

三种圈养草食性野生动物粪便对粪食性金龟的引诱效果

高子靖^① 卜海侠^② 鲁长虎^{①*}

① 南京林业大学生物与环境学院 南京 210037; ② 南京红山森林动物园 南京 210028

摘要: 圈养草食性野生动物产生的大量粪便堆积容易造成环境污染, 且处理耗时耗力。如果能筛选、利用粪食性金龟对草食性野生动物粪便进行处理, 无疑具有一定的应用价值。本研究于 2019 年 8 和 9 月, 以南京红山森林动物园 3 种圈养草食性野生动物, 亚洲象 (*Elephas maximus*)、麝鹿 (*Dama dama*) 和长颈鹿 (*Giraffa camelopardalis*) 的新鲜粪便为诱饵, 在南京紫金山研究了粪便对粪食性金龟的引诱效果。本实验分为 2 个阶段, 第 1 阶段采用更换陷阱法, 第 2 阶段采用放置陷阱法, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 对粪食性金龟诱捕数量进行检验。第 1 阶段更换陷阱法共引诱采集粪食性金龟 4 597 头, 隶属于 1 科 5 属 7 种, 优势种为中华喻蛭螂 (*Onthophagus sinicus*) 和短亮凯蛭螂 (*Caccobius brevis*), 占总捕获量的比例分别为 48.79% 和 30.95%。第 2 阶段放置陷阱法共引诱采集粪食性金龟 3 512 头, 同样隶属于 1 科 5 属 7 种, 物种与阶段 1 实验结果相同。粪食性金龟对 3 种野生动物粪便显示多食性特征, 在 3 种粪便中取食活动的有效时间段主要集中在 1 ~ 2 d 内, 活动时间较短, 粪便放置第 7 天, 基本不存在粪食性金龟的活动。粪食性金龟群落的 Shannon-Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数在亚洲象粪便中相对较高。研究表明, 动物园 3 种圈养草食性野生动物粪便对粪食性金龟具有较好的引诱效果, 未来需进一步研究粪食性金龟对粪便的处理效果。

关键词: 粪食性金龟; 草食性野生动物粪便; 多样性; 南京红山森林动物园

中图分类号: Q958 文献标识码: A 文章编号: 0250-3263 (2020) 05-566-08

Attractiveness of Three Species of Captive Wild Herbivore Dung to Dung Beetles

GAO Zi-Jing^① BU Hai-Xia^② LU Chang-Hu^{①*}

① College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037;

② Nanjing Hongshan Forest Zoo, Nanjing 210028, China

Abstract: The accumulation of large amounts of dung from captive herbivorous wildlife can easily cause environmental pollution and its treatment is time-consuming. Dung beetles feed on the dung of mammals or

基金项目 江苏省高校优势学科建设工程项目;

* 通讯作者, E-mail: luchanghu@njfu.com.cn;

第一作者介绍 高子靖, 男, 硕士研究生; 研究方向: 动物生态与保护; E-mail: 1954470541@qq.com.

收稿日期: 2020-03-16, 修回日期: 2020-06-21 DOI: 10.13859/j.cjz.202005004

use mammalian dung as a place for breeding activities. If dung beetles can be screened and used to treat the dung of herbivorous wildlife, it will undoubtedly have certain application value. Fresh dung samples of three species of captive herbivorous wild mammals (namely, *Elephas maximus*, *Dama dama* and *Giraffa camelopardalis*) from Nanjing Hongshan Forest Zoo were used as bait in this study from August, 2019 to September, 2019. The replacement and placement trap methods during the two stages of the experiment were used in Nanjing Zijin mountain to investigate the attraction of dung to dung beetles. One-way ANOVA was used to test the trapping quantity of dung beetles. The results showed that a total of 4 597 dung beetles were recorded in the first stage, belonging to 7 species, 5 genera and 1 family. During the first stage, *Onthophagus sinicus* (48.79%) and *Caccobius brevis* (30.95%) were the dominant species (Table 1). In the second stage, 3 512 dung beetles were recorded, belonging to 7 species, 5 genera and 1 family (Fig. 2). Dung beetles showed polyphagous characteristics to the dung of three species of wild mammals and the effective time periods of feeding activities in all samples of dung were mainly concentrated in 1 - 2 d, which occupied a short time. There was almost no dung beetles found in the dung on the 7th day (Fig. 1, 3). Diversity index pattern of dung beetle community shows that Shannon-Wiener index and Pielou index were relatively higher in *E. maximus* dung (Fig. 4). The study shows that the dung of three species of herbivorous wild mammals in captivity from zoo have great attraction to dung beetles and further study is needed on the treatment effect on dung by dung beetles.

