Евразиатский энтомол. журнал 17(2): 123–138 doi: 10.15298/euroasentj.17.2.09

# Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeoidea) Приморского края России: таксономическая структура, фауна, экология и зоогеография

# Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Primorskii Krai of Russia: taxonomical structure, fauna, ecology and zoogeography

# В.Г. Безбородов V.G. Bezborodov

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, Игнатьевское шоссе 2-й км, Благовещенск 675000 Россия. E-mail: cichrus@yandex.ru.

Amur Branch of Botanical Garden — Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Ignatevskoye Shosse 2-nd km, Blagoveshchensk 675000 Russia.

*Ключевые слова:* Coleoptera, Scarabaeoidea, Приморский край России, таксономическая структура, фауна, экология, зоогеография.

Key words: Coleoptera, Scarabaeoidea, Primorskii Krai Russia, taxonomical structure, fauna, ecology, zoogeography.

Резюме. Впервые проведён комплексный анализ разнообразия пластинчатоусых жуков Приморского края России. Выявлено 175 видов из 55 родов 32 триб 18 подсемейств и шести семейств. Приведены данные по трофическим связям, фенологии и пространственному распределению. Рассмотрены зоогеографические особенности Scarabaeoidea района исследования. Для фаун заповедников Приморья приводятся новые виды — Уссурийский: Trox koreanus J.I. Kim, 1991, Aphodius nikolajevi Berlov, 1989, A. costatellus A. Schmidt, 1916, A. antiquus Faldermann, 1835, A. comatus Schmidt, 1920, Nipponoserica laferi (Nikolajev, 1980), Holotrichia ernesti Reitter, 1902; Кедровая падь — Trox nohirai Nakane, 1954, Anomala cuprea (Hope, 1839), Protaetia orientalis orientalis (Gory et Percheron, 1833); Сихотэ-Алинский — Aphodius lapponum Gyllenhal, 1806 и A. plagiatus (Linnaeus, 1767).

Abstract. The analysis of diversity of lamellicorn beetles of the Primorskii Krai of Russia is presented For the first time. 175 species from 55 genera, 32 tribes, 18 subfamilies and six families are revealed, trophic relations, distribution and phenology are studied. New records are given for the State Reserves in Primorie, namely: Trox koreanus JI Kim, 1991, Aphodius nikolajevi Berlov, 1989, A. costatellus A. Schmidt, 1916, A. antiquus Faldermann, 1835, A. comatus Schmidt, 1920, Nipponoserica laferi (Nikolajev, 1980), Holotrichia ernesti Reitter, 1902 for Ussuriyskii State Reserve, Trox nohirai Nakane, 1954, Anomala cuprea (Hope, 1839), Protaetia orientalis orientalis (Gory et Percheron, 1833) for Kedrovaya Pad' State Reserve, and Aphodius lapponum Gyllenhal, 1806 and A. plagiatus (Linnaeus, 1767) for Sikhote-Alinsky State Reserve.

## Введение

Изучение пластинчатоусых жуков (Scarabaeoidea Latreille, 1802) Приморского края России началось около 150 лет назад с первых экспедиций Русского географического общества в Дальневосточный край.

Располагаясь на крайнем юго-востоке материковой части России, Приморский край обладает наиболее таксономически богатой биотой, сравнимой в масштабе страны только с Северо-Кавказским регионом. Большинство работ по Scarabaeoidea Дальнего Востока России основано на материалах из Приморского края, при этом, группа остаётся не достаточно изученной по всему спектру научных направлений. Первые обобщённые данные по Scarabaeoidea Приморского края приводятся в сводке по пластинчатоусым жукам из серии «Фауна СССР» [Medvedev, 1949, 1951, 1952, 1960, 1964], а также в «Определителе насекомых Дальнего Востока СССР (России)» и ряде других работ [Kabakov, 1979, 2006; Berlov et al., 1989; Shabalin, 2011]. В настоящее время, большая часть видов фауны края выявлена, при этом периодически отмечаются новые таксоны для территории субъекта [Bezborodov, 2009, 2014a, с], России [Kabakov, 2006; Bezborodov, 2007; Gusakov, 2009; Shabalin, Ivanov, 2013; Bezborodov, 2015b, 2016a-c; Zinchenko et al., 2017] и науки [Gusakov, 2006]. В 2014 г. автором данного сообщения опубликован «Аннотированный список Scarabaeoidea фауны Приморского края», где для субъекта приводится 169 видов (170 — опечатка в нумерации списка) из 51 рода 30 триб 17 подсемейств и шести семейств [Bezborodov, 2014b]. После выхода обзоров триб Aphodiini Leach, 1815, Psammodiini Mulsant, 1842, родов Osmoderma LePeletier et Audinet-Serville, 1828 и *Copris* Geoffroy, 1762 фауны Дальнего Востока и России в целом [Shokhin, 2006; Akhmetova, Frolov, 2014; Bezborodov, 2015b, 2016b, c], видовой состав пластинчатоусых жуков Приморья увеличился до 175 видов из 55 родов [Bezborodov, 2016a; Zinchenko et al., 2017]. В настоящее время важным вопросом остаётся уточнение границ ареалов многих таксонов, относящихся к различным фаунистическим

комплексам, имеющим на территории края незначительную площадь распространения. Актуальной проблемой является динамика ареалов, особенно северных границ распространения восточноазиатских видов, ранее не отмечавшихся на территории России, и в последние десятилетия продвигающихся в северном направлении. Наибольший интерес представляют юго-западные районы края на границе с Китаем и КНДР. Большинство аспектов экологии и зоогеографии Scarabaeoidea в масштабах края до недавнего времени оставались не освещёнными. В данной работе впервые проводится комплексный анализ биоразнообразия, экологических и зоогеографических особенностей пластинчатоусых жуков Приморского края России.

### Материал и методы

В основу работы легли обширные материалы по Scarabaeoidea, собранные автором на территории Приморского края в период с 1983 по 2017 гг. За указанный период автором было проведено более 40 экспедиций, охвативших всю территорию Приморского края. Также использовались сборы, переданные для изучения частными коллекторами, и обрабатывались коллекционные фонды Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток (БПИ), Института систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск (ИСиЭЖ), Благовещенского государственного педагогического университета (БГПУ) и Дальневосточного государственного аграрного университета, г. Благовещенск (ДальГАУ). В итоге обработано более 80 000 экз., собранных во всех 22 районах края (рис. 1). Номенклатура таксонов Scarabaeoidea видового и родового рангов приводится по ряду зарубежных и отечественных работ [Takahashi, 1999; Nikolajev, 2003, 2016; Shokhin, 2006; Catalogue..., 2006, 2016; Audisio et al., 2007; Akhmetova, Frolov, 2014], надродовая система даётся в понимании автора. При сборе материала использовались стандартные методики отлова и наблюдения за пластинчатоусыми жуками [Bezborodov, 2013b]. В дендрограмме сходства фаун заповедников Приморского края (рис. 2) приводятся сокращения названий охраняемых территорий: Сихотэ-Алинский — САЗ; Ханкайский — ХаЗ; Уссурийский — Усс3; Лазовский — Ла3; Кедровая падь-ЗКП; Дальневосточный морской — ДМЗ. Кластерный анализ фаунистического сходства Scarabaeoidea ООПТ проведён с помощью программы PAST 1.89 (коэффициент Жаккара) [Hammer et al., 2007].

## Результаты и обсуждение

Видовой состав и таксономическая СТРУКТУРА

В настоящее время для фауны края зарегистрировано 175 видов Scarabaeoidea из 55 родов 32 триб 18 подсемейств и шести семейств (табл. 1). На уровне семейств преобладают Scarabaeidae Latreille,

1802 — 154 вида (88 %). Остальные семейства менее разнообразны: Trogidae Macleay, 1819 — 10 видов (5,7%); Lucanidae Latreille, 1804 — 5 видов (2,9%); Bolboceratidae Mulsant, 1842 — 3 вида (1,7 %); Geotrupidae Latreille, 1802 — 2 вида (1,1 %); Ochodaeidae Mulsant et Rey, 1871 — 1 вид (0,6 %). Как и в большинстве районов Палеарктики на уровне подсемейств в Scarabaeidae преобладают Aphodiinae — 54 вида (35 %), относительно всех выявленных подсемейств надсемейства Scarabaeoidea на долю Aphodiinae приходится — 30,9 %.

Параллельно с изучением разнообразия Scarabaeoidea в пределах границ субъекта, проводилась инвентаризация фаун группы заповедных территорий края. В Приморье расположены один морской и пять наземных заповедников. Три в системе Сихотэ-Алиня: «Сихотэ-Алинский», «Уссурийский» и «Лазовский». По одному заповеднику на Ханкайской равнине — «Ханкайский» и на отрогах Восточно-Маньчжурских гор (Чёрные горы) — «Кедровая падь». В пределах «Дальневосточного морского заповедника» площадь суши незначительна, но сочетает разнообразные фитоценозы прибрежной зоны. Scarabaeoidea изучались в 500 метровой береговой охранной зоне, а так же на прилегающих территориях и на о. Попова [Bezborodov, 2017]. Ханкайский заповедник имеет участки охраняемой суши в береговой зоне оз. Ханка, где изучение пластинчатоусых жуков проводилось в основном в охранной зоне и на сопредельных территориях. С учётом новых материалов и литературных данных [Yablokov-Khnzoryan, 1972; Shokhin, 2006; Gusakov, 2006; Akhmetova, Frolov, 2009; Bezborodov, Shabalin, 2010a, b, 2013; Bezborodov, 2013, 2014b, c, 2015a, b, 2016a, c; 2017] в Лазовском заповеднике выявлено 106 видов Scarabaeoidea из 41 рода, Уссурийском — 116 видов из 46 родов, Кедровой пади — 136 видов из 51 рода, Сихотэ-Алинском — 80 видов из 35 родов, Ханкайском — 105 видов из 42 родов, Дальневосточном морском — 86 видов из 39 родов. Впервые для фауны Уссурийского заповедника приводятся: *Trox* koreanus J. I. Kim, 1991, Aphodius nikolajevi Berlov,

Таблица 1. Таксономическая структура Scarabaeoidea фауны Приморского края
Taxonomical structure of the Scarabaeoidea

Table 1. fauna of the Primorskii Krai

Семейства	Ų	Число таксонов										
	Подсемейств	Триб	Родов	Видов								
Lucanidae	2	4	4	5								
Trogidae	1	1	2	10								
Ochodaeidae	1	1	1	1								
Bolboceratidae	1	2	3	3								
Geotrupidae	1	2	2	2								
Scarabaeidae	12	22	43	154								
Итого	18	32	55	175								

