На правах рукописи

АХМЕТОВА
Лилия Агдасовна

ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ НАСЕКОМЫЕ ТРИБЫ APHODIINI (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE) РОССИИ

Специальность: 03.02.05 – энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Зоологический институт РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор
Медведев Глеб Сергеевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Сугоняев Евгений Семенович

кандидат биологических наук
Кабак Илья Игоревич

Ведущая организация:
Московский педагогический государственный университет

Защита состоится февраля 2011 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.01 по защите диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Зоологическом институте РАН по адресу:

199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1
Факс: (812)328-29-41
E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан января 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук Овчинникова О. Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Пластинчатоусые жесткокрылые трибы Aphodiini представляют собой большую, всесветно распространенную группу насекомых. В мировой фауне около 30 родов и более 2000 видов афодиин, в Палеарктике – около 13 родов и 700 видов. Виды этой группы являются существенным и заметным компонентом как естественных, так и искусственных биоценозов. Их значение в природе и деятельности человека весьма велико. Они принимают значительное участие в утилизации навоза домашнего скота, тем самым способствуя почвообразованию, и во многих местах доминируют среди копрофагов как по количеству видов, так и по численности. Питаясь пометом позвоночных и закапывая его в почву, копрофаги повышают ее плодородие и одновременно выступают конкурентами синантропных двукрылых. Наряду с этим, представители многих видов являются переносчиками гельминтов, патогенных для человека и животных. Кроме того, виды трибы Aphodiini могут служить удобными объектами мониторинга состояния окружающей среды.

Несмотря на важную роль в природе и деятельности человека, эта группа изучена крайне недостаточно. По ней отсутствуют сводки, аналогичные «Фауне СССР», а имеющиеся публикации слишком фрагментарны и не дают достаточно полного представления о таксономическом составе фауны, распространении видов, их трофических и биотопических предпочтениях.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является эколого-географический обзор пластинчатоусых жуков трибы Aphodiini фауны России. Для достижения поставленной цели было необходимо решить следующие задачи:

1) уточнить видовой состав Aphodiini исследуемой территории на основе изучения материалов коллекции ЗИН РАН и других организаций, собственных сборов и критического анализа литературных данных;

2) выделить наименее изученные подроды рода *Aphodius* и выполнить таксономический обзор их представителей;

3) уточнить номенклатуру афодиин России;

4) пополнить и обобщить сведения о распространении и биологии отдельных видов;

5) обобщить сведения о продолжительности генерации и основных типах питания Aphodiini России;

6) провести зоогеографический анализ Aphodiini России, в частности, проанализировать относительное видовое разнообразие Aphodiini, предложить типологию их ареалов, провести частное зоогеографическое районирование России на примере Aphodiini с использованием выделов общей биогеографии.

Научная новизна. Впервые дан аннотированный список Aphodiini фауны России. Восемь видов впервые найдены на территории России, один из них описан как новый для науки. Проведен таксономический обзор подродов *Nobius* и *Plagiogonus* рода *Aphodius* фауны России и сопредельных стран. Составлены определительные таблицы видов этих подродов. Установлена новая синонимия десяти видовых названий. Два видовых названия восстановлены из синонимов. Впервые установлены общие закономерности географического распространения Aphodiini в России, предложена типология их ареалов и проведено частное зоогеографическое районирование России на примере Aphodiini.

Теоретическая и практическая ценность работы. Работа расширяет научные представления о фауне, экологии и распространении пластинчатоусых жуков

трибы Aphodiini России. Результаты могут быть использованы при изучении состояния и динамики популяций насекомых, истории формирования фауны региона, при составлении государственного кадастра животного мира России, в природоохранной деятельности, для исследований в области экологии жесткокрылых. Результаты зоогеографического анализа могут быть использованы при частном биогеографическом районировании территории России. Определительные таблицы, составленные для видов двух подродов *Aphodius* России и сопредельных стран, представляют интерес для фаунистов и систематиков.

Апробация работы. Основные положения диссертации были доложены на ежегодных студенческих научно-практических конференциях Самарского государственного университета (2004, 2005), Международной научно-практической конференции в Екатеринбурге (2005), на семинарах лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН в 2008, 2009 и 2010 годах и на отчетной сессии ЗИН РАН в 2009 году.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ, из них 9 статей в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, 7 глав, выводов, 6 приложений и изложена на 299 страницах из которых основная часть включает 161 страницу. Список литературы содержит 227 названий, 115 из которых на иностранных языках. Работа иллюстрирована 4 таблицами и 202 рисунками (включая карты ареалов Aphodiini и схему общего биогеографического районирования Палеарктики). В приложения вынесены: 1) иллюстрации, 2) матрица распространения видов Aphodiini по биогеографическим провинциям, 3) список изученного нетипового материала, собранного на территории России, 4) определительные таблицы видов подродов *Nobius* и *Plagiogonus* рода *Aphodius* фауны России и сопредельных стран, 5) схема общего биогеографического районирования Палеарктики (по Емельянову, 1974), 6) карты ареалов видов Aphodiini фауны России.

Благодарности. Я с благодарностью вспоминаю своего научного руководителя, Г.С. Медведева, оказавшего всестороннюю поддержку в выполнении данной работы. Особую признательность я выражаю А.В. Фролову (ЗИН РАН), без ценных консультаций и постоянной практической помощи которого эта работа не была бы выполнена, а также своему первому научному руководителю И.В. Дюжаевой (Самарский государственный университет) за внимание и неоценимую помощь, оказанную на начальных этапах исследования.

За большую помощь в организации экспедиций и полевых выездов я искренне благодарю сотрудников отделения жесткокрылых Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН М.Г. Волковича, Б.А. Коротяева, Б.М. Катаева, А.В. Фролова, С.В. Андрееву, а также Ю.Н. Сундукова и В.В. Кирсанова (Лазовский заповедник), М.М. Омелько (Горнотаежная станция ДВО РАН), И.В. Маслову и Ю.А. Мельникову (заповедник «Кедровая Падь»), В.П. Булычева (Досангская противочумная станция), Ю.А. Некруткину (Природный парк «Эльтонский»).

За предоставленный для изучения материал и помощь в работе я глубоко благодарна К.В. Макарову и А.В. Маталину (Московский педагогический государственный университет, Москва), А.А. Гусакову (Зоологический музей Московского государственного университета им. Ломоносова, Москва), В.К. Зинченко (Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск), А.В. Иванову (Институт экологии растений и животных УрО РАН,

Екатеринбург), С.Ю. Стороженко и С.А. Шабалину (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток), Г.В. Николаеву (Казахский национальный университет им. аль-Фараби, Алма-Ата), М.Ю. Калашяну (Институт зоологии Национальной академии наук Армении, Ереван), О.А. Хрулёвой (Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова), Г. Сильфербергу (H. Silfverberg, Финский музей естественной истории, Хельсинки), О. Мерклу (O. Merkl, Венгерский музей естественной истории, Будапешт), Б. Моцеку (B. Mocek, Региональный музей Восточной Чехии, Градец-Кралове), Й. Хайеку (J. Hájek, Национальный музей естественной истории, Прага), А.Ю. Солодовникову (Музей естественной истории университета Копенгагена, Копенгаген), Дж. Куккодоро (G. Cuccodoro, Музей естественной истории, Женева), О. Монтрою (O. Montreuil, Национальный музей естественной истории, Париж), М. Баркли (M. Barclay, Британский музей естественной истории, Лондон) и Д. Аренсу (D. Ahrens, Зоологический научно-исследовательский музей Кёнига, Бонн).

Я очень благодарна Б.А. Коротяеву и А.Ф. Емельянову (ЗИН РАН) за исправления и ценные замечания, которые позволили существенно улучшить окончательный вариант диссертации.

Работа выполнена при поддержке Российской академии наук (в рамках программы научного обмена), Комитета по науке и высшей школе правительства Санкт-Петербурга, Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 07-04-00482-а и 10-04-00539-а), Фонда Эрнста Майра (Ernst Mayr Foundation), а также Европейского Распределенного Института Таксономии (European Distributed Institute of Taxonomy).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения Aphodiini России и сопредельных стран

В главе изложена история изучения фауны жесткокрылых трибы Aphodiini России и сопредельных стран. Перечислены основные монографические работы, публикации, содержащие описания новых видов и ревизии родовых и подродовых таксонов, определительные таблицы и фаунистические списки афодиин различных регионов России и сопредельных стран. Показано, что обобщающей работы, дающей достаточно полное представление о таксономическом составе и географическом распространении видов нашей фауны, до сих пор не было, а имеющиеся монографии по группе (Schmidt, 1922; Balthasar, 1964) устарели как в отношении классификации и номенклатуры, так и данных о распространении видов. Кроме того, они в значительной степени основывались на некритической компиляции еще более старых литературных источников.