Key words: Dung beetles; Herbivorous wildlife dung; Diversity; Nanjing Hongshan Forest Zoo

粪食性金龟 (dung beetles) 主要包括粪金龟科 (Geotrupidae) 和金龟科 (Scarabaeidae) 中的部分亚科种类 (白明等 2005)。它们以哺乳动物粪便为食, 或把哺乳动物粪便作为繁殖活动的场所 (Halffter et al. 1966, Halffter 1991, 刘新民等 2004)。粪食性金龟对哺乳动物粪便的取食和活动能够直接促进粪便的分解, 其活动还使粪便的物理结构发生变化, 进而改变粪便中分解者微生物和酶活性, 对粪便分解起到间接促进作用 (Horgan 2001, Holter et al. 2007), 加快了养分从粪便到土壤再到植物的转移 (Yoshihara et al. 2015)。部分粪食性金龟对粪便进行埋藏过程中也会把其中的植物种子埋入土壤, 显著减少被食种子动物的取食, 协助种子的二次扩散 (Horgan 2001, Nichols et al. 2008, Koike et al. 2012)。因此, 粪食性金龟在保持生态系统完整性方面有着重要作用 (Slade et al. 2007, Nichols et al. 2008, Noriega et al. 2017)。

利用哺乳动物粪便来引诱粪食性金龟是野

外常见的研究方法。例如, 在热带雨林利用草食性和杂食性哺乳动物粪便诱捕四季活跃的粪食性金龟 (Estrada et al. 1993); 将粪便大小作为控制变量, 引诱发现, 粪食性金龟在羊粪中取食和繁殖的个体数最多, 且不同牛粪类型对粪食性金龟取食有显著影响 (Finn et al. 2002); 不同食性的哺乳动物粪便对粪食性金龟的引诱效果存在显著差异, 其中以杂食性动物的粪便最具吸引力 (Whipple et al. 2012); 对于粪便气味的研究表明, 粪便挥发的丁酸对粪食性金龟更具吸引力, 可能是其寻找食物的重要依据 (Wurmitzer et al. 2017)。

圈养草食性野生动物种类多, 数量庞大, 产生的粪便存在环境污染及处理困难等问题。以南京红山森林动物园为例, 其圈养各种珍稀野生动物 280 多种, 3 000 多只。据统计, 主要大型动物每年产粪便量达 240 m³, 其中亚洲象 (*Elephas maximus*) 每日产生的粪便有 200 kg 左右。对于粪便的处理主要是在园区的荒僻空地集中堆肥, 不仅占据空间, 且耗时耗力, 还

存在季节性限制。因此,本研究选择南京红山森林动物园亚洲象、黠鹿 (*Dama dama*) 和长颈鹿 (*Giraffa camelopardalis*) 粪便为引诱物,通过更换陷阱法和放置陷阱法检验对粪食性金龟的引诱效果,并观察其取食特征,为未来筛选粪食性金龟并利用粪食性金龟处理圈养草食性野生动物粪便提供基础。

