

ADAM BYK, ARTUR RUTKIEWICZ

Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników (Coleoptera: Scarabaeoidea) i ich dynamika sezonowa w uprawach i młodnikach sosnowych w Lasach Człuchowskich (północno-zachodnia Polska)

Structure and seasonal dynamics of dung beetle communities (Coleoptera: Scarabaeoidea) in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest (NW Poland)

ABSTRACT

Byk A., Rutkiewicz A. 2020. Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników (Coleoptera: Scarabaeoidea) i ich dynamika sezonowa w uprawach i młodnikach sosnowych w Lasach Człuchowskich (północno-zachodnia Polska). Sylwan 164 (6): 482-496. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2020006>.

The research was conducted in the Człuchów Forest (NW Poland). Eight research plots representing early developmental stages (forest plantation and thicket stage) of Scots pine stands were established. Five traps baited with cow dung were set in each of the plots. In total, 24,811 specimens representing 34 species of dung beetles (coprophagous Scarabaeoidea) were collected. The structure of dung beetle communities inhabiting forest plantations and thicket stages of pine stands changes in the course of the vegetation season. The culmination of the process takes place in July, when a dramatic drop in the number of both individuals and species occurs. Dung beetle communities inhabiting forest plantations and thicket stages of pine stands are dominated by earth-boring dung beetles (Geotrupidae). The proportion of individuals representing Aphodiinae and Scarabaeinae dung beetles amounts to less than 40% of the total. *Anoplotrupes stercorosus* plays the role of the superdominant in those communities, and *Trypocopris vernalis* is a superdominant or dominant species. Two communities of dung beetle were differentiated, based on the season of adult activity: spring-autumn type (characterized by high species richness and the presence of *Agrilinus ater*, *Calamasternus granarius*, *Chilothorax paykulli*, *Copris lunaris*, *Esymus merdarius*, *Heptaulacus testudinarius*, *Melinopterus sphaelatus*, *Nimbus contaminatus*, *Oxyomus sylvestris* and *Rhyssalus puncticollis*) and spring-summer type (characterized by the lowest species richness and the presence of *Bodilopsis rufa*, *B. sordida*, *Geotrupes spiniger*, *Limarus zenkeri*, *Othophorus haemorrhoidalis* and *Rhodaphodius foetens*).

KEY WORDS

Geotrupidae, Scarabaeidae, coprophagous beetles, forest, Pomeranian Lake District

ADDRESSES

Adam Byk ⁽¹⁾ – e-mail: adam_byk@sggw.pl

Artur Rutkiewicz ⁽²⁾ – e-mail: A.Rutkiewicz@ibles.waw.pl

⁽¹⁾ Katedra Ochrony Lasu, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

⁽²⁾ Zakład Ochrony Lasu, Instytut Badawczy Leśnictwa; Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

Wstęp

Poświętniki (Scarabaeoidea) zasiedlają wszystkie regiony zoogeograficzne świata. Najliczniej zamieszkują strefę międzyzwrotnikową, a ich liczba wraz z posuwaniem się na północ gwałtownie maleje [Tesař 1957]. W obrębie poświętników dominują koprofagi (koprofagiczne Scarabaeoidea), które pełnią kluczową rolę w rozkładzie odchodów [Hanski, Cambefort 1991; Nichols i in. 2008]. Ich liczbę szacuje się na około 7 tys. gatunków [Hanski, Cambefort 1991]. Koprofagiczne poświętniki to owady endokopryczne (np. z rodzaju *Aphodius*), parakopryczne (np. z rodzaju *Onthophagus*) lub telekopryczne (np. z rodzaju *Scarabaeus*). Gatunki endokopryczne składają jaja bezpośrednio w odchodach, gatunki parakopryczne kopią w ziemi pod odchodami tunele różnej długości zakończone komorami lęgowymi, natomiast gatunki telekopryczne po uprzednim oddzieleniu i uformowaniu porcji odchodów odtaczają ją i kopią tunele zakończone komorą lęgową, niekiedy w znacznej odległości od odchodów [Bornemissza 1976; Hanski, Cambefort 1991; Byk, Piętka 2018]. Zróżnicowane sposoby postępowania z odchodami (w tym żerowania, przemieszczania i gromadzenia) stymulują ich rozkład oraz napowietrzenie gleby, rozsiewanie roślin czy ograniczenie liczby pasożytów [Bornemissza 1970, 1976; Rembiałkowska 1980; Rojewski 1980; Fry, Lonsdale 1991; Beynon i in. 2015; Byk, Piętka 2018; Hülsmann i in. 2020].

Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników na pastwiskach w Europie (w tym również w Polsce) jest dobrze poznana. Badali ją między innymi: Brey Meyer [1974], Stebnicka [1976], Brey Meyer i Zachareva-Stoilowa [1983], Wassmer i in. [1994], Wassmer [1995], Bunalski [1996a, b], Barbero i in. [1999], Hutton i Giller [2003], Żuk [2005], Górz [2007], Buse i in. [2015], Mroczyński i Komosiński [2014] oraz Jugovic i in. [2018, 2019]. Natomiast struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników w lasach jest poznana w stopniu niedostatecznym. W Polsce badano ją w Lasach Człuchowskich [Szyszko 1983; Byk, Rutkiewicz 2017], w Puszczy Białowieskiej [Szwalko 1995; Kamiński i in. 2015] i w Puszczy Kampinoskiej [Mroczyński, Marczak 2016, 2017]. Wyniki przytoczonych opracowań wskazują na istotne różnice w liczebności i składzie gatunkowym zgrupowań koprofagicznych poświętników zamieszkujących pastwiska i lasy. Badania te wykazały, że trzon leśnych zgrupowań koprofagicznych poświętników tworzą: *Acrossus depressus* (Kugelann, 1792), *A. rufipes* (Linnaeus, 1758), *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791), *Aphodius pedellus* (De Geer, 1774), *Chilothorax distinctus* (O.F. Müller, 1776), *Euorodalus coenosus* (Panzer, 1798), *Planolinus fasciatus* (A.G. Olivier, 1789) i *Trypocoprus vernalis* (Linnaeus, 1758).

Bunalski [1996b] przedstawił oparty o okres pojawu stadiów imaginalnych podział koprofagicznych poświętników na grupy fenologiczno-pokoleniowe i wyróżnił gatunki: całosezonowe, wiosenno-jesienne, wiosenne, wiosenno-letnie, letnio-jesienne i jesienne. Byk i Węgrzynowicz [2015] przedstawili zmiany zachodzące w ciągu sezonu wegetacyjnego w strukturze zgrupowań koprofagicznych poświętników zamieszkujących starsze rozwojowe lasy. Niniejsza praca stanowi dopełnienie tych badań i przedstawia zmiany zachodzące w ciągu sezonu wegetacyjnego w strukturze zgrupowań koprofagicznych poświętników zamieszkujących uprawy leśne i młodniki. Duża liczba gatunków koprofagicznych poświętników znajdujących w młodszych drzewostanach wiosną w porównaniu do znajdujących latem i jesienią nasuwa pytania eksploracyjne:

- Czy liczba osobników i gatunków koprofagicznych poświętników zamieszkujących młodsze drzewostany w trakcie sezonu wegetacyjnego ulega redukcji?
- Czy proces ten ma charakter ciągły, czy też skokowy, a jeżeli skokowy, to kiedy zachodzi największa redukcja liczby gatunków?

