

## Wybiórczość siedliskowa żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) i żuka wiosennego *Trypocopriss vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) w borze sosnowym świeżym w zależności od wieku drzewostanu

Habitat selection by two species of dung beetle, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopriss vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae), changes with stand age in a fresh pine forest

**Dawid Marczak**

Kampinoski Park Narodowy, ul. Tetmajera 38, 05–080 Izabelin; Wyższa Szkoła Ekologii i Zarządzania w Warszawie,  
Wydział Ekologii, ul. Wawelska 14, 02–061 Warszawa  
Tel. +48 22 7226001 e-mail: dawid.marczak@gmail.com

**Abstract.** In Poland, *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopriss vernalis* (L.), are very common throughout the whole country and belong to the most numerous representatives of the Geotrupidae family. Research on the habitat selectivity of *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) and *Trypocopriss vernalis* (L.) was conducted in the years 2004–2006 in the Wipsowo Forest Inspectorate (Regional Forest Department in Olsztyn). The dung beetles were collected using Barber traps installed in a clear-cut comprising, 2, 3, 5, 8, and 16 year old thickets and tree-stands aged 30, 45, 60, 80, 100 and 135 years. According to phytosociology these tree-stands are a plant community of fresh continental pine forest (*Peucedano-Pinetum*), while typologically all sites are within the fresh coniferous forest. During the course of this research 29197 individual dung beetles were captured, including 23137 individuals of *A. stercorosus* and 6060 individuals of *T. vernalis*. Both species were caught at each research site. At nearly all sites *A. stercorosus* dominated. Only within the clear-cut area were the number of *T. vernalis* was higher than at other sites. Very many individuals of *T. vernalis* were present in the clear-cut area but their numbers decreased gradually with increasing tree-stand age. An opposite situation was noted for *A. stercorosus*. There was an interesting statistically-significant decrease in the abundance of both species in the middle-aged tree-stands – 30, 45 and 60-year-old. Analyzing the seasonal dynamics revealed one peak in the population of *T. vernalis* in July, whereas there were two peaks in the population of *A. stercorosus*: a small peak in July and a much larger peak in September. There was a significant negative correlation between the numbers of *T. vernalis* and tree-stand age ( $p < 0.05$ ,  $r = -0.57$ ), and a significant positive correlation between the *A. stercorosus* population size and tree-stand age ( $p < 0.05$ ,  $r = 0.48$ ).

**Key words:** Geotrupidae, *Anoplotrupes stercorosus*, *Trypocopriss vernalis*, ecology, afforestation, NW Poland.

### 1. Wstęp

Żukowate (Geotrupidae) ze względu na przynależność do grupy troficznej saprofitów pełnią ogromną rolę w ekosystemach leśnych (Rembiałkowska 1980; Rojewski 1980). Oba gatunki, którym poświęcona jest niniejsza praca są bardzo pospolite w Polsce i należą do najliczniejszych w kraju przedstawicieli rodziny żukowate (Stebnicka 1976; Burakowski et al. 1983).

*Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) jest gatunkiem leśnym, a jego larwy odżywiają się głównie martwą materią pochodzenia roślinnego, szczególnie ściółką, którą dorosłe osobniki zakopują w korytarzach i komorach lęgowych (Stebnicka 1976). Tischler (1976) oraz Erbeling L. i M. (1984) obserwowali także żerowanie tego gatunku na padlinie. Drugi gatunek – *Trypocopriss vernalis* (L.), także odżywia się martwą