1 材料与方法

1.1 实验方法

以3种草食性野生动物,亚洲象、黠鹿和长颈鹿的新鲜粪便为材料。第1阶段于2019年8月和9月采用更换陷阱法进行实验,每10d一次,每次实验连续3d,3次重复。实验当日上午8:00时在动物园收集相同重量的3种草食性野生动物的新鲜粪便,以每份250g装入保温箱中。在紫金山实验地地表埋入容积约3000ml、桶口直径约18cm的塑料桶作为诱捕器,桶口与地面平齐,桶内盛有200ml 70%酒精溶液,桶上架有网眼直径为5cm的硬塑料网。将新鲜粪便装入网眼直径为0.1cm的尼龙袋中,放置在硬塑料网上。3个诱捕器为1组,分10组设置共30个诱捕器,每组的3个诱捕器成正三角形各放置1种鲜粪诱饵,组内诱捕器间距2m,组间间隔10m。24h后收集进入诱捕器的所有粪食性金龟并更换新鲜粪便。

第2阶段于2019年9月采用放置陷阱法研究引诱效果随粪便放置时间的变化及不同草食性野生动物粪便种类对粪食性金龟的引诱效果差异。在实验地以2m间距设置30个诱捕器。分别于第1、2、3、4、5、7、14d的上午8:00时采集粪食性金龟,10次重复,根据图鉴鉴定种类并计数(刘广瑞等1997)。采集次日,将捕获个体规避紫金山实验地放归。

1.2 数据处理

统计捕获的粪食性金龟的物种数和个体数,个体数占群落总个体数10%以上的粪食性金龟为优势种,1%~10%为常见种,小于1%为稀少种。

根据采集到的粪食性金龟的体长和体重(体长>18.0mm、体重>300.0mg为大型;体长5.0~18.0mm、体重10.0~300.0mg为中型;体长<5.0mm、体重<10.0mg为小型)以及对粪便的利用特征(滚粪球型、掘洞型和粪居型)划分功能群(白明等2008,刘新民2011,刘伟等2013)。

采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)进行引诱效果随粪便放置时间变化的显著性差异分析。

将捕获的粪食性金龟优势种作为统计目标,以其在不同种粪便微生物境下的个体数差异表示不同草食性野生动物粪便种类对粪食性金龟的引诱效果差异。

多样性指标分析采用Shannon-Wiener指数和Pielou均匀度指数,其计算公式为 $H' = -\sum P_i \cdot \ln P_i$, $J = H' / \ln S$,式中, H' 为Shannon-Wiener指数, P_i 为第*i*个物种的个体数占群落总个体数的比例(即物种*i*的多度), J 为Pielou均匀度指数, S 为物种数目。

所有数据分析在SPSS 22.00上完成,差异水平设定为 $P < 0.05$ 。

2 结果

2.1 粪食性金龟种类与功能群划分

第1阶段利用3种新鲜野生动物粪便共诱捕到粪食性金龟4597头,隶属于1科5属7种(表1)。其中优势种为中华喻蜣螂(*Onthophagus sinicus*)和短亮凯蜣螂(*Caccobius brevis*),占总捕获量的比例分别为48.79%和30.95%;掘喻蜣螂(*O. fodiens*) (9.51%)和臭蜣螂(*Copris ochus*) (8.77%)为常见种;其余3种为稀少种,共占总捕获量的比例为1.98%。

捕获的7种粪食性金龟可划分为5个功能群(表1):大型滚粪球型、大型掘洞型、中型滚粪球型、中型掘洞型和小型掘洞型。中型和小型掘洞型的物种数相对较高,且小型掘洞型的个体数也最高。

表 1 诱捕的粪食性金龟种类、数量及功能群划分

Table 1 Species, number and functional group division of trapped dung beetles

功能群 Functional groups	物种 Species	数量 Number (ind)			合计 Total
		第 1 次实验 The first experiment	第 2 次实验 The second experiment	第 3 次实验 The third experiment	
大型滚粪球型 Large-telocoprids	臭蜣螂 <i>Copris ochus</i>	223	156	24	403
大型掘洞型 Large-paracoprids	镰双凹蜣螂 <i>Onitis falcatus</i>	23	20	3	46
中型滚粪球型 Medium-telocoprids	墨侧裸蜣螂 <i>Gymnopleurus mopsus</i>	10	0	0	10
中型掘洞型 Medium-paracoprids	掘喙蜣螂 <i>Onthophagus fodiens</i>	254	153	30	437
	婪喙蜣螂 <i>O. lenzi</i>	26	9	0	35
小型掘洞型 Small-paracoprids	中华喙蜣螂 <i>O. sinicus</i>	1 253	864	126	2 243
	短亮凯蜣螂 <i>Caccobius brevis</i>	834	525	64	1 423