Глава 2. Материал и методы исследования

Основным материалом исследования послужила богатейшая коллекция ЗИН РАН. Кроме того, были изучены материалы из следующих учреждений и частных коллекций: Московский педагогический государственный университет (Москва), Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), Сибирский зоологический музей Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), коллекция А.В. Иванова, (Екатеринбург), Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Владивосток), Институт зоологии Национальной академии наук Армении (Ереван), Финский

музей естественной истории (Хельсинки), Венгерский музей естественной истории (Будапешт), Региональный музей Восточной Чехии (Градец-Кралове), Национальный музей естественной истории (Прага), Музей естественной истории университета Копенгагена (Копенгаген), Музей естественной истории (Женева), Национальный музей естественной истории (Париж), Британский музей естественной истории (Лондон). В работе также был использован обширный материал, собранный автором во время экспедиций в Самарскую (2003–2008), Волгоградскую (2006), Астраханскую (2006–2008) области, Хабаровский и Приморский края (2008).

Всего было изучено свыше 14 тысяч экземпляров жуков, в том числе большое количество экземпляров более чем 60 видов, собранных нами во время экспедиций. Свыше 11 тысяч экземпляров было определено автором, из них смонтировано около 3 тысяч, рассортировано по сериям и поставлено в коллекцию в систематическом порядке около 8 тысяч экземпляров. Для определения видов было изготовлено свыше 1000 препаратов гениталий. Название вида, сведения о месте сбора, коллекторе и дате сбора, а также, для большинства видов, о количестве экземпляров вносились в компьютерную базу данных, построенную на основе реляционной СУБД. Ряд видов представлен в коллекции большими сериями; в таких случаях количество экземпляров не подсчитывалось. Всего в базе данных 7452 записи.

Для сбора материала применялись следующие методы: флотация; лов на светоловушку; просеивание почвы с помощью почвенных сит; термоэклектор, почвенные ловушки (ловчие банки); почвенные раскопки и ручной разбор субстрата (почвы, навоза, содержимого нор грызунов).

При сборе жуков географические координаты места фиксировались с помощью GPS для дальнейшего использования в ГИС.

Для обработки коллекционного материала использовались стандартные методы таксономических исследований в энтомологии.

Все карты были подготовлены при помощи программы ArcGIS. Кластерный анализ матриц распространения афодиин и построение дендрограмм выполнены в программе MATLAB.

Фотографии жуков были сделаны при помощи цифровой камеры Leica DFC 290 и стереоскопического микроскопа Leica MZ 9.5.

Глава 3. Современные взгляды на классификацию Aphodiini и место этой группы в надсемействе Scarabaeoidea

Афодиины принадлежат к скарабеоидным жесткокрылым (пластинчатоусым и гребенчатоусым, Scarabaeoidea) – одной из крупнейших, всемирно распространенной и хорошо обособленной группе. В мировой фауне насчитывают около 2500 родов и 28000 видов скарабеоидов. Уже к началу XX века система подсемейств и триб скарабеоидов более или менее устоялась, однако ранг многих из этих групп остается дискуссионным. В XX веке наблюдалась отчетливая тенденция к повышению ранга таксонов без существенного изменения их состава.

Настоящая работа посвящена афодиинам в узком смысле – трибе Aphodiini. По наиболее дробной классификации это одна из 13 триб подсемейства Aphodiinae. Из этих 13 триб мировой фауны на территории России встречаются представители лишь трех – Aphodiini, Aegialiini и Psammodiini. Две последние трибы в России представлены относительно небольшим количеством видов и в рамках настоя-

щей работы не рассматриваются.

Триба Aphodiini – наиболее крупная в подсемействе, причем ежегодно описывают новые виды. Я следую классификации афодиин, по которой виды фауны России относятся к 3 родам — *Aphodius*, *Cnemisus* и *Oxyomus*.

Ввиду огромного разнообразия афодиин вопросы систематики таксонов родовой группы мной не рассматриваются, а изменение существующей классификации без филогенетического обоснования представляется преждевременным. В рамках настоящей работы мной решен ряд частных вопросов номенклатуры видовых названий и проведены ревизии двух наименее изученных подродов *Aphodius* фауны России и сопредельных стран.

Глава 4. Морфологическая характеристика Aphodiini

Дано описание внешнего строения имаго и личинок Aphodiini (в основном на примере представителей фауны России) по Медведеву (1952), Криволуцкой (1989), Фролову (2000), Хотману и Скольтцу (D'Hotman, Scholtz, 1990) и Делляказе (G. Dellacasa, 1983).

Указаны основные признаки полового диморфизма представителей Aphodiini.

Глава 5. Таксономический состав фауны Aphodiini России

В главе представлены сведения по распространению 177 видов Aphodiini фауны России, данные этикеток изученного типового материала, обобщены имеющиеся данные по биологии отдельных видов, перечислены наиболее часто используемые в литературе синонимы видовых названий.

В результате проведенного обзора видов подрода *Nobius* фауны России и сопредельных стран был описан новый для науки вид из Астраханской области – *A. dosangi* Akhmetova et Frolov, 2008. Установлена синонимия названий: *Aphodius serotinus* (Panzer, 1799) = *A. x-signum* Reitter, 1892; *A. gresseri* Semenow, 1898 = *A. korgaldzhensis* Nikolajev, 1987; *A. chaldaeus* Petrovitz, 1971 = *A. moreleti* Baraud, 1980. Обозначены лектотипы *A. inclusus* Reitter, 1892 и *A. gresseri* (Ахметова, Фролов, 2008).

В результате проведенного обзора видов подрода *Plagiogonus* фауны России и сопредельных стран два видовых названия, *A. reitteri* D. Koshantschikow, 1894 и *A. burgaltaicus* Csiki, 1901, были восстановлены из синонимов. Установлена новая синонимия названий: *A. chan* Endrödi, 1967 = *A. peregii* Endrödi, 1983; *A. reitteri* D. Koshantschikow, 1894 = *A. kricheldorffi* W. Koschantschikov, 1910. Обозначены неотип *A. culminarius* Reitter, 1900 и лектотип *A. burgaltaicus*, сделаны переописания этих видов. Выявлено, что наиболее надежными диагностическими признаками для представителей подрода являются форма парамер, количество щетинковидных выростов на их вершинах, а также окраска переднеспинки и надкрылий. Достоверное определение самок, особенно при наличии лишь единичных экземпляров, может быть затруднительным (Ахметова, 2009).

Была также установлена новая синонимия названий двух видов *Aphodius*, описанных из Сибири В. Балтазаром: *A.* (*Calamosternus*) *granarius* (Linnaeus, 1767) = *A.* (*Agrilinus*) *pecirkai* Balthasar, 1932; = *A.* (*Calamosternus*) *tomskianus* Balthasar, 1973 (Фролов, Ахметова, 2008б) и синонимия названий видов *Aphodius*, описанных С.М. Яблоковым-Хнзоряном из Закавказья и Средней Азии и известных лишь по типовым экземплярам: *A.* (*Pseudacrossus*) *edgardi* Solsky, 1876 = *A.* (*Cinacanthus*) *sartus* Iablokoff-Khnzorian, 1971; = *A.* (*Cinacanthus*) *medvedevi* Iablokoff-Khnzorian, 1970

(nom. praeocc., non *A. medvedevi* Nikritin, 1969); *A.* (*Plagiogonus*) *arenarius* Olivier, 1789 = *A.* (*Eccoptaphodius*) *avetissiani* Iablokoff-Khnzorian, 1964 (Фролов, Ахметова, 2008а).

В результате обработки материала, собранного в экспедициях в Нижнее Поволжье, и материала коллекции ЗИН были найдены 7 видов *Aphodius*, ранее не указанных для территории России. Это *A. digitalis* D. Koshantschikov, 1894, *A. badenkoi* Nikolajev, 1987, *A. curtulus* Harold, 1866, *A. variicolor* D. Koshantschikov, 1894, *A. clathratus* Reitter, 1892, *A. guttatus* Eschscholtz, 1823, *A. kizeritskyi* Frolov, 2002. Была также собрана серия малоизученного *A. amurensis* Iablokoff-Khnzorian, 1972, ранее известного только по типовым экземплярам (Akhmetova, Frolov, 2008, 2009).

