

ADAM BYK, ARTUR RUTKIEWICZ

Liczebność i skład gatunkowy koprofagicznych poświętników w cyklu odtworzeniowym drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich (Pojezierze Pomorskie)

Abundance and species structure of dung beetles in the regeneration cycle of Scots pine stands in Człuchów Forest (Pomeranian Lake District)

ABSTRACT

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.

The aim of the study was to analyse the changes in abundance and species composition of dung beetles (coprophagous *Scarabaeoidea*) inhabiting Scots pine stands in various stage of the development. Beetles were collected in baited traps in Człuchów Forest, Pomeranian Lake District (NW Poland). In total we collected 87,596 specimens representing 41 species (tab. 2). The structure of dung beetle communities inhabiting analysed Scots pine stands changes in the course of the forest developmental cycle. Lands adjoining to a forest, clear-cut areas and plantations are inhabited by heliophilous communities of dung beetles, with superdominant species *Trypocopris vernalis* and dominant species such as *Anoplotrupes stercorosus*, *Aphodius pedellus*, *Euorodalus coenosus* and *Chilothorax distinctus* (tab. 2, fig. 5a). Thicket stage, pole timber stage, and the mature stand are inhabited by umbrophilous dung beetle communities characteristic for pine stands, with superdominant species *Anoplotrupes stercorosus* and dominant species *Trypocopris vernalis* (tab. 2, fig. 5b). At thicket stage the number of dung beetles species is dramatically reduced in comparison to other developmental stages (fig. 3). Moreover, a fundamental change in species composition is observed.

KEY WORDS

Scarabaeoidea, *Scarabaeidae*, *Geotrupidae*, community structure, forest development

ADDRESSES

Adam Byk – e-mail: adam_byk@sggw.pl

Artur Rutkiewicz – e-mail: arutkiewicz@wl.sggw.pl

Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, SGGW w Warszawie; ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

Wstęp

Liczbę gatunków koprofagicznych poświętników (koprofagicznych przedstawicieli nadrodziny *Scarabaeoidea*) szacuje się na około 7000 [Hanski, Cambefort 1991]. W Europie występuje około 460 gatunków tych chrząszczy, a w Polsce około 90. W faunie naszego kraju są one reprezentowane przez 6 gatunków koprofagicznych żukowatych (koprofagicznych przedstawicieli rodziny *Geotrupidae*) i około 85 gatunków koprofagicznych poświętnikowatych (koprofagicznych przedstawicieli rodziny *Scarabaeidae*). Wśród tych ostatnich znajduje się około 20 koprofagicznych

przedstawicielei podrodziny *Scarabaeinae* i około 65 gatunków koprofagicznych przedstawicielei podrodziny *Aphodiinae*.

Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników na pastwiskach w Polsce jest stosunkowo dobrze poznana [Brey Meyer 1974; Stebnicka 1976; Bunalski 1996a, b; Żuk 2005; Górz 2007]. Niezwykle duże znaczenie ma tu wielkość wypasanej powierzchni i ciągłość wypasu. Buse i in. [2015] wskazują, że liczba gatunków tych chrząszczy na pastwiskach wzrasta wraz z długością trwania wypasu i po 10 latach może wzrosnąć do 50%, a po 140 latach do 80% wszystkich „potencjalnych” gatunków, które mogłyby się pojawić po 500 latach ciągłego wypasu.

Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników zamieszkujących bory sosnowe na niżu Polski została przedstawiona osobno dla koprofagicznych żukowatych [Byk 2011a] i osobno dla koprofagicznych poświętnikowatych [Byk 2012]. Niniejsza praca przedstawia sumaryczny obraz tych leśnych zgrupowań. Do koprofagicznych poświętników zamieszkujących nizinne tereny Polski i ściśle związanych ze środowiskiem leśnym zalicza się zaledwie kilka gatunków. Niewielka liczba gatunków znajdujących w zwartych drzewostanach w porównaniu do środowisk terenów otwartych pozwala przypuszczać, że liczba gatunków w cyklu odtworzeniowym drzewostanów powinna ulegać stopniowej redukcji. Stąd też można postawić pytania eksploracyjne:

- Czy liczba gatunków koprofagicznych poświętników zamieszkujących zalesiane grunty porolne i odnawiane grunty leśne ulega stopniowo redukcji wraz z wiekiem odtwarzanych na nich drzewostanów?
- Czy proces ten ma charakter ciągły czy też skokowy, a jeżeli skokowy, to w której fazie obserwuje się największą redukcję 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, na których wykształca się krajobraz borów i borów mieszanych, z zespołem *Leucobryo-Pinetum* reprezentującym bory i zespołami *Fago-Quercetum* i *Quercu-Pinetum* na siedliskach borów mieszanych [Matuszkiewicz 1993]. Powierzchnie badawcze zlokalizowano w drzewostanach Nadleśnictwa Niedźwiady i przyległych drzewostanach Nadleśnictwa Osusznica. Obszar ten zajmuje zwarty kompleks leśny, w którym główny udział stanowią siedliska borowe (około 90%), w tym bór świeży (około 80%). Są to lite sośniny z niewielką domieszką świerka i brzozy [Plan... 1992]. Założono 20 powierzchni badawczych dobranych w ten sposób, by stanowiły ciąg sukcesyjny reprezentowany przez kolejne fazy cyklu odtworzeniowego drzewostanów sosnowych, tj. grunt przed zalesieniem bądź odnowieniem (ugór przylesny lub zrąb), uprawę, młodnik, drągowinę i drzewostan dojrzały (tab. 1).

Na każdej powierzchni badawczej założono 5 pułapek ziemnych z przynętą, którą stanowiła porcja ekskrementów krowich (10 cm³) (ryc. 1). Wielkość pojedynczej porcji ekskrementów przyjęto, zakładając, że ich masa powinna umożliwiać poznanie pełnego składu gatunkowego zgrupowania, ale nie powinna zmieniać stosunków pokarmowych na badanej powierzchni ani wabić osobników spoza badanego arealu. W okresie badawczym funkcjonowało 100 pułapek rozstawionych na każdym poletku w schemacie kwadratu o bokach długości 20 m, z wyznaczonymi przekątnymi (tzw. koperta). Owady wybierano w latach 1998-1999, w odstępach miesięcznych, od kwietnia do października każdego roku.

Układ systematyczny oraz nazewnictwo gatunków przyjęto za Löblem i Löblem [2016]. Przy określaniu układów dominacji posłużono się skalą przyjętą przez Kasprzaka i Niedbałę [1981]: superdominanty – >30,00%, dominanty – 5,01-30,00%, subdominanty – 1,01-5,00% i akcydenty – ≤1,00%.

Tabela 1.

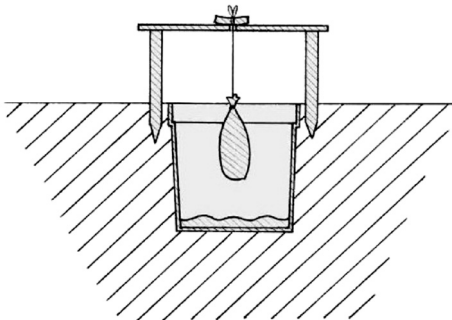
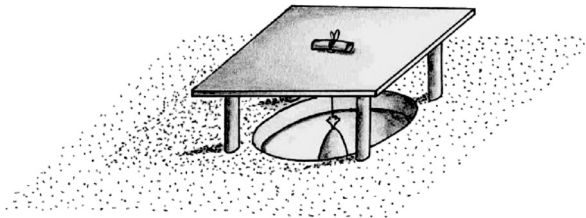
Lokalizacja (leśnictwo i oddział), wiek (W [lata]), faza cyklu odtworzeniowego drzewostanu (Faza) i typ zbiorowiska roślinnego (Zbiorowisko) dla analizowanych drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich

Location (Lokalizacja; forest range and compartment), age (W [years]), stage of stand developmental cycle (Faza) and plant community (Zbiorowisko) for analysed Scots pine stands in Człuchów Forest

	Lokalizacja		W	Faza	Zbiorowisko
Gr1	Stara Brda	–	–	Gr (u)	<i>Sedo-Scleranthetea</i>
Gr2	Stara Brda	–	–	Gr (u)	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>
Gr3	Brzeźno	249d	–	Gr (z)	<i>Epilobio-Senecionetum silvatici</i>
Gr4	Pustowo	169h	–	Gr (z)	<i>Epilobio-Senecionetum silvatici</i>
Up1	Pustowo	118b	2	Up	<i>Epilobio-Senecionetum silvatici</i>
Up2	Stara Brda	92j	2	Up	<i>Epilobio-Senecionetum silvatici</i>
Up3	Stary Most	293a	4	Up	<i>Sedo-Scleranthetea</i>
Up4	Stara Brda	88a	2	Up	<i>Sedo-Scleranthetea</i> / <i>Vaccinio-Piceetea</i>
Mł1	Pustowo	139f	12	Mł	<i>Sedo-Scleranthetea</i> / <i>Vaccinio-Piceetea</i>
Mł2	Stara Brda	60f	11	Mł	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
Mł3	Stara Brda	66j	12	Mł	<i>Sedo-Scleranthetea</i> / <i>Vaccinio-Piceetea</i>
Mł4	Stara Brda	63k	11	Mł	<i>Epilobio-Senecionetum silvatici</i>
Dr1	Stara Brda	65k	50	Dr	<i>Sedo-Scleranthetea</i> / <i>Vaccinio-Piceetea</i>
Dr2	Stara Brda	83a	42	Dr	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
Dr3	Stara Brda	88c	50	Dr	<i>Sedo-Scleranthetea</i> / <i>Vaccinio-Piceetea</i>
Dr4	Stary Most	293i	48	Dr	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
Dd1	Stara Brda	63b	90	Dd	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
Dd2	Stara Brda	61b	105	Dd	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
Dd3	Stara Brda	91a	110	Dd	<i>Leucobryo-Pinetum</i>
Dd4	Pustowo	168a	90	Dd	<i>Leucobryo-Pinetum</i>