2.2 引诱效果随粪便放置时间的变化

第 2 阶段采用放置陷阱法共诱捕粪食性金龟 3 512 头，隶属于 1 科 5 属 7 种，与第 1 阶段捕获种类相同。实验发现粪食性金龟的物种数和个体数均随着粪便放置时间的延长而降低，物种数变化较小，个体数有明显变化（图 1），且对 3 种粪便进行取食和活动的粪食性金龟个体数均不存在显著性差异（ $P > 0.05$ ）。进入粪便活动的粪食性金龟在第 1 天达到高峰，第 2 天相对较高，即粪食性金龟在 3 种粪便中取食和活动的有效时间段主要集中在 1 和 2 d 内，活动时间较短；粪便放置第 7 天时，3 种共 30 堆粪便中基本没有粪食性金龟活动。

从粪食性金龟功能群水平看，功能群大型滚粪球型、大型掘洞型、中型滚粪球型和小型掘洞型进入亚洲象粪便中取食和活动的个体数大于麋鹿粪便和长颈鹿粪便，功能群中型掘洞型则是在麋鹿粪便和长颈鹿粪便中较多。在捕获数较高的情况下，没有功能群显示偏好在 1 种或 2 种粪便中取食和活动。粪食性金龟诱食网络也显示出粪食性金龟多食性取食特征（图 2）。网络图连接的宽度由粪食性金龟个体数或引诱每一种粪食性金龟的引诱物来衡量，条形图大小由每一种粪食性金龟个体数和引诱物来衡量。

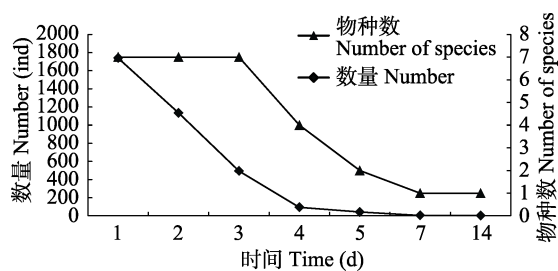


图 1 粪便引诱的粪食性金龟种类、数量变化趋势

Fig. 1 Variation trends of species and quantity of dung beetles attracted by dung

2.3 不同草食性野生动物粪便对粪食性金龟的引诱效果差异

对比分析捕获的优势种发现，中华喙蜣螂在亚洲象粪便微生境中与在麋鹿粪便和长颈鹿粪便微生境相比，粪便放置 1~3 d，同时期引诱的个体数最多，亚洲象粪便微生境与麋鹿粪便和长颈鹿粪便微生境之间存在显著性差异（ $P < 0.05$ ），4~14 d 时不同微生境之间则无显著性差异（ $P > 0.05$ ，图 3）；短亮凯蜣螂在 1 和 2 d 时，与长颈鹿粪便微生境相比，亚洲象粪便微生境中个体数最多，麋鹿粪便微生境则与长颈鹿粪便微生境无显著性差异（ $P > 0.05$ ），第 3 天时，短亮凯蜣螂在亚洲象粪便微生境中与在麋鹿粪便和长颈鹿粪便微生境相比，引诱的个体数同样最大，亚洲象粪便微生境与麋鹿