Materiał i metody

Lasy Człuchowskie leżą na terenie Polski, w obrębie Działu Pomorskiego, w Krainie Sandrowych Przedpola Pojezierzy Środkowopomorskich w Podkrajnie Wałeckiej. Duże obszary zajmują tu równiny sandrowe z borami (zespół *Leucobryo-Pinetum*) i borami mieszanymi (*Fago-Quercetum*, *Quercu-Pinetum*) [Matuszkiewicz 1993]. Powierzchnie badawcze zlokalizowano w drzewostanach Nadleśnictwa Niedźwiady i przyległych drzewostanach Nadleśnictwa Osusznica. Obszar ten zajmuje zwarty kompleks leśny, w którym główny udział mają siedliska borowe (około 90%), w tym bór świeży (około 80%). Są to lite sośniny z niewielką domieszką świerka i brzozy [Plan... 1992].

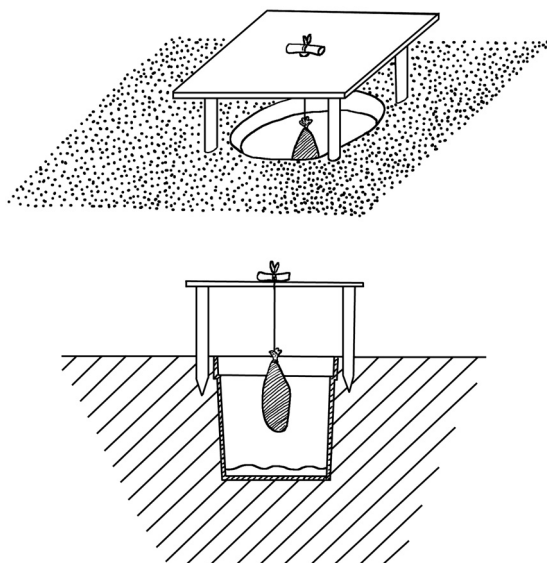
W ramach badań założono 8 powierzchni reprezentatywnych dla młodszych faz rozwojowych drzewostanów sosnowych (tab. 1). Na każdej powierzchni badawczej założono 5 pułapek ziemnych z glikolem i z przynętą, którą stanowiła porcja ekskrementów krowich o objętości 10 cm³ (ryc. 1). Wielkość pojedynczej porcji ekskrementów przyjęto, zakładając, że ich masa powinna umożliwiać poznanie pełnego składu gatunkowego zgrupowania, ale nie powinna zmieniać

Tabela 1.

Powierzchnie badawcze założone do odłowu koprogicznych poświętników w drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich

Study sites established for collecting dung beetles in Scots pine stands in the Człuchów Forest

Powierzchnia Study site	Leśnictwo Forest district	Oddział Compartment	Wiek [lata] Stand age [years]	Zbiorowisko Plant community type
Up1	Pustowo	118b	2	<i>Epilobio-Senecionetum sylvatici</i>
Up2	Stara Brda	92j	2	<i>Epilobio-Senecionetum sylvatici</i>
Up3	Stary Most	293a	4	<i>Sedo-Scleranthetea</i>
Up4	Stara Brda	88a	2	<i>Sedo-Scleranthetea Vaccinio-Piceetea</i>
M11	Pustowo	139f	12	<i>Sedo-Scleranthetea Vaccinio-Piceetea</i>
M12	Stara Brda	60f	11	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
M13	Stara Brda	66j	12	<i>Sedo-Scleranthetea Vaccinio-Piceetea</i>
M14	Stara Brda	63k	11	<i>Epilobio-Senecionetum sylvatici</i>



Ryc. 1.

Pułapka ziemna z przynętą do odłowu koprogicznych poświętników (rys. J. Piętka)
Baited ground trap for collecting dung beetles
(drawing by J. Piętka)

stosunków pokarmowych na badanej powierzchni ani wabić osobników spoza badanego arealu. W okresie badawczym funkcjonowało 40 pułapek. Owady wybierano w odstępach miesięcznych od kwietnia do października w latach 1998 i 1999.

Układ systematyczny oraz nazewnictwo gatunków przyjęto za „Catalogue of Palearctic Coleoptera” [Löbl, Löbl 2016], a układ dominacji zgodnie ze skalą: superdominanty – >30,00%, dominanty – 5,01-30,00%, subdominanty – 1,01-5,00% i akcydenty – ≤1,00% [Kasprzak, Niedbała 1981].

Podobieństwo faunistyczne zgrupowań koprofagicznych poświętników zamieszkujących młodsze drzewostany sosnowe w różnych miesiącach oceniono przy użyciu numerycznej analizy skupień metodą Warda, a jako miarę powinowactwa przyjęto kwadrat odległości euklidesowej. W pracy sprawdzono istotność statystyczną różnic w liczbie gatunków i liczebności koprofagicznych poświętników. Za próbę przyjęto łowność pułapki w ciągu miesiąca. Zgodność danych z rozkładem normalnym zweryfikowano testem Shapiro-Wilka, a jednorodność wariancji testem Levene’a. Przy zastosowaniu nieparametrycznego testu Kruskala-Wallisa przetestowano wpływ pory roku na liczbę gatunków i liczbę osobników koprofagicznych poświętników, w tym koprofagicznych Aphodiinae, Geotrupinae i Scarabaeinae. Miesiące potraktowano jako zmienną niezależną, a liczbę osobników i liczbę gatunków jako zmienne zależne. Analizę statystyczną wykonano w programie Statistica 13.3.

Wyniki

Podczas badań odłowiono 24 811 osobników koprofagicznych poświętników należących do 34 gatunków, 3 podrodzin (Aphodiinae, Geotrupinae, Scarabaeinae) i 2 rodzin (Geotrupidae, Scarabaeidae). Największą liczbę osobników odłowiono w sierpniu (4748 osobników), natomiast najniższą w kwietniu (1171 osobników). W maju odłowiono 3752 osobniki, w czerwcu 4584 osobniki, w lipcu 4233 osobniki, we wrześniu 4306 osobników, a w październiku 2017 osobników. Od maja do końca września odłowiono ponad 87% wszystkich osobników, w kwietniu niespełna 5%, a w październiku poniżej 9%. Najliczniej odławianymi gatunkami były: *Anoplotrupes stercorosus*, *Trypocopris vernalis*, *Aphodius pedellus*, *Chilothorax distinctus*, *Euorodalus coenosus*, *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus, 1758), *Acrossus rufipes*, *Onthophagus fracticornis* (Preyssler, 1790), *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus, 1758), *Onthophagus nuchicornis* (Linnaeus, 1758) i *Melinopterus prodromus* (Brahm, 1790). Stanowiły one blisko 97% wszystkich odłowionych osobników (tab. 2).

W młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich łowność koprofagicznych Geotrupinae wzrastała od kwietnia do sierpnia i w miesiącu tym była najwyższa. Następnie ich łowność zmalała, nieznacznie we wrześniu i gwałtownie w październiku. Łowność koprofagicznych Aphodiinae wzrastała tylko od kwietnia do maja, w czerwcu i lipcu malała, a następnie ponownie wzrosła w sierpniu i nieznacznie zmalała we wrześniu. Ich łowność była najwyższa w październiku. Natomiast łowność koprofagicznych Scarabaeinae wzrastała od kwietnia do czerwca i w tym miesiącu była najwyższa, a następnie zmalała w lipcu. W sierpniu ich łowność ponownie wzrosła i już do października malała. Łowność Geotrupinae była wyższa niż Aphodiinae i zdecydowanie wyższa niż Scarabaeinae. W efekcie łowność koprofagicznych poświętników odzwierciedla trendy łowności koprofagicznych Geotrupinae, chociaż w lipcu odnotowano nieznaczny spadek łowności koprofagicznych poświętników w odróżnieniu od łowności koprofagicznych Geotrupinae (ryc. 2).

W młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich średnia liczba odłowionych gatunków koprofagicznych Geotrupinae wzrastała od kwietnia do maja i w miesiącu tym była najwyższa. Następnie średnia liczba odłowionych gatunków Geotrupinae malała do lipca, ponownie wzrastała do września i gwałtownie malała w październiku. Średnia liczba gatunków

Tabela 2.