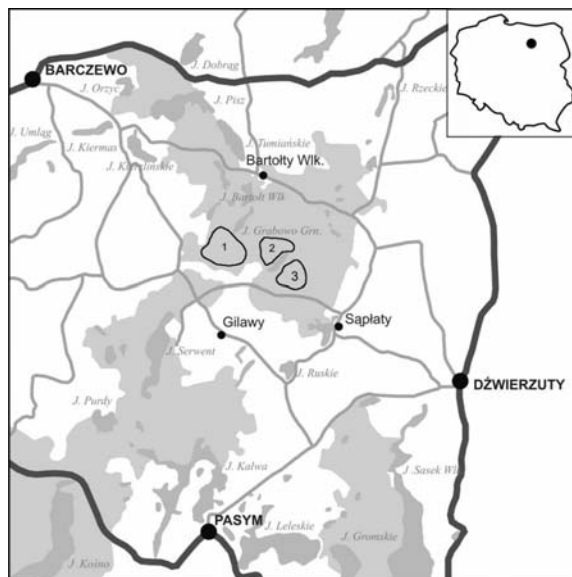
materią organiczną, ale preferuje raczej odchody zwierząt roślinożernych (Szyszko 1983).

W literaturze naukowej poświęcono dotychczas wiele miejsca ekologii obu gatunków. Borowski (1960) badał skład gatunkowy oraz rolę gatunków z rodzaju żuk w gospodarce leśnej. Szwalko (1995) analizował możliwość wykorzystania żukowatych do monitoringu Puszczy Białowieskiej. Skłodowski et al. (1998) badali występowanie przedstawicieli rodzaju żuk na zrębach z pozostawionymi kępami sosen, a Klimaszewski i Szyszko (2000) analizowali żukowate drzewostanów sosnowych o niskim współczynniku zadrzewienia. Plewińska (2007) prowadziła eksperymenty z zastosowaniem pułapek wabiących, mające na celu wykazanie wpływu dostępności pokarmu na populację *Anoplotrupes stercorosus*. Byk (2004, 2005) podjął się przeanalizowania wpływu zalesień na gruntach porolnych i leśnych na zmiany liczebności żuka leśnego i wiosennego. Autor ten prowadził także badania nad zmianami liczebności i składem zgrupowań Geotrupidae wraz z wiekiem borów sosnowych (Byk 2011). Z kolei Byk i Semkiw (2010) analizowali wybiórczość siedliskową żuka leśnego w Puszczy Białowieskiej.

Celem pracy była analiza występowania ilościowego oraz współwystępowania dwóch gatunków z rodziny Geotrupidae: *Anoplotrupes stercorosus* i *Trypocopris vernalis* w siedlisku boru sosnowego świeżego w aspekcie zróżnicowania wiekowego drzewostanu.

## 2. Teren badań

Badania prowadzono w Polsce północno-wschodniej (kwadrat UTM DE85), w województwie warmińsko-mazurskim. Powierzchnie badawcze były zlokalizowane na terenie leśnictwa Nerwik, będącego jednostką Nadleśnictwa Wipsovo (ryc. 1). Powierzchnia nadleśnictwa zajmuje 25027,23 ha, z czego na leśnictwo Nerwik przypada 1322,4 ha. Gatunkiem dominującym w badanym drzewostanie jest sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris* L.), zmieszana ze świerkiem pospolitym (*Picea abies* L.), brzozą brodawkowatą (*Betula pendula* Roth.), dębem (*Quercus* sp.), grabem pospolitym (*Carpinus betulus* L.) i modrzewiem (*Larix* sp.). Siedliskowo dominuje bór mieszany świeży – zajmuje on około 56% powierzchni leśnictwa. Fitosocjologicznie drzewostany na tym siedlisku odpowiadają zespołowi kontynentalnego boru sosnowego świeżego (*Peucedano-Pinetum*) (Matuszkiewicz 2001), chociaż skład gatunkowy oraz stosunki ilościowe roślinności dna lasu kształtują się różnie w poszczególnych okresach wzrostu drzewostanu (Szujewski 1971). Pod względem typologicznym wszystkie stanowiska badawcze odpowiadały borowi świeżemu rosnącemu na glebach leśnych.