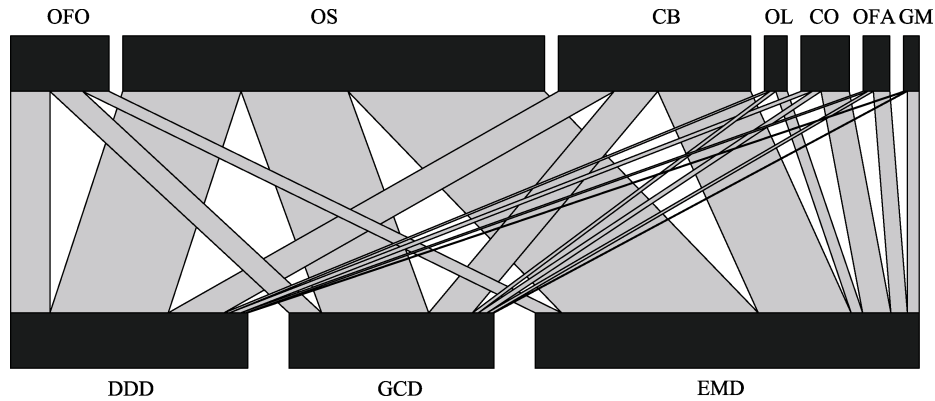


图 2 三种草食性野生动物粪便与粪食性金龟的诱食网络

Fig. 2 Attractant networks of three species of wild herbivore dung and dung beetles

OFO: 掘喙蜣螂; OS: 中华喙蜣螂; CB: 短亮凯蜣螂; OL: 婪喙蜣螂; CO: 臭蜣螂; OFA: 镰双凹蜣螂; GM: 墨侧裸蜣螂; DDD: 黠鹿粪; GCD: 长颈鹿粪; EMD: 亚洲象粪; 网络图连接的宽度由粪食性金龟个体数或引诱每一种粪食性金龟的引诱物来衡量。

OFO: *Onthophagus fodiens*; OS: *Onthophagus sinicus*; CB: *Caccobius brevis*; OL: *Onthophagus lenzi*; CO: *Copris ochus*; OFA: *Onitis falcatus*; GM: *Gymnopleurus mopsus*; DDD: *Dama dama* dung; GCD: *Giraffa camelopardalis* dung; EMD: *Elephas maximus* dung; Widths of links are scaled by the number of dung beetle individuals or by attractant visited by each beetle species.

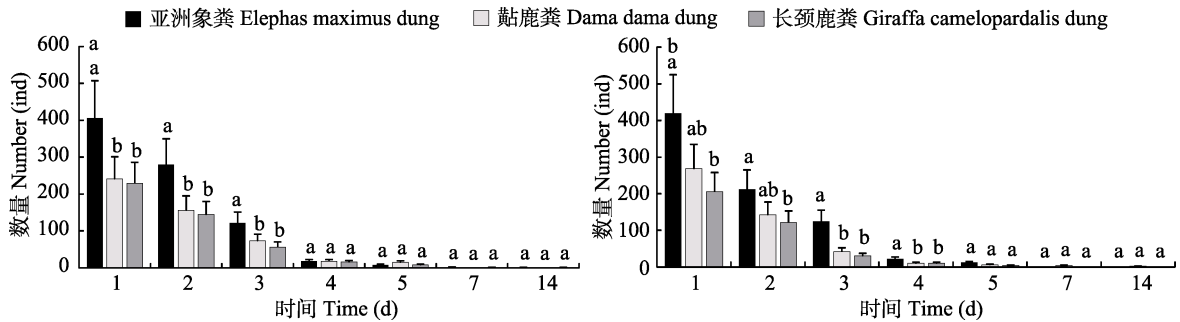


图 3 三种草食性野生动物粪便对两种主要粪食性金龟引诱效果随时间的变化

Fig. 3 Temporal changes in the luring effects of three species of wild herbivore dung on two main dung beetles

a. 三种草食性野生动物粪便对中华喙蜣螂的引诱效果; b. 三种草食性野生动物粪便对短亮凯蜣螂的引诱效果。图中不同字母表示差异显著 (One-Way ANOVA, $P < 0.05$), 相同字母表示无显著差异 (One-Way ANOVA, $P > 0.05$)。

a. The lure effect of three species of wild herbivore dung on *Onthophagus sinicus*; b. The lure effect of three species of wild herbivore dung on *Caccobius brevis*. Different letters in the figure indicate significant differences (One-Way ANOVA, $P < 0.05$) and the same letter means no significant difference (One-Way ANOVA, $P > 0.05$).