Глава 6. Жизненные циклы и трофические группы афодиин

На основе имеющихся литературных данных и собственных наблюдений автора, по продолжительности генерации виды афодиин российской фауны можно разделить на следующие группы.

1. Виды, дающие несколько генераций в год. К этой группе относятся лишь некоторые виды *Aphodius* (*A. melanostictus, A. hydrochaeris*) (Медведев, 1952). Развитие нескольких поколений в год возможно только в условиях теплого климата.

2. Виды с однолетней генерацией, зимующие в личиночной или имагинальной стадии. Эта группа включает большинство видов трибы.

3. Виды с двухгодичной генерацией и зимовкой в стадии личинки. Возможно, такой тип развития имеют альпийские виды подрода *Neagolius* рода *Aphodius* (Nikolajev, Frolov, 1997).

Пищевой режим представителей трибы до сих пор изучен недостаточно. Доступные литературные данные сведения, полученные от специалистов и сборщиков, а также личные наблюдения позволяют выделить следующие типы питания, присущие видам Aphodiini.

1. Копрофагия. Большинство видов афодиин, судя по всему, являются облигатными копрофагами, питающимися пометом млекопитающих. По-видимому, ориентации на помет какого-либо конкретного вида нет; более вероятно, что определяющим фактором служит пища млекопитающего.

Большинство видов предпочитает помет одной из следующих групп млекопитающих:

а) Жвачных парнокопытных и непарнокопытных. К группе, выбирающей в качестве источника питания помет этих животных, относится большинство видов афодиин фауны России.

б) Нежвачных парнокопытных. К этой группе относятся многие представители подродов *Agrilinus*, *Agoliinus*, *Limarus* и др. Наиболее богата фауна копрофагов – обитателей широколиственных лесов, предпочитающих помет оленей.

в) Грызунов. Эта группа включает ряд нидиколов, обитающих преимущественно в норах сурков и сусликов. Это *A. zangi*, *A. rotundangulus*, *A. spalacophilus*, *A. kerzhneri*, *A. planus*, *A. citellorum*, *A. arenarius*, *A. tenebricosus*, *A. isajevi* и *A. exilimanus*. *Aphodius brevithorax* известен из нор прометеевой полевки.

2. Сапрофагия. Факультативная сапрофагия отмечена для ряда видов. Виды подрода *Liothorax* рода *Aphodius*, например *A. plagiatus*, *A. varians*, *A. linearis*, часто встречаются в скоплениях гниющей растительности, в наносах рек. Некоторые псаммофильные виды (представители рода *Cnemisus*, подродов *Sugrames* и

Mendidius рода *Aphodius*) также отмечены как сапрофаги.

3. Некрофагия является исключительным и, вероятно, случайным явлением для представителей Aphodiini. Лишь единичные виды *Aphodius* были найдены на трупах животных, которыми, вероятно, питалась.

Было также установлено, что имаго и личинки некоторых видов питаются субстратами разного типа. Так, имаго *Aphodius sus* и *A. variicolor* являются копрофагами, а личинки развиваются в почве под корнями злаков и, предположительно, питаются ими.

Вероятнее всего, исходным типом питания для трибы Aphodiini является копрофагия. Это подтверждает модификация мандибул для принятия жидкой пищи. Переход к сапрофагии следует считать вторичным. Некрофагия, как отмечалось выше, у Aphodiini случайна и, безусловно, тоже вторична.

Глава 7. Зоогеографический анализ Aphodiini России

Проведен зоогеографический анализ афодиин России, для которого впервые были картированы ареалы 168 видов. Девять номинальных видов (*Aphodius aleutus*, *A. convexus*, *A. subpolitus*, *A. subtilis*, *A. jouravliowi*, *A. satunini*, *A. endroedii*, *A. socors*, *A. nikolajevi*) с невыясненным таксономическим статусом не были включены в зоогеографический анализ.

Ареалы видов были определены на основе данных географических этикеток изученного материала и литературных сведений, за исключением явно недостоверных. В целом фауна европейской части России изучена гораздо более детально, чем фауна азиатской части. Из-за этого, а также из-за крайней неравномерности распределения точек сборов видов по территории России и неясности северных границ распространения многих видов построение контурных ареалов в ряде случаев потребовало большей или меньшей экстраполяции. Для 4 видов (*Aphodius suvorovi*, *A. meuseli*, *A. logunovi*, *A. gorodinskiyi*), известных лишь по типовым экземплярам или единичным находкам, контурные карты распространения не были построены и данные не учитывались в анализе распределения относительного видового разнообразия Aphodiini по территории России и в типологии ареалов; они, однако, обсуждаются в разделе о частном зоогеографическом районировании.

7.1. Анализ распределения относительного видового разнообразия афодиин по территории России

Путем преобразования векторных ареалов в растровые и последующего их наложения в программе ArcGIS была получена карта распределения относительного видового разнообразия Aphodiini фауны России (рис. 1). На этой карте видно, что среднее число видов на единицу площади возрастает по направлению с севера на юг, причем на западе увеличение числа видов происходит быстрее, чем на востоке. По-видимому, это объясняется влиянием Атлантического океана, смягчающего климат западных территорий.

Наибольшее видовое разнообразие афодиин России характерно для Северного Кавказа. Это можно объяснить высотной поясностью и связанным с ней исключительным разнообразием природных условий, а также сложной историей формирования ландшафтов Кавказа. Общее число видов здесь очень высоко за счет как кавказских эндемиков, так и видов, основная часть ареалов которых расположена в Южной Европе.

В Нижнем Поволжье среднее число видов на единицу площади выше, чем на

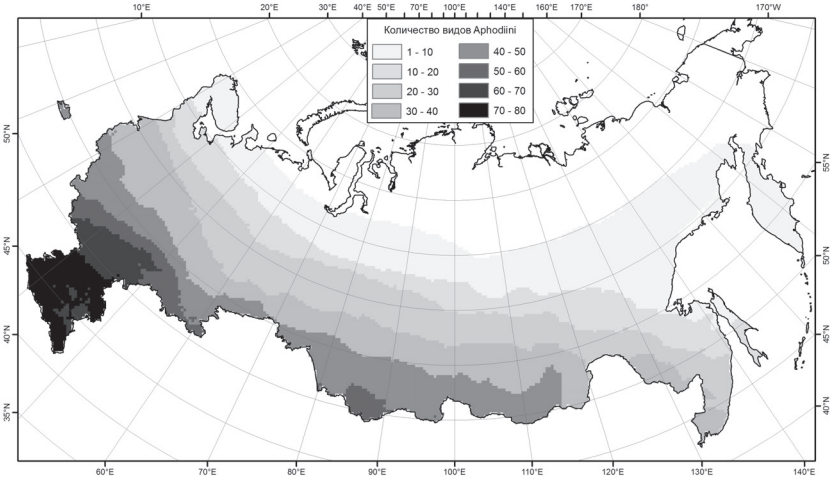

Рис. 1. Карта распределения относительного видового разнообразия Aphodiini фауны России.

остальной территории России, но ниже, чем на Северном Кавказе. Большое видовое разнообразие здесь достигается за счет видов, основная площадь ареалов которых расположена на территории Казахстана и Средней Азии.

Алтай является еще одним центром видового разнообразия афодиин России, здесь встречается до 60 видов. Богатство фауны обусловлено разнообразием физико-географических условий, наличием высотной поясности, а также близостью к монгольскому центру видового разнообразия пластинчатоусых. Ряд видов алтайской фауны лишь крайними частями ареалов заходит на территорию России из Восточного Казахстана, Китая, Монголии.

Фауна афодиин Приморья в целом небогата, но весьма своеобразна. Существенную долю ее составляют виды, основная часть ареалов которых расположена в Китае, Корее, Японии.