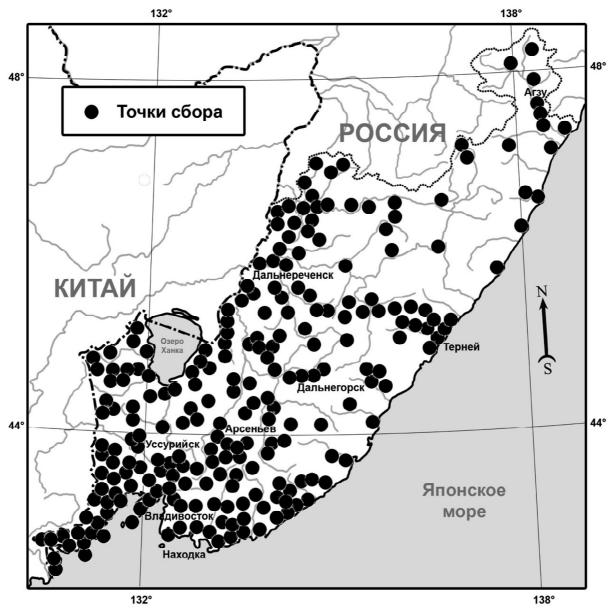


Рис. 1. Карта точек сбора Scarabaeoidea в Приморском крае Fig. 1. Lokality map of Scarabaeoidea in Primorskii Krai

1989, A. costatellus A. Schmidt, 1916, A. antiquus Faldermann, 1835, A. comatus Schmidt, 1920, Nipponoserica laferi (Nikolajev, 1980), Holotrichia ernesti Reitter, 1902; для Кедровой пади — Trox nohirai Nakane, 1954, Anomala cuprea (Hope, 1839), Protaetia orientalis orientalis (Gory et Percheron, 1833); для Сихотэ-Алинского — Aphodius lapponum Gyllenhal, 1806 и А. plagiatus (Linnaeus, 1767). Кластерный анализ фаунистического сходства Scarabaeoidea шести заповедников Приморья проведён с помощью программы PAST 1.89 (коэффициент Жаккара) [Наттег et al., 2007] (рис. 2). Наиболее обособлена фауна Дальневосточного морского заповедника, что объяс-

няется малым количеством выявленных видов Aphodiinae (8), а также наличием ряда видов Rutelinae, известных в России только из Хасанского района. Самостоятельным кластером представлен Сихотэ-Алинский заповедник, за счёт значительной доли в фауне бореального комплекса. Фауна Ханкайского заповедника сочетает таксоны луговых сообществ и редколесий, с участием лесных видов. Оставшиеся три заповедника — Лазовский, Уссурийский и Кедровая падь характеризуются наиболее богатыми фаунами пластинчатоусых жуков с преобладанием в своём составе восточноазиатских видов неморальных лесов.

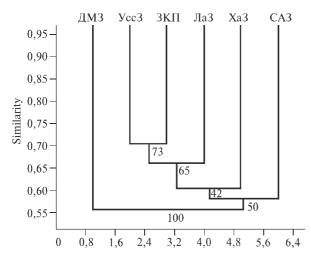


Рис. 2. Дендрограмма сходства фаун Scarabaeoidea заповедников Приморского края (коэффициент Жаккара, UPGMA).

Fig. 2. Dendrogram of the fauna similarity of Scarabaeoidea of natural reserves of the Primorskii Krai (Jaccard, UPGMA).

#### Особенности экологии

*Трофические связи.* В фауне Scarabaeoidea Приморского края выделяются шесть основных трофических групп: копрофаги — 77 видов (44 %), фитофаги — 76 видов (43,4 %), кератофаги — 10 видов (5,7 %), сапрофаги — 8 видов (4,6 %), мицетофаги — 3 вида (1,7 %), афаги — 1 вид (0,6 %). Копрофаги часто сочетают питание помётом животных с некрофагией, сапрофагией и мицетофагией. Собственно облигатными копрофагами является большинство видов рода Aphodius Illiger, 1798 из Aphodiinae (42 вида), а так же представители ряда родов Scarabaeinae -Copris (1 вид), Liatongus Reitter, 1892 (1 вид), Onthophagus Latreille, 1802 (4 вида) и Sisyphus Latreille, 1807 (1 вид) (табл. 2). Факультативная некрофагия характерна для некоторых Troginae: Trox Fabricius, 1775 (4 вида), Glyptotrox Nikolajev, 2016 (2 вида), Geotrupinae: Geotrupes Latreille, 1796 (1 вид) и Phelotrupes Jekel, 1866 (1 вид), Scarabaeidae: Aphodius (6 видов), Copris (2 вида), Caccobius Thomson, 1859 (2 вида), Onthophagus (4 вида) (табл. 2). Ряд видов сочетают копрофагию одновременно с некрофагией и мицетофагией — Caccobius (2 вида), Onthophagus (4 вида). Мицетофагия в данном случае может рассматриваться как условная, так как жуки отмечаются на увядающих плодовых телах грибов, порой на разных стадиях разложения. Отдельные виды Aphodius могут сочетать копрофагию с мицетофагией и сапрофагией в разных комбинациях — A. impunctatus C.O. Waterhouse, 1875, A. propraetor Balthasar, 1932, A. rectus (Motschulsky, 1866), A. hibernalis saghalinensis Nakane et Tsukamoto, 1956. Наиболее широкими предпочтениями характеризуется Onthophagus uniformis Heyden, 1886, одновременно являясь копро-некро-сапро-мицетофагом. Собственно мицетофаги — это представители Bolboceratidae (3 вида). Облигатным мицетофагом можно считать Bolbocerodema zonatum Nikolajev, 1973, отмечавшегося на плесневых грибах в различных средах. Bolbotrypes davidis (Fairmaire, 1891) — мицето-копрофаг. Bolbelasmus orientalis Petrovitz, 1968 можно отнести к мицетофагам, как и подавляющее большинство видов этого рода. Вторая по разнообразию видов группа — фитофаги, подразделяются на облигатных лимфофагов — Lucanidae (4 вида) и филло-антофагов — Rutelinae Macleay, 1819 (все 17 видов), Rhizotroginae Belthold, 1827 (все 16 видов), Sericinae Kirby, 1837 (все 10 видов), Melolonthinae Leach, 1819 (все 4 вида) (табл. 2). Представители Hopliinae Latreille, 1829 (все 4 вида) — в равной доле антофаги и филлофаги. Собственно антофагами являются два вида Trichiinae Fleming, 1821: Lasiotrichius succinctus (Pallas, 1781) и Trichius fasciatus (Linnaeus, 1758), а также оба вида Valginae Scriba, 1790 (Valgus Scriba, 1790) и три вида из трёх родов Cetoniinae Leach, 1815: Glycyphana Burmeister, 1842, Gametis Burmeister, 1842 и Clinterocera Motschulsky, 1858 (табл. 2). Лимфо-антофагами выступают все три вида рода Osmoderma из Trichiinae. Большая часть видов Cetoniinae (10 видов) и один вид из Trichiinae: Gnorimus subopacus Motschulsky, 1860 — являются анто-лимфо-филлофагами (табл. 2).

Сапрофагами являются представители Aegialia Latreille, 1806 из Aegialiinae Laporte, 1840 (все 4 вида), три вида этого рода склонны к факультативной копрофагии (табл. 2). Облигатными сапрофагами выступают также Saprosites japonicus C.O. Waterhouse, 1875 и Platytomus variolosus (Kolenati, 1846) из Aphodiinae. Вероятно, к сапро-мицетофагам можно отнести Sinodendron cylindricum (Linnaeus, 1758) из Lucanidae, имаго, которого значительную часть времени проводят в истлевших стволах мелколиственных видов деревьев. Схожий образ жизни у единственного на Дальнем Востоке России вида Dynastinae Macleay, 1819 — Eophileurus chinensis (Faldermann, 1835). Обособлены упоминавшиеся выше Trogidae: Trox (8 видов) и Glyptotrox (2 вида), основным предпочтением которых является кератофагия, сочетающаяся у некоторых видов с некрофагией. Облигатными кератофагами являются четыре вида рода *Trox* (табл. 2). Единственный представитель семейства Ochodaeidae в фауне Дальнего Востока России — Codocera ferruginea (Eschscholtz, 1818) предположительно афаг (табл. 2).

Фенология активности имаго. Сроки лёта имаго большинства видов Scarabaeoidea на территории Приморского края детально отслежены в течение всего тёплого периода. Виды известные с территории края по единичным находкам без информации по фенологии, или нахождение которых в фауне сомнительно (Bolbelasmus orientalis, Melolontha hippocastani mongolica Menetries, 1845), в анализе не учитываются. Как и в других субъектах материковой части юга Дальнего Востока России [Bezborodov, 2012b, 2013b], в Приморском крае можно выделить

4 фенологические группы активности имаго Scarabaeoidea (табл. 2):

Группа 1. Весенне-раннелетияя. К группе относятся виды, пик активности имаго которых приходится на май-июнь, но отдельные взрослые жуки могут встречаться вплоть до августа. Это представители родов: Eotrichia S.I. Medvedev, 1951, Holotrichia Hope, 1837, Hoplia Illiger, 1803, Valgus, Gnorimus LePeletier et Audinet-Serville, 1828. Всего 5 видов из 5 родов — 2,9 % от всей фауны (табл. 2);

Группа 2. Летняя. Группа объединяет виды с активностью имаго в июне-августе. Некоторые виды могут встречаться до 2-й декады сентября. В Приморском крае это представители родов: Trox, Glyptotrox, Codocera Eschscholtz, 1821, Aegialia, Aphodius, Saprosites L. Redtenbacher, 1858, Copris, Caccobius, Onthophagus, Eophileurus Arrow, 1908, Popillia Dejean, 1821, Mimela Kirby, 1825, Phyllopertha Stephens, 1830, Anomala Samouelle, 1819, Exomala Reitter, 1903, Maladera Mulsant et Rey, 1871, Sericania Motschulsky, 1860, Nipponoserica Nomura, 1973, Apogonia Kirby, 1819, Brahmina Blanchard, 1851, Holotrichia, Hoplia, Ectinohoplia Redtenbacher, 1868, Osmoderma, Cetonia Fabricius, 1775, Protaetia Burmeister, 1842, Glycyphana, Gametis, Anthracophora Burmeister, 1842, Clinterocera. Всего 83 вида из 30 родов — 47,9 % (табл. 2);

Группа 3. Позднелетне-осенняя. К данной группе относятся виды, имаго которых активны во вторую половину летнего периода — июль-август. Лёт у некоторых видов начинается в 3-й декаде июня и про-

должается по 3-ю декаду сентября. К группе относятся представители родов: Lucanus Scopoli, 1763, Prismognathus Motschulsky, 1860, Dorcus Macleay, 1862, Bolbotrypes Olsoufieff, 1907, Bolbocerodema Nikolajev, 1973, Aphodius, Popillia, Proagopertha Reitter, 1903, Anomala, Hoplosternus Guerin-Meneville, 1838, Brahmina, Lasiopsis Erichson, 1847, Sophrops Fairmair, 1887. Всего 20 видов из 13 родов — 11,6 % (табл. 2);

Группа 4. Весенне-летне-осенняя. Группа включает виды, лёт имаго которых приходится на май-сентябрь, а у некоторых видов — апрель-октябрь. Это представители родов: Sinodendron Hellwig, 1792, Trox, Glyptotrox, Geotrupes, Phelotrupes, Aegialia, Aphodius, Platytomus Mulsant, 1842, Copris, Caccobius, Onthophagus, Sisyphus Latreille, 1807, Mimela, Anomala, Maladera, Sericania, Serica Macleay, 1819, Nipponoserica Nomura, 1973, Hilyotrogus Fairmaire, 1886, Holotrichia, Lasiotrichius Reitter, 1899, Trichius Fabricius, 1775, Cetonia, Protaetia. Всего 65 видов из 24 родов — 37,6 % (табл. 2).