粪便和长颈鹿粪便微生境之间存在显著差异性 ($P < 0.05$), 4 ~ 14 d 时三种微生境则无显著差异性 ($P > 0.05$)。

随着粪便放置时间的延长, 个体数变化趋势相同, 都在粪便放置第 1 天时出现高峰, 后急剧下降。粪便放置 3 d 内, 亚洲象粪便微生境中中华喙蜣螂、短亮凯蜣螂个体数都高于黠

鹿粪便和长颈鹿粪便。第 4 天后, 随着粪便含水量的降低, 引诱效果减弱, 中华喙蜣螂和短亮凯蜣螂在三种粪便微生境中的个体数趋同并急剧降低。

计算了 3 种粪便中粪食性金龟群落的 Shannon-Wiener 多样性指数 (H') 和 Pielou 均匀度指数 (J), 分析发现在不同种粪便微生境

之间粪食性金龟群落的 2 种指数无显著性差异 ($P > 0.05$, 图 4)。亚洲象粪便中粪食性金龟群落的 Shannon-Wiener 多样性指数 (H') 显示出先增大后减小的趋势。在物种总数相同的条件下, H' 与各物种个体数的平均程度成正比, 随着粪便放置时间延长, 粪便引诱效果的减弱, 前 3 d 诱捕的粪食性金龟物种数一致, 个体数减少致使平均程度提高, 因此亚洲象粪便的 H' 在第 3 天达到最高, 麋鹿粪便、长颈鹿粪便相同。3 种粪便的 H' 大小都显示先增大后减小的趋势, 但同时期亚洲象粪便的 H' 较高, 麋鹿、长颈鹿粪便中粪食性金龟群落的 H' 大小相似。Pielou 均匀度指数 (J) 则受各物种个体数分布的均匀性影响, 亚洲象粪便中粪食性金龟群落的 J 显示出先增大后减小趋势, 第 5 天达到最高, 此时粪食性金龟群落有相对较高的 H' 和较少的物种数, 是其群落均匀度高的根本原因, 麋鹿粪便、长颈鹿粪便相同。3 种粪便的 J 大小都显示先增大后减小的趋势, 但同时期亚洲象粪便的 J 较高, 麋鹿、长颈鹿粪便中粪食性金龟群落的 J 大小相似。3 种粪便的多样性指数也说明亚洲象粪便的引诱效果比麋鹿粪便和长颈鹿粪便更好。

3 讨论

2 个阶段实验捕获的粪食性金龟物种相

同, 隶属于蜣螂亚科的 5 属 7 种。南京紫金山地属亚热带向暖温带过渡地带, 年均气温 15.7 °C, 其优势种为中华喙蜣螂和短亮凯蜣螂, 实验结果与金龟科适合在较温暖环境生存的观点相一致 (Lobo et al. 2000)。实验表明, 动物园 3 种食草动物粪便能够引诱粪食性金龟取食和活动, 并且 2 日内粪食性金龟活动最为活跃。气候适宜和粪食性金龟的活动活跃使得采用粪食性金龟处理圈养草食性野生动物粪便具有初步可行性, 并需要进一步的研究。

功能群的划分对确切评价不同粪食性金龟的生态功能具有重大意义。粪食性金龟功能群在不同生境中的组成特征存在变化 (刘新民 2011, 刘伟等 2013), 如在草地生境中, 大型滚粪球型和小型掘洞型较少, 而在森林生境中两者则广泛大量分布, 这与在森林生境中较小体型的粪食性金龟可以利用更大范围的微生境有关, 在粪便资源的竞争中更具优势, 更能适应森林狭窄复杂的环境 (Hanski et al. 1991)。这一观点与本研究结果中粪食性金龟群落组成中小型掘洞型占较大比重相符合。

圈养野生动物种类多样, 产粪便量大, 采用堆肥法会对周遭环境造成一定破坏, 导致其影响范围内的草地生产力降低, 植物缺氧、少光而死亡 (姜世成等 2006)。实验选取南京红山森林动物园中产粪量最大的亚洲象粪便为引