Rycina 1. Teren badań: 1 – uprawa w wieku 5 lat i młodnik w wieku 16 lat, drzewostany w wieku 30 i 60 lat; 2 – zrąb, uprawa w wieku 2, 3 i 8 lat; 3 – drzewostany w wieku 45, 80 i 135 lat

Figure 1. Study area: 1 – thickets at the age of 5 and 16 years, stands at the age of 30 and 60 years; 2 – clearcut and, thickets at 2, 3 and 8 years; 3 – stands at 45, 80 and 135 years

Do badań wybrano 12 powierzchni różniących się wiekiem rosnącego tam drzewostanu – od zrębu zupełnego wykonanego w borze świeżym po dojrzały bór przeznaczony do wyrębu. Młodsze fazy rozwojowe drzewostanu były badane w mniejszym przedziale wiekowym ze względu na szybkie zmiany w strukturze podłoża (wykształcenie ściółki, pojawianie się i znikanie podłoża mszystego), co jest związane ze zmianami naświetlenia, na co największy wpływ ma wytwarzanie się niższych partii gałęzi młodych drzewek i tworzenie przez nie gęstego zwarcia, niedopuszczającego światła. W pierwszej klasie wieku wybrano do badań nasadzenia sosny w wieku 2, 3, 5, 8 i 16 lat. Kolejną klasę stanowiły drzewostany średniowiekowe, których przedział wiekowy był większy ze względu na mniejsze zmiany, jakie zachodzą w tych drzewostanach. W klasie tej badania przeprowadzono w drzewostanie o wieku 30, 45 i 60 lat. Klasę drzewostanów starych reprezentowały powierzchnie, na których wiek drzew wynosił 80, 100 i 135 lat.

## 3. Materiał i metody pracy

Badania terenowe prowadzono w latach 2004–2006. Do połowu chrząszczy epigeicznych używano pułapek typu Barbera (Barber 1931). Metoda ta jest standardowa i szeroko stosowana w tego typu badaniach (Thiele 1977).

Pojedynczą pułapkę stanowiły plastikowe kubki o pojemności 500 cm<sup>3</sup>. Średnica górnej strony kubka, będącej jednocześnie wlotem do pułapki, wynosiła 10 cm. Każdą pułapkę umieszczano w gruncie tak, żeby jej górna krawędź była równa z poziomem podłoża, co zapewnia łatwe wpadanie chrząszczy penetrujących powierzchnię gleby. W celu uśmiercania i konserwowania owadów wpadających do pułapki wypełniano ją 200 ml glikolu etylenowego. Aby zmniejszyć napięcie powierzchniowe glikolu dodawano kilka kropel detergentu.

W każdym badanym drzewostanie zainstalowano 10 pułapek. Układ pułapek miał charakter liniowy, a odstępy pomiędzy nimi wynosiły 10 m.

Okres odłowu chrząszczy obejmował sezon wegetacyjny i trwał od kwietnia do pierwszych mrozów na jesieni. W kolejnych latach były to okresy:

- 05.05.2004 – 11.11.2004,
- 28.04.2005 – 23.10.2005,
- 25.04.2006 – 16.11.2006.

Pułapki były opróżniane regularnie co około 10 dni. Materiał z pułapek był sortowany i oznaczany.

Dla każdej powierzchni wyliczono współczynnik dominacji obu gatunków, czyli udział procentowy każdego gatunku w zgrupowaniu. Wykonano także analizę łożności obu taksonów żuków na podstawie sumarycznej liczby osobników odłowionych we wszystkie pułapki w ciągu każdego miesiąca badań i przeprowadzono analizę korelacji ich liczebności z wiekiem drzewostanu. Oceniono także podobieństwo jakościowo-ilościowe zgrupowań żuków zasiedlających badane powierzchnie na podstawie wskaźnika Bray-Curtisa (1957). Istotność statystyczną stwierdzonych różnic w liczebności obu gatunków na badanych powierzchniach sprawdzono za pomocą testu t-Studenta ( $p < 0,05$ ). Obliczenia statystyczne wykonano w programie Statistica oraz BiodiversityPro.