С продвижением на север фауна афодиин постепенно беднеет. На широте 65 градусов обитает менее 10 видов. Северная граница распространения представителей трибы не вполне ясна, однако можно предположить, что в районах с залегающим близко к поверхности горизонтом вечной мерзлоты афодиины отсутствуют либо представлены единичными бореальными видами. С.И. Медведев (1951) предположил, что отсутствие хрущей в большей части западносибирской тайги связано с сильной заболоченностью этой местности. Хрущи, личиночная стадия которых проходит в почве, не выносят очень высокого увлажнения. Отсутствие их в Северо-Восточной Сибири автор объясняет суровостью климатических условий и вечной мерзлотой. Вероятно, этим же можно объяснить крайнюю бедность фауны Aphodiini северной тайги. Развитие личинок афодиин происходит в навозе или в почве, а повышенная влажность субстрата ведет к их гибели.

При сравнении карты среднегодовых температур воздуха и полученной карты плотности видов афодиин выявлено, что в западной части страны численность ви-

дов на единицу территории закономерно увеличивается с ростом среднегодовых температур. В восточной же части эта зависимость менее отчетливая.

7.2. Распределение афодиин фауны России по ландшафтным зонам и типам поясности

Для анализа зонального и поясного распределения видов Aphodiini была использована карта зон и типов поясности растительности (Национальный атлас России), согласно которой территория России делится на 5 зон и 6 основных типов поясности. Установлено, что афодиины обитают в таежной, широколиственной, степной и пустынной зонах, в бореальных (таежных), неморальных (широколиственных) и субаридных типах поясности. В тундровой зоне, в арктических, гипоарктических тундровых и гипоарктических таежных типах поясности афодиины, по всей видимости, отсутствуют.

Максимальное число видов характерно для степной и широколиственной зон, а также для неморальных типов поясности. В степной зоне встречается 54% видов фауны России. Вероятно, видовое разнообразие здесь обусловлено тем, что афодиины трофически связаны с животными, обитающими преимущественно в открытых ландшафтах. Почти столько же видов (53% от фауны России) встречается в неморальных типах поясности. Однако в отличие от сплошной степной зоны, эти типы поясности представлены несколькими удаленными друг от друга регионами, где фауна афодиин резко различается. Из широколиственной зоны известно 50% видов. Существенная часть видов этой зоны населяет открытые ландшафты подзоны лесостепи.

В таежной и пустынной зонах, а также в бореальных и субаридных типах поясности встречается меньшее количество видов Aphodiini. Из таежной зоны известно 32% видов фауны России, из пустынной зоны – 30% видов. В бореальных типах поясности обитает 37% видов, а в субаридных – лишь 4% видов. Относительно низкая численность видов в этих зонах и типах поясности обусловлена менее благоприятными для группы природно-климатическими условиями.

Ядро фауны составляют виды с широкими ареалами. 111 видов встречается в двух и более зонах или типах поясности.

7.3. Типология ареалов афодиин фауны России

В результате кластерного анализа (метод расчета коэффициента сходства – индекс Жаккара, метод кластеризации – по средним значениям) была построена дендрограмма сходства ареалов, которая позволила сгруппировать ареалы видов Aphodiini России в 14 основных типов. Для номенклатуры типов ареалов была использована схема общего биогеографического районирования Палеарктики Емельянова (1974). Выделенные типы ареалов рассматриваются ниже.

Широкопалеарктический (рис. 2). Это самый крупный тип ареала, он включает ареалы следующих видов: *Aphodius depressus*, *A. sus*, *A. plagiatus, A. erraticus, A. fasciatus, A. ater, A. rufipes, A. haemorrhoidalis, A. subterraneus, A. pusillus, A. scrofa, A. luridus, A. piceus, A. borealis, A. villosus, A. rufus, A. brevis, A. tomentosus, A. foetens, A. fossor, A. carinatus, A. distinctus, A. fimetarius, A. granarius, A. immundus, A. melanostictus, A. prodromus, A. punctatosulcatus, A. vittatus, A. sordidus, A. rectus, A. sturmi, A. lapponum, A. dauricus*. Все эти виды экологически пластичны и широко распространены в Палеарктике. Подавляющая часть из них населяет не менее четырех представленных на территории России ландшафтных зон и типов поясности.

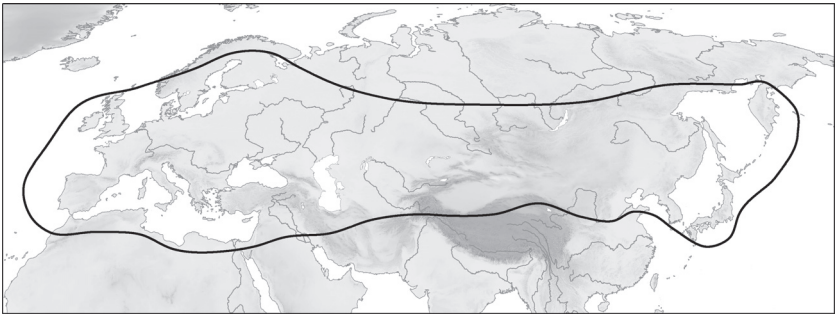

Рис. 2. Широкопалеарктический тип ареала.

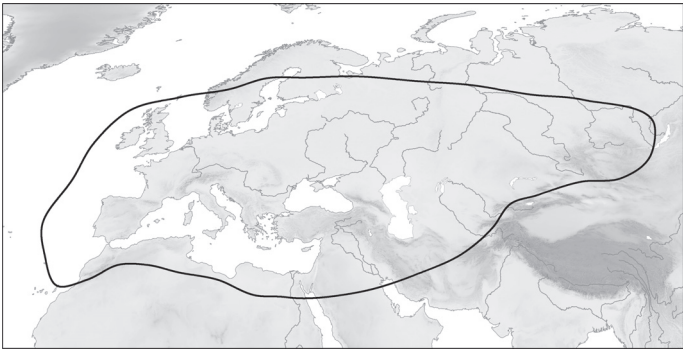

Рис. 3. Широкозападнопалеарктический тип ареала.

Широкозападнопалеарктический (рис. 3). К этому типу я отношу ареалы *Aphodius arenarius, A. biguttatus, A. coenosus, A. frater, A. ictericus, A. kraatzi, A. linearis, A. lividus, A. lugens, A. merdarius, A. niger, A. paykulli, A. punctipennis, A. quadriguttatus, A. satellitus, A. serotinus, A. sphacelatus, A. sticticus, A. testudinarius, A. varians, Oxyomus silvestris*. Эти виды также экологически пластичны и довольно широко распространены в Палеарктике. Более половины из них населяет не менее четырех из представленных на территории России ландшафтных зон и типов поясности. Ареалы этого типа располагаются в пределах различных провинций нескольких зоогеографических областей.

Широкоевропейский неморальный (рис. 4). К отдельной группе я отношу ареалы двух европейских видов, *Aphodius conspurcatus* и *A. nemoralis*, распространение которых существенно отличается от других видов. Их ареалы расположены в основном в пределах Европейской неморальной области (за исключением Евксинской горной провинции) и переходных зон между Евросибирской таежной и Европейской неморальной областями и между Европейской неморальной и Скифской степной областями. Оба вида на территории России населяют таежную и широколиственную зоны.

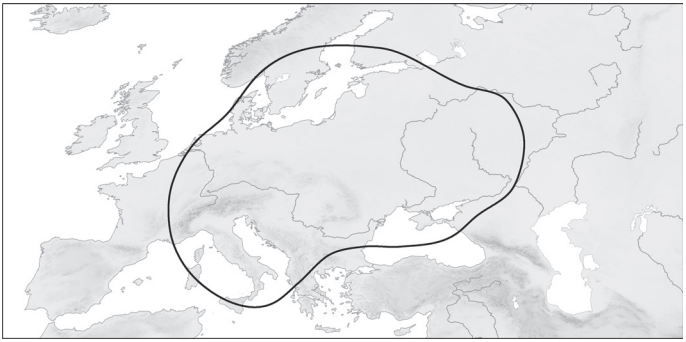

Рис. 4. Широкоевропейский неморальный тип ареала.

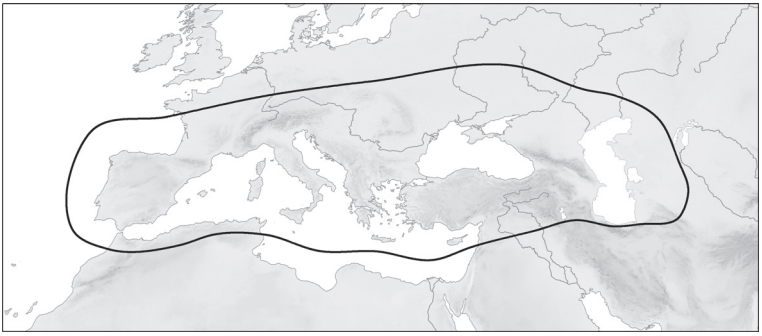

Рис. 5. Широкосредиземноморско-евксинский тип ареала.