Как и для региона в целом, для Приморского края наиболее богатой видами является летняя фенологическая группа, что связано с совокупностью благоприятных климатических факторов в этот период тёплого сезона. Значительная часть видов данной группы проявляет имагинальную активность и в первые две декады сентября совместно с видами позднелетне-осенней группы. Это связано с мягким муссонным климатом, особенно южных районов Приморского края.

Таблица 2. Фауна пластинчатоусых жуков Приморского края: топические и трофические связи, фенология активности имаго и хорология.

Table 2. Fauna of lamellicorn beetles of the Primorskii Krai: biotopical distribution, trophic relations, phenology and chorology.

Nº	Виды	КШ	ДШ	ДР	ПЛ	МЛ	ГХ	Л	ВГ	ТрСв	ФАИ	Ар
1	Sinodendron cylindricum (Linnaeus, 1758)	•								SM?	4	TP
2	Lucanus dybowski dybowski Parry, 1873	•	•		•					F <sub>1</sub>	3	EA
3	Prismognathus dauricus Motschulsky, 1860	•	•		•					F <sub>1</sub>	3	EA
4	Dorcus rubrofemoratus rubrofemoratus (Snellen van Vollenhoven, 1865)	•	•		•					F <sub>1</sub>	3	EA
5	D. rectus rectus (Motschulsky, 1858)	•	•		•					F <sub>1</sub>	3	EA
6	Trox cadaverinus komareki Balthasar, 1931	•	•	•	•	•		•		KN	4	TP
7	T. mitis Balthasar, 1933	•	•	•	•			•		KN	4	EA
8	T. koreanus J. I. Kim, 1991	•	•							K	2	EA
9	T. niponensis Lewis, 1895	•	•							K	4	EA
10	T. nohirai Nakane, 1954	•	•							K	4	EA
11	T. sabulosus ussuriensis Balthasar, 1931	•	•	•	•	•				KN	4	TP
12	T. scaber (Linnaeus, 1767)	•	•	•	•	•		•		KN	4	СР
13	T. zoufali Balthasar, 1931	•	•		•					K	2	EA
14	Glyptotrox ineptus (Balthasar, 1931)	•	•	•	•	•		•		KN	2	EP
15	G. mandli (Balthasar, 1931)	•	•	•	•	•		•		KN	4	EP
16	Codocera ferruginea (Eschscholtz, 1818)	•	•	•		•		•		Α?	2	TP
17	Bolbelasmus orientalis Petrovitz, 1968									M?	?	EA

Таблица 2. (продолжение) Table 2. (continuation)

	ble 2. (continuation)	ICIII	п			ME	ΓV	-		T=0-	<b>DA14</b>	Δ
№	Виды	КШ	ДШ	ДР	ПЛ	МЛ	ГХ	Л	ВГ	ТрСв	ФАИ	Ap
18	Bolbotrypes davidis (Fairmaire, 1891)	•	•	•				•		MC	3	EA
19	Bolbocerodema zonatum Nikolajev, 1973	•	•	•	•			•		M	3	EA
20	Geotrupes koltzei Reitter, 1893	•	•	•	•	•		•		CN	4	EP
21	Phelotrupes auratus (Motschulsky, 1858)	•	•	•	•			•		CN	4	EA
22	Aegialia (Psammoporus) comis (Lewis, 1895)	•	•	•	•					SC	4	EA
23	A. (P.) friebi Balthasar, 1935	•	•	•	•	•	•		•	SC	2	EP
24	A. (P.) hybrida Reitter, 1892	•	•	•	•	•		•		S	2	EA
25	A. (P.) kamtschatica Motschulsky, 1860  Aphodius (Acanthobodilus) languidulus A. Schmidt,	•	•	•	•	•	•	•	•	SC	2	CEP
26	1916	•	•	•	•					С	2	EA
27	A. (Acrossus) binaevulus Heyden, 1887	•	•	•	•	•		•		С	4	EA
28	A. (A.) depressus (Kugelann, 1792)	•	•	•	•	•		•		С	4	HL
29	A. (A.) rufipes (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•		•		С	4	HL
30	A. (A.) superatratus Nomura & Nakane, 1951	•	•	•	•			•		С	2	EA
31	A. (Aganocrossus) urostigma Harold, 1862		•	•				•		С	4	EA
32	A. (Agoliinus) amurensis lablokov-Khnzorian, 1972	•	•		•					С	2	EA
33	A. (A.) setchan Masumoto, 1984	•	•	•	•			•		С	4	EA
34	A. (A.) ater (De Geer, 1774)	•	•	•	•	•	•	•	•	С	2	TP
35	A. (Agrilinus) bardus Balthasar, 1946	•	•	•	•					С	2	EA
36	A. (A.) convexus Erichson, 1848	•	•	•	•	•		•		С	2	TP
37	A. (A.) inexspectatus Balthasar, 1935	•	•	•	•					С	2	EA
38	A. (A.) lapponum Gyllenhal, 1806					•	•		•	С	4	TP
39	A. (Agrilinus) nikolajevi Berlov, 1989	•	•	•	•			•		С	2	EP
40	A. (A.) pratensis Nomura et Nakane, 1951	•	•	•	•	•		•		С	2	EA
41	A. (A.) tenax Balthasar, 1932	•	•	•	•	•		•		С	2	EP
42	A. (A.) uniformis Waterhouse, 1875	•	•	•	•			•		С	2	EA
43	A. (Alocoderus) sordidus sordidus (Fabricius, 1775)	•	•	•	•	•		•		С	2	TP
44	A. (Aphodaulacus) koltzei Reitter, 1892	•	•	•	•	•		•		С	2	EP
45	A. (A.) variabilis Waterhouse, 1875	•	•	•	•			•		С	3	EA
46	A. (Aphodiellus) impunctatus Waterhouse, 1875	•	•	•	•	•		•		CSM	2	EA
47	A. (Aphodius) plasoni Kaufel, 1914	•	•	•	•			•		С	4	EA
48	A. (Calamosternus) sublimbatus Motschulsky, 1860	•	•	•	•			•		С	2	EA
49	A. (Carinaulus) costatellus A. Schmidt, 1916	•	•	•	•			•		С	3	EP
50	A. (Chilothorax) grafi Reitter, 1901	•	•	•	•	•			•	С	2	EP
51	A. (Ch.) nigrotessellatus (Motschulsky, 1866)	•	•	•	•	•		•		С	2	EP
52	A. (Colobopterus) erraticus (Linnaeus, 1758)		•	•				•		С	4	HL
53	A. (C.) indagator Mannerheim, 1849	•	•	•	•	•		•		CN	2	EP
54	A. (C.) notabilipennis Petrovitz, 1972	•	•	•	•	•		•		CN	2	EP
55	A. (C.) propraetor Balthasar, 1932	•	•	•	•	•		•		CSN	4	EA
56	A. (Coptochiroides) subcostatus Kolbe, 1886	•	•	•	•	•		•		С	2	EA
57	A. (Esymus) pusillus Herbst, 1789	•	•	•	•	•		•		С	4	TP
58	A. (Eupleurus) antiquus Faldermann, 1835		•	•	•	•	•			С	4	CEP
	, , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,				l		l	l	<u> </u>			<u> </u>

Таблица 2. (продолжение) Table 2. (continuation)

	able 2. (continuation)	12171	F				E) (		55	T . C	A 4 1 4	
Nº	Виды	КШ	ДШ	ДР	ПЛ	МЛ	ГХ	Л	ВГ	ТрСв	ФАИ	Ap
59	Aphodius (Eupleurus) subterraneus (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•	•	•		CN	2	HL
60	A. (Liothorax) plagiatus (Linnaeus, 1767)	•	•	•	•	•		•		С	4	TP
61	A. (Nobius) serotinus (Panzer, 1799)	•	•	•	•	•		•		С	2	TP
62	A. (Otophorus) haemorrhoidalis (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•	•	•		С	2	HL
63	A. (Phaeaphodius) rectus (Motschulsky, 1866)	•	•	•	•	•	•	•		CNS	4	CEP
64	A. (Pharaphodius) rugosostriatus Waterhouse, 1875	•	•		•			•		С	4	EA
65	A. (Plagiogonus) culminarius Reitter, 1900		•	•				•		С	2	EP
66	A. (Planolinus) borealis Gyllenhal, 1827		•	•	•	•	•		•	С	2	TP
67	A. (P.) vittatus Say, 1825		•	•	•	•		•		CN	4	HL
68	A. (Pseudacrossus) nasutus Reitter, 1887	•	•							С	2	CEP
69	A. (Sinodiapterna) gorodinskiyi Gusakov, 2006		•							C <b>?</b>	3	EA
70	A. (S.) hammondi Dellacasa, 1986	•	•	•	•			•		С	3	EA
71	A. (S.) troitzkyi Jacobson, 1897	•	•	•	•	•		•		С	2	EP
72	A. (Stenothothorax) hibernalis saghalinensis Nakane et Tsukamoto, 1956	•	•	•	•	•		•		CSM	2	EA
73	A. (Subrinus) sturmi Harold, 1870	•	•	•	•	•		•		CN	2	TP
74	A. (Teuchestes) brachysomus Solsky, 1874	•	•	•	•	•		•		CN	2	EP
75	A. (T.) fossor (Linnaeus, 1758)		•	•				•		С	2	HL
76	A. (Trichaphodius) comatus Schmidt, 1920	•	•	•	•			•		С	2	EA
77	A. (Trichonotulus) scrofa (Fabricius, 1787)	•	•	•	•	•		•		С	2	HL
78	Saprosites japonicus C.O. Waterhouse, 1875		•							S	2	EA
79	Platytomus variolosus (Kolenati, 1846)		•	•				•		S	4	TP
80	Copris ochus (Motschulsky, 1861)	•	•	•	•			•		С	4	EA
81	C. pecuarius continentalis Ochi et Kon, 2010	•	•	•	•			•		CN	2	EA
82	C. tripartitus Waterhouse, 1875	•	•	•	•			•		CN	2	EA
83	Liatongus minutus (Motschulsky, 1861)	•	•	•	•			•		С	4	EA
84	Caccobius brevis Waterhouse, 1875	•	•	•	•	•		•		CNM	2	EA
85	C. christophi Harold, 1879	•	•	•	•	•		•		CN	4	EA
86	C. kelleri (Olsoufieff, 1907)	•	•	•	•	•		•		CNM	4	EA
87	C. sordidus Harold, 1886	•	•	•	•	•		•		CN	4	EA
88	Onthophagus atripennis Waterhouse, 1875	•	•	•	•	•		•		CNM	4	EA
89	O. bivertex Heyden, 1887	•	•	•	•	•		•		CN	4	EA
90	O. clitellifer Reitter, 1894			•				•		С	2	EP
91	O. fodiens Waterhouse, 1875	•	•	•	•	•		•		CN	4	EA
92	O. gibbulus gibbulus (Pallas, 1781)	•	•	•	•	•	•	•		CNM	4	TP
93	O. japonicus Harold, 1874	•	•	•	•	•		•		CN	4	EA
94	O. laticornis Gebler, 1823		•	•		•		•		С	2	EP
95	O. marginalis marginalis Gebler, 1817	•	•	•	•	•		•		С	2	TP
96	O. olsoufieffi Boucomont, 1924	•	•	•	•	•	•	•		CNM	4	EP
97	O. punctator Reitter, 1892	•	•	•	•	•		•		CNS	4	EP
98	O. rugulosus Harold, 1886	•	•	•	•			•		CN	4	EA
99	O. scabriusculus Harold, 1873	•	•	•	•	•		•		CNM	4	EP
	İ	1	1	1	1				i .	1	1	