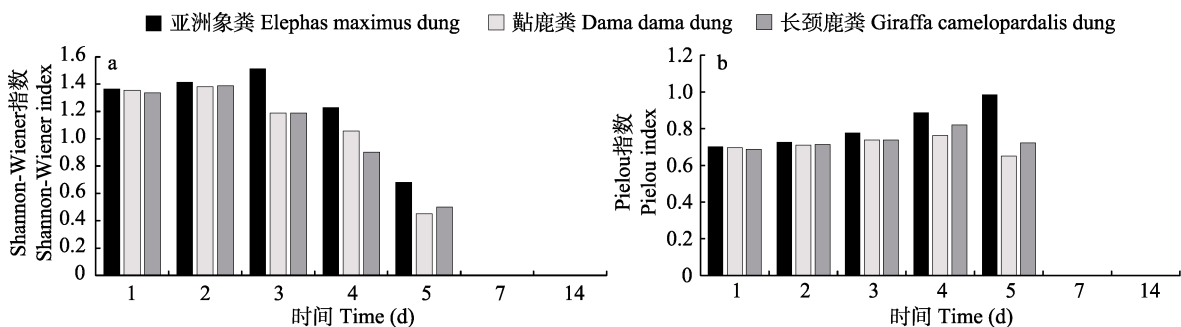


图 4 三种草食性野生动物粪便引诱的粪食性金龟多样性随时间的变化

Fig. 4 Variation of dung beetles diversity induced by dung of three species of wild herbivore over time

a. Shannon-Wiener 指数随时间的变化; b. Pielou 均匀度指数随时间的变化。

a. Change of Shannon-Wiener index over time; b. Change of Pielou index over time.

诱物, 辅以长颈鹿粪便和麝鹿粪便, 发现粪食性金龟均表现出多食性取食特征, 且同等重量的亚洲象粪便相比于麝鹿、长颈鹿粪便能引诱更多粪食性金龟, 这可能与亚洲象粪便的含水量高, 与麝鹿、长颈鹿粪便相比成大型团块状等因素有关。粪食性金龟对粪便的处理主要集中在新鲜粪便产出后的 2 日内, 此后捕获的粪食性金龟种类、数量急剧减少, 这应与粪便破碎、含水量减少等因素导致的引诱效果减弱有关, 说明新鲜粪便是粪食性金龟取食的关键因素之一, 这对解决动物园粪便堆积问题具有重要的参考意义。通过实验, 为未来筛选出最适宜处理动物园圈养草食性野生动物粪便的粪食性金龟提供线索。

利用欧洲距今约 53 000 年的第四纪蜣螂化石记录, 评估与史前巨型动物衰落相关的甲虫群落组成的长期变化, 同时考虑气候等其他因素发现, 过去的 53 000 年里, 观察到的粪食性金龟群落平均体型显著缩小, 体重下降速度由慢变快 (Raine et al. 2018, Schweiger et al. 2018)。且由于农业生产集约化、哺乳动物数量的减少等因素同样致使粪食性金龟的食物——粪便数量减少, 导致粪食性金龟群落急剧缩小。IUCN 在 1994 年版红色名录中已经包括 5 种金龟, IUCN (2007 年版) 挑选的 10 个作为全球物种灭绝风险指示的无脊椎动物类群中, 蜣螂亚科名列其中 (白明等 2010), 而 2019 年版红色名录中已增至 34 种粪食性金龟。粪食性金龟有时可以通过建立与人类新的互动关系以适应巨型动物的消失, 但这种适应能力取决于粪食性金龟在觅食和繁殖方面的可塑性 (Schweiger et al. 2018)。因此, 吸引粪食性金龟处理圈养草食性野生动物粪便是对粪食性金龟食物资源的有力补充, 一定程度上改善其生存环境, 有利于种群的延续和扩散。

粪食性金龟生存环境愈发严峻, 考虑到采集粪食性金龟是对稀少种种群的严重威胁, 及对粪食性金龟种群延续和扩散造成不利影响, 实验设计当日采集鉴定计数, 并于次日放归紫