Широкосредиземноморско-евксинский (рис. 5). К этому типу я отношу ареалы *Aphodius conjugatus, A. constans, A. maculatus, A. obliteratus, A. obscurus, A. porcus, A. quadrimaculatus, A. scrutator, A. suarius, A. thermicola*. Бóльшая часть этих видов на территории России приурочена к степной зоне и неморальным типам поясности.

Ареалы Древнего Средиземья (рис. 6). К этому типу относятся ареалы *Aphodius trucidatus, A. pruinosus, A. hydrochaeris, A. brancsiki, A. consputus, A. aequalis, A. inclusus* и *A. klugi*, которые находятся в пределах области Древнего Средиземья. Бóльшая часть этих видов на территории России обитает в степной и пустынной зонах.

Западноскифско-северотуранский (рис. 7). К этому типу я отношу ареалы *Aphodius bimaculatus, A. caspius, A. circumcinctus, A. citellorum, A. costalis, A. gregarius, A. gresseri, A. hahni, A. planus, A. rotundangulus, A. zangi*. Все эти виды обитают в степных биотопах, часть из них – специализированные нидиколы.

Причерноморский равнинный (рис. 8). К этому типу относятся ареалы *Aphodius curtulus, A. exilimanus, A. isajevi, A. ivanovi, A. novikovi, A. sarmaticus, A. spalacophilus*.

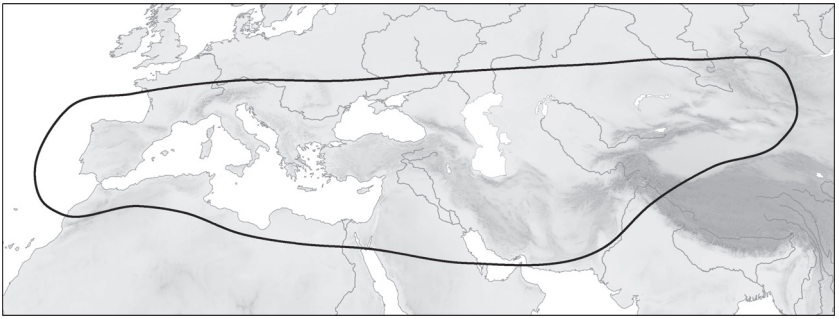

Рис. 6. Тип ареалов Древнего Средиземья.

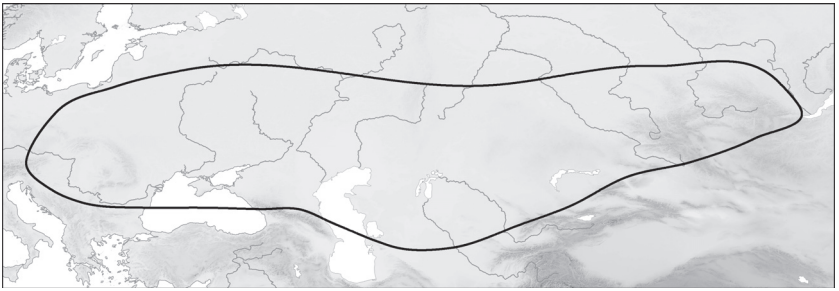

Рис. 7. Западноскифско-северотуранский тип ареала.

Рис. 8. Причерноморский равнинный тип ареала.

Бóльшая часть этих видов на территории России приурочена к широколиственной и степной зонам.

Кавказский (рис. 9). К этому типу я отношу ареалы *Aphodius swaneticus*, *A. planicollis, A. lederi, A. circassicus, A. latisulcus, A. brignolii, A. brevithorax, A. asphaltinus, A. alagoezi* и *A. abchasicus.* Все эти виды являются эндемиками Кавказского пере-

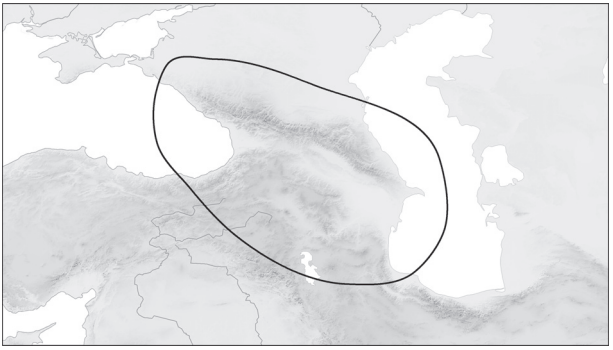

Рис. 9. Кавказский тип ареала.

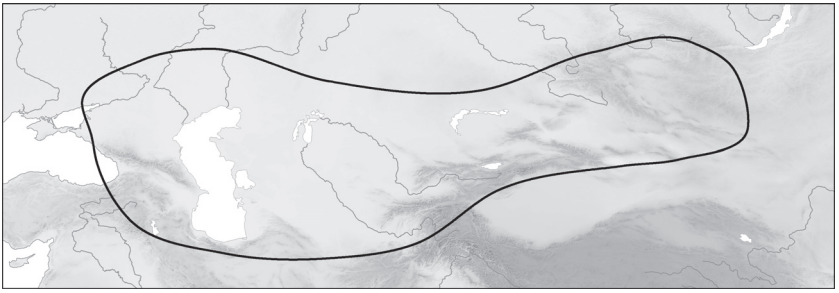

Рис. 10. Сетийский тип ареала.

шейка и распространены в пределах Евксинской горной провинции Европейской неморальной области.

Сетийский (рис. 10). К этому типу относятся ареалы *Aphodius badenkoi, A. bispinifrons, A. clathratus, A. digitalis, A. hauseri, A. kisilkumi, A. kizeritskyi, A. menetriesi, A. multiplex*. Это виды, обитающие преимущественно в пустынной зоне и населяющие аридные биотопы. Их ареалы большей частью находятся в пределах Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластей Сетийской пустынной области.

Прикаспийский (рис. 11). К этой группе относятся ареалы *Aphodius dosangi, A. plustschewskii, A. variicolor и Cnemisus rufescens*. На территории России эти виды обитают в пустынной зоне. Их ареалы расположены в северо-западной части Северотуранской равнинной провинции Ирано-Туранской подобласти Сетийской пустынной области и практически не выходят за ее пределы.

Центральноазиатский (рис. 12). К этому типу относятся ареалы *Aphodius antiquus, A. bidens, A. comma, A. crassus, A. falcispinis, A. fimbriolatus, A. grafi, A. grebenschikovi, A. indagator, A. jacobsoni, A. kerzhneri, A. longeciliatus, A. mongolaltaicus, A. nasutus, A. roddi, A. scoparius, A. scuticollis, A. sordescens, A. tanhensis, A. tenebricosus, Cnemisus kaznakovi*. Ареалы *A. lapponum* и *A. dauricus* на дендрограмме также принадлежат к центральноазиатскому кластеру, однако я считаю более целесообразным отнести их к группе с широкопалеарктическими ареалами. Бóльшая часть видов с ареалами этого типа на территории России приурочена к бореальным ти-

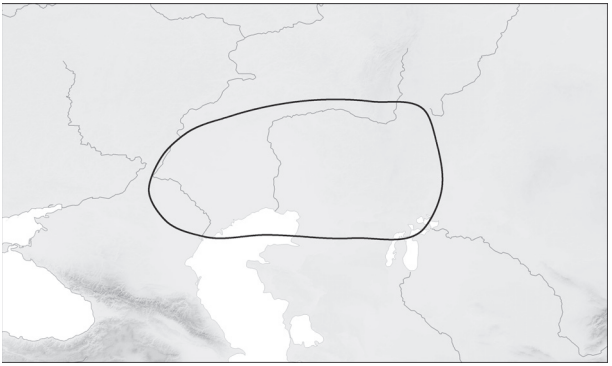

Рис. 11. Прикаспийский тип ареала.

