

<https://doi.org/10.25221/kurentzov.36.5>

<https://elibrary.ru/pdlckg>

<https://zoobank.org/References/E0010798-1A5E-4832-A5AB-629CBE9DFD77>

ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ИМАГО НАВОЗНИКОВ (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA) НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

С.А. Шабалин

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

Аннотация. Проведен анализ приуроченности навозников к экскрементам млекопитающих на Дальнем Востоке России. Выявлено, что наибольшее число видов отмечено в помете коров (93) и лошадей (78), а наименьшее – в помете хищных зверей и кабана (21 и 22 вида, соответственно). Широкая пищевая специализация навозников Дальнего Востока России, включающая как помет диких, так и сельскохозяйственных животных отмечена для 55 видов, или 57,89 % от анализируемого списка видов. Специализированные виды, к настоящему времени известны только из одного вида помета млекопитающих, составляют лишь 7,37 % от анализируемого списка видов. Пищевая специализация, связанная исключительно с сельскохозяйственными животными отмечена для 21 вида (или 22,11 %), эти виды способны обитать преимущественно на выпасах коров, лошадей и мелкого рогатого скота (встречаются в помете 2–3 видов животных). Анализ матрицы распределения видов навозников по нахождению в пищевых субстратах продемонстрировал высокую долю оригинальности коровьего и лошадиного помета и банальность видового состава жуков встречающихся в помете хищных зверей, медведей, кабана и человека. Видовые списки исследуемой группы жесткокрылых в последних типах субстратов практически полностью включаются в таковые в помете коров и лошадей. Видовой состав жуков, отмеченных в помете мелкого рогатого скота и оленей, занимает промежуточное положение. С одной стороны он богаче и оригинальнее помета хищных зверей и кабана, а с другой – значительно беднее и банальнее коровы и лошади. Выявленные особенности распределения навозников в помете различных животных могут быть связаны с физико-химическими особенностями субстрата и историческими процессами формирования фауны.

Ключевые слова: Coleoptera, Geotrupidae, Scarabaeidae, навозники, Дальний Восток России.

TROPHIC CONNECTIONS OF DUNG BEETLES (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA) IN THE RUSSIAN FAR EAST

S.A. Shabalin

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

Abstract. The analysis of dung beetles associated with mammal excrement in the Russian Far East was conducted. It was revealed that the greatest number of species was noted in the excrement of cows (93) and horses (78), and the least in the excrement of predatory animals and wild boar (21 and 22 species, respectively). A wide food specialization of dung beetles of the Russian Far East, including both wild and farm animal excrement, was noted for 55 species, or 57.89% of the analyzed list of species. Specialized species, currently known from only one type of mammal excrement, make up only 7.37% of the analyzed list of species. Food specialization associated only with farm animals was noted for 21 species (or 22.11%); these species are able to live mainly on pastures of cows, horses and sheep (found in the excrement of 2–3 animal species). The analysis of the distribution matrix of dung beetle species by their presence in food substrates demonstrated a high share of originality in cow and horse droppings and the banality of the species composition of beetles found in the droppings of predatory animals, bears, wild boars and humans. The species lists of the studied group of beetles in the latter types of substrates are almost completely included in those in the droppings of cows and horses. The species composition of beetles noted in the droppings of sheep and deer occupies an intermediate position. On the one hand, it is richer and more original than the droppings of predatory animals and wild boars, and on the other hand, it is significantly poorer and more banal than cows and horses. The revealed features of the distribution of dung beetles in the droppings of various animals can be associated with the physicochemical properties of the substrate and the historical processes of fauna formation.

Keywords: Coleoptera, Geotrupidae, Scarabaeidae, dung beetles, Russian Far East.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что навоз животных обладает разной привлекательностью для жуков (Gigliotti et al., 2023). Изучению этого аспекта биологии навозников посвящено довольно большое количество публикаций (Pedersen et al., 2024). Однако на Дальнем Востоке России подобных работ не проводилось, и приуроченность навозников к экскрементам позвоночных животных не анализировалась. Это и определило цель настоящего исследования, которая состоит в выявлении особенностей приуроченности навозников (Coleoptera: Geotrupidae, Scarabaeidae) к экскрементам различных видов зверей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основе анализа литературных данных и собственных наблюдений была проанализирована связь навозников с экскрементами позвоночных животных. В качестве основы для анализа использовались сведения о приуроченности навозников к экскрементам позвоночных животных, представленные в рукописи соответствующего раздела «Аннотированного каталога насекомых Дальнего Востока России» (Шабалин, в печати). В анализ включены данные о нахождении