Koprofagiczne poświętniki odłowione w pułapki ziemne z przynętą w młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich w poszczególnych miesiącach (IV-X) i łącznie (Σ oraz %)

Dung beetles collected into baited ground traps in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest in individual months (IV-X) and in total (Σ and %)

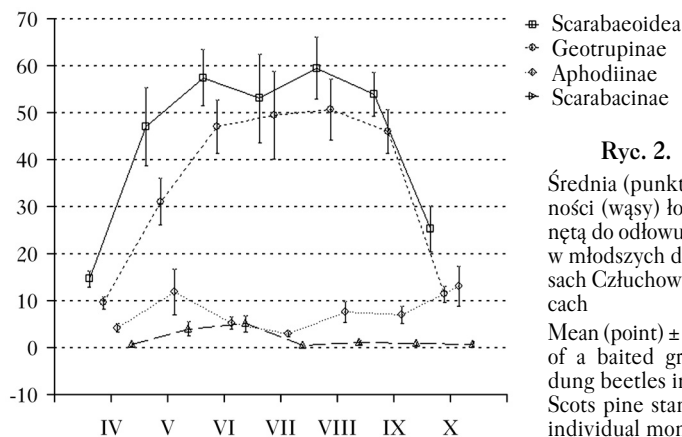
	PGG	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Σ	%
Geotrupidae: Geotrupinae										
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	Y	367	1 200	1 959	2 409	2 105	2 254	734	11 028	44,45
<i>Geotrupes spiniger</i> (Marsham, 1802)	Su-Au	0	0	2	3	5	0	0	10	0,04
<i>G. stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	Y	17	88	43	15	101	100	36	400	1,61
<i>Trypocopris vernalis</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Su	318	885	1 616	1 513	1 829	1 294	89	7 544	30,41
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Au	69	306	134	11	1	25	56	602	2,43
Scarabaeidae: Aphodiinae										
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	Sp-Su	0	10	60	11	3	2	0	86	0,35
<i>A. rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Su-Au	0	0	70	133	240	57	2	502	2,02
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	Sp-Su	0	1	0	0	0	0	0	1	0,01
<i>Aphodius pedellus</i> (De Geer, 1774)	Y	17	69	159	19	332	367	444	1 407	5,67
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	Su-Au	0	0	0	1	3	4	0	8	0,03
<i>B. sordida</i> (Fabricius, 1775)	Su-Au	0	0	0	0	0	3	0	3	0,01
<i>Calamasternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Sp	13	3	0	0	0	0	0	16	0,06
<i>Chilothorax distinctus</i> (O.F. Müller, 1776)	Sp-Au	144	133	4	0	0	54	479	814	3,28
<i>Ch. paykulli</i> (Bedel, 1908)	Sp-Au	1	0	0	0	0	0	6	7	0,03
<i>Colobopteru erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Su	0	19	2	0	0	0	0	21	0,08
<i>Esymus merdarius</i> (Fabricius, 1775)	Sp	2	0	0	0	0	0	0	2	0,01
<i>E. pusillus</i> (Herbst, 1789)	Sp-Su	2	1	5	0	1	0	0	9	0,04
<i>Euorodalus coenosus</i> (Panzer, 1798)	Sp-Su	6	543	115	40	0	0	0	704	2,84
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Su	0	32	6	1	11	19	0	69	0,28
<i>Heptaulacus testudinarius</i> (Fabricius, 1775)	Sp	1	8	0	0	0	0	0	9	0,04
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	Su-Au	0	0	0	0	7	5	0	12	0,05
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	Sp-Au	117	103	0	0	0	12	38	270	1,09
<i>M. sphaelatus</i> (Panzer, 1798)	Sp-Su	0	2	0	0	0	0	0	2	0,01
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	Au	0	0	0	0	0	0	1	1	0,01
<i>Othophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Au	0	0	0	0	0	1	0	1	0,01
<i>Oxyomus sylvestris</i> (Scopoli, 1763)	Sp	8	0	0	0	0	0	0	8	0,03
<i>Planolinus fasciatus</i> (A.G. Olivier, 1789)	Sp-Au	31	25	0	0	0	7	71	134	0,54
<i>Rhodaphodius foetens</i> (Fabricius, 1787)	Su-Au	0	0	0	39	18	29	0	86	0,35
<i>Rhysemus puncticollis</i> (Brown, 1929)	Y	0	1	0	0	0	0	0	1	0,01
Scarabaeidae: Scarabaeinae										
<i>Copris lunaris</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Su	0	1	0	0	0	0	0	1	0,01
<i>Onthophagus fracticornis</i> (Preysslner, 1790)	Y	33	148	65	5	45	47	60	403	1,62
<i>O. nuchicornis</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Su	8	99	240	20	15	8	0	390	1,57
<i>O. ovatus</i> (Linnaeus, 1758)	Sp-Su	8	23	77	11	10	7	1	137	0,55

Tabela 2 ciąg dalszy

	PGG	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	Σ	%
<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	Sp-Su	9	45	18	2	22	11	0	107	0,43
<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	Sp-Su	0	7	9	0	0	0	0	16	0,06
Σ		1171	3 752	4 584	4 233	4 748	4 306	2 017	24 811	100,0
%		4,72	15,12	18,48	17,06	19,14	17,36	8,13	100,00	

PGG – grupa fenologiczno-pokoleniowa: Y – gatunek całosezonowy, Sp-Au – gatunek wiosenno-jesienny, Sp – gatunek wiosenny, Sp-Su – gatunek wiosenno-letni, Su-Au – gatunek letnio-jesienny, Au – gatunek jesienny

PGG – phenological-generational group: Y – whole season species, Sp-Au – spring-autumn species, Sp – spring species, Sp-Su – spring-summer species, Su-Au – summer-autumn species, Au – autumn species



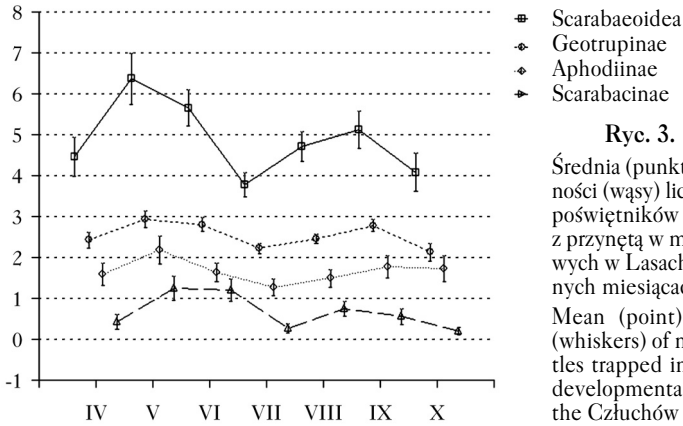
Ryc. 2.

Średnia (punkt) \pm 95-procentowy przedział ufności (wąsy) łowność pułapki ziemnej z przyętą do odłowu koprofagicznych poświętników w młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich w poszczególnych miesiącach

Mean (point) \pm 95% confidence interval of yield of a baited ground trap used for collecting dung beetles in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest by individual months

Geotrupinae odłowionych we wrześniu była zbliżona do liczby gatunków odłowionych w maju. Średnia liczba odłowionych gatunków koprofagicznych Aphodiinae odzwierciedla trendy liczby odłowionych gatunków koprofagicznych Geotrupidae. Jednakże liczba gatunków Aphodiinae odłowionych w maju była znacznie wyższa od liczby gatunków odłowionych we wrześniu. Natomiast średnie liczby odłowionych gatunków koprofagicznych Scarabaeinae, jak również wszystkich koprofagicznych poświętników odzwierciedlają trendy liczby odłowionych gatunków koprofagicznych Aphodiinae (ryc. 3).