Таблица 2. (продолжение) Table 2. (continuation)

Nº	Виды	кш	дш	ДР	ПЛ	МЛ	ГХ	Л	ВГ	ТрСв	ФАИ	Ap
100	Onthophagus solivagus Harold, 1886	•	•	•	•			•		С	4	EA
101	O. uniformis Heyden, 1886	•	•	•	•	•		•		CNS M	4	EA
102	Sisyphus schaefferi morio Arrow, 1909	•	•	•	•	•		•		С	4	TP
103	Eophileurus chinensis chinensis (Faldermann, 1835)	•	•	•	•					S?	2	EA
104	Popillia flavosellata Fairmaire, 1886	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
105	P. mutans Newman, 1838	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	3	EA
106	P. quadriguttata (Fabricius, 1787)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
107	Mimela holosericea holosericea (Fabricius, 1787)	•	•	•	•	•				F <sub>23</sub>	2	TP
108	M. testaceipes ussuriensis S.I. Medvedev, 1949	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	4	EA
109	Proagopertha lucidula (Faldermann, 1835)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	3	EA
110	Phyllopertha horticola (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	2	TP
111	Anomala aulax (Wiedemann, 1823)	•	•		•					F <sub>23</sub>	3	EA
112	A. cuprea (Hope, 1839)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
113	A. gudzenkoi Jacobson, 1903	•	•		•					F <sub>23</sub>	3	EA
114	A. luculenta Erichson, 1847	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EP
115	A. mongolica mongolica Faldermann, 1835	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EP
116	A. ogloblini S.I. Medvedev, 1949	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EA
117	A. viridana (Kolbe, 1886)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	3	EA
118	Exomala conspurcata (Harold, 1878)	•	•	•		•		•		F <sub>23</sub>	2	EA
119	E. orientalis (Waterhouse, 1875)	•	•	•						F <sub>23</sub>	2	EA
120	E. pallidipennis (Reitter, 1903)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	2	EP
121	Maladera castanea castanea (Arrow, 1913)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EA
122	M. orientalis (Motschulsky, 1858)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EA
123	M. renardi (Ballion, 1870)	•	•	•	•	•				F <sub>23</sub>	4	EA
124	M. spissigrada (Brenske, 1897)	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	2	EA
125	Sericania fuscolineata Motschulsky, 1860	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EP
126	S. yamauchii yamauchii Sawada, 1938	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
127	Serica polita (Gebler, 1832)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EP
128	S. rosinae rosinae Pic, 1904	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	4	EA
129	Nipponoserica koltzei (Reitter, 1897)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EA
130	N. laferi (Nikolajev, 1980)	•	•							F <sub>23</sub>	2	EA
131	Melolontha hippocastani mongolica Menetries, 1854									F <sub>23</sub>	?	TP
132	Hoplosternus incanus Motschulsky, 1854	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	3	EA
133	Apogonia cupreoviridis Kolbe, 1886	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
134	Hilyotrogus bicoloreus (Heyden, 1887)	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	4	EA
135	Brahmina agnella agnella (Faldermann, 1835)	•	•	•	•	•				F <sub>23</sub>	2	EP
136	B. amurensis Brenske, 1892		•	•	•					F <sub>23</sub>	3	EA
137	B. crenicollis (Motschulsky, 1854)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	3	EA
138	B. faldermanni Kraatz, 1829	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	2	EA
139	B. sedakovii (Mannerheim, 1849)	•	•	•	•	•				F <sub>23</sub>	2	EP
140	Lasiopsis golovjankoi S.I. Medvedev, 1951	•	•	•	•	•				F <sub>23</sub>	3	EA

Таблица 2. (продолжение) Table 2. (continuation)

Nº	Виды	кш	дш	ДР	ПЛ	МЛ	ГХ	Л	ВГ	ТрСв	ФАИ	Ар
141	Sophrops heydeni (Brenske, 1892)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	3	EA
142	Eotrichia niponensis (Lewis, 1895)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	1	EA
143	Holotrichia diomphalia (Bates, 1888)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	4	EP
144	H. emesti Reitter, 1902	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	2	EA
145	H. intermedia Brenske, 1894	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	2	EA
146	H. kiotonensis Brenske, 1894	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	2	EA
147	H. oblita (Falderman, 1835)	•	•	•	•					F <sub>23</sub>	2	EA
148	H. parallela (Motschulsky, 1854)	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	4	EA
149	H. picea Waterhouse, 1875	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
150	H. sichotana Brenske, 1897	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	2	EA
151	Hoplia aureola (Pallas, 1781)	•	•	•	•	•	•	•		F <sub>23</sub>	1	EP
152	H. cincticollis (Faldermann, 1833)			•				•		F <sub>23</sub>	2	EP
153	H. djukini Jacobson, 1914	•	•	•	•			•		F <sub>23</sub>	2	EA
154	Ectinohoplia rufipes (Motschulsky, 1860)	•	•	•	•	•		•		F <sub>23</sub>	2	EP
155	Valgus hemipterus hemipterus (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•			•		F <sub>2</sub>	1	TP
156	V. koreanus Sawada, 1944	•	•	•	•			•		F <sub>2</sub>	1	EA
157	Lasiotrichius succinctus (Pallas, 1781)	•	•	•	•	•		•		F <sub>2</sub>	4	EP
158	Trichius fasciatus (Linnaeus, 1758)	•	•	•	•	•	•	•		F <sub>2</sub>	4	TP
159	Gnorimus subopacus Motschulsky, 1860	•	•	•	•					F <sub>123</sub>	1	EA
160	Osmoderma caeleste (Gusakov, 2002)	•	•		•					F <sub>12</sub>	2	EA
161	O. davidis Fairmaire, 1887	•	•		•	•				F <sub>12</sub>	2	EA
162	O. opicum coreanum Tauzin, 2013	•	•		•					F <sub>12</sub>	2	EA
163	Cetonia magnifica Ballion, 1871	•	•	•	•	•		•		F <sub>123</sub>	4	EA
164	C. pilifera pilifera (Motschulsky, 1861)	•	•	•						F <sub>123</sub>	2	EA
165	C. viridiopaca (Motschulsky, 1858)	•	•	•	•	•		•		F <sub>123</sub>	4	EA
166	Protaetia brevitarsis (Lewis, 1879)	•	•	•	•	•		•		F <sub>123</sub>	4	EA
167	P. famelica famelica (Janson, 1878)	•	•	•	•	•		•		F <sub>123</sub>	2	EA
168	P. mandschuriensis mandschuriensis (Schurhoff, 1933)	•	•	•	•			•		F <sub>123</sub>	2	EA
169	P. marmorata orientalis (S.I. Medvedev, 1964)	•	•	•	•	•	•	•		F <sub>123</sub>	4	TP
170	P. metallica daurica (Motschulsky, 1860)	•	•	•	•	•	•	•		F <sub>123</sub>	4	TP
171	P. orientalis orientalis (Gory et Percheron, 1833)	•	•	•	•					F <sub>123</sub>	2	EA
172	Glycyphana fulvistemma Motschulsky, 1858	•	•	•	•	•		•		F <sub>2</sub>	2	EP
173	Gametis jucunda (Faldermann, 1835)	•	•	•	•			•		F <sub>2</sub>	2	EA
174	Anthracophora rusticola Burmeister, 1842	•	•	•	•			•		F <sub>123</sub>	2	EA
175	Clinterocera scabrosa (Motschulsky, 1854)	•	•		•					F <sub>2</sub>	2	EA
	Bcero / In total	158	169	151	151	88	15	124	6			

Сокращения: КШ — кедрово-широколиственные леса,  $\Delta$ Ш — дубово-широколиственные леса,  $\Delta$ Р — дубовые редколесья,  $\Pi\Lambda$  — пойменные леса,  $M\Lambda$  — мелколиственные леса,  $\Gamma$ Х — горные хвойные леса,  $\Lambda$  — луговые сообщества,  $\Gamma$ В —

редколесья, ПЛ — поименные леса, МЛ — мелколиственные леса, ПЛ — горные хвоиные леса, Л — луговые сообщества, ВГ — высокогорные сообщества, ТрСв — трофические связи, ФАИ — фенология активности имаго, Ар — ареал. Условные обозначения: трофические связи: F -фитофаги (1 — лимфофаги, 2 — антофаги, 3 — филлофаги), С — копрофаги, N — некрофаги, М — мицетофаги, К — кератофаги, S — сапрофаги, А — афаги; Фенология активности имаго (группы): 1 — Весенне-раннелетняя, 2 — Летняя, 3 — Позднелетне-осенняя, 4 — Весенне-летне-осенняя; Тип ареала: СР — Космополитический, НІ — Голарктический, ТР — Транспалеарктический, СЕР — Центрально-восточнопалеарктический, ЕР — Восточнопалеарктический, ЕА — Восточноазиатский.