Gr (u) – ugor przyleśny (grunt przed zalesieniem), Gr (z) – zręb (grunt przed odnowieniem), Up – uprawa leśna, Mł – młodnik, Dr – dragowina, Dd – drzewostan dojrzały

Gr (u) – fallow land (land before afforestation), Gr (z) – clear-cut (land before forest regeneration), Up – forest plantation, Mł – thicket, Dr – pole timber stage, Dd – mature stand



Ryc. 1.

Pułapka ziemna z przynętą do odłowu koprofagicznych poświętników w drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich (rys. J. Piętka)

Baited ground trap for collecting dung beetles in Scots pine stands in Człuchów Forest (drawing by J. Piętka)

Podobieństwo faunistyczne koprofagicznych poświętników zamieszkujących różne fazy cyklu odtworzeniowego lasu oceniono przy użyciu numerycznej analizy skupień metodą Warda, a jako miarę powinowactwa przyjęto odległość euklidesową. W pracy sprawdzono istotność statystyczną stwierdzonych różnic w liczbie gatunków i liczebności zgrupowań koprofagicznych poświętników. Zgodność danych z rozkładem normalnym zweryfikowano testem Shapiro-Wilka, a jednorodność wariancji testem Levene'a. Przy zastosowaniu nieparametrycznego testu Kruskala-Wallisa przetestowano wpływ fazy cyklu odtworzeniowego lasu (grunt przed zalesieniem lub odnowieniem, uprawa, młodnik, drągowina, drzewostan dojrzały) na liczbę gatunków koprofagicznych poświętników i liczbę osobników. Fazę cyklu odtworzeniowego lasu potraktowano jako zmienną niezależną, a liczbę osobników i liczbę gatunków jako zmienne zależne. Za próbę przyjęto łowność pojedynczej pułapki w ciągu jednego sezonu badań. Analizę statystyczną wykonano w programie Statistica 12.

Wyniki

Podczas badań odłowiono 87 596 osobników koprofagicznych poświętników z 41 gatunków, w tym w 1998 roku – 37 803 i w 1999 roku – 49 793. Największą liczbę osobników odłowiono w drągowinie (24 060), natomiast najniższą na uprawie (11 406). Na gruncie przed zalesieniem lub odnowieniem odłowiono 15 396 osobników, w młodniku 13 405, a w drzewostanie dojrzałym 23 329. W pierwszej fazie cyklu odtworzeniowego drzewostanów sosnowych odłowiono blisko 17,6% osobników, w fazie drugiej około 13,0%, a w młodniku 15,3%. W dwóch najstarszych fazach rozwojowych lasu, tj. w drągowinie i drzewostanie dojrzałym, odłowiono aż 54,1% osobników. Najliczniej odławianymi przedstawicielami koprofagicznych poświętników w drzewostanach sosnowych Lasów Człuchowskich były *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) i *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758). Stanowiły one ponad 75% wszystkich odłowionych osobników (tab. 2).

Średnia liczba osobników koprofagicznych poświętników odłowionych w pułapkę w ciągu jednego sezonu badań była najwyższa w drągowinie (601,50 ±30,93), natomiast najniższa na uprawie (285,15 ±11,70). W drzewostanie dojrzałym liczba odłowionych osobników wyniosła 583,23 ±40,92, na gruncie przed zalesieniem lub odnowieniem 384,90 ±44,51, a w młodniku 335,13 ±17,42 osobników. Potwierdzono różnice pomiędzy liczbą odłowionych osobników koprofagicznych poświętników w drągowinie i drzewostanie dojrzałym a liczbą odłowionych osobników koprofagicznych poświętników we wszystkich pozostałych fazach cyklu odtworzeniowego drzewostanów sosnowych (ryc. 2).