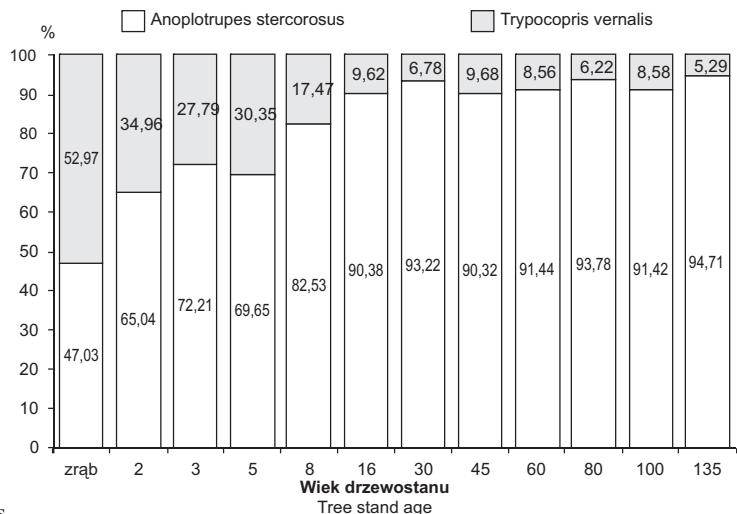
## 4. Wyniki

W trakcie badań odłowiono 29197 żuków, w tym 23137 osobników *A. stercorosus* i 6060 osobników *T. vernalis*. Oba gatunki odłowiono na każdej badanej powierzchni.

Analiza dominacji pozwoliła stwierdzić, iż prawie na wszystkich powierzchniach dominował *A. stercorosus*. Jedynie na zrębie zauważono większy udział *T. vernalis* (ryc. 2). Struktura dominacji obu gatunków w młodnikach z drzewkami w wieku 2, 3 i 5 lat była dość stała i wynosiła dla *T. vernalis* około 30%, natomiast dla *A. stercorosus* około 70%. Żuk leśny największy udział miał w drzewostanach dojrzałych – 80-letnich i 135-letnich.

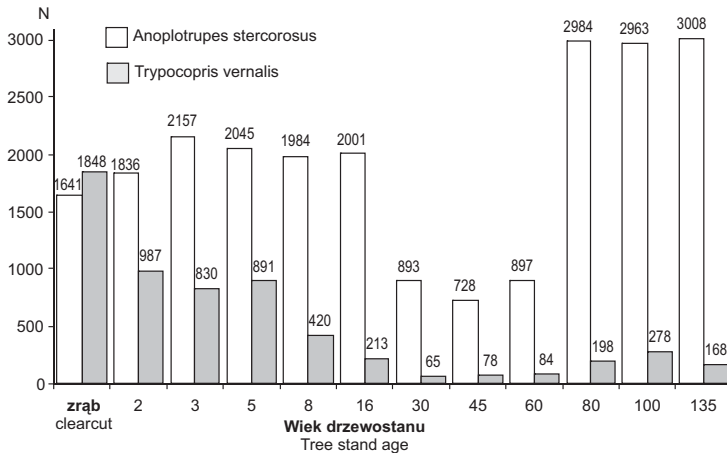
Liczba odłowionych osobników żuka wiosennego była największa na zrębie i zmniejszała się wraz ze wzrostem wieku drzewostanu (ryc. 3). Jedynie w drzewostanach powyżej 80 lat ponownie, jednak nieznacznie, nastąpiło zwiększenie liczebności tego gatunku. Odwrotną sytuację odnotowano w przypadku żuka leśnego (ryc. 3), choć w drzewostanach średniowiekowych – 30, 45 i 60-letnich, zauważalny był znaczący, istotny statystycznie spadek liczebności odławianych osobników obu gatunków (ryc. 3). Zaobserwowano istotne różnice pomiędzy liczebnością żuka wiosennego na poszczególnych stanowiskach. W przypadku żuka leśnego istotne statystycznie różnice w liczbie odłowionych okazów odnotowano tylko pomiędzy zrębem i drzewostanami najmłodszymi (2, 3, 5, 8 i 16-letnimi) a drzewostanami dojrzałymi (80, 100 i 135 letnimi).