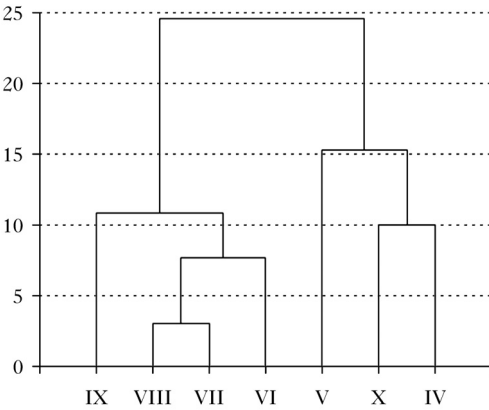
Analizując podobieństwo faunistyczne zgrupowań koprofagicznych poświętników w młodszych drzewostanach sosnowych, wyodrębniono dwie aglomeracje (ryc. 4). W skład pierwszej weszły zgrupowania koprofagicznych poświętników występujące w kwietniu, maju i październiku. Reprezentują one wiosenno-jesienny typ zgrupowania koprofagicznych poświętników młodszych drzewostanów sosnowych (SpAuDB). Rolę superdominanta pełnił tu *Anoplotrupes stercorosus* (33,2%), a dominatów: *Trypocopris vernalis* (18,6%), *Chilothorax distinctus* (10,9%), *Euorodalus coenosus* (7,9%), *Aphodius pedellus* (7,6%) i *Typhaeus typhoeus* (6,2%). Subdominantami były: *Melinopterus prodromus* (3,7%), *Onthophagus fracticornis* (3,5%), *Geotrupes stercorarius* (2,0%), *Planolinus fasciatus* (1,8%) i *Onthophagus nuchicornis* (1,5%). Tak ukształtowany trzon zgrupowań uzupełniało 18 gatunków akcesorycznych, z 10 gatunkami specyficznymi, nieobecnymi w drugiej aglomeracji: *Agrilinus ater*, *Calamasternus granarius*, *Chilothorax paykulli*, *Copris lunaris*, *Esymus merdarius*, *Heptaaulacus testudinarius*, *Melinopterus sphaelatus*, *Nimbus contaminatus*, *Oxyomus sylvestris* i *Rhyssmus puncticollis* (ryc. 5). W zgrupowaniu tym udział osobników *Geotrupinae* wynosił 60,0%, *Aphodiinae* – 33,6% i *Scarabaeinae* – 6,4%. Druga aglomeracja skupiała zgrupowania koprofagicznych poświętników występujące w czerwcu, lipcu, sierpniu i wrześniu. Reprezentują one wiosen-



Ryc. 3.

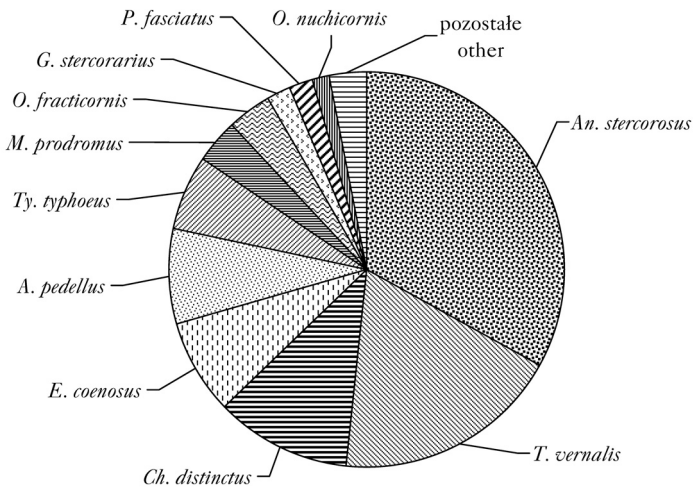
Średnia (punkt) \pm 95-procentowy przedział ufności (wąsy) liczba gatunków koprofagicznych poświętników odłowiona w pułpkę ziemną z przynętą w młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich w poszczególnych miesiącach

Mean (point) \pm 95% confidence interval (whiskers) of number of species of dung beetles trapped in a baited ground trap in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest by individual months



Ryc. 4.

Podobieństwo zgrupowań koprofagicznych poświętników występujących w młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich
Similarity of dung beetle communities occurring in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest



Ryc. 5.

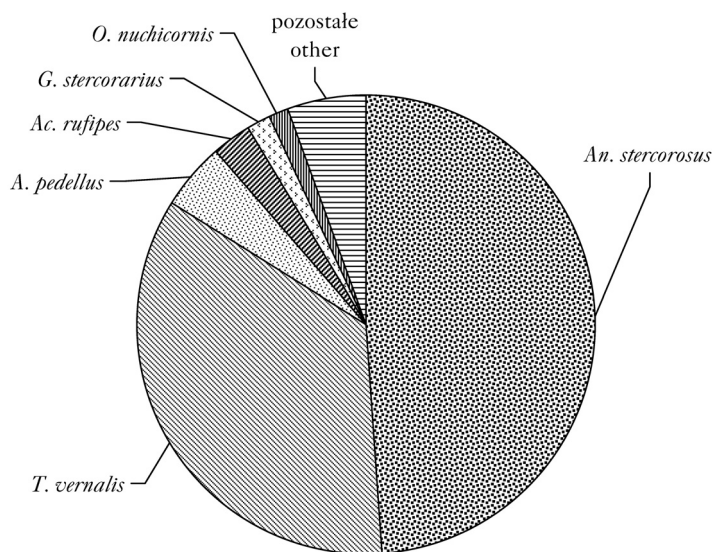
Struktura gatunków w wiosenno-jesiennym zgrupowaniu koprofagicznych poświętników młodszych drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich

Species composition of a spring-autumn dung beetle community in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest

no-letni typ zgrupowania koprofagicznych poświętników młodszych drzewostanów sosnowych (SpSuDB). Od czerwca do września w roli superdominanta wystąpiły *Anoplotrupes stercorosus* (48,8%) i *Trypocopriss vernalis* (35,0%). Subdominantami były: *Aphodius pedellus* (4,9%), *Acrossus rufipes* (2,8%), *Geotrupes stercorarius* (1,6%) i *Onthophagus nuchicornis* (1,4%). Tak ukształtowany trzon zgrupowań uzupełniało 19 gatunków akcesorycznych, a wśród nich 6 gatunków specyficznych, nieobecnych w pierwszej aglomeracji: *Bodilopsis rufa*, *B. sordida*, *Geotrupes spiniger*, *Limarus zenkeri*, *Othophorus haemorrhoidalis* i *Rhodaphodius foetens* (ryc. 6). W zgrupowaniu tym udział osobników Geotrupinae wynosił 86,3%, Aphodiinae – 10,3%, a Scarabaeinae – 3,4%.

Średnia miesięczna liczba osobników odłowionych w pułapkę była wyższa w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych poświętników ($M=55,8$; $SE \pm 1,7$) niż w zgrupowaniu wiosenno-jesiennym ($28,9 \pm 1,8$). Średnie te różniły się istotnie ($z=11,923$, $p<0,01$) ($H(1, N=560)=142,1970$, $p<0,001$). Podobnie średnia miesięczna liczba osobników odłowionych w pułapkę była wyższa w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych Geotrupinae ($48,2 \pm 1,7$) niż w zgrupowaniu wiosenno-jesiennym ($17,4 \pm 1,1$). Średnie te różniły się istotnie ($z=14,455$, $p<0,01$) ($H(1, N=560)=209,0012$, $p<0,001$). Natomiast średnia miesięczna liczba osobników odłowionych w pułapkę była niższa w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych Aphodiinae ($5,7 \pm 0,4$) niż w zgrupowaniu wiosenno-jesiennym ($9,7 \pm 1,1$), jednak średnie te nie różniły się istotnie ($z=0,896$, $p=0,370$) ($H(1, N=560)=0,8129992$, $p=0,3672$). Średnia miesięczna liczba osobników odłowionych w pułapkę w wiosenno-letnim ($1,91 \pm 0,26$), jak i wiosenno-jesiennym ($1,84 \pm 0,30$) zgrupowaniu koprofagicznych Scarabaeinae była podobna. Średnie te nie różniły się istotnie ($z=1,141$, $p=0,254$) ($H(1, N=560)=1,661451$, $p=0,1974$) (ryc. 7).