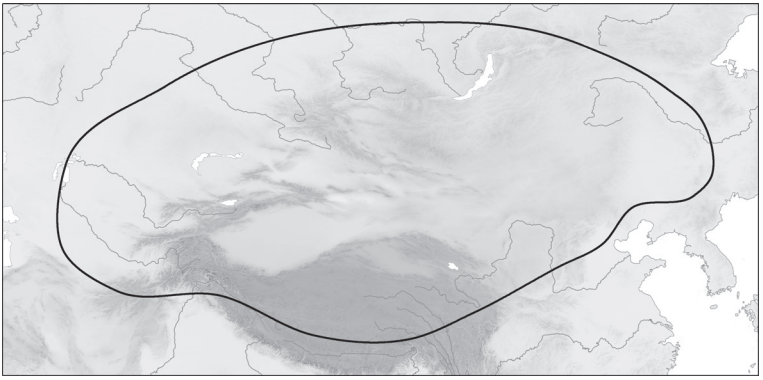

Рис. 12. Центральноазиатский тип ареала.

пам поясности и степной зоне растительности.

Стенопейский неморальный (рис. 13). К этому типу я отношу ареалы следующих видов: *Aphodius amurensis, A. binaevulus, A. brachysomus, A. breviusculus, A. costatellus, A. comatus, A. culminarius, A. hammondi, A. koltzei, A. hibernalis, A. impunctatus, A. inexpectatus, A. languidulus, A. nigrotesselatus, A. notabilipennis, A. pratensis, A. proprietor, A. quadratus, A. rugosostriatus, A. subcostatus, A. sublimbatus, A. superatratus, A. tenax, A. troitzkyi, A. uniformis.* Все эти виды на территории России приурочены к неморальным типам поясности, большинство из них обитает в широколиственной зоне.

Ареал *A. amurensis* имеет наименьшее сходство с ареалами остальных видов, принадлежащих к этому типу. По-видимому, он изучен недостаточно. Вполне вероятно, что этот вид распространен шире в Приморье, Северо-Восточном Китае и Северной Корее, но его распространение ограничено территориями со стабильными популяциями пятнистых оленей, пометом которых питаются имаго и личинки этого вида.

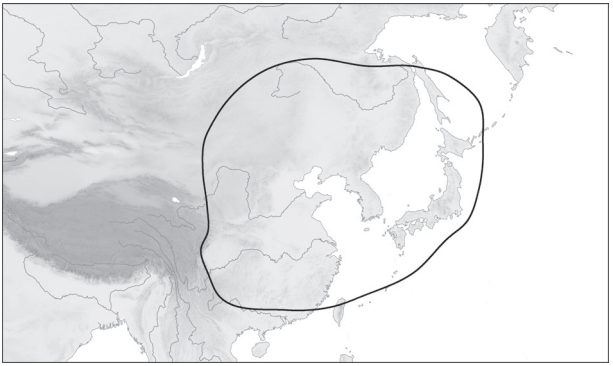

Рис. 13. Стенопейский неморальный тип ареала.

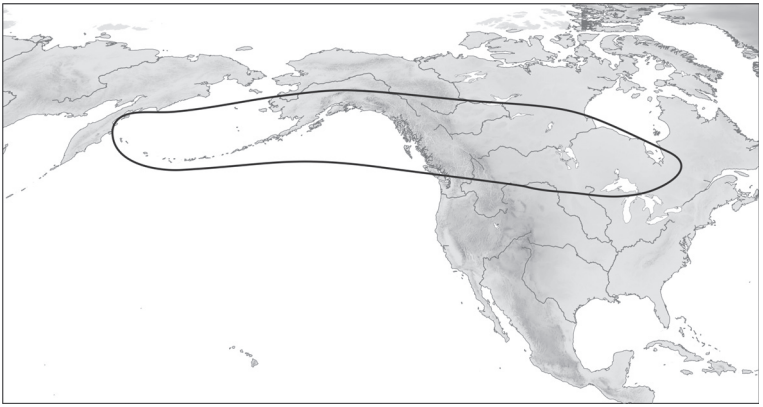

Рис. 14. Канадско-камчатский тип ареала.

Ареалы *A. guttatus* и *A. urostigma* существенно отличаются от ареалов остальных видов и не могут быть отнесены к какому-либо из упомянутых выше типов. Для этих видов мной предложены отдельные типы ареалов.

Канадско-камчатский (рис. 14) – для *Aphodius guttatus*. Этот вид лишь недавно был найден на Камчатке, основная же часть его ареала расположена в Неарктической области.

Восточнокитайско-индомалайский (рис. 15) – для *Aphodius urostigma,* единственного в России представителя тропического подрода *Aganocrossus*. Ареал этого вида существенно выходит за пределы Палеарктики. Лишь северо-восточный его край заходит в Южное Приморье, основная же часть расположена в Южной и Юго-Восточной Азии. На запад этот вид по Гималаям доходит до Пакистана и Афганистана.

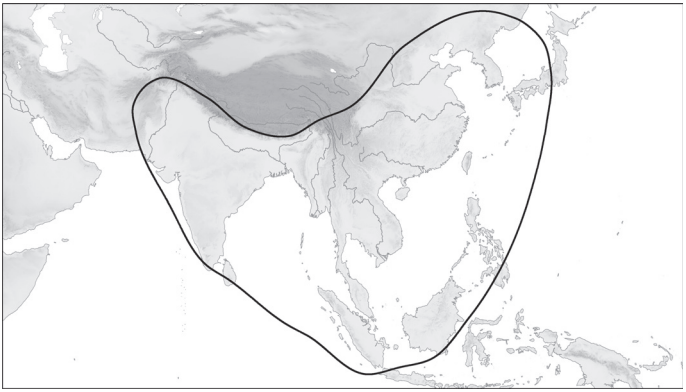

Рис. 15. Восточнокитайско-индомалайский тип ареала.

7.4. Частное зоогеографическое районирование территории России на основе распространения Aphodiini с использованием выделов общей биогеографии

Для частного зоогеографического районирования территории России использовалась схема общего биогеографического районирования А. Ф. Емельянова (1974). В качестве минимальной единицы использовались провинции. В тех случаях, когда провинция целиком располагается на изучаемой территории, в анализ включалась вся ее фауна. В случаях, когда провинция лишь частично приходится на территорию России, для районирования использовались виды, которые встречаются только в той ее части, которая расположена на территории России. Провинциальные фауны афодиин сравнивались методом построения дендрограмм сходства на основе попарного расчета коэффициентов Жаккара и корреляции. Метод группировки кластеров – по средним значениям (рис. 16). Были выявлены фаунистически сходные территории частной зоогеографии афодиин, соответствующие отдельным кластерам на полученных дендрограммах. Всего было выделено 6 таких территорий, или групп провинций (рис. 17). Названия групп образованы от занимаемых ими основных зоогеографических областей и провинций.

Стенопейская группа провинций включает Западностенопейскую смешанную, Корейскую и Северояпонскую горные провинции Стенопейской неморальной области и Охотскую горную провинцию Евросибирской таежной области. На этой территории встречается 47 видов афодиин, что составляет 28 % от общего числа видов. Все они относятся к роду *Aphodius*. В Западностенопейской смешанной провинции встречается 40 видов, в Корейской горной – 25, в Северояпонской горной – 23, в Охотской горной провинции – 18 видов. 25 приморских видов (*A. sublimbatus, A. uniformis, A. comatus, A. impunctatus, A. languidulus, A. rugosostriatus, A. subcostatus, A. superatratus, A. troitzkyi, A. urostigma, A. breviusculus, A. inexpectatus, A. propraetor, A. binaevulus, A. hammondi, A. tenax, A. hibernalis, A. pratensis, A. quadratus, A. amurensis, A. costatellus, A. culminarius, A. gorodinskiyi, A. koltzei* и *A. suvorovi*) не известны для других провинций исследуемой территории. Это составляет 15 % от общего числа видов, включенных в зоогеографический анализ, и 53 %