Dynamika sezonowa obu gatunków kształtowała się odmiennie: w przypadku żuka wiosennego zauważono jeden szczyt liczebności – w sierpniu, natomiast w przypadku żuka leśnego – dwa szczyty: mniejszy w lipcu oraz znacznie większy we wrześniu (ryc. 4).



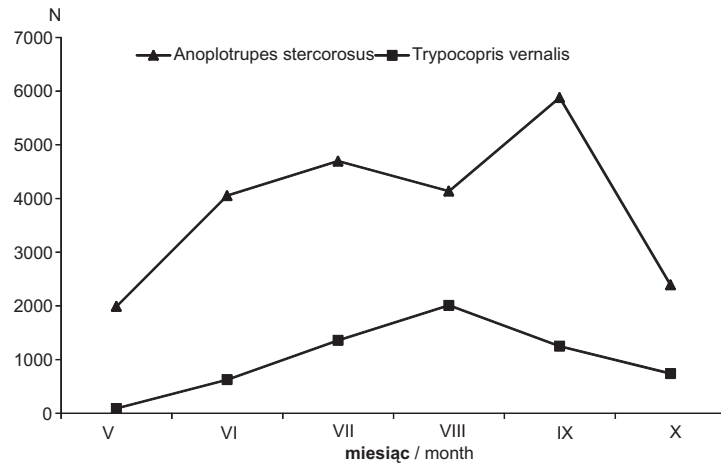
**Rycina 2. Struktura dominacji zgrupowania żuków – leśnego i wiosennego, na badanych powierzchniach**

Figure 2. The dominantion structure of *A. stercorosus* and *T. vernalis* on the research sites



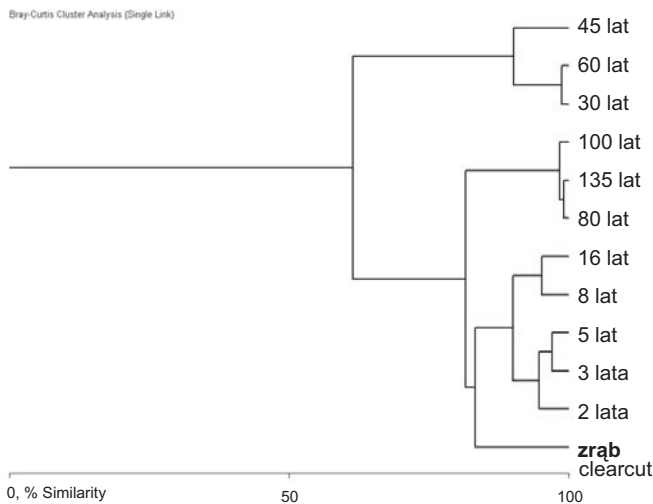
**Rycina 3. Liczebność żuka wiosennego i żuka leśnego w badanych drzewostanach w różnym wieku**

Figure 3. Changes in numbers of *T. vernalis* and *A. stercorosus* on the research sites



**Rycina 4. Dynamika sezonowa żuka leśnego i żuka wiosennego**

Figure 4. Seasonal dynamics of *A. stercorosus* and *T. vernalis*



**Rycina 5. Dendrogramu podobieństwa jakościowo-ilościowego badanych powierzchni metodą Bray-Curtisa**

Figure 5. Dendrogram of quality-number similarities of the research sites according to the Bray-Curtis method

Pomiędzy liczebnością żuka wiosennego a wiekiem drzewostanu ( $p < 0,05$ ) odnotowano istotną korelację ujemną ( $-0,57$ ), natomiast pomiędzy liczebnością żuka leśnego a wiekiem drzewostanu ( $p < 0,05$ ) – istotną korelację dodatnią ( $0,48$ ).