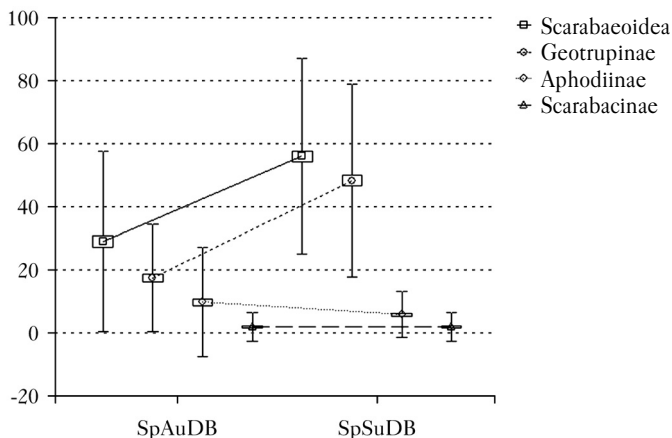
Średnia miesięczna liczba gatunków odłowionych w pułapkę była wyższa w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych poświętników ($M=5,1$; $SE \pm 0,1$) niż w zgrupowaniu wiosenno-jesiennym ($4,3 \pm 0,2$). Średnie te różniły się istotnie ($z=3,655$, $p<0,001$) ($H(1, N=560)=13,66061$,



Ryc. 6.

Struktura gatunków w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych poświętników młodszych drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich

Species composition of a spring-summer dung beetle community in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest



Ryc. 7.

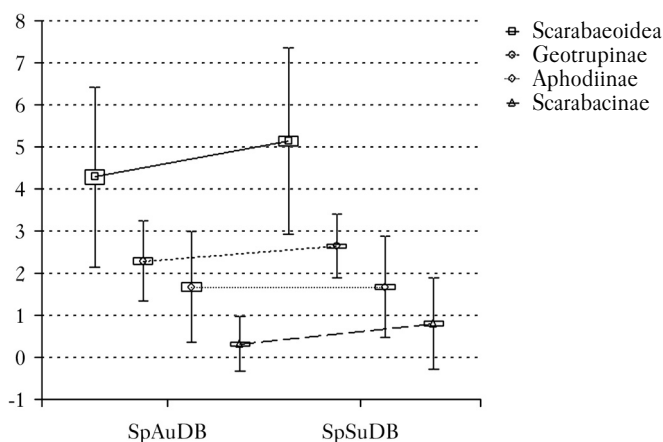
Średnia (punkt) \pm błąd standardowy (ramka), \pm odchylenie standardowe (wąsy) miesięczna liczba osobników w wiosenno-jesiennych (SpAuDB) i wiosenno-letnich (SpSuDB) zgrupowaniach koprofagicznych poświętników odłowionych w pułapkę ziemną z przynętą w młodszych drzewostanach sosnowych w Łasach Człuchowskich

Mean (point) \pm standard error (box), \pm standard deviation (whiskers) monthly number of individuals in spring-autumn (SpAuDB) and spring-summer (SpSuDB) communities of dung beetle individuals trapped in a baited ground trap in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest

$p=0,0002$). Podobnie średnia miesięczna liczba gatunków odłowionych w pułapkę była wyższa w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych Geotrupinae ($2,6 \pm 0,1$) niż w zgrupowaniu wiosenno-jesiennym ($2,3 \pm 0,1$). Średnie te różniły się istotnie ($z=3,995$, $p<0,001$) ($H(1, N=560) = 18,42350$, $p<0,0001$). Natomiast średnia miesięczna liczba gatunków odłowionych w pułapkę w wiosenno-letnim ($1,68 \pm 0,06$), jak i wiosenno-jesiennym ($1,67 \pm 0,10$) zgrupowaniu koprofagicznych Aphodiinae była podobna. Średnie te nie różniły się istotnie ($z=0,032$, $p=0,974$) ($H(1, N=560) = 0,0011148$, $p=0,9734$). Średnia miesięczna liczba gatunków odłowionych w pułapkę była wyższa w wiosenno-letnim zgrupowaniu koprofagicznych Scarabacinae ($0,8 \pm 0,1$) niż w zgrupowaniu wiosenno-jesiennym ($0,3 \pm 0,1$). Średnie te różniły się istotnie ($z=4,631$, $p<0,001$) ($H(1, N=560) = 27,68586$, $p<0,0001$) (ryc. 8).

Dyskusja

Wśród koprofagicznych poświętników zasiedlających uprawy i młodniki sosnowe w północno-zachodniej Polsce dominują koprofagiczne Geotrupinae. Ich liczebność jest wyższa niż koprofagicznych Aphodiinae i zdecydowanie wyższa niż koprofagicznych Scarabacinae. Wysoka liczebność koprofagicznych poświętników w uprawach i młodnikach sosnowych utrzymuje się w okresie od czerwca do września. W kwietniu, maju i październiku jest ona zdecydowanie niższa. Średnia liczba osobników i gatunków koprofagicznych poświętników w młodszych drzewostanach sosnowych w lipcu w stosunku do czerwca ulega redukcji, odpowiednio o niespełna 8% i ponad 33%. W starszych drzewostanach sosnowych redukcja zarówno liczby osobników, jak i gatunków wynosiła ponad 30% [Byk, Węgrzynowicz 2015]. Oznacza to, że zmiana ta nie ma charakteru ciągłego, a skokowy. Jednak w młodszych drzewostanach, w odróżnieniu od drzewostanów starszych, dotyczy ona przede wszystkim liczby gatunków. W efekcie wysokiej temperatury w lipcu, jak również kumulacji jej oddziaływania w maju i czerwcu, na uprawach i w młodnikach sosnowych diametralnie zmieniają się warunki mikroklimatyczne. Spada wilgotność i wzrasta temperatura powie-



Ryc. 8.

Średnia (punkt) \pm błąd standardowy (ramka), \pm odchylenie standardowe (wąsy) miesięczna liczba gatunków w wiosenno-jesiennych (SpAuDB) i wiosenno-letnich (SpSuDB) zgrupowaniach koprofagicznych poświętników odłowionych w pułapkę ziemną z przynętą w młodszych drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich

Mean (point) \pm standard error (box), \pm standard deviation (whiskers) monthly number of species in spring-autumn (SpAuDB) and spring-summer (SpSuDB) communities of dung beetle individuals trapped in a baited ground trap in early developmental stages of Scots pine stands in the Człuchów Forest