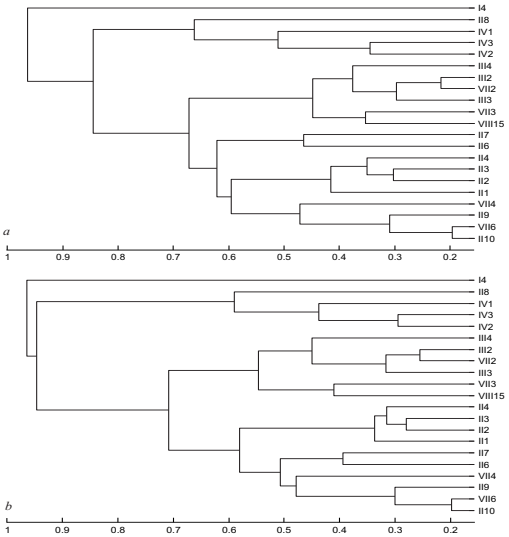

Рис. 16. Дендрограммы сходства фаун Aphodiini отдельных провинций (a – метод расчета сходства – индекс Жаккара, метод кластеризации – по средним значениям; b – метод расчета сходства – коэффициент корреляции, метод кластеризации – по средним значениям). Биогеографические провинции: I4 – Северопацифическая смешанная, II1 – Ботническая смешанная, II2 – Зырянская равнинная, II3 – Уральская горная, II4 – Обская равнинная, II6 – Ангарская смешанная, II7 – Предохотская горная, II8 – Охотская горная, II9 – Западномонгольская комплексная, II10 – Восточномонгольская комплексная провинция Евросибирской таежной области, III2 – Среднеевропейская смешанная, III3 – Восточноевропейская равнинная, III4 – Евксинская горная, IV1 – Западностепейская смешанная, IV2 – Корейская горная, IV3 – Североянонская горная, VII2 – Причерноморская равнинная, VII3 – Казахстанская равнинная, VII4 – Алтайская комплексная, VII6 – Восточномонгольская комплексная провинция Скифской степной области, VIII15 – Северотуранская равнинная.

от числа видов, встречающихся в этой группе провинций.

Казахстанско-Северотуранскую группу провинций составляют одноименные провинции Скифской степной и Сетийской пустынной областей. С этой территории известно 88 видов афодиин, что составляет 52 % от общего числа видов, включенных в анализ. 86 видов относятся к роду *Aphodius*, один – к роду *Cnemisus* и один – к *Oxyomus*. В исследуемой части Северотуранской равнинной провинции встречается 80 видов афодиин, Казахстанской равнинной провинции – 65 видов. 15 видов (*Aphodius zangi, A. badenkoi, A. brancsiki, A. digitalis, A. dosangi, A. hauseri, A. kisilkumi, A. kizeritskyi, A. menetriesi, A. plustschewskii, A. variicolor, A. exilimanus, A. hahni, A. roddi, Cnemisus rufescens*) не известны из других провинций исследуемой территории. Это составляет 9 % от общего числа видов и 17 % от числа видов, известных из этой группы провинций.

Европейская группа провинций состоит из Среднеевропейской смешанной, Восточноевропейской равнинной и Евксинской горной провинций Европейской

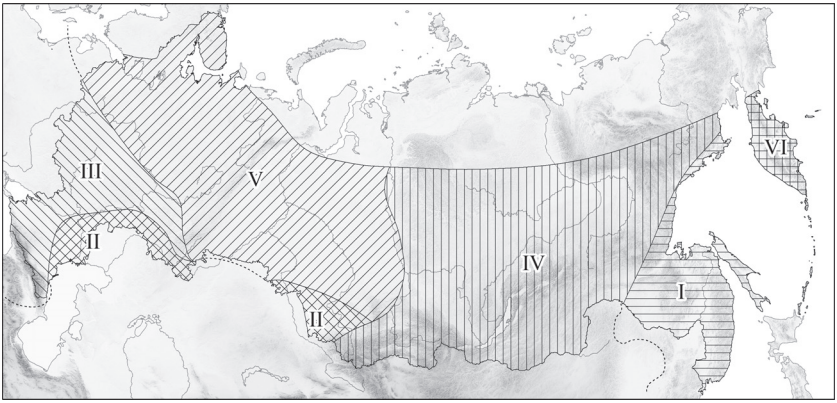

Рис. 17. Группы провинций. I – Стенопейская, II – Казахстанско-Северотуранская, III – Европейская, IV – Восточносибирско-Алтайско-Восточномонгольская, V – Европейско-западносибирская. VI – Северопацифическая.

неморальной области, а также Причерноморской равнинной провинции Скифской степной области. На этой территории обитают 99 видов афодиин, что составляет 59% от общего числа видов. 98 видов относятся к роду *Aphodius*, один – к *Oxyomus*. В Среднеевропейской смешанной провинции встречается 65 видов, в Восточноевропейской равнинной – 57, в Евксинской горной – 80, в Причерноморской равнинной – 73 вида. 29 видов (*A. paykulli, A. conspurcatus, A. conjugatus, A. consputus, A. constans, A. maculatus, A. obliteratus, A. porcus, A. scrutator, A. suarius, A. thermicola, A. abchasicus, A. alagoezi, A. asphaltinus, A. brevithorax, A. brignolii, A. circassicus, A. inclusus, A. latisulcus, A. lederi, A. obscurus, A. planicollis, A. swaneticus, A. curtulus, A. isajevi, A. ivanovi, A. novikovi, A. sarmaticus* и *A. spalacophilus*) не известны для других провинций исследуемой территории. Это составляет 17% от общего числа видов и 29% от числа видов, известных из этой группы провинций.

Восточносибирско-Алтайско-Восточномонгольская группа провинций включает Западномонгольскую и Восточномонгольскую комплексные провинции Восточносибирской подобласти Евросибирской таежной области, Алтайскую и Восточномонгольскую комплексные провинции Скифской степной области. Ангарская смешанная и Предохотская горная провинции Евросибирской таежной области на дендрограмме сходства, построенной на основе попарного расчета коэффициента Жаккара, объединены в отдельный кластер, наиболее сходный с провинциями рассматриваемой группы и с Европейско-западносибирской группой (рис. 16. a). На дендрограмме сходства, построенной на основе попарного расчета коэффициента корреляции, они относятся к одному кластеру с провинциями Восточносибирско-Алтайско-Восточномонгольской группы (рис. 16. b), поэтому я отношу их также к рассматриваемой группе провинций. Однако большая степень сходства этих двух провинций с остальными провинциями группы обусловлена в основном монгольско-китайскими видами (*A. antiquus, A. nasutus, A. scoparius*), встречающимися только в южных их частях. На территории, занимаемой этой группой провинций, обитает 68 видов афодиин, что составляет 40% от общего числа видов. 67 из них относятся к роду *Aphodius*, один – к *Cnemisus*. Из Ангарской

смешанной провинции известно 20 видов, из Предохотской горной – 23, из Западномонгольской комплексной – 48, из Восточномонгольской комплексной провинции Евросибирской таежной области – 44 вида, из Алтайской комплексной – 57, из Восточномонгольской комплексной провинции Скифской степной области – 38 видов. 15 видов (*Aphodius antiquus, A. scoparius, A. falcispinis, A. grafi, A. bidens, A. fimbriolatus, A. longeciliatus, A. tanhensis, A. crassus, A. grebenschikovi, A. jacobsoni, A. kerzhneri, A. logunovi, A. mongolaltaicus и Cnemisus kaznakovi*) не встречается в других провинциях исследуемой территории. Это составляет 9 % от общего числа видов и 22 % от числа видов, известных из этой группы провинций.

Европейско-западносибирская группа провинций включает все провинции Западносибирской подобласти Евросибирской таежной области, за исключением Алтайской комплексной. Здесь встречается 47 видов афодиин, или 28 % от общего числа видов. 46 видов относятся к роду *Aphodius*, один – к *Oxyomus*. В Ботнической смешанной провинции встречается 22 вида, в Зырянской равнинной – 35, в Уральской горной – 38, в Обской равнинной провинции – 32 вида. Все виды, за исключением *A. meuseli*, встречаются и в каких-либо других провинциях исследуемой территории. Ареал *A. meuseli* нуждается в уточнении в связи с отсутствием в коллекциях материала, помимо типовой серии. Не исключено, что этот вид имеет более широкое распространение.

Северопацифическая смешанная провинция Циркумполярной тундровой области по составу фауны максимально отличается от всех рассмотренных провинций и не может быть помещена ни в одну из выделенных групп. Это объясняется крайне бедной фауной афодиин данной территории. Здесь встречается только три вида из рода *Aphodius: A. lapponum, A. borealis* и *A. guttatus*. Первые два вида имеют широкопалеарктические ареалы. Уникальность этой группе придает последний вид, распространенный в Неарктике и лишь недавно найденный на Камчатке.