#### Топические связи

В геоботаническом плане, в масштабах России, Приморье представляет наиболее яркий пример проникновения европейско-сибирского бореального комплекса флоры и растительных сообществ в преобладающий Восточноазиатский неморальный. Во флоре края насчитывается более двух тысяч видов высших растений, из которых около 250 видов деревьев и кустарников. Широко представлены хвойношироколиственные и широколиственные леса, а также редколесья. В горах на высотах более 700 м формируются хвойные ценозы. На Ханкайской и Уссурийской равнинах распространены луговые сообщества. В настоящее время на отрогах и склонах Сихотэ-Алиня, а также на увалах окружающих Ханкайскую и Уссурийскую равнины значительные площади занимают леса с преобладанием Quercus mongolica. Площадь этих сообществ увеличивается за счёт избирательных рубок Pinus koraiensis и Fraxinus mandshurica, а также других ценных пород [Nikolskaya et al., 1969; Nikolskaya, 1981; Primorskii Krai, http://www.fegi.ru].

Рассматриваемые в работе фитоценозы (биотопы) представляют значительное обобщение существующего разнообразия биоценозов Приморского края. Преобладающим типом растительности в Приморском крае являются леса (лесистость 65 %), поэтому все ценозы подразделяются на две группы: «Лесные биотопы» и «Прочие биотопы». В разделе «Прочие биотопы» рассматриваются луговые и высокогорные сообщества. Отдельно приводятся данные по видовому составу Scarabaeoidea агроценозов.

Лесные биотопы. Кедрово-широколиственные леса. На территории Приморского края произрастают в предгорьях и на склонах Сихотэ-Алиня и Восточно-Маньчжурских гор (Чёрные горы и Борисовское плато) на высотах до 600-700 м. Сюда же относятся и широколиственно-чернопихтовые (чернопихтарники) формации. Главная особенность данных неморальных сообществ — это участие в разных долях корейской кедровой сосны (Pinus koraiensis). Для этих лесов характерно большое разнообразие древесных и кустарниковых видов. Древостой сформирован кедровой сосной, пихтами (Abies nephrolepis, A. holophylla), елью (Picea ajanensis), дубом монгольским (Quercus mongolica), орехом маньчжурским (Juglans mandshurica), маакией амурской (Maackia amurensis), ольхой японской (Alnus japonica), несколькими видами лип (Tilia amurensis, Т. mandshurica и др.), клёнов (Acer pseudosieboldianum, A. tegmentosum и др.), ильмов (Ulmus japonica, U. laciniata и др.), ясеней (Fraxinus mandshurica, F. densata), берёз (Betula costata, B. platyphylla и др.). Кустарниковый ярус представлен элеутерококком колючим (Eleutherococcus senticosus), бересклетом (Euonymus macroptera), рябинолистником (Sorbaria sorbifolia), лещиной (Corylus heterophylla) и др. Обильны лианы: лимонник китайский (Schizandra chinensis), виноград амурский (Vitis amurensis), актинидии (Actinidia kolomikta, A. arguta и др.) [Kolesnikov, 1961, 1969; Gribova et al., 1969].

В кедрово-широколиственных лесах выявлено 158 видов Scarabaeoidea. Оригинальность фауны этих формаций формируется восточноазиатскими неморальными видами: Lucanus dybowski dybowski, Dorcus rubrofemoratus rubrofemoratus, D. rectus rectus, Trox koreanus, T. mitis, T. nipponensis, T. nohirai, Aphodius amurensis, A. rugosostriatus, Anomala aulax, A. gudzenkoi, Nipponoserica laferi, Osmoderma caeleste, O. opicum coreanum, Cetonia pilifera, Clinterocera scabrosa. Также в этом типе лесов отмечен и Sinodendron cylindricum. Фауна Scarabaeoidea кедрово-широколиственных лесов включает 91,3 % от видового состава группы, выявленного в фауне края (табл. 2).

Дубово-широколиственные леса — преобладающий тип лесов в Приморском крае, включающий большое разнообразие формаций с доминированием дуба монгольского. Эти леса произрастают как в предгорьях, так и на равнинах, мозаично сочетаются с кедрово-широколиственными лесами, производными которых часто и являются после выпадения кедровой сосны под воздействием антропогенного фактора. Помимо дуба, древостой формируется различными видами лип, ясеней, клёнов, берёз и осиной (Populus tremula).

В дубово-широколиственных лесах выявлено 169 видов (97,6 %) Scarabaeoidea. По видовому составу пластинчатоусых жуков данные ценозы схожи с кедрово-широколиственными лесами, но немного богаче (табл. 2), что объясняется большей занимаемой площадью этими сообществами и наибольшим разнообразием формаций с широким спектром экологических ниш. Такая ситуация характерна только для Приморья, так как в Приамурье дубово-широколиственные леса представляют собой значительно обеднённые неморальные сообщества, часто граничащие с подзоной южной тайги и имеющие менее богатую фауну Scarabaeoidea, чем кедрово-широколиственные леса [Bezborodov, 2012a, b, 2013a, b].

Фауна пластинчатоусых жуков дубово-широколиственных лесов включает ряд видов, не отмеченных в кедрово-широколиственных лесах: Aphodius urostigma, A. erraticus, A. culminarius, A. borealis, A. vittatus, A. fossor, Platytomus variolosus, Onthophagus laticornis, Brahmina amurensis.

Дубовые редколесья. Представляют собой сообщества, как естественного происхождения, так и производные предельной антропогенной деградации лесных ценозов вблизи сельскохозяйственных районов на равнинах и в предгорьях. Основу древостоя формируют редкостоящие дуб монгольский, берёза плосколистная и осина. Хорошо развит травяной ярус (близкий по составу к вейниковым лугам), или кустарниковый. В Хасанском районе на прибрежных территориях распространены редколесья дуба зубчатого (Quercus dentata).

В дубовых редколесьях выявлен 151 вид (87,3%) Scarabaeoidea. Фауна этих сообществ часто формируется проникающими видами из двух выше рассмотренных типов лесов и в масштабах края выглядит богатой, но на локальных территориях в пределах одного административного района края, как правило, не превышает 30 видов. При этом отмечены таксоны более характерные для дубовых редколесий и других не сомкнутых сообществ: Aphodius fossor, Platytomus variolosus, Hoplia cincticollis (табл. 2).

**Пойменные леса.** Произрастают на всей территории Приморского края, приурочены к береговой зоне водоёмов, главным образом, рек и ручьёв. В эту группу входят уникальные для России долинные широколиственные леса с участием ильма японского (белокорого), рапространённые на юге края. Древесный ярус формируют ольха, черёмухи (Padus avium и Р. maackii), клёны, ивы, тополя (Populus maximowiczii, P. suaveolens и др.), ильмы, липы, чозения (Chosenia arbutifolia). Кустарниковый ярус сформирован ивами, свидиной (Swida alba), рябинолистником. Фауна Scarabaeoidea пойменных лесов представлена 151 видом (87,3 %). Из всех лесных сообществ данные формации имеют наименьшую площадь и соответственно обладают одной из наиболее богатых фаун Scarabaeoidea (табл. 2). В целом фауна пластинчатоусых жуков пойменных лесов близка к таковой кедрово-широколиственных лесов и специфичных видов не имеет.

**Мелколиственные леса.** В Приморском крае эти сообщества представлены на всей территории и часто являются этапом ранней лесной сукцессии после свода в предгорьях коренных кедрово-широколиственных сообществ. В горных районах это высотные сообщества бореального типа. Основу древостоя формирует берёза плосколистная с примесью осины, ольхи (Alnus hirsuta) и ив (Salix sp.). Кустарниковый ярус развит слабо, но чётко выражен травяной. В пределах этих формаций выявлено 88 видов (50,9 %) Scarabaeoidea. Как и в случае с дубовыми редколесьями фауна мелколиственных лесов формируется за счёт проникновения ряда видов с более богатых сообществ, таких как кедрово-широколиственные леса (табл. 2). Многие таксоны в данных стациях встречаются крайне редко. Из специфичных видов можно отметить Aphodius lapponum на высотах более 700 м.

Горные хвойные леса. Как правило, бореальные сообщества, сформированные елью, пихтой с участием берёз ребристой (Betula costata) и шерстистой (B. lanata), а на севере края с лиственницей (Larix gmelinii). Данные ценозы характерны для системы Сихотэ-Алиня на высотах от 600 до 1000—1200 м. Характеризуются бедностью фауны Scarabaeoidea — 15 видов (8,7%). Фауна этих сообществ сформирована бореальными видами, как правило, с широкими ареалами в Палеарктике (табл. 2). Наиболее типичными представителями являются: Aegialia friebi, A. kamtschatica, Aphodius lapponum, A. antiquus, A. rectus, Trichius fasciatus.

Из всех лесных сообществ, распространённых на территории Приморского края, фауна Scarabaeoidea горных хвойных лесов наиболее бедная.

Прочие биотопы. Луговые сообщества. В Приморском крае луга широко распространены на всей территории, но наибольшие площади имеют на Уссурийской и Приханкайской низменностях, где представлены влажными и сухими ценозами. На сырых лугах основу травостоя составляют осоки (Carex sp.), вейники (Calamagrostis sp.) и влаголюбивое разнотравье. Значительная часть этих лугов покрыта кочками. В более сухих возвышенных районах развиваются разнотравно-вейниковые луга, а на ещё более высоких уровнях древних озёрных и речных террас распространены суходольные луга с участием ксерофильных видов, характерных для степных ценозов арундинелла (Arundinella anomala), келерия (Koeleria gracilis), пижма северная (Tanacetum boreala), ковыль байкальский (Stipa baicalensis) и др.

Фауна Scarabaeoidea луговых сообществ различных типов сходна, насчитывает 124 вида (71,7%) и формируется как видами характерными для открытых пространств: Aphodius erraticus, Onthophagus clitellifer, O. marginalis, O. laticornis, так и проникающими из сопредельных лесов (табл. 2). В частности цветущее разнотравье привлекает много антофилов, развитие личинок которых проходит в древесине разной степени разложения и компостах. Это представители родов: Lasiotrichius, Trichius, Cetonia, Protaetia. Наименее богата видами фауна влажных лугов — 29 видов (16,8 %), что объясняется переувлажнением грунтов, затрудняющим развитие практически всех копрофагов, сапрофагов, а также многих филлофагов, имеющих значительную долю в любой фауне.

Высокогорные сообщества. В пределах Приморского края распространены на высотах более 1200—1500 м системы Сихотэ-Алиня и слагаются пятью типами сообществ: горные тундры, горные луга, кустарниковые заросли, заросли стлаников, подгольцовые редины криволесья. Эти сообщества располагаются мозаично, или фрагментарно на вершинах и характеризуются схожей, крайне бедной фауной Scarabaeidae.

