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*, 52(4): 567–576.

Dellacasa M., Dellacasa G., Král D., Bezděk A. 2016. Tribe Aphodiini Leach, 1815. In: Löbl I., Löbl D. (Ed.). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition.* Leiden, Boston: Brill. P. 98–155.

Hanski I. 1978. Some comments on the measurement of niche metrics. *Ecology*, 59(1): 168–174. DOI: <https://doi.org/10.2307/1936644>

Hanski I., Cambefort Y. (Ed.). 1991. *Dung beetle ecology.* Princeton, New Jersey: Princeton University press. 481 pp.

Lumaret J.-P., Kirk A.A. 1991. South temperate dung beetles. In: Hanski I., Cambefort Y. (Ed.). *Dung beetle ecology.* Princeton, New Jersey: Princeton University press. P. 97–115.

Yasuda H. 1984. Seasonal changes in the numbers and species of Scarabaeid dung beetles in the middle part of Japan. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 28(4): 217–222. DOI: <https://doi.org/10.1303/jjaez.28.217>

Yu S.X., Orlóci L. 1990. On the niche overlap and its measurements. *Coenoses*, 5(3): 159–165. DOI: <https://doi.org/10.2307/1934144>

Ziani S., Bezděk A. 2016. Tribe Onthophagini Burmeister, 1846. In: Löbl I., Löbl D. (Ed.). *Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 3. Scarabaeoidea – Scirtoidea – Dascilloidea – Buprestoidea – Byrrhoidea. Revised and Updated Edition.* Leiden, Boston: Brill. P. 180–204.

ASSEMBLY OF THE DUNG BEETLES (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) –
INHABITANTS OF SHEEP DUNG IN THE SOUTHERN SIKHOTE-ALIN
MOUNTAINS

S.A. Shabalin

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern
Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia
E-mail: oxecetonia@mail.ru

The population of dung beetles inhabitant in the sheep dung in Southern Sikhote-Alin Mountains is studied. The data on the species composition, population dynamics, abundance and biomass of dung beetles are given. A high species diversity of dung beetles has been shown. The features of separation of the temporal aspect of ecological niches of beetles are discussed.