trza, co istotnie wpływa na wartość odżywczą i dostępność pokarmu oraz na strukturę gleby. Nadmierne i szybkie wysychanie odchodów zwierząt, ściółki leśnej i gleby utrudnia koprofagicznym poświętnikom znalezienie wartościowego pokarmu. Według Horgana [2001] ilość odchodów zakopanych przez koprofagiczne poświętniki jest przede wszystkim związana z wielkością ciała samicy. Jednakże takie czynniki jak typ gleby i jej wilgotność [Sowig 1995], współpraca między samcem i samicą [Sowig 1996] oraz stan fizyczny odchodów [Worthen i in. 1994, 1998; Dadour, Cook 1996; Finn, Giller 2000; Finn, Gittings 2003] też odgrywają znaczącą rolę. Również temperatura ma duży wpływ na bogactwo i strukturę populacji koprofagicznych poświętników [Errouissi i in. 2009; Hortal i in. 2011]. Nie bez znaczenia dla nich jest też mała liczba opadów [Andresen 2005; Errouissi i in. 2009]. Występujące wiosną w młodszych drzewostanach sosnowych imagines cieńolubnych gatunków koprofagicznych poświętników nie znajdują już w lipcu odpowiednich warunków do rozmnażania. W miesiącu tym do upraw i młodników przenikają heliofilne gatunki terenów otwartych, natomiast umbrofilne gatunki terenów zalesionych zmniejszają swoją aktywność, kryją się lub kończą rójkę bądź składają jaja i umierają. Odbudowa bogactwa gatunkowego zgrupowania koprofagicznych poświętników w młodszych drzewostanach sosnowych rozpoczyna się wraz ze spadkiem temperatury w drugiej połowie sierpnia i we wrześniu, czego efektem jest ponowny wzrost średniej liczby gatunków o blisko 25% w sierpniu i o kolejne około 10% we wrześniu. Hipotezę o stopniowej redukcji liczby osobników i gatunków koprofagicznych poświętników zasiedlających młodsze drzewostany sosnowe w trakcie całego sezonu wegetacyjnego należy więc odrzucić. Redukcja ta ma bowiem w przypadku liczby gatunków charakter skokowy i odbywa się w lipcu. W miesiącu tym gatunki wiosenne i wiosenno-letnie są zastępowane przez gatunki letnio-jesienne, a w późniejszym okresie przez gatunki jesienne. Wymiana ta jest najbardziej zauważalna w odniesieniu do koprofagicznych Aphodiinae zasiedlających lasy w północno-zachodniej Polsce, jak również w północnych Niemczech [Hülsmann i in. 2020] czy na pastwiskach w południowo-zachodniej Słowenii [Jugovic i in. 2019].

Zaprezentowane wyniki wskazują na zróżnicowanie liczebności, liczby gatunków, bogactwa i składu gatunkowego zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających uprawy i młodniki sosnowe w różnych okresach sezonu wegetacyjnego. Koprofagiczne poświętniki w tych drzewostanach tworzą istotnie liczniejsze zgrupowania późną wiosną i latem niż wczesną wiosną i jesienią. Podobnie koprofagiczne Geotrupinae są istotnie liczniejsze późną wiosną i latem niż wczesną wiosną i jesienią. Natomiast liczebność koprofagicznych Aphodiinae i Scarabaeinae w obu tych okresach nie różni się istotnie. Jednocześnie koprofagiczne poświętniki, jak również koprofagiczne Geotrupinae i Scarabaeinae budują istotnie bogatsze w gatunki zgrupowania późną wiosną i latem niż wczesną wiosną i jesienią. Z kolei zgrupowania koprofagicznych Aphodiinae są równie bogate w gatunki wczesną wiosną i jesienią, jak i późną wiosną i latem.

Duża liczba gatunków koprofagicznych poświętników zmusza poszczególne gatunki do konkurencji o pokarm, który ma efemeryczny charakter. Pojawia się on nagle i w krótkim czasie znika bądź nie nadaje się do zasiedlenia. Efektem tej konkurencji są m.in. przedstawione uprzednio różne strategie postępowania z odchodami przez endokopridy, parakopridy i telekopridy. Niezmiernie ważny jest również czas dotarcia do odchodów. Telekopridy często odnajdują odchody w niespełna kilka minut po ich pojawieniu, bowiem tylko świeże odchody dają sposobność formowania kuli. Parakopridy i endokopridy przylatują do odchodów zwykle w ciągu pierwszych kilku dni po ich pojawieniu, a nieliczne z nich zasiedlają odchody stare, np. ukazujące się wiosną po rozpuszczeniu śniegu [Byk, Piętka 2018]. Innym sposobem na uniknięcie międzygatunkowej konkurencji o pokarm jest różny okres pojawu imagines [Errouissi i in. 2004, 2009]. Młodsze drzewostany sosnowe północno-zachodniej Polski zamieszkują w trakcie sezonu wegetacyjnego dwa różne pod względem struktury zgrupowania koprofagicznych poświętników. W borach tych w kwietniu, maju i październiku spotykamy wiosenno-jesienny typ zgrupowania koprofagicznych poświętników, a od czerwca do września – typ wiosenno-letni. W obydwu tych leśnych typach zgrupowań koprofagicznych poświętników Geotrupinae stanowią ponad 60%, Aphodiinae poniżej 35% i Scarabaeinae poniżej 7%. Natomiast w starszych drzewostanach sosnowych w trakcie sezonu wegetacyjnego spotyka się zgrupowania, w których Geotrupinae stanowią ponad 80%, Aphodiinae poniżej 20%, a Scarabaeinae poniżej 5% [Byk, Węgrzynowicz 2015]. Na dominującą rolę przedstawicieli rodziny Geotrupidae w zgrupowaniach koprofagicznych poświętników zasiedlających tereny leśne wskazują również wyniki badań prowadzonych w Lasach Człuchowskich [Szyszko 1983; Byk, Rutkiewicz 2017], w Puszczy Białowieskiej [Szałko 1995; Kamiński i in. 2015] i w Puszczy Kampinoskiej [Mroczyński, Marczak 2016, 2017].

W wiosenno-jesiennym i wiosenno-letnim typie zgrupowania koprofagicznych poświętników w uprawach i młodnikach sosnowych północno-zachodniej Polski rolę superdominanta pełni parakopryczny *Anoplotrupes stercorosus*, a superdominanta bądź dominanta również parakopryczny *Trypocoprus vernalis*. Dominują one nie tylko w zgrupowaniach koprofagicznych poświętników zamieszkujących lasy Niżu Polskiego [Szyszko 1983; Marczak 2013; Kamiński i in. 2015; Byk, Rutkiewicz 2017], ale także Niżu Środkowoeuropejskiego [Frank i in. 2017; Hülsmann i in. 2020], przy czym udział obu tych gatunków w zgrupowaniu typu wiosenno-letniego jest wyższy niż w zgrupowaniu typu wiosenno-jesiennego. Wiosenno-jesienny typ zgrupowania koprofagicznych poświętników zamieszkujący uprawy i młodniki sosnowe charakteryzuje się wysokim bogactwem gatunkowym. Wczesną wiosną bądź jesienią często i licznie w młodszych fazach rozwojowych drzewostanów sosnowych spotykane są: *Aphodius pedellus*, *Chilothorax distinctus*, *Euorodalus coenosus*, *Geotrupes stercorarius*, *Melinopterus prodromus*, *Onthophagus fracticornis*, *Planolinus fasciatus*, *Onthophagus nuchicornis* i *Typhaeus typhoeus*. Wiosenno-letni typ zgrupowania koprofagicznych poświętników jest znacznie uboższy w gatunki. Późną wiosną i latem często i licznie spotykane są: *Acrossus*

rufipes, *Aphodius pedellus*, *Geotrupes stercorarius* i *Onthophagus nuchicornis*. Wiossenno-jesienny typ zgrupowania koprofagicznych poświętników zamieszkujących uprawy i młodniki sosnowe wyróżnia obecność gatunków specyficznych, nieobecnych w pozostałych typach zgrupowań. Są to: *Agrilinus ater*, *Calamasternus granarius*, *Chilothorax paykulli*, *Copris lunaris*, *Esymus merdarius*, *Heptaulacus testudinarius*, *Melinopterus sphaelatus*, *Nimbus contaminatus*, *Oxyomus sylvestris* i *Rhyssemus puncticollis*. Wiossenno-letni typ zgrupowania koprofagicznych poświętników wyróżnia obecność: *Bodilopsis rufa*, *B. sordida*, *Geotrupes spiniger*, *Limarus zenkeri*, *Othophorus haemorrhoidalis* i *Rhodaphodius foetens*. Znaczące różnice w składzie gatunkowym zgrupowań koprofagicznych poświętników w ciągu sezonu wegetacyjnego stwierdzono również w południowo-zachodniej Słowenii [Jugovic i in. 2019].