95 видов жуков в экскрементах следующих животных: человек, корова, лошадь, медведь, кабан (включая и домашних свиней), мелкий рогатый скот (овцы, козы), олени (косуля, благородный олень, пятнистый олень, северный олень). Для многих животных сведения о населении их экскрементов жуками носят фрагментарный характер, что связано, прежде всего, с высокой степенью дисперсии кормового субстрата по огромной территории Дальнего Востока. Поэтому для анализа мы пошли по пути укрупнения и объединили имеющуюся информацию. Так, например, для группы хищных зверей учитывался видовой состав жесткокрылых насекомых, обитающих не только в помете тигра, но и более мелких зверей, таких как барсук и енотовидная собака. Однако достаточно репрезентативные данные о жуках, обитающих в помете медведей и человека позволяют рассматривать эти позиции отдельно.

Типы трофодинамических отношений приводятся по Hanski, Cambefort, (1991): «roller» (r) – жуки, катающие шары из навоза; «dweller» (d) – жуки, обитающие в толще навоза; «tunneler» (t) – жуки, делающие ходы под кучей субстрата и запасающие провизию для личинок.

В анализ не были включены данные о шести видах. Для четырех видов – *Agoliinus setchan* (Masumoto, 1984), *A. guttatus* (Eschscholtz, 1823), *Paracrossidius suvorovi* (Kabakov, 1996) и *Subrinus motschulskyi* (Nikritin, 1969), сведения о нахождении в каком-либо типе экскрементов позвоночных животных в условиях Дальнего Востока России отсутствуют. Два вида являются специализированными детритофагами, причем *Liothorax plagiatus* (Linnaeus, 1758) приурочен преимущественно к наносам по берегам водоемов, а *Saprosites japonicus* Waterhouse, 1875 связан с разлагающимися древесными остатками.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшее число видов отмечено в помете коров (93) и лошадей (78), а наименьшее – в помете хищных зверей и кабана (21 и 22 вида, соответственно). От 34 до 54 видов навозников способны обитать в экскрементах медведя, человека, оленей и мелкого рогатого скота. При этом видовой состав навозников, обитающих в помете оленей, примерно на четверть беднее, чем в помете мелкого рогатого скота, хотя габитуально и по запасам влаги эти субстраты весьма сходны. Анализируя литературные источники, следует заметить, что на острове Хонсю (Япония) отмечалась аналогичная зависимость, выраженная в заметном снижении видового разнообразия жуков, населяющих помет пятнистого оленя, по сравнению с пометом крупного рогатого скота. Так, из помета пятнистого оленя было указано 10 видов навозников (Kanda et al., 2005), а из помета коров – 15 видов жуков (Yasuda, 1984). Сравнивая число видов навозников, отмеченных в помете медведя и человека, следует отметить, что в помете человека видовое разнообразие жуков выше, чем в медвежьем.

В мировом масштабе привлекательность навоза различных животных может быть выражена следующей последовательностью по убыванию числа видов навозников, обитающих в них: человек, некоторые травоядные животные (гну,

осел, овца и крупный рогатый скот), крупные всеядные млекопитающие (кабан), плотоядные млекопитающие (Frank et al., 2018). Для анализируемых списков видов навозников Дальнего Востока России эта последовательность может быть представлена следующим образом: некоторые травоядные животные (крупный рогатый скот, лошади, мелкий рогатый скот), человек, олени, медведи, всеядные млекопитающие (кабан), плотоядные млекопитающие. Полученные нами данные по таксономическому богатству навозников в различных типах экскрементов на Дальнем Востоке России в целом отражают глобальные закономерности распределения жуков по типам субстратов (Frank et al., 2018), за исключением экскрементов человека и медведей в которых в глобальном масштабе в этих субстратах отмечается наибольшее и наименьшее число видов жесткокрылых насекомых, соответственно. Предполагается, что экскременты коров и человека являются наиболее привлекательными для навозников, и изучение их населения позволяет выявить большую часть фауны рассматриваемой группы жесткокрылых насекомых (Hanski, Cambefort, 1991; Whipple, Hoback 2012; Frank et al., 2018). Полученные нами данные о числе видов навозников, отмеченных в помете различных животных на Дальнем Востоке России, также подтверждают это положение.