В целом в высокогорных сообществах выявлено 6 видов: Aegialia friebi, A. kamtschatica, Aphodius ater, A. lapponum, A. rectus и A. borealis (табл. 2), свойственных всем ценозам этой группы, кроме зарослей кедрового стланика, где отмечено только два вида — А. lapponum и А. rectus. Фауна высокогорных сообществ является самой бедной среди биотопов района исследования и составляет 3,5 % от выявленного числа видов в Приморском крае.

Агроценозы. Искусственные, часто монокультурные сообщества широко представлены в освоенных сельскохозяйственных районах южной и западной части Приморского края. Наибольшей площади агроценозы достигают на Ханкайской и Уссурийской низменностях, а так же по увалам, окаймляющим эти районы. Доля с/х земель от общей площади При-

морского края — 10 %. Основными возделываемыми культурами являются зерновые (пшеница, рожь, ячмень, рис), кукуруза, соя, гречиха. Развито овощеводство (оргурцы, томаты, капуста, картофель и др.) [Primorskii Krai, http://www.agrien.ru]. В садовых хозяйствах выращиваются: вишня, слива, груша, яблоня, абрикос, шелковица, смородина, малина и др. Фауна Scarabaeiodea агроценозов формируется за счёт видового состава близлежащих естественных фитоценозов с возможным увеличением численности отдельных видов.

Как и в Приамурье [Bezborodov, 2012a, b, 2013a, b], наиболее разнообразны пластинчатоусые жуки в садах и огородах на окраинах населённых пунктов. Сочетая культурные растения разных сортов и жизненных форм, сады являются более привлекательными для Scarabaeoidea в сравнении с монокультурными агроценозами. В целом в садах выявлено 44 вида (25,4 %). Преобладают фитофаги — 28 видов, как правило, связанные трофически с зелёными частями и генеративными органами растений. Копрофаги менее разнообразны — 16 видов, отмечены в навозе и в компосте. Менее богата фауна группы на овощных полях, где выявлено 18 видов (10,4 %), главным образом это хрущи — Melolonthinae, Rhizotroginae, Rutelinae, Sericinae и Hopliinae. Наименьшее разнообразие в монокультурных злаковых посевах — 9 видов (5,2 %). Не отмечены Scarabaeoidea на рисовых полях.

#### Биоценотическое и хозяйственное значение

При значительном таксономическом разнообразии и широком спектре трофических предпочтений, пластинчатоусые жуки глубоко интегрированы в экологические процессы биоценозов, как естественного, так и антропогенного происхождения. Наиболее значимыми в экосистемах являются фитофаги и копрофаги, имеющие, как правило, наивысшую плотность населения.

Пластинчатоусые фитофаги (Pleurosticti), питаясь органами растений, как в личиночной, так и в имагинальной стадиях развития, могут оказывать серьёзное воздействие на фитоценозы. В Восточной Азии значительный прессинг на плодово-ягодные культуры оказывают представители Rutelinae и в частности род Popillia, включающий ряд видов, являющихся карантинными объектами [Nikritin, 1971; Shabalin, 2005]. В Приморском крае этот род представлен тремя видами — Popillia mutans, P. quadriguttata и P. flavosellata. Первые два вида обитают на всей территории Приморья к западу от Сихотэ-Алиня, а P. flavosellata — только на юге края. Массовым видом является P. quadriguttata, наибольшей плотности достигающий на лугах и в редколесьях, при этом, переходя в агроценозы, существенного вреда культурам, как в Приморье, так и в Приамурье не причиняет [Shabalin, 2005; Bezborodov, 2012b, 2013b]. Также надо отметить род Anomala, представленный в Приморье семью видами. Широко распространёнными и многочисленными являются три вида -Anomala luculenta, A. ogloblini и A. mongolica, выгрызающие генеративные органы цветка и листовые пластины, чем наносят вред садам, расположенным близ пойменных районов. Родственные *Phyllopertha*, Exomala и Mimela причиняют аналогичный вред. Phyllopertha horticola и Exomala pallidipennis, легко переходят в агроценозы, где могут угнетать плодово-ягодные культуры. Менее вредоносны Mimelaholosericea holosericea и M. testaceipes ussuriensis, часто имеющие невысокую численность. Значительная часть видов Rhizotroginae фауны Приморья также имеет умеренную численность или редки, но ряд видов из родов Lasiopsis, Brahmina и Holotrichia способны давать вспышки массового размножения и приносить ощутимый вред. Наиболее вредоносными являются пять видов — Brahmina agnella, B. sedakovii, Lasiopsis golovjankoi, Holotrichia diomphalia и H. sichotana, достигающие высокой плотности в различных типах агроценозов, особенно на овощных полях. Также нами отмечались вспышки массового размножения Holotrichia parallela в садово-огородных хозяйствах южного Приморья. Из Melolonthinae локально могут вредить Hilyotrogus bicoloreus и Hoplosternus incanus. Основной вред наносят личинки, являющиеся ризофагами. В естественных сообществах Приморья вред от Rhizotroginae незначителен ввиду стабильно зарегулированной численности, как и в Приамурье [Bezborodov, 2012b, 2013b]. Из десяти видов Sericinae фауны края к частично вредоносным можно отнести Maladera castanea, M. orientalis, M. renardi, a также Sericania fuscolineata, Serica polita и S. rosinae. Вред от этих видов очень локален и, как правило, не носит системный характер. Из четырёх видов Hopliinae определённый прессинг на кустарниковые и древесные виды может оказывать Ectinohoplia rufipes, иногда массово встречающийся на листьях берёз, ясеней, абрикоса, слив и др. Hoplia aureola наносит узкий вред некоторым кустарникам, особенно рода Rosa L., обгрызая генеративные органы, лепестки цветков и листья. Из 14 видов Cetoniinae местной фауны, семь видов — Cetonia magnifica, C. viridiopaca, Protaetia marmorata orientalis, P. mandschuriensis mandschuriensis, P. metallica daurica, P. famelica famelica и P. brevitarsis могут наносить специфичный вред растениям, разрушая генеративные органы цветка, или завязавшийся плод, а также повреждая кору древесных видов, или увеличивая уже имеющиеся морозобойные трещины. Ущерб, наносимый бронзовками, общий для естественных и антропогенных фитоценозов. Таким образом, в фауне Приморья отмечено 33 вида пластинчатоусых фитофагов, относящихся к 17 родам из шести подсемейств одного семейства, являющихся явно, либо потенциально вредоносными для исскуственных и отчасти естественных фитоценозов.

Пластинчатоусые копрофаги (Laparosticti) выступают важнейшими деструкторами помёта позвоночных животных, чем ускоряют процесс почвообпредотвращая заглушение разования. почвенно-подстилочного яруса фитоценозов коркой высохшего помёта. Особенно это актуально в районах с высокой плотностью населения крупных млекопитающих. Параллельно Scarabaeoidea копрофаги выступают конкурентами синантропных двукрылых в одних и тех же средах развития. В условиях умеренного гумидного климата в неморальных и бореальных сообществах Приморья продуктивность пластинчатоусых копрофагов не одинакова. Наиболее быстрая деструкция помёта животных происходит в луговых сообществах и редколесьях равнин юго-западных приханкайских районов, где продуктивность навозников почти аналогична южным степным районам Палеарктики, то есть до 90 %. Это объясняется высокой плотностью населения ряда видов Scarabaeinae, Coprinae, Aphodiinae и Geotrupidae. Особенно обильны Caccobius, Onthophagus, и Aphodius. В окрестностях о. Ханка и в восточных районах Борисовского плато в массе отмечается Sisyphus schaefferi morio, характеризующийся высокой эффективностью в деструкции помёта различного происхождения. В лесных неморальных районах юга и запада края в пределах равнин и предгорий на небольших высотах (до 400 м), продуктивность копрофагов снижается до 40-60 %. Это объясняется умеренной, или незначительной плотностью населения, при довольно разнообразном видовом составе навозников. Наименьшая эффективность копрофагов в горных бореальных сообществах на высотах более 600 м, что объясняется предельной бедностью фауны группы и малой плотностью населения. В данных условиях помёт копытных и хищников может сохраняться на поверхности почвы месяцами, как и в Приамурье [Bezborodov, 2013b].

# Хорология и зоогеографические особенности фауны

На территории современного Приморья в периоды температурных минимумов плейстоценовой эпохи не формировалось сплошного ледового покрова, лишь на севере Сихотэ-Алиня имелись локальные участки горных ледников. В настоящее время в пределах современных, прогрессирующих биогеоценозов сохранились рефугиумы предшествующих ценозов, различных по своей экологии и генезису [Kurentsov, 1965]. Всё это в совокупности с географическим положением, рельефом и особенностями климата определяет уникальное для России разнообразие биоты на видовом и ценотическом уровнях. В пределах севера Восточноазиатской подобласти Палеарктики, выступая производным глубоких генетических связей маньчжуской, центральнокитайской, а так же корейской и японской фаун, фауна Scarabaeoidea Приморья является наиболее таксо-

номически богатой в Азиатской части России. Это наглядно прослеживается в сравнении с другими субъектами Дальнего Востока России, имеющими в своих фаунах неморальный комплекс. Обилие видов Scarabaeoidea в Приморье на 25,1 % больше чем в Хабаровском крае (131 вид), на 32 % — Еврейской AO (119 видов), 25,7 % — Амурской области (130 видов) и на 44,6% больше чем в Сахалинской области (97 видов) [Shabalin, Bezborodov, 2012; Bezborodov, Shabalin, 2015; Bezborodov, 2014a-d, 2016a]. Ареалы Scarabaeoidea Приморского края подразделяются на шесть типов: космополитический — 1 вид (0,6 %), голарктический — 8 видов (4,5 %), транспалеарктический — 24 вида (13,7 %), центрально-восточнопалеарктический — 4 вида (2,3 %), восточнопалеарктический — 33 вида (18,9 %) и восточноазиатский — 105 видов (60 %). В совокупности рассмотренные группы ареалов сводятся в два зоогеографических комплекса: восточноазиатский (стенопейский, или палеархеарктический) — 105 видов (60 %) и бореальный (европейско-сибирский) — 70 видов (40 %).