金山实验地以外的生境中。但实验仍有欠缺, 未考虑是因粪便理化性质的改变还是因诱捕导致实验地粪食性金龟数量 (密度) 的下降而造成引诱效果减弱, 计划未来将同一粪便引诱物以 2 日为一周期, 放置在不同实验地来探究影响引诱效果的真正因素。利用粪食性金龟处理圈养草食性野生动物粪便仍有许多值得研究探索的内容: 不同季节、环境对粪食性金龟取食和活的影响; 粪食性金龟对不同种粪便的处理效率差异; 处理动物园圈养草食性动物粪便对南京紫金山粪食性金龟群落结构的影响等, 这些都有待更全面和深入的研究。

参 考 文 献

- Estrada A, Halfiter G, Coates-Estrada R, et al. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9(1): 45–54.
- Finn J A, Giller P S. 2002. Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Applied Soil Ecology*, 20(1): 1–13.
- Halfiter G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195–238.
- Halfiter G, Matthews E G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12: 14: 1–312.
- Hanski I, Cambefort Y. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, 283–304.
- Holter P, Scholtz C H. 2007. What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32(6): 690–697.
- Horgan F G. 2001. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *European Journal of Soil Biology*, 37(2): 103–111.
- Koike S, Morimoto H, Kozakai C. 2012. The role of dung beetles as a secondary seed disperser after dispersal by frugivore mammals in a temperate deciduous forest. *Acta Oecologica*, 41: 74–81.
- Lobo J M, Halfiter G. 2000. Biogeographical and ecological factors

- affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1): 115–126.
- Nichols E, Spector S, Louzada J. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6): 1461–1474.
- Noriega J A, Hortal J, Azcárate F M. 2017. Research trends in ecosystem services provided by insects. *Basic and Applied Ecology*, 26: 8–23.
- Raine E H, Mikich S B, Lewis O T, et al. 2018. Extinctions of interactions: quantifying a dung beetle – mammal network. *Ecosphere*, 9(11): e02491.
- Schweiger A, Svenning J. 2018. Down-sizing of dung beetle assemblages over the last 53 000 years is consistent with a dominant effect of megafauna losses. *Oikos*, 127(9): 1243–1250.
- Slade E M, Mann D J, Villanueva J F. 2007. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 76(6): 1094–1104.
- Whipple S D, Hoback W W. 2012. A comparison of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) attraction to native and exotic mammal dung. *Environmental Entomology*, 41(2): 238–244.
- Wurmitzer C, Blüthgen N, Krell F, et al. 2017. Attraction of dung beetles to herbivore dung and synthetic compounds in a comparative field study. *Chemoecology*, 27(2): 75–84.
- Yoshihara Y, Sato S. 2015. The relationship between dung beetle species richness and ecosystem functioning. *Applied Soil Ecology*, 88: 21–25.
- 白明, 杨星科. 2005. 金龟总科(Coleoptera: Scarabaeoidea)分类系统研究进展 // 中国科学院动物研究所. 第五届生物多样性保护与利用高新科学技术国际研讨会暨昆虫保护、利用与产业化国际研讨会论文集. 北京: 北京科学出版社, 523–535.
- 白明, 杨星科. 2008. 粪食性金龟的行为及其适应演化. *昆虫知识*, 45(3): 499–505
- 白明, 杨星科. 2010. 蜣螂的生态价值和保护意义. *昆虫知识*, 47(1): 39–46.
- 姜世成, 周道玮. 2006. 牛粪堆积对草地影响的研究. *草业学报*, 25(11): 30–35.
- 刘广瑞, 章有为, 王瑞. 1997. 中国北方常见金龟子彩色图鉴. 北京: 中国林业出版社, 1–106.
- 刘伟, 门丽娜, 刘新民. 2013. 内蒙古武川县农田退耕还草对粪金龟子群落的影响. *生态学报*, 33(15): 4724–4736.
- 刘新民. 2011. 放牧对内蒙古典型草原粪金龟子群落的影响. *昆虫学报*, 54(12): 1406–1415.
- 刘新民, 杨劼. 2004. 土壤金龟总科昆虫的生态学研究进展. *内蒙古师范大学学报: 自然科学汉文版*, 33(2): 188–194.