Широкая пищевая специализация навозников Дальнего Востока России, включающая как помет диких, так и сельскохозяйственных животных, отмечена для 55 видов, или 57,89 % от анализируемого списка видов. Специализированные виды к настоящему времени известны только из одного вида помета млекопитающих, составляют лишь 7,37 % от анализируемого списка видов. Только из помета коров отмечены *Agoliinus aleutus* (Eschscholtz, 1822), *Coptochiroides subcostatus* (Kolbe, 1886), *Nobius costatellus* (Schmidt, 1916), *Sinodapterna gorodinskiyi* (Gusakov, 2006), *Vladimirellus socors* (Balthasar, 1967) и *Copris tripartitus* Waterhouse, 1875, что составляет 6,32%, а из помета оленей *Agoliinus amurensis* (Iablokoff-Khnzorian, 1972), или 1,05%. Во всех видах помета отмечены *Phaeaphodius rectus* (Motschulsky, 1866), *Caccobius christophi* Harold, 1879, *Geotrupes (Geotrupes) koltzei* Reitter, 1892, *Phelotrupes (Chromogeotrupes) auratus* (Motschulsky, 1858), что составляет 4,21% от анализируемого списка видов.

Пищевая специализация, связанная исключительно с сельскохозяйственными животными, отмечена для 21 вида (или 22,11 %), эти виды способны обитать преимущественно на выпасах коров, лошадей и мелкого рогатого скота (встречаются в помете 2–3 видов животных), в помете диких животных не были отмечены: *Acanthobodilus immundus* (Creutzer, 1799), *Agrilinus convexus* (Erichson, 1848), *A. tenax* (Balthasar, 1932), *Aphodaulacus variabilis* (Waterhouse, 1875), *Aphodiellus impunctatus* (Waterhouse, 1875), *Aphodius pedellus* (De Geer, 1774), *A. plasoni* Käufel, 1914, *Chilo thorax grafi* (Reitter, 1901), *Colobopterus notabilipennis* (Petrovitz, 1972), *C. quadratus* (Reiche, 1850), *Coptochiroides subcostatus* (Kolbe, 1886), *Neagolius falcispinis* (Koshantschikov, 1912), *Nobius serotinus* (Panzer, 1799), *Plagiogonus culminarius* (Reitter, 1900), *Pseudacrossus nasutus* (Reitter, 1887), *Sinodapterna songrini* (Stebnicka & Galante, 1992), *S.*

troitzky (Jacobson, 1897), *Stenotothorax hibernalis* (Nakane et Tsukamoto, 1596), *Teuchestes brachysomus* Solsky, 1794, *Copris ochus* (Motschulsky, 1860) и *Onthophagus clitellifer* Reitter, 1894.

Анализ матрицы распределения видов навозников по нахождению в пищевых субстратах (рис. 1) демонстрирует высокую долю оригинальности коровьего и лошадиного помета и банальность видового состава жуков, встречающихся в помете хищных зверей, медведей, кабана и человека. Видовые списки исследуемой группы жесткокрылых в последних типах субстратов практически полностью включаются в таковые в помете коров и лошадей. Видовой состав жуков, отмеченных в помете мелкого рогатого скота

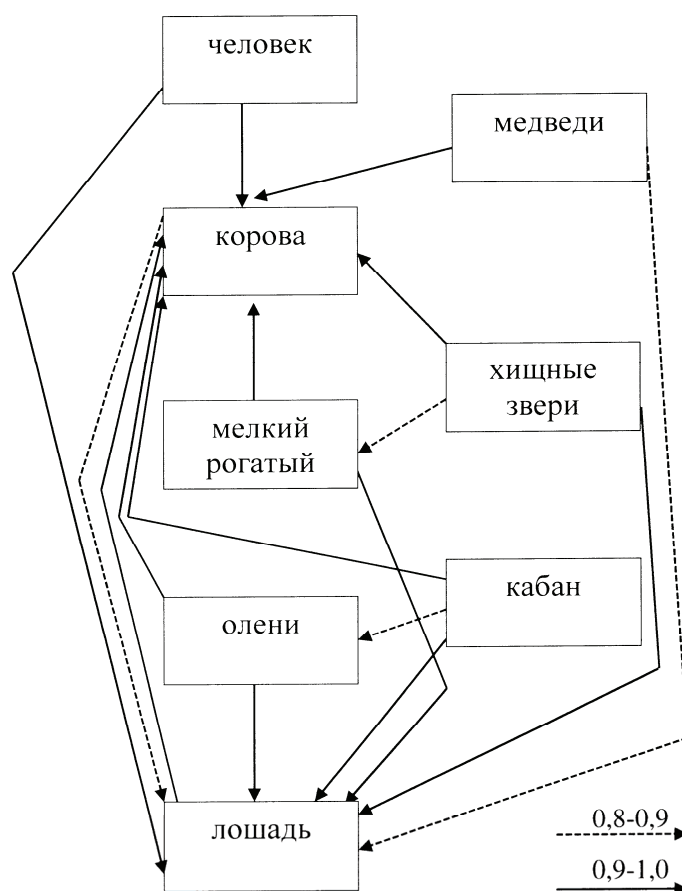


Рис. 1. Орограф включения видовых списков навозников, обитающих в помете некоторых животных на Дальнем Востоке России. $\delta \geq 0,8$.