Koprofagiczne poświętniki spełniają ważną rolę w funkcjonowaniu naturalnych ekosystemów, szczególnie we wtórnym rozsiewaniu nasion i obiegu pierwiastków [Nichols i in. 2008]. Ich rola w środowisku leśnym jest nie do przecenienia. Są one także wykorzystywane jako zooindykatory [Favila, Halffter 1997; Szwałko, Starzyk 1997; Skłodowski i in. 1998; Klimaszewski, Szyszko 2000; Davis i in. 2001; Klimaszewski, Strużyński 2005; Skłodowski, Duda 2007; Byk 2011; Skłodowski 2019]. Zgrupowania koprofagicznych poświętników są bardzo wrażliwe na zmiany mikroklimatu, struktury roślinności, właściwości gleby i obfitości zasobów pokarmowych [Osberg i in. 1994; Davis 1996; Lumaret, Iborra 1996]. Zooindykatorami stanu środowiska mogą być nie tylko zgrupowania koprofagicznych poświętników, ale również cechy morfologiczne pojedynczych gatunków. Skłodowski [2019] wskazuje, że do badań zooindykacyjnych stanu środowiska leśnego można wykorzystać długość ciała dwóch gatunków – *Anoplotrupes stercorosus* i *Trypocopris vernalis*. Im większa jest różnica długości pomiędzy tymi gatunkami, tym wyżej zaawansowany sukcesyjnie jest ekosystem leśny. Dlatego tak istotne dla gospodarki człowieka, w tym gospodarki leśnej, jest poznanie struktury zgrupowań koprofagicznych poświętników zamieszkujących środowisko leśne w różnych okresach sezonu wegetacyjnego.

Wnioski

- ✦ Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników upraw i młodników sosnowych zmienia się w trakcie sezonu wegetacyjnego. Kulminacja tego procesu następuje w lipcu, kiedy następuje nieznaczny spadek liczby osobników, a gwałtowny liczby gatunków. W miesiącu tym zbyt szybko i nadmiernie wysychają odchody zwierząt, ściółka leśna i gleba, co utrudnia koprofagicznym poświętnikom znalezienie wartościowego pokarmu. Ze względu na spadek wilgotności i wysoką temperaturę ze zgrupowania ubywa wtedy szereg gatunków wiosennych i wiosenno-letnich, a jednocześnie brak jest odpowiednich warunków do pojawu gatunków letnio-jesiennych i jesiennych.
- ✦ W uprawach i młodnikach sosnowych w zgrupowaniach koprofagicznych poświętników dominują Geotrupinae. Aphodiinae i Scarabaeinae stanowią poniżej $\frac{2}{5}$ udziału. W zgrupowaniach tych rolę superdominanta pełni *Anoplotrupes stercorosus*, a superdominanta bądź dominanta *Trypocopris vernalis*.
- ✦ Uprawy i młodniki sosnowe zamieszkują w trakcie sezonu wegetacyjnego dwa różne pod względem struktury zgrupowania koprofagicznych poświętników. Wiossenno-jesienny typ zgrupowania koprofagicznych poświętników charakteryzuje się wysokim bogactwem gatunkowym i obecnością *Agrilinus ater*, *Calamasternus granarius*, *Chilothorax paykulli*, *Copris lunaris*, *Esymus merdarius*, *Heptaulacus testudinarius*, *Melinopterus sphaelatus*, *Nimbus contaminatus*, *Oxyomus sylvestris* i *Rhyssemus germanus*. Wiossenno-letni typ zgrupowania koprofagicznych poświętników jest znacznie uboższy w gatunki, a jego wyróżnikiem jest obecność *Bodilopsis rufa*, *B. sordida*, *Geotrupes spiniger*, *Limarus zenkeri*, *Othophorus haemorrhoidalis* i *Rhodaphodius foetens*.

Literatura

- Andresen E. 2005. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica* 37 (2): 291-300.
- Barbero E., Palestrini C., Rolando A. 1999. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation* 3: 75-84.
- Beynon S. A., Wainwright W. A., Christie M. 2015. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the U.K. cattle industry. *Ecological Entomology* 40: 124-135.
- Bornemissza G. F. 1970. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazelle* F. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Australian Journal of Entomology* 9 (1): 31-41.
- Bornemissza G. F. 1976. The Australian dung beetle project: 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review* 30: 1-32.
- Breymeyer A. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains (the Carpathians). *Ekologia Polska* 22: 617-634.
- Breymeyer A., Zacharewa-Stoilowa B. 1983. Soil macrofauna of two mountain pastures in Bulgaria. *Ekologia Polska* 30: 429-451.
- Bunalski M. 1996a. Żuki koprofagiczne (Coleoptera, Scarabaeoidea) okolic Szamotuł. Cz. I. Analiza faunistyczna. *Wiadomości Entomologiczne* 15 (3): 139-146.
- Bunalski M. 1996b. Żuki koprofagiczne (Coleoptera, Scarabaeoidea) okolic Szamotuł. Cz. II. *Wiadomości Entomologiczne* 15 (4): 217-224.
- Buse J., Ślachta M., Sladeczek F. X. J., Pung M., Wagner Th., Entling M. H. 2015. Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biological Conservation* 187: 112-119.
- Byk A. 2011. Wpływ sposobu przygotowania gleby na zgrupowania chrząszczy (Coleoptera) występujące na uprawach leśnych założonych na gruntach porolnych. *Sylwan* 155 (9): 622-632. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2011007>.
- Byk A., Pietka J. 2018. Dung beetles and their role in the nature. *Edukacja Biologiczna i Środowiskowa* 66 (1): 17-26.
- Byk A., Rutkiewicz A. 2017. Liczebność i skład gatunkowy koprofagicznych poświętników w cyklu odtworzeniowym drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich (Pojezierze Pomorskie). *Sylwan* 161 (9): 781-792. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2017061>.
- Byk A., Węgrzynowicz P. 2015. The structure and seasonal dynamics of coprophagous Scarabaeoidea (Coleoptera) communities in later developmental stages of pine stands in NW Poland. *Journal of the Entomological Research Society* 17 (3): 39-57.
- Dadour I. R., Cook D. F. 1996. Survival and reproduction in the scarabaeine dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera: Scarabaeidae) on dung produced by cattle on grain diets in feedlots. *Environmental Entomology* 25: 1026-1031.
- Davis A. J., Holloway J. D., Huijbregts H., Kirk-Spriggs A. H., Sutton S. L. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology* 38: 593-616.
- Davis A. L. V. 1996. Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Differences in body size and functional group structure between habitats. *African Journal of Ecology* 34: 258-275.
- Errouissi F., Haloti S., Jay-Robert P., Janati-Idrissi A., Lumaret J. P. 2004. Effects of the attractiveness for dung beetles of dung pat origin and size along a climatic gradient. *Environmental Entomology* 33: 45-53.
- Errouissi F., Labidi I., Nouira S. 2009. Seasonal occurrence and local coexistence within scarabaeid dung beetle guilds (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Tunisian pasture. *European Journal of Entomology* 106: 85-94.
- Favila M. E., Halffter G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana – Nueva Serie* 72: 1-25.
- Finn J. A., Giller P. S. 2000. Patch size and colonisation patterns: an experimental analysis using north temperate coprophagous dung beetles. *Ecography* 23: 315-327.
- Finn J. A., Gittings T. 2003. A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology* 28: 1-13.
- Frank K., Hülsmann M., Assmann T., Schmitt T., Blütgen N. 2017. Land-use affects dung beetle communities and their ecosystem service in forest and grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 243: 111-122.
- Fry R., Lonsdale D. 1991. *Grassland Habitats*. W: Fry R., Lonsdale D. [red.]. *Habitat Conservation for Insects – A Neglected Green Issue*. The Amateur Entomologists' Society, Middlesex. 93-115.
- Górz A. 2007. Changes in the coprofagous beetle fauna of the Scarabaeoidea (Coleoptera) superfamily on the Krakow – Czestochowa Upland. *Polish Journal of Entomology* 76: 199-206.
- Hanski I., Cambefort Y. 1991. *Dung beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- 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: 103-111.