ВЫВОДЫ

1. Триба Aphodiini представлена на территории России тремя родами и 177 видами. 174 вида, или 98 %, относятся к роду *Aphodius*. Восемь видов впервые указаны для территории России, из них один описан как новый для науки. Установлена новая синонимия десяти видовых названий, два видовых названия восстановлены из синонимов, для одного вида обозначен неотип и для трех видов – лектотипы.

2. Фауна афодиин России достаточно богата, но своеобразие ее невысоко. Семь видов *Aphodius*, описанных из России, можно назвать условно эндемичными, но бóльшая часть из них известна лишь по единичным экземплярам и, в основном, из пограничных районов страны. Ареалы этих видов требуют дальнейшего уточнения.

3. Афодиинам России присущи копрофагия, сапрофагия и некрофагия; преобладающим типом питания является копрофагия.

4. На территории России относительное видовое разнообразие Aphodiini возрастает по направлению с севера на юг, причем на западе увеличение числа видов происходит быстрее, чем на востоке. По направлению на север до Полярного круга фауна афодиин постепенно беднеет. На широте 65 градусов встречается менее 10 видов. В западной части страны численность видов закономерно увеличивается с ростом среднегодовых температур, в восточной части эта зависимость менее отчетливая. Наибольшее видовое разнообразие афодиин в России характерно для Северного Кавказа (80 видов).

5. На территории России Aphodiini обитают в таежной, широколиственной,

степной и пустынной зонах, в бореальных (таежных), неморальных (широколиственных) и субаридных типах поясности. Максимальное число видов характерно для степной и широколиственной зон, а также для неморальных типов поясности. В степной зоне встречается 54% видов фауны России, в неморальных типах поясности – 53% видов. В отличие от сплошной степной зоны, неморальные типы поясности представлены несколькими удаленными друг от друга регионами, где фауна афодиин резко различается. Из широколиственной зоны известно 50% видов, существенная часть их населяет открытые ландшафты подзоны лесостепи. Из таежной зоны известно 32% видов фауны России, из пустынной зоны – 30% видов. В бореальных типах поясности обитает 37% видов, а в субаридных – лишь 4% видов. 111 видов Aphodiini встречается в двух и более зонах или типах поясности.

6. На основе кластерного анализа ареалы афодиин России можно объединить в следующие типы: Широкопалеарктический, Широкозападнопалеарктический, Широкоевропейский неморальный, Широкосредиземноморско-евксинский, Ареалы Древнего Средиземья, Западноскифско-северотуранский, Причерноморский равнинный, Кавказский, Сетийский, Прикаспийский, Центральноазиатский, Стенопейский неморальный, Канадско-камчатский и Восточнокитайско-индомалайский. Бóльшая часть видов, 21% общего числа, имеет ареалы Широкопалеарктического типа. 15% составляют виды со Стенопейским неморальным типом ареала. По 13% приходится на виды с центральноазиатскими и широкозападнопалеарктическими ареалами. 7% составляют виды с западноскифско-северотуранскими ареалами. По 6% приходится на виды с широкосредиземноморско-евксинскими и кавказскими ареалами, по 5% – на виды с сетийскими ареалами и ареалами Древнего Средиземья. 4% составляют виды с причерноморскими равнинными ареалами. Виды с Прикаспийским типом ареала составляют 2%, с Широкоевропейским неморальным, Канадско-камчатским и Восточнокитайско-индомалайским типами ареалов – по 1%.

7. Из всех видов трибы Aphodiini фауны России только два имеют ареалы, существенно выходящие за пределы Палеарктики: *Aphodius urostigma* – единственный в России представитель тропического подрода *Aganocrossus*; лишь северо-восточный край его ареала заходит в Южное Приморье, основная же часть ареала расположена в Южной и Юго-Восточной Азии. *A. guttatus* – вид, широко распространенный в Неарктике и недавно найденный на Камчатке.

8. Проведено частное зоогеографическое районирование территории России на примере Aphodiini с использованием схемы общего биогеографического районирования. На основе оценки сходства фаунистического состава биогеографические провинции объединены в 6 групп: Европейскую, Казахстанско-Северотуранскую, Восточносибирско-Алтайско-Восточномонгольскую, Европейско-западносибирскую, Стенопейскую и Северопацифическую. Европейская и Казахстанско-Северотуранская группы провинций характеризуются максимальным числом видов афодиин. Европейскую группу населяет 59% видов фауны России, из которых 29% не встречается в других группах провинций исследуемой территории. В Казахстанско-Северотуранской группе провинций обитает 52% видов (17% не встречается в других группах провинций). В Восточносибирско-Алтайско-Восточномонгольской группе обитает 40% видов (22% не встречается в других группах). В Европейско-западносибирской и Стенопейской группах провинций встречается по 28% видов. Однако если фауну Европейско-западносибирской группы составляют широко распространенные виды, то Стенопейская группа

весьма своеобразна: 53 % видов, населяющих ее, не встречается в других провинциях исследуемой территории, а основная часть их ареалов расположена в Китае, Корее или Японии. Северопацифическая группа отличается крайне бедной фауной афодиин, здесь встречается меньше 2 % видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Frolov A. V., **Akhmetova L. A.** Size correlation between larvae and adults in Aphodius (Coleoptera, Scarabaeidae) // Bulletin de l'Institut Royal des sciences naturelles de Belgique, Entomologie. – 2005. – Vol. 75. – P. 321-324.
2. **Ахметова Л. А.** К познанию фауны пластинчатоусых жуков рода Aphodius Illiger, 1798 (Coleoptera, Scarabaeidae) Самарской области // Евразиатский энтомологический журнал. – 2006. – Т. 5, вып. 3. – С. 247-248.
3. Фролов А. В., **Ахметова Л. А.** Описание личинки 3-го возраста Aphodius bimaculatus (Laxmann) (Coleoptera, Scarabaeidae) // Энтомол. обозр. – 2006. – Т. 85, вып. 1. – С. 170-175.
4. **Ахметова Л. А.**, Фролов А. В. Обзор пластинчатоусых жуков подрода Nobius Mulsant et Rey рода Aphodius Illiger (Coleoptera, Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран // Энтомол. обозр. – 2008. – Т. 87, вып. 2. – С. 397-410.
5. Фролов А. В., **Ахметова Л. А.** О синонимии двух названий видов рода Aphodius Ill. (Coleoptera, Scarabaeidae), описанных С.М. Яблоковым-Хнзоряном // Энтомол. обозр. – 2008а. – Т. 87, вып. 3. – С. 624-626.
6. **Akhmetova L. A.**, Frolov A. V. New records of Aphodius species from Russia (Coleoptera: Scarabaeidae) // Zoosyst. Rossica. – 2008. – Vol. 17, N 1. – P. 72.
7. Фролов А. В., **Ахметова Л. А.** О синонимии названий двух видов рода Aphodius Ill. (Coleoptera, Scarabaeidae), описанных из Сибири // Энтомол. обозр. – 2008б. – Т. 87, вып. 4. – С. 805-807.
8. **Ахметова Л. А.** Обзор пластинчатоусых жуков подрода Plagiogonus Mulsant рода Aphodius Illiger (Coleoptera, Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран // Энтомол. обозр. – 2009. – Т. 88, вып. 2. – С. 391-399.
9. **Akhmetova L. A.**, Frolov A. V. New to Russia and poorly known species of the genus Aphodius (Coleoptera: Scarabaeidae) // Zoosyst. Rossica. – 2009. – Vol. 18, N 2. – P. 278-284.

Работы, опубликованные в материалах конференций:

10. **Ахметова Л. А.** Характеристика пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) территории Самары // Экология фундаментальная и прикладная. Проблемы урбанизации. Мат. междунар. науч.-практич. конф. – 2005. – Екатеринбург. – С. 49-50.
11. Фролов А. В., **Ахметова Л. А.** К изучению хетотаксии личинок рода *Aphodius* Illiger, 1798 (Coleoptera, Scarabaeidae) // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тез. докл. XIII съезда Русского энтомол. общ-ва. – 2007. – Краснодар. – С. 380-381.
12. **Ахметова Л. А.** Видовое разнообразие пластинчатоусых жуков трибы Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) России // Тез. докл. Отчетной науч. сессии ЗИН РАН по итогам работ 2008 г. – 2009. – Санкт-Петербург. – С. 8-10.