и оленей, занимает промежуточное положение. С одной стороны, он богаче и оригинальнее помета хищных зверей и кабана, а с другой – значительно беднее и банальнее коровы и лошади. Экскременты медведя и человека по видовому составу обитающих в них навозников банальнее помета лошадей и коров. При этом связи видовых списков помета медведей и человека с пометом хищных млекопитающих, кабана, мелкого рогатого скота и оленей не прослеживаются как в прямом, так и обратном направлениях.

Поскольку навозники представлены тремя трофодинамическими группами жуков целесообразно рассмотреть связь с субстратом для туннелеров и двеллеров отдельно, а группу роллеров опустить, поскольку она представлена лишь единственным видом с широкой трофической специализацией – *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus, 1758). Наиболее оригинальный видовой состав двеллеров отмечен

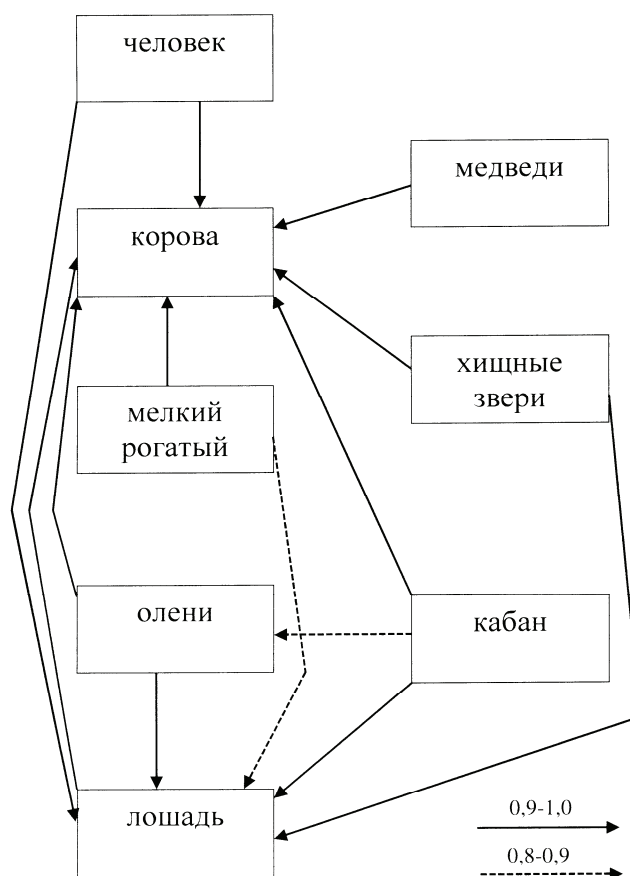


Рис. 2. Орограф включения видовых списков двеллеров обитающих в помете некоторых животных на Дальнем Востоке России. $\delta \geq 0,8$.

для помета коров и лошадей, а наиболее банальный – для экскрементов человека, помета медведя, хищных зверей, кабана и мелкого рогатого скота (рис. 2). Помет оленей по видовому составу двеллеров значительно банальнее помета коров и лошадей, но оригинальнее помета кабана. Анализируя трофическую приуроченность туннелеров (рис. 3), следует отметить, что для этой группы жесткокрылых насекомых, как и для двеллеров и навозников Дальнего Востока России в целом, оригинальные видовые составы жуков отмечены для помета коров и лошадей, бедные для экскрементов человека, помета медведей, хищных зверей и кабана. По видовому составу туннелеров помет мелкого рогатого скота и оленей банальнее помета коров и лошадей, при этом помет оленей банальнее помета мелкого рогатого скота.