Dendrogram podobieństw jakościowo-ilościowych pogrupował badane powierzchnie na dwa klastry podobne w około 60% (ryc. 5). Pierwszy klaster utworzyły

zgrupowania żuków zasiedlających drzewostany 30, 45 i 60-letni. W obrębie drugiego klastra, grupującego pozostałe powierzchnie, dało się wyznaczyć dwie podgrupy. Pierwsza objęła zgrupowania żuków występujące na zrąbach i w drzewostanach najmłodszych – w wieku 2, 3, 5, 8 i 16 lat, natomiast druga – zgrupowania w drzewostanach dojrzałych – w wieku 80, 100 i 135 lat.

## 5. Dyskusja

Gatunkiem dominującym w każdym z badanych zgrupowań, z wyjątkiem zgrupowania na zrębie, był żuk leśny. Udział tego typowo leśnego chrząszcza w zgrupowaniach żuków wahał się w granicach od 47,03% na zrębie do 94,71% w drzewostanie w wieku 135 lat. Bardzo duża liczebność tego gatunku w środowisku leśnym jest związana z powszechnością i dostępnością dużej ilości martwej materii organicznej, którą ten gatunek się odżywia (Stebnicka 1976; Burakowski et al. 1983; Byk 2004; Byk i Semkiw 2010). Udział *A. stercorosus* w zgrupowaniach żuków w drzewostanach najmłodszych był mniejszy niż w zgrupowaniach w drzewostanach dojrzałych. Dodatni wynik korelacji liczebności tego gatunku wraz z wiekiem drzewostanu wskazuje na specjalizację siedliskową, z preferencją starszych, litych drzewostanów. Podobne obserwacje poczynił Koch (1991). Byk (2004) w badaniach zmian liczebności *A. stercorosus* pod wpływem zalesień w Puszczy Człuchowskiej także zauważył, że liczba łowionych osobników wzrasta w gradiencie wieku – od zrębu, przez uprawy aż do dojrzałych drzewostanów. Podobne wyniki uzyskał także na zalesionych gruntach porolnych. W badaniach nad zgrupowaniami Geotrupidae w borach sosnowych w Puszczy Człuchowskiej Byk (2011) także stwierdził wyraźne zwiększenie się liczebności tego gatunku w starszych klasach wiekowych. Szyszko (1983) wykazał, że *A. stercorosus* nie występuje na zrębach i w uprawach, pojawia się dopiero w drzewostanach 18-letnich, a największą liczebność osiąga w drzewostanach 60-letnich. W opisywanych badaniach, *A. stercorosus* występował w każdej z badanych klas wiekowych, a największy udział osiągał w drzewostanach dojrzałych.

Według Burakowskiego et al. (1983) *A. stercorosus* występuje jako imago wiosną (od kwietnia do czerwca) oraz jesienią (od lipca do października). Potwierdzają to także wyniki badań innych autorów (Błażejowski 1956; Borowski 1960; Kočárek 2003). Erbeling L. i M. (1984) stwierdzają, iż żuk ten pojawia się liczniej wiosną niż jesienią. W prezentowanych przez nich badaniach zanotowano również dwa szczyty liczebności – mniejszy w lipcu, a większy we wrześniu. Podobne wyniki w badaniach w Puszczy Człuchowskiej uzyskał Byk (2004, 2011).

Drugi z gatunków *T. vernalis* największy udział w zgrupowaniu żuków miał na zrębie 52,97%, a jego liczebność zmniejszała się wraz z wiekiem drzewostanów. *T. vernalis* jest gatunkiem związanym z młodszymi fazami rozwojowymi lasu, co potwierdza ujemna korelacja jego liczebności z wiekiem drzewostanu. Występuje on w różnych środowiskach. Większa liczebność tego gatunku w uprawach niż w starym lesie, ale zara-

zem jego obecność w starszych drzewostanach, wskazuje na preferencje siedliskowe w kierunku stref ekotonalnych – terenów otwartych, graniczących z lasami (Aleksandrowicz, Pisanenko 1991). Byk (2011) także zauważył zwiększenie liczebności tego gatunku w młodszych klasach wiekowych, jednak w jego badaniach gatunek jest również liczny w dojrzałych drzewostanach. Z kolei Szyszko (1983) wskazuje, że największa liczebność *T. vernalis* jest w młodnikach 11–14 letnich. Być może jest to związane z faktem, iż Szyszko (1983) prowadził badania na zalesionych gruntach porolnych, gdzie proces sukcesji przebiega nieco inaczej niż na siedliskach leśnych z gospodarką zrębową.