В масштабах России наибольший зоогеографический интерес представляют таксоны восточноазиатского комплекса, как правило, находящиеся на юге Дальнего Востока, на рубеже своего распространения на север. При этом многие таксоны не известны в России за пределами Приморья. Ряд видов отмечены только в южных районах края. Линия от южного берега Ханки, а в отдельных случаях от северного (45° с.ш.), до предгорий западного макросклона Сихотэ-Алиня является северным рубежом распространения для многих восточноазиатских видов Scarabaeoidea из разных подсемейств и родов: *Trox* zoufali, T. koreanus, T. nohirai, Phelotrupes auratus, Aphodius amurensis, Saprosites japonicus, Copris ochus, O. japonicus, O. solivagus, Sisyphus schaefferi morio, Popillia flavosellata, Nipponoserica laferi, Hoplosternus incanus, Eotrichia niponensis, Holotrichia intermedia, H. oblita, Valgus koreanus, Clinterocera scabrosa. Из этой группы Aphodius amurensis в настоящее время отмечен только в Приморском крае и не выявлен на сопредельных территориях Китая и Корейского полуострова. Так же интересен Aphodius gorodinskiyi известный только по голотипу с хребта Пограничный (к западу от о. Ханка) [Gusakov, 2006]. Северная граница распространения Onthophagus fodiens, Sericania yamauchii yamauchii и Hilyotrogus bicoloreus проходит в пределах Сихотэ-Алинского заповедника [Bezborodov, 2015а]. Из трёх видов Bolboceratidae фауны Дальнего Востока, два вида отмечены в России только на юге Приморского края — Bolbelasmus orientalis и Bolbocerodema zonatum. Первый вид известен по типовому материалу с полуострова Муравьёва-Амурского [Petrovitz, 1968; Krikken, 1977], а второй описан с Хасанского района [Nikolajev, 1973] и в настоящее время отмечен также на Корейского п-ве и в Северо-Восточном Китае (Ляонин и северо-восток Хэбэй) [Bezborodov, Koshkin, 2014, Bezborodov, 2016а]. *Bolbotrypes davidis* ещё недавно считался исключительно редким таксоном на территории России [Bezborodov, Koshkin, 2014]. В 2016 г. в югозападном Приморье на правом берегу реки Раздольная (Суйфун) в луговых биотопах нами отмечался массовый лёт этого вида на лампу ДРВ.

Интересна группа видов, не распространяющаяся в Приморье севернее Хасанского района: Aphodius urostigma, A. plasoni, Copris tripartitus, Liatongus minutus, Onthophagus rugulosus, Anomala gudzenkoi, Exomala orientalis, Osmoderma opicum согеапит. Это наиболее теплолюбивые виды, часть из которых имеет широкие ареалы в Восточной и даже Юго-Восточной Азии [Hua Li-zhong, 2002; Bezborodov, 2016a; Catalogue..., 2016]. Так же в Приморском крае только в Хасанском районе отмечен Sinodendron cylindricum, широко распространённый в Палеарктике бореальный вид [Bezborodov, 2013a; Bezborodov et al., 2014]. Хрущ Anomala aulax помимо Хасанского района найден и на п-ве Муравьёва-Амурского (г. Владивосток). Ряд видов, имеющие преимущественно японский ареал, относительно недавно найдены на территории Приморского края, но не известны в материковом Китае и на Корейском п-ве — Trox nohirai, T. niponensis, Aphodius setchan, [Gusakov, 2009; Catalogue..., 2016]. Такая же ситуация с корейскими видами в южном Приморье не отмеченными в Китае — Trox koreanus и Valgus koreanus. Copris pecuarius широко распространённый на Японском архипелаге, в 1979 году найден в Приморском крае [Berlov, 1979] и на севере Корейского п-ва, где представлен подвидом *C. pecuarius* continentalis [Kim, 2012]. Так же надо отметить единственного представителя Dynastinae в фауне Дальнего Востока России — Eophileurus chinensis, ещё недавно отмечавшегося только в Приморском крае и найденного на крайнем юге Хабаровского края [Bezborodov, 2011]. Данный вид встречается на территории России редко, и большая часть находок была сделана в Приморье в окрестностях Синего хребта.

Юг Приморского края, также как и южная часть о. Сахалин находится на перекрёстке морских транспортных коммуникаций, что способствует проникновению инвазионных видов из Восточной и Юго-Восточной Азии. В настоящее время для территории Приморья приводятся пять вероятных инвазионных видов Scarabaeidae, четыре из которых являются экзотическими с минимальными шансами на натурализацию и в целом с сомнительными данными географических этикеток [Bezborodov et al., 2014]. Пятый вид — Oryctes nasicornis (Linnaeus, 1758) с обширным западно-центральнопалеарктическим ареалом, имеет наибольшие шансы закрепиться в фауне Приморского края.

#### Благодарности

Автор благодарен коллекторам, в течение многих лет передававшим научный материал для изучения: А.М. Ли-

ванову (Новомосковск), В.Ю. Маслову (Самара), В.А. Сукачёву, Н.С. Манько (Курган), В.С. Гусеву (Екатеринбург), В.А. Головизину (Красноярск), И.В. Донченко (Благовещенск), А.Н. Стрельцову (Санкт-Петербург), А.В. Куприну (Уссурийск), А.А. Воронкову, С.Н. Иванову и С.В. Вериге (Владивосток), а также кураторам коллекций учреждений РАН — И.В. Шохину (Институт аридных зон РАН, Ростов на Дону), А.В. Фролову (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург), А.А. Легалову, В.К. Зинченко (ИСиЭЖ, Новосибирск), Е.С. Кошкину (Институт водных и экологических проблем, Хабаровск), Г.Ш. Лаферу и С.А. Шабалину (БПИ) за оказанное содействие в изучении материалов коллекций и помощь в поиске редкой литературы, А.А Кузьмину (Благовещенск) за изготовление карты точек сборов. Я также признателен Г.В. Николаеву (КазНУ им. Аль-Фараби, Алматы, Казахстан) за ценные советы и замечания.

## Литература

Akhmetova L.A., Frolov A.V. 2009. New to Russia and little known species of the genus *Aphodius* Illiger (Coleoptera, Scarabaeidae) // Zoosystematica Rossica. Vol.18. No.2. P.278–284.

Akhmetova L.A., Frolov A.V. 2014. [A review of the scarab beetle tribe Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae) of the fauna of Russia] // Entomologicheskoe obozrenie. Vol.93. No.2. P.403–447. [In Russian].

Audisio P., Brustel H., Carpaneto G.M., Coletti G., Mancini E., Piattella E., Trizzino M., Dutto M., Antonini G., De Biase A. 2007. Updating the taxonomy and distribution of the European Osmoderma, and strategies for their conservation (Coleoptera, Scarabaeidae, Cetoniinae) // Fragmenta entomologica. Vol.39. No.2. P.273–290.
Bezborodov V.G. 2007. On distribution of Liatongus minutus

Bezborodov V.G. 2007. On distribution of *Liatongus minutus* (Motschulsky, 1860) (Coleoptera, Scarabaeidae) in Russia // Far Eastern Entomologist. No.169. P.20.

Bezborodov V.G. 2009. [New records of dung-beetles of the genus *Aphodius* Illiger, 1798 (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) for Primorskii Krai] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.8. No.3. P.324–325. [In Russian].

Bezborodov V.G. 2011. [Eophileurus chinensis (Faldermann, 1835) (Coleoptera, Scarabaeidae: Dynastinae) — a rare and little-known species in fauna of Russia] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.10. No.1. P.93–95. [In Russian].

Bezborodov V.G. 2012a. [Annotated list of the lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the fauna of the Amurskaya Oblast' (Russia)] // Amurskii zoologicheskii zhurnal. Vol.4. No.2. P.131–153. [In Russian].

Bezborodov V.G., 2012b. [Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Amurskaya Oblast' (Russia). Fauna, ecology, biocenotical and economic importance] // Vestnik KrasGAU. Krasnojarsk: KrasGAU. No.6. P.83–94. [In Russian].

Bezborodov V.G. 2013a. [Annotated list of the lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the fauna of the Jewish Autonomous Oblast' (Russia)] // Amurskii zoologicheskii zhurnal. Vol.5. No.2. P.125–146. [In Russian].

Bezborodov V.G. 2013b. [Lamellicorn beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the Jewish Autonomous Oblast' (Russia): fauna, ecology, biocenotical and economic importance] // Kavkazskii entomologicheskii bjulleten'. Vol.9. No.1. P.65–74. [In Russian].

Bezborodov V.G. 2013c. [Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of nature reserve «Kedrovaya Pad'» and adjacent territories (Primorskii Krai, Russia)] // Vestnik KrasGAU. No.4. Krasnojarsk: KrasGAU. P.79–88. [In Russian].

- Bezborodov V.G., 2014a. [Annotated list of the lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the fauna of the Primorskii Krai (Russia)] // Amurskii zoologicheskii zhurnal. Blagoveshchensk: BGPU. Vol.6. No.1. P.22–50. [In Russian].
- Bezborodov V.G., 2014b. [Annotated list of the lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the fauna of the Khabarovskii Krai (Russia)]// Amurskii zoologicheskii zhurnal. Blagoveshchensk: BGPU. Vol.6. No.2. P.125–146. [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2014c. Cockchafer of the subfamilies Valginae Mulsant, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae) of the Far East of Russia // International Conference «Resources, Environment And Regional Sustainable Development In Northeast Asia» 10 15 June. Changchun (papers and abstracts). P.57-59.
- Bezborodov V.G. 2014d. [Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of Kuril Islands (Sakhalin Region, Russia): taxonomical structure, fauna, ecology and zoogeography] // Kavkazskii entomologicheskii bulleten'. Rostov-na-Donu. Vol.10. No.1. P.33–46. [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2015a. [Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of Sikhote-Alinsky Biospheric State Nature Reserve and adjacent territories (Primorskii Krai, Russia)] // Vestnik TvGU. Serija «Biologia i ekologia». No.1. Tver': TvGU. P.63–74 [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2015b. [The Genus *Osmoderma* (Coleoptera, Scarabaeidae, Trichiinae) in Siberia and the Russian Far East] // Zoologicheskyi zhurnal. Vol.94. No.11. P.1282–1292. [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2016a. [Annotated Catalogue of the Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Far East of Russia] // Amurskii zoologicheskii zhurnal. Vol.8. No.2. P.110–153. [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2016b. [Lamellicorn beetles of the tribe Psammodiini Mulsant, 1842 (Coleoptera, Scarabaeidae: Aphodiinae) of the Russian Far East] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.15. No.1. P.40–43. [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2016c. [The genus *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprinae) in the Far East of Russia] // Zoologichesky zhurnal. Vol.95. No.6. P.692–698. [In Russian].
- Bezborodov V.G. 2017. [Eco-zoogeographical characteristics of lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Far Eastern Marine Reserve and adjacent territories // XV s'ezd Russkogo entomologicheskogo obshestva. Novosibirsk, 31 ijulja 7 avgusta 2017 g. Materialy s'ezda. Novosibirsk: «Garamond». P.48–50. [In Russian].
- Bezborodov V.G., Koshkin E.S. 2014. [A review of Bolboceratidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) species from the Far East of Russia] // Zoologichesky zhurnal. Vol.93. No.8. P.953–959. [In Russian].
- Bezborodov V.G., Shabalin S.A. 2010a. [New finds the lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) for fauna of the Lazovsky reserve (Primorskii Krai, Russia)] // Entomologicheskie issledovanija v Severnoj Azii. Materialy VIII Mezhregional'nogo soveshhanija jentomologov Sibiri i Dal'nego Vostoka s uchastiem zarubezhnyh uchjonyh. 4–7 oktjabrja 2010 g. Novosibirsk. P.17–18. [In Russian].
- Bezborodov V.G., Shabalin S.A. 2010b. [The taxonomical structure and species train lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) Ussuriisk reserve and adjacent territories (Primorskii Krai, Russia)] // Materialy IX Dal'nevostochnoj konferencii po zapovednomu delu (g. Vladivostok, 20-22 oktjabrja 2010). Vladivostok: Dal'nauka. P.53-57. [In Russian].
- Bezborodov V.G., Shabalin S.A. 2013. [A comparative analysis of lamellicorn beetle local fauna structures (Coleoptera, Scarabaeoidea) of Ussuriyskii State Reserve and adjacent territories of Primorskii krai, Russia] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.12. No.2. P.132–138. [In Russian].
- Bezborodov V.G., Shabalin S.A. 2015. [Lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Sakhalin Island:

- taxonomical structure, fauna, ecology and zoogeography] // Kavkazskii entomologicheskii bulleten'. Vol.11. No.2. P.317–325. [In Russian].
- Bezborodov V.G., Zinchenko V.K, Lafer G.Sh. 2014. [Interesting and doubtful materials on lamellicorn beetles (Scarabaeoidea: Lucanidae, Scarabaeoidae) from the Siberia and Far East of Russia] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.13. No.3. P.257–262. [In Russian].
- Berlov E. Ya. 1979. [Materials to the fauna of beetles coprophagous (Coleoptera, Scarabaeidae) in Eastern Siberia and the Far East] // Zhuki Dal'nego Vostoka i Vostochnoj Sibiri. Vladivostok: Dal'nauka. P.102–110 [In Russian].
- Berlov E.Ya., Kalinina O.I., Nikolajev G.V. 1989. [Fam. Lucanidae, Scarabaeidae lamellicorn beetles] // Opredelitel' nasekomyh Dal'nego Vostoka SSSR. Zhestkokrylye ili zhuki. Vol.3. Ch.1. L. Nauka. P.374–434. [In Russian].
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 2006. I. Löbl, A. Smetana (Eds).
   Vol.3. Scarabaeoidea Scirtoidea Dascilloidea Buprestoidea Byrrhoidea. Stenstrup: Apollo Books. 690 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. 2016. I. Löbl, A. Smetana (Eds). Vol. 3. Scarabaeoidea Scirtoidea Dascilloidea Buprestoidea Byrrhoidea. Revised and Updated Edition. Leiden; Boston: Brill. 983 p.
- Gribova S.A., Karpenko A.S., Katenina G.D. 1969. [Map of floristic of the basin of Amur]. Masshtab 1: 2500000. M.: GUGK. [In Russian].
- Gusakov A.A. 2006. A new *Aphodius* species of the subgenus *Sinodiapterna* from Far East Russia (Coleoptera: Scarabaeidae) // Russian Entomological Journal. Vol.15. No.1. P.33-34.
- Gusakov A.A. 2009. [Superfamily Scarabaeoidea] // Nasekomye Lazovskogo zapovednika. Vladivostok: Dal'nauka. P.127–131. [In Russian].
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2007. PAST PAlaeontological STatistics, version 1.89. World Wide Web electronic publication. Available at: http://folk.uio.no/ohammer/past/ (accessed 20/03/2009).
- Hua Li-zhong. 2002. Superfamily Scarabaeoidea // List of Chinese insects Zhongshan (Sun Yat-sen) University Press. Guangzhou.
- Kabakov O.N. 1979. [A review of lamellicorn beetles of the subfamily Coprinae (Coleoptera, Scarabaeidae) Far East and adjacent territories] // Zhuki Dal'nego Vostoka i Vostochnoi Sibiri. Vladivostok: Dal'nauka. P.58–98. [In Russian].
- Kabakov O.N. 2006. [Scarab beetles of subfamily Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) of the fauna of Russia and adjacent countries]. M.: KMK. 374 p. [In Russian].
- Kim J.I. 2012. Insect Fauna of Korea. Arthropoda: Insecta:
  Coleoptera: Scarabaeoidea (Laparosticti). The Flora and Fauna of Korea. Vol.12. No.3. 209 p.
  Kolesnikov B.P. 1961. [Flora] // Dal'nii Vostok:
- Kolesnikov B.P. 1961. [Flora] // Dal'nii Vostok: Fizikogeograficheskaya kharakteristika. M.: Izd-vo AN SSSR. P.183–246. [In Russian].
- Kolesnikov B.P. 1969. [Flora] // Juzhnaja chast' Dal'nego Vostoka. M.: Nauka. P.206–251 [In Russian].
- Krikken J. 1977. The genus *Bolbelasmus* Boucomont in Asia, with notes on species occurring in other regions (Coleoptera: Geotrupidae) // Zoologische Mededelingen. Vol.51. P.277–293.
- Kurentsov A.I. 1965. [Zoogeography of Amur Region]. M.-L.: Nauka. 154 p. [In Russian].
- Medvedev S.I. 1949. [Lamellicorn beetles (Scarabaeidae): subfamily Rutelinae (Grain beetles and close groups)] // Fauna SSSR: N.S. No.36. M.-L.: Nauka. Zhestkokrylye. Vol.10. No.3. 371 p. [In Russian].
- Medvedev S.I. 1951. [Lamellicorn beetles (Scarabaeidae): subfamily Melolonthinae (Cockchafer). Part1.] // Fauna SSSR: N.S. No.46. M.-L.: Nauka. Zhestkokrylye. Vol.10. No.1. 514 p. [In Russian].
- Medvedev S.I. 1952. [Lamellicorn beetles (Scarabaeidae): subfamily Melolonthinae (Cockchafer). Part2.] // Fauna SSSR: N.S. No.52. M.–L.: Nauka. Zhestkokrylye. Vol.10. No.2. 280 p. [In Russian].

- Medvedev S.I. 1960. [Lamellicorn beetles (Scarabaeidae): subfamily Euchirinae, Dynastinae, Glaphyrinae, Trichiinae] // Fauna SSSR: N.S. No.74. M.-L.: Nauka. Zhestkokrylye. Vol.10. No.4. 400 p. [In Russian].
- Medvedev S.I. 1964. [Lamellicorn beetles (Scarabaeidae): subfamily Cetoniinae, Valginae] // Fauna SSSR: N.S. No.90. M.-L.: Nauka. Zhestkokrylye. Vol.10. No.5. 375 p. [In Russian].
- Nikolajev G.V. 1973. [A new genus and two new species the lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupinae) from Palaearctic] // Entomologicheskoe obozrenie. T.52. No.4. P.856–861. [In Russian].
- Nikolajev G.V. 2003. [The taxonomical structure of the subfamily Bolboceratinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) Palaearctic] // Tethys Entomological Research. No.8. P.187–206. [In Russian].
- Nikolajev G.V. 2016. [Taxonomic composition of the family Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) of the Russian fauna] // Caucasian entomological bulletin. Rostov-on-Don. Vol.12. No.1. P.81–91. [In Russian].
- Nikolskaya V.V. 1981. [Physical geography of the Far East]. M.: Vysshaia shkola. 128p. [In Russian].
- Vysshaja shkola. 128p. [In Russian]. Nikolskaya V. V., Timofeev D. A., Chichagov V.P. 1969. [Natural zoning] // Juzhnaja chast' Dal'nego Vostoka. M.: Nauka. P.304–345. [In Russian].
- Nikritin L.M. 1971. [Beetles of the genus *Popillia* Serv. (Coleoptera, Scarabaeidae) wreckers of plants in the Far East] // Trudy XIII Mezhdunarodnogo entomologicheskogo kongressa. L. Vol.2. P.369. [In Russian].
- Primorskii krai. [Agriculture] [An electronic resource] URL: http://www.agrien.ru/reg/приморский.html#rast (data obrashhenija: 20.03.2017). [In Russian].
- Primorskii krai. [Flora] [An electronic resource] URL: http://www.fegi.ru/primorye/BIOLOGY/flora.htm (data obrashhenija: 28.02.2017). [In Russian].
- Petrovitz R. 1968. Bekannte und unbekannte Scarabaeoidea (Hybosorinae, Troginae, Orphinae, Dynamopinae, Geotrupinae, Aegialinae). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G. Frey. Vol.19. P.179–187.

- Shabalin S.A. 2005. [To ecology and biology of *Popillia quadriguttata quadriguttata* (Fabricius, 1787) (Coleoptera, Scarabaeidae) in Primorskii Krai] // Chtenija pamjati A.I. Kurencova. No.16. Vladivostok, Dal'nauka. P.68–72. [In Russian].
- Shabalin S.A. 2011. [Distribution of the Scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in regions Far East of Russia] // Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii. Dopolnitel'nyi tom. Analiz fauny i obschii ukazatel' nazvanii. Vladivostok: Dal'nauka. P.65–80. [In Russian].
- Shabalin S.A., Bezborodov V.G. 2012. [Scarab beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) of the Sakhalin Oblast'] // Rastitel'nyj i zhivotnyj mir ostrovov severo-zapadnoj chasti Tihogo okeana (Materialy Mezhdunarodnogo kuril'skogo i Mezhdunarodnogo sahalinskogo proektov). Vladivostok, Dal'nauka. P.247–287. [In Russian].
- Shabalin S.A., Berlov E.Ya. 2008. [A new to Russia species of the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae)] // Zhoologichesky zhurnal. Vol.87. No.1. P.122–123. [In Russian].
- Shabalin S.A., Ivanov S.N. 2013. First record of *Valgus koreanus* Sawada, 1944 (Coleoptera: Scarabaeidae, Valginae) from Russia // Far Eastern Entomologist. No.265. P.11-15.
- Shokhin I.V. 2006. A review of the genera *Diastictus* Mulsant, 1842, *Pleurophorus* Mulsant, 1842, *Platytomus* Mulsant, 1842 and *Pararhyssemus* Balthasar, 1955 (Coleoptera: Scarabaeidae: Psammodiini) of Russia and adjacent territories // Kavkazskii entomologicheskii bulleten'. Vol.2. No.1. P.47–55. [In Russian].
- Takahashi T. 1999. Systematic catalog of Scarabaeoidea from Japan (lst. ed. supplement). Vol.27. No.3. P.1–104.
- Yablokov-Khnzoryan S.M. 1972. Two new species of dungbeetles from the USSR // Dokl. AN ArmSSR. No.54. P.281– 295.
- Zinchenko V.K., Egorov L.V., Reshetnikov S.V., 2017. [First records of two Coleoptera species (Histeridae, Scarabaeidae) for the fauna of Russia] // Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). Vol.16. No.4. P.311–313. [In Russian].