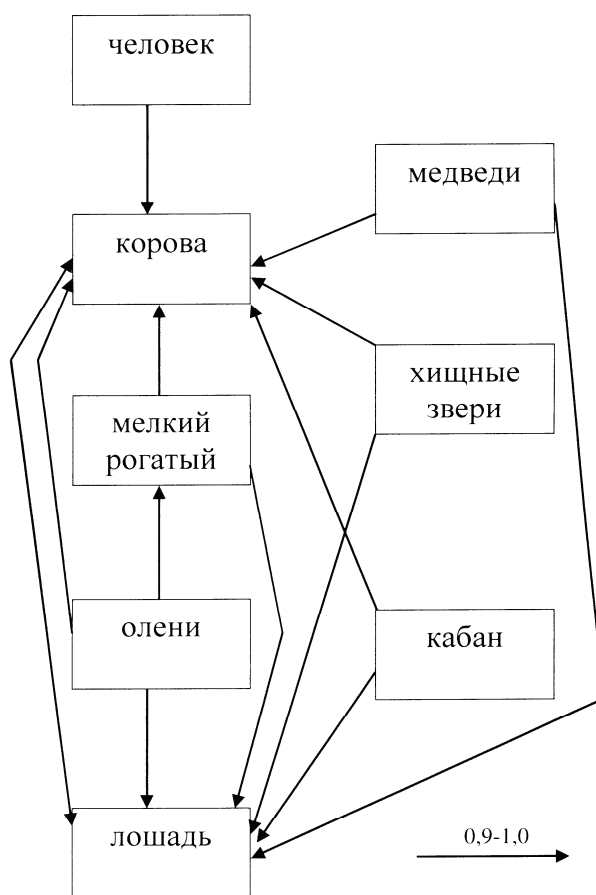


Рис. 3. Орограф включения видовых списков туннелеров обитающих в помете некоторых животных на Дальнем Востоке России. $\delta \geq 0,9$.

На основе полученных данных жуки могут быть разделены на две группы. К первой группе специалистов мы относим жуков, встречающихся в помете лишь одного животного либо одной экологической группе травоядных животных, а к генералистам – жуков, обитающих в помете нескольких экологических групп млекопитающих, например, всеядных и травоядных, или травоядных и хищных. Основываясь на предложенном выше делении жуков на группы, необходимо добавить, что в экскрементах всеядных и хищных млекопитающих (человек, кабан, медведь, хищники) на Дальнем Востоке России отмечены исключительно генерализованные виды навозников. Специализированные виды жуков зарегистрированы только в помете травоядных млекопитающих, где их доля от общего числа видов составляет от 9,52 до 33,33 %, при этом минимальная доля отмечается для помета диких животных (олени). Промежуточные значения вышеуказанного показателя характерны для помета мелкого рогатого скота (22,22 %) и лошадей (26,92 %). Максимальные показатели, или треть от видового состава (33,33 %) навозников-специалистов выявлены для помета коров.

Рассматривая распределение специализированных видов в помете травоядных животных с учетом дифференциации жесткокрылых по функциональным группам, следует отметить, что доля этих видов в группе туннелеров составляет от 2,38 до 6,45 %, а в группе двеллеров от 7,14 до 26,88 %. Максимальная же доля специалистов, как двеллеров так и туннелеров, отмечена в помете коров (26,88 и 6,45 %, соответственно), а минимальная – в помете оленей (7,14 и 2,38 %). Помет лошадей и мелкого рогатого скота по доле навозников-специалистов занимают, соответственно, занимает промежуточное положение. В этих субстратах доля специалистов, как двеллеров, так и туннелеров, выше, чем в помете оленей, но ниже, чем в помете коров. Однако, важно подчеркнуть, что доля специалистов-туннелеров в помете мелкого рогатого скота (3,70 %) ниже, чем в помете лошадей (6,41 %).

Выявленные особенности распределения жуков по типам навоза диких и домашних животных могут быть объяснены некоторыми факторами. С одной стороны, распределение по типам навоза может быть обусловлено химическим составом навоза или его физическими и геометрическими особенностями, а с другой – историческими факторами.

В ряде работ было показано, что навоз растительноядных, всеядных и хищных животных существенно различается по таким показателям, как доля воды, соотношение углерода и азота, содержание аминокислот, жирных кислот и стироловой состав (Scholtz et al., 2009; Frank et al., 2017). Вышеперечисленные показатели имеют существенное значение для питания жуков, но не обладают аттрактивным воздействием на жесткокрылых. Привлечение жуков осуществляется, прежде всего, за счет летучих соединений. Состав этих соединений существенно различается у разных видов млекопитающих, причем у хищных млекопитающих таких соединений содержится больше, всеядные млекопитающие по вышеуказанному показателю занимают промежуточное положение, а у травоядных млекопитающих летучих соединений содержится