Żuk wiosenny jako saprofag związany jest z odchodami zwierząt. Klimaszewski i Szyszko (2000) zwracają uwagę na zwiększoną liczebność, z jednej strony *T. vernalis*, z drugiej zwierzyny płowej, w nietypowo wykształconych drzewostanach sosnowych. W lasach zdegradowanych i prześwietlonych, gdzie było dużo zwierzyny, odłowili oni o wiele więcej *T. vernalis* niż w drzewostanach zwartych. Prawdopodobnie na zrębie i w uprawach istnieje analogiczna sytuacja: utrzymuje się większe pogłowie zwierzyny płowej – saren i jeleni, niż w drzewostanach zwartych, a co za tym idzie – jest tam większa baza pokarmowa tego gatunku chrząszcza.

Szczyt liczebności tego gatunku przypadł na sierpień, nieco inaczej niż w badaniach Byka (2005, 2011) w Puszczy Człuchowskiej, gdzie najwięcej osobników odławiano w okresie od czerwca do sierpnia.

Analiza podobieństwa faunistycznego metodą Bray-Curtisa wyraźnie wyodrębniła klaster obejmujący zgrupowania żuków zasiedlających drzewostany średnio-wiekowe – 30, 45 i 60-letnie. W drzewostanach tych liczebność obu gatunków żuków była wyraźnie mniejsza. W przypadku żuka leśnego prawdopodobnie jest to związane z małą ilością martwej materii organicznej odłożonej w postaci ściółki. W tym okresie wzrostu lasów następuje całkowite zacienienie podłoża, wycofują się mchy, a ubogą ściółkę tworzy tylko opadłe igliwie sosnowe. W związku z brakiem w runie roślinności drzewostany w tym wieku są niechętnie penetrowane przez zwierzęta, stąd mniejsza jest też liczebność żuka wiosennego, uzależnionego od odchodów dużych roślinożerców (Klimaszewski i Szyszko 2000). W cyklu odtworzeniowym lasu drzewostany w tym wieku to dość krytyczny okres dla różnych grup organizmów: saprofagów i drapieżników.

## 6. Wnioski

Przeprowadzone badania skłaniają do sformułowania następujących wniosków:

1. Liczebność żuka wiosennego zmienia się w gradiencie wieku drzewostanu. Na zrębach i w uprawach leśnych znajduje on optymalne warunki bytowe i jest tam zdecydowanie liczniejszy niż w dragowinach, tyczkownikach i dojrzałych drzewostanach.

2. Liczebność żuka leśnego (*Anoplotrupes stercorosus*) także zmienia się w gradiencie wieku drzewostanu. Optymalne warunki do bytowania znajduje on w drzewostanach starszych i dojrzałych, w których osiąga największą liczebność.

3. Formy dorosłe obu badanych gatunków są najliczniejsze pomiędzy lipcem a wrześniem.

4. Wyraźnie mniejsza liczebność populacji obu gatunków żuków w drzewostanach średniowiekowych – 30, 45 i 60-letnim, jest zapewne związana z mniejszą bazą pokarmową niż na zrębach i w uprawach oraz w dojrzałych drzewostanach.

## Podziękowania

Badania zostały sfinansowane ze środków własnych Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego w Olsztynie.