- Hortal J., Diniz-Filho J. A. F., Bini L. M., Rodríguez M. Á., Baselga A., Nogués-Bravo D., Rangel T. F., Hawkins B. A., Lobo J. M. 2011. Ice age climate, evolutionary constraints and diversity patterns of European dung beetles. *Ecology Letters* 14: 741-748.
- Hutton S. A., Giller P. S. 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology* 40: 994-1007.
- Hülsmann M., Boutaud E., Buse J., Frank K., Schuldt A., Assmann Th. 2020. Habitat continuity matters: Ancient woodlands tend to have higher biomass and catching rate of dung beetles, mainly driven by one large species. *Acta Oecologica* 102: 103501.
- Jugovic J., Koprivnikar N., Koren T. 2018. The role of semi-natural grasslands and livestock in sustaining dung beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in sub-Mediterranean areas of Slovenia. *Animal Biodiversity and Conservation* 41 (2): 321-332.
- Jugovic J., Koren T., Koprivnikar N. 2019. Competition and seasonal co-existence of coprophagous Scarabaeoidea (Coleoptera) in differently managed habitat patches of sub-Mediterranean grasslands in Slovenia. *Polish Journal of Ecology* 67: 248-264.
- Kamiński M. J., Byk A., Tykarski P. 2015. Seasonal and diel activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) attracted to European Bison Dung in Białowieża Primeval Forest, Poland. *The Coleopterists Bulletin* 69: 83-90.
- Kasprzak K., Niedbała W. 1981. Wskaźniki biocenotyczne stosowane przy porządkowaniu i analizie danych w badaniach ilościowych. W: Górny M., Grüm L. [red.]. *Metody stosowane w zoologii gleby*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa. 397-409.
- Klimaszewski K., Strużyński W. 2005. Some population characteristics of *Anoplotrupes stercorosus* (Hartmann in Scriba, 1791) in relation to forest habitat and soil quality. W: Skłodowski J., Huruk S., Bařevskis A., Tarasiuk S. [red.]. *Protection of Coleoptera the Baltic Sea Region*. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw. 179-184.
- Klimaszewski K., Szyszko J. 2000. Żukowate (Coleoptera, Scarabaeidae) negatywnych drzewostanów sosnowych. *Sylwan* 144 (10): 39-43.
- Löbl I., Löbl D. [red.]. 2016. *Catalogue of Palearctic Coleoptera. Revised and Updated Edition. Vol. 3. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea and Byrrhoidea*. Brill, Leiden-Boston.
- Lumaret J. P., Iborra O. 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia* 40: 392-404.
- Marczak D. 2013. Habitat selection by two species of dung beetle, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae), changes with stand age in a fresh pine forest. *Forest Research Papers* 74: 227-232.
- Matuszkiewicz J. M. 1993. *Krajobrazy roślinne i regiony geobotaniczne Polski*. *Prace Geograficzne* 158: 5-107.
- Mroczynski R., Komosiński K. 2014. Differences between beetle communities colonizing cattle and horse dung. *European Journal of Entomology* 111 (3): 349-355.
- Mroczynski R., Marczak D. 2016. A contribution to knowledge of fauna of Kampinos National Park: Scarabaeidae. Part 2: Subfamilies: Aphodiinae, Scarabaeinae. *Entomological News* 35 (4): 212-224.
- Mroczynski R., Marczak D. 2017. Coprophagous beetles (Coleoptera) found in moose (*Alces alces* L.) feces in Kampinos National Park. *World Scientific News* 86 (3): 376-381.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezcua S., Favila M. E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141: 1461-1474.
- Osberg D. C., Doube B. M., Hanrahan S. A. 1994. Habitat specificity in African dung beetles: The effect of soil type on the survival of dung beetle immatures (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 7: 1-10.
- Plan Urządzenia Lasu Nadleśnictwa Niedźwiady na lata od 01.01.1993 do 31.12.2002. 1992. Nadleśnictwo Niedźwiady.
- Rembiałkowska E. 1980. Rola chrząszczy koprofagicznych z rodziny Scarabaeidae w ekosystemach łąkowych i leśnych strefy umiarkowanej. *Wiadomości Ekologiczne* 26: 253-263.
- Rojewski C. 1980. Znaczenie żuków gnojowych w przyrodzie i gospodarce człowieka. *Przegląd Zoologiczny* 24 (4): 431-438.
- Skłodowski J. 2019. Czy towność i długość ciała dwóch gatunków żuków zależą od stopnia zaburzenia drzewostanu? *Sylwan* 163 (5): 425-434. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2019026>.
- Skłodowski J., Byk A., Malinowska A., Spała S., Błędowski J. 1998. Występowanie przedstawicieli rodzaju żuk (*Geotrupes* Latreille) na zrębie z pozostawionymi kępami sosen. *Sylwan* 142 (11): 37-42.
- Skłodowski J., Duda T. 2007. Zmiany długości żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* w drzewostanach zniszczonych przez huragan i w drzewostanach kontrolnych. W: Skłodowski J. [red.]. *Monitoring zooindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej*. Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 107-111.
- Sowig P. 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: The influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18: 147-154.
- Sowig P. 1996. Duration and benefits of biparental brood care in the dung beetle *Onthophagus vacca* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 21: 81-86.
- Stebnicka Z. 1976. Żukowate (Coleoptera, Scarabaeidae) Pienin. *Fragmenta Faunistica* 21: 331-351.

- Szwalko P.** 1995. Chrząszcze żukowate (Coleoptera: Scarabaeoidea) Puszczy Białowieskiej w aspekcie dotychczasowych badań monitoringowych na terenie północno-wschodniej Polski. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa A 794*: 108-128.
- Szwalko P., Starzyk J. R.** 1997. Zmiany liczebności wybranych gatunków Carabidae i Geotrupidae (Coleoptera) w drzewostanach objętych zwalczaniem brudnicy mniszki *Lymantria monacha* (L.). W: Mazur S. [red.]. *Waloryzacja ekosystemów leśnych metodami zoindykacyjnymi*. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa. 140-156.
- Szyszko J.** 1983. Scarabaeidae. W: Szujewski A. [red.]. *The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland*. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw. 112-116.
- Tesař Z.** 1957. *Brouci listoroží. Fauna ČSR*. Československá Akademie Věd, Praha.
- Wassmer T.** 1995. Selection of the spatial habitat of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW – Germany). *Acta Ecologica* 16 (4): 461-478.
- Wassmer T., Himmelsbach W., Himmelsbach R.** 1994. Dungbewohnende Blatthornkäfer (Scarabaeoidea) und Wasserkäfer (Hydrophilidae) aus dem Hessental bei Schelingen im Kaiserstuhl. *Mitteilungen des Badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* 16 (1): 75-83.
- Worthen W. B., Jones M. T., Jetton R. M.** 1998. Community structure and environmental stress: desiccation promotes nestedness in mycophagous fly communities. *Oikos* 81: 45-54.
- Worthen W. B., Mayrose S., Wilson R. G.** 1994. Complex interactions between biotic and abiotic factors: effects on mycophagous fly communities. *Oikos* 69: 277-286.
- Żuk K.** 2005. Koprofagiczne żukowate (Coleoptera: Scarabaeoidea) pastwiska w Jarach na Wzgórzach Trzebnickich. *Wiadomości Entomologiczne* 24 (3): 153-164.