меньше как по количеству, так и по качественному их составу (Dormont et al., 2007; Scholtz et al., 2009; Dormont et al., 2010). Экскременты травоядных животных состоят преимущественно из целлюлозы, эпителия кишечника и микроорганизмов (Hanski, Cambefort, 1991; Scholtz et al., 2009), в то время как у плотоядных животных экскременты включают непереваренное мясо, а не целлюлозу. Помет всеядных животных сочетает в себе характеристики обоих экологических групп млекопитающих. Таксономическое разнообразие и удельная биомасса бактерий, населяющих помет всеядных млекопитающих, выше, чем у травоядных и хищных млекопитающих (Ley et al., 2008). Хотя основным компонентом навоза травоядных млекопитающих является непереваренная растительная клетчатка, в нем также содержится большое количество азота, связанного с живой и мертвой микробной биомассой из кишечника травоядных, которую могут использовать навозники. У жуков копрофагов (Scarabaeoidea и некоторые Hydrophilidae) отмечаются параллелизмы в строении ротовых аппаратов (Nel, Villiers, 1988; Nel, Scholtz, 1990; Holter, 2004; Lu et al., 2023). Нами установлено, что у представителей копрофагов мандибулы в апикальной части плоские, мембранозные; максиллы с мембранозной галеа, несущей большое количество щетинок. Щетинки на мембранозной простеке, галеа и лацинии у копрофагов формируют фильтровальный аппарат для поедания жидкой пищи (Шабалин, 2015). Опытным путем было установлено (Holter, 2000, 2004; Holter, et al., 2002; Holter, Scholtz, 2007), что размеры поглощаемых жуками частей пищи находятся в пределах от 2 до 130 мкм. Жуки отделяют клетчатку от более мелких частиц, таких как микроорганизмы, путем фильтрации, затем отбрасывают клетчатку и поедают микробную биомассу, доля которой может составлять примерно 20% от сухого вещества навоза (Holter, 2016).

Следует указать, что предпочтения даже генералистов, могут отличаться как по сезонам, так и по типам навоза, причем в этом распределении могут выступать в качестве ключевых факторов: содержание воды/волокон, соотношение углерод-азот, размеры и форма экскрементов (Gordon, Cartwright 1974; Peck, Howden 1984; Chame, 2003; Verdu, Galante 2004; Lopez-Guerrero, Zunino, 2007).

Распространение навозников обусловлено, во-первых, пространственным распределением производящих навоз млекопитающих, а во-вторых, климатическими условиями, которые ограничивают распространение всех пойкилотермных животных (Kuhn 2010; Bogoni et al. 2016). Зависимость от экскрементов, производимых млекопитающими, указывает на то, что изменения в сообществах млекопитающих могут вызывать каскадный эффект в ответах ассамблей жуков-навозников, вплоть до вымирания отдельных высокоспециализированных видов (Nichols et al., 2009). Эти особенности были подтверждены в случаях охоты на млекопитающих (Andresen, Laurance, 2007), исчезновения популяций приматов (Estrada et al., 1999; Feer, Hingrat, 2005; Vulinec et al., 2006) и удаления диких и одомашненных млекопитающих (Carpaneto, 2005), а также при переходе к массовому разведению крупного рогатого скота (Gigliotti et al.,

2023). Моделирование сценариев вымирания млекопитающих показало, что наибольшее значение на навозников будет оказывать вымирание крупных млекопитающих, производящих большие объемы навоза (Raine et al., 2018).

Приведенные данные о пищевых предпочтениях дают лишь общую картину и отражают лишь факт нахождения жуков в помете тех или иных животных, при этом не учитывались особенности использования ресурсов этими насекомыми. В действительности в помете отдельных животных жесткокрылые насекомые могут находиться случайным образом в виде единичных экземпляров во время имагинального питания и не откладывать яйца в рассматриваемый субстрат. Также «шум» в рассматриваемую картину пищевой специализации может вносить и избирательность исследователя при сборе жесткокрылых, поскольку в анализ были включены не только оригинальные данные, но и сведения из литературы. Очевидно, что чаще при ручном сборе материала будут попадаться более крупные или менее подвижные жуки. Обстоятельные и сопоставимые данные о пищевой специализации жуков можно получить, используя стандартизированные методы отлова жуков, основанные на случайных выборках и исключающие влияние исследователя на результат. При том, что эти методы должны быть использованы в однотипных условиях в течение всего периода имагинальной активности. В последнее время исследователями уделяется большое внимание унификации методов отлова жесткокрылых, в частности для Неотропического региона на вышеуказанный аспект указано в статье Мора-Агуилар et al. (2023). Такие репрезентативные данные можно будет получить, рассматривая некоторые локальные ассамблеи навозников, связанных с пометом отдельных видов диких или сельскохозяйственных животных, при этом непременно должна учитываться численность жесткокрылых насекомых и ее сезонная динамика.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ приуроченности навозников к экскрементам млекопитающих показал, что на Дальнем Востоке России наибольшее число видов отмечено в помете коров (93) и лошадей (78), а наименьшее – в помете хищных зверей и кабана (21 и 22 вида, соответственно).