## Literatura

- Barber H.S. 1931. Traps for cave-inhabiting insects. *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 46: 259–266.
- Błażejowski F. 1956. Chrząszcze trupożerne rezerwatu cisowego Wierzchlas. *Zeszyty Naukowe UMK, Biologia*, 1: 63–88.
- Borowski S. 1960. *Geotrupes stercorosus* (Sc.) (Coleoptera, Scarabaeidae) w Białowieskim Parku Narodowym. *Fragmenta Faunistica*, 8(23): 337–365.
- Bray J.R., Curtis J.T. 1957. An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1983. Chrząszcze – Coleoptera. Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea i Parnoidea. *Katalog Fauny Polski*, XXIII, 9: 3–294.
- Byk A. 2004. Zmiany liczebności żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* (Hartm.) pod wpływem zalesień. *Sylvan*, 3: 28–34.
- Byk A. 2005. Zmiany liczebności żuka wiosennego *Trypocoris vernalis* (L.) pod wpływem zalesień. *Leśne Prace Badawcze*, 3: 51–59.
- Byk A. 2011. Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic Journal of Coleopterology*, 11(2): 171–186.
- Byk A., Semkiw P. 2010. Habitat preferences of the forest dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) (Coleoptera: Geotrupidae) in the Białowieża Forest. *Acta Scientiarum Polonorum Silvarum Colendarum Ratio et Industria Lignaria*, 9(3–4): 17–28.
- Erbeling L., Erbeling M. 1984. Faunistische und ökologische Untersuchungen zur Sukzession aasbesuchender Coleopteren im südlichen Eggegebirge. *Decheniana*, 139: 231–240.
- Klimaszewski K., Szyszko J. 2000. Żukowate (Coleoptera, Scarabaeidae) negatywnych drzewostanów sosnowych. *Sylvan*, 10: 39–43.
- Koćárek P. 2003. Decomposition and Coleoptera succession on exposed carrion of small mammal in Opava, the Czech Republic. *European Journal of Soil Biology*, 39: 31–45.
- Koch K. 1991. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Band 2. *Pselaphidae – Lucanidae*. Goecke und Evers, Krefeld.
- Matuszkiewicz J.M. 2001. Zespoły leśne Polski. Warszawa, PWN.
- Plewińska B. 2007. The effect of food odour on food preference, activity and density of dung beetle *Geotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) in a mixed coniferous forest. *Polish Journal of Ecology*, 55(3): 495–509.
- Rembiałkowska E. 1982. Energy balance of the developmental period of *Geotrupes stercorosus* (Scriba) (Scarabaeidae, Coleoptera). *Ekologia Polska*, 30: 393–427.
- Rojewski C. 1980. Znaczenie żuków gnojowych w przyrodzie i gospodarce człowieka. *Przegląd Zoologiczny*, 24(4): 431–438.
- Skłodowski J.J. W., Byk A., Malinowska A., Spała S., Błędowski J. 1998. Występowanie przedstawicieli rodzaju żuk (*Geotrupes* Latreille) na zrębie z pozostawionymi kępami sosen. *Sylvan*, 11: 37–42.
- Stebnicka Z. 1976. Żukowate – Scarabaeidae. Grupa podrodzin: Scarabaeidae laparosticti. *Klucze do rozpoznawania owadów Polski*. Warszawa, PWN, XIX, 28a: 139.
- Szujecki A. 1971. Wpływ rębni zupełnej na zgrupowanie ściółkowych kusakowatych (*Col.*, *Staphylinidae*) borów sosnowych świeżych. *Folia Forestalia Polonica, Seria A*, 18: 5–45.
- Szwałko P. 1995. Chrząszcze żukowate (Coleoptera: Scarabaeoidea) Puszczy Białowieskiej w aspekcie dotychczasowych badań monitoringowych na terenie północno-wschodniej Polski. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A*. 794: 108–128.
- Szyszko J. 1983. Scarabaeidae. W: A. Szujecki (red.). The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw: 112–116.
- Thiele H. U. 1977. Carabid beetles in their environments. Springer, Berlin.
- Tischler W. H. 1976. Untersuchungen über die tierische Besiedlung von Aas in verschiedenen Strata von Wald-ökosystemen. *Pedobiologia*, 16: 99–105.