Широкая пищевая специализация навозников, включающая как помет диких, так и сельскохозяйственных животных, отмечена для 55 видов, или 57,89 % от анализируемого списка видов. К настоящему времени специализированные виды, известные только из одного вида помета млекопитающих, составляют лишь 7,37 % от анализируемого списка видов. Пищевая специализация, связанная исключительно с сельскохозяйственными животными, отмечена для 21 вида (или 22,11 %), эти виды способны обитать преимущественно на выпасах коров, лошадей и мелкого рогатого скота и встречаются в помете 2–3 видов животных.

Анализ матрицы распределения видов навозников по нахождению в пищевых субстратах (рис. 1) демонстрирует высокую долю оригинальности коровьего и лошадиного помета и банальность видового состава жуков, встречающихся в

помете хищных зверей, медведей, кабана и человека. Видовые списки исследуемой группы жесткокрылых в последних типах субстратов практически полностью включаются в таковые в помете коров и лошадей. Видовой состав жуков, отмеченных в помете мелкого рогатого скота и оленей, занимает промежуточное положение. С одной стороны, он богаче и оригинальнее помета хищных зверей и кабана, а с другой – значительно беднее и банальнее помета коровы и лошади.

Выявленные особенности распределения навозников в помете различных животных на Дальнем Востоке России могут быть связаны как с физико-химическими особенностями субстрата, так и с историческими процессами формирования фауны региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ЛИТЕРАТУРА

Шабалин С.А. 2015. Типы питания и морфологические особенности скелетных частей ротового аппарата имаго пластинчатоусых жесткокрылых (Coleoptera, Scarabaeoidea) Дальнего Востока России. *Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Вып. 26.* Владивосток: Дальнаука. С. 44–62.

Шабалин С.А. 2025. Сем. Geotrupidae, Сем. Scarabaeidae - Пластинчатоусые жуки. *Аннотированный каталог насекомых Дальнего Востока России. Том III. Coleoptera – Жесткокрылые.* Владивосток: Дальнаука. (в печати)

Andresen E., Laurance S.G.W. 2007. Possible Indirect Effects of Mammal Hunting on Dung Beetle Assemblages in Panama. *Biotropica*, 39(1): 141–46.

Bogoni J.A., Graipel M.E., de Castilho P.V., Fantacini F.M., Kuhn V.V., Luiz M.R., Maccarini Th.B., Marcon C.B., Teixeira Ch.S.P., Tortato M.A., Vaz-de-Mello F.Z., Hernández M.I.M. 2016. Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. *Biodiversity and Conservation*, 25: 1661–1675. DOI: 10.1007/s10531-016-1147-1

Carpaneto G.M., Mazziotta A., Piattella E. 2005. Changes in food resources and conservation of scarab beetles: from sheep to dog dung in a green urban area of Rome (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biological Conservation*, 123(4): 547–556. DOI: 10.1016/j.biocon.2004.12.007.

Chame M. 2003. Terrestrial Mammal Feces: A Morphometric Summary and Description. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98(Suppl 1): 71–94. DOI: 10.1590/S0074-02762003000900014.

Dormont L., Rapior S., McKey D.B., Lumaret J.P. 2007. Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, 17: 23–30. DOI: 10.1007/s00049-006-0355-7

Dormont L., Jay-Robert P., Bessiere J.M., Rapior S., Lumaret J.P. 2010. Innate olfactory preferences in dung beetles. *Journal of Experimental Biology*, 213: 3177–3186. DOI: 10.1242/jeb.040964

- Estrada A., Anzures D., Coates-Estrada, R.A. 1999.** Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48: 253–262. DOI: 10.1002/(SICI)1098-2345(1999)48:4<253::AID-AJP1>3.0.CO;2-D
- Feer F., Hingrat Y. 2005.** Effects of Forest Fragmentation on a Dung Beetle Community in French Guiana. *Conservation Biology*, 19(4): 1103–12.
- Frank K., Brückner A., Hilpert A., Heethoff M., Blüthgen N. 2017.** Nutrient quality of vertebrate dung as a diet for dung beetles. *Scientific Reports*, 7: 12141. DOI: 10.1038/s41598-017-12265-y
- Frank K., Krell F.T., Slade E.M., Raine E.H., Chiew L.Y., Schmitt T., Vairappan C.S., Walter P., Blüthgen N. 2018.** Global dung webs: high trophic generalism of dung beetles along the latitudinal diversity gradient. *Ecology Letters*, 21: 1229–1236. DOI: 10.1111/ele.13095
- Gigliotti M.S., Togni P.H.B., Frizzas M.R. 2023.** Attractiveness of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) to faeces from native mammals in different trophic guilds. *Austral Ecology*, 48: 102–120. DOI: 10.1111/aec.13253
- Gordon R.D., Cartwright O.L. 1974.** Survey of food preferences of some North American Canthonini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomological News*, 85: 181–185.
- Hanski I., Cambefort Y. (eds). 1991.** *Dung Beetle Ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 481 p.
- Holter P. 2000.** Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Functional Ecology*, 14: 631–637.
- Holter P. 2004.** Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: Examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101(3): 365–372. DOI: 10.14411/eje.2004.051
- Holter P. 2016.** Herbivore dung as food for dung beetles: elementary coprology for entomologists. *Ecological Entomology*, 41: 367–377. DOI: 10.1111/een.12316
- Holter P., Scholtz C.H. 2007.** What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32: 690–697. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2007.00915.x
- Holter P., Scholtz C.H., Wardhaugh K.G. 2002.** Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology*, 27: 169–176. DOI: 10.1046/j.1365-2311.2002.00399.x
- Kanda N., Yokota T., Shibata E., Sato H. 2005.** Diversity of dung-beetle community in declining Japanese subalpine forest caused by an increasing sika deer population. *Ecological Research*, 20: 135–141. DOI: 10.1007/s11284-004-0033-6
- Kuhn K. 2010.** Kartierung der dungbewohnenden Käferarten im Beweidungsgebiet des NSG Stadtwald Augsburg. *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben*, 114: 102–115.
- Ley R.E., Hamady M., Lozupone C., Turnbaugh P.J., Ramey R.R., Bircher J.S., Schlegel M.L., Tucker T.A., Schrenzel M.D., Knight R., Gordon J.I. 2008.** Evolution of mammals and their gut microbes. *Science*, 320(5883): 1647–1651. DOI: 10.1126/science.1155725.
- Lopez-Guerrero I., Zunino M. 2007.** Consideraciones acerca de la evolución de las piezas bucales en los Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeidae) en relación con diferentes regímenes alimenticios. *Interciencia*, 32(7): 482–489.
- Lu Y., Zhang J., Fang H. 2023.** Morphological study on the mouthparts of four adult Aphodiinae beetles (Coleoptera: Aphodiinae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 26(4): 102143. DOI: 10.1016/j.aspen.2023.102143.

- Mora-Aguilar E.F., Arriaga-Jiménez A., Correa C.M.A., da Silva P.G., Korasaki V., López-Bedoya P.A., Hernández M.I.M., Pablo-Cea J.D., Salomão R.P., Valencia G., Vulinec K., Edwards F.A., Edwards D.P., Halffter G., Noriega J.A. 2023.** Toward a standardized methodology for sampling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Neotropics: A critical review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11: 1096208. DOI: 10.3389/fevo.2023.1096208
- Nel A., Scholtz C.H. 1990.** Comparative morphology of the mouthparts of adult Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology memoir Department of agricultural development Republic of South Africa*, 80: 1–84.
- Nel A., Villiers W.M. 1988.** Mouthpart structure in adult Scarab beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Entomologia Generalis*, 13(1/2): 95–114.
- Nichols E., Gardner T.A., Peres C.A., Spector S. 2009.** Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, 118: 481–487. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17268.x
- Peck S.B., Howden H.F. 1984.** Response of a Dung Beetle Guild to Different Sizes of Dung Bait in a Panamanian Rainforest. *Biotropica*, 16(3): 235–238. DOI: 10.2307/2388057
- Pedersen K.M., von Beeren C., Oggioni A., Blüthgen N. 2024.** Mammal dung–dung beetle trophic networks: an improved method based on gut-content DNA. *PeerJ*, 12: e16627. DOI: 10.7717/peerj.16627
- Raine E.H., Mikich S.B., Lewis, O.T., Riordan P., Vaz-de-Mello F.Z., Slade E.M. 2018.** Extinctions of interactions: quantifying a dung beetle–mammal network. *Ecosphere*, 9(11): e02491. DOI: 10.1002/ecs2.2491
- Scholtz C.H., Davis A.L.V., Kryger U. 2009.** *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Sofia: Pensoft Publishers. 567 p.
- Verdú J., Galante E. 2004.** Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38: 705–715. DOI: 10.1080/0022293021000041707.
- Vulinec K., Lambert J., Mellow D. 2006.** Primate and Dung Beetle Communities in Secondary Growth Rain Forests: Implications for Conservation of Seed Dispersal Systems. *International Journal of Primatology*, 27: 855–879. DOI: 10.1007/s10764-006-9027-2.
- Whipple S.D., Hoback W.W. 2012.** A Comparison of Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Attraction to Native and Exotic Mammal Dung. *Environmental Entomology*, 41(2): 238–244. DOI: 10.1603/EN11285
- Yasuda H. 1984.** Seasonal changes in the number and species of scarabaeid dung beetles in the middle part of Japan. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 28: 217–222 (in Japanese with an English summary). DOI: 10.1303/JJAEZ.28.217