Średnia liczba gatunków koprofagicznych poświętników odłowionych w pułapkę w ciągu jednego sezonu badań w poszczególnych fazach cyklu odtworzeniowego była najwyższa na uprawie (14,30 ±0,35), natomiast najniższa w młodniku (9,00 ±0,30). W pozostałych fazach cyklu odtworzeniowego drzewostanów sosnowych liczba odłowionych gatunków była zbliżona. Na gruncie przed zalesieniem lub odnowieniem wyniosła ona 12,85 ±0,46, w drzewostanie dojrzałym 12,78 ±0,28, a w drągowinie 12,28 ±0,31. Potwierdzono różnice pomiędzy liczbą gatunków koprofagicznych poświętników odłowionych w młodniku a liczbą gatunków koprofagicznych poświętników odłowionych we wszystkich pozostałych fazach cyklu odtworzeniowego drzewostanów sosnowych, jak również pomiędzy liczbą gatunków koprofagicznych poświętników odłowionych na uprawie a liczbą gatunków koprofagicznych poświętników odłowionych w drągowinie (ryc. 3).

Drzewostany sosnowe w Lasach Człuchowskich zasiedlają dwa typy zgrupowań koprofagicznych poświętników (ryc. 4 i 5). W skład pierwszego typu zgrupowań weszły zgrupowania koprofagicznych poświętników zasiedlające grunty przed zalesieniem lub odnowieniem i uprawy. Superdominantem był tu *Trypocopris vernalis* (43,72%). Rolę dominatów pełniły: *Anoplotrupes*

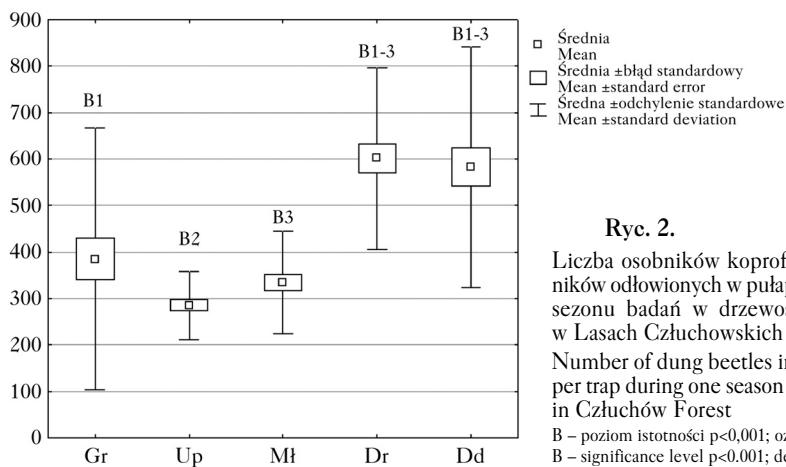
Tabela 2.

Koprofagiczne poświętniki odłowione w pułapki ziemne z przynętą w drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich

Dung beetles collected into baited ground traps in pine stands in Człuchów Forest

	Gr	Up	Mł	Dr	Dd	Σ	%
<i>Geotrupidae: Geotrupinae</i>							
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	2931	1932	9096	17125	14135	45219	51,62
<i>Geotrupes spiniger</i> (Marshall, 1802)	39	10	0	0	0	49	0,06
<i>G. stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	395	281	119	320	666	1781	2,03
<i>Trypocopris vernalis</i> (Linnaeus, 1758)	7201	4518	3026	2579	3778	21102	24,09
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	254	503	99	189	193	1238	1,41
<i>Scarabaeidae: Aphodiinae</i>							
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	38	4	82	629	926	1679	1,92
<i>A. luridus</i> (Fabricius, 1775)	1	0	0	0	0	1	+
<i>A. rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	66	78	424	973	1597	3138	3,58
<i>Agolinus nemoralis</i> (Erichson, 1848)	0	0	0	6	6	12	0,01
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	3	1	0	5	5	14	0,02
<i>Aphodius pedellus</i> (De Geer, 1774)	777	1167	240	1119	820	4123	4,71
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	2	3	5	4	19	33	0,04
<i>B. sordida</i> (Fabricius, 1775)	8	3	0	2	0	13	0,01
<i>Calamasterus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	0	16	0	0	0	16	0,02
<i>Chilothorax distinctus</i> (O.F. Müller, 1776)	593	785	29	60	113	1580	1,80
<i>Ch. paykulli</i> (Bedel, 1908)	0	7	0	2	0	9	0,01
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	1	21	0	0	0	22	0,03
<i>Esymus merdarius</i> (Fabricius, 1775)	0	2	0	0	0	2	+
<i>E. pusillus</i> (Herbst, 1789)	8	9	0	8	8	33	0,04
<i>Euorodalus coenosus</i> (Panzer, 1798)	1148	704	0	14	108	1974	2,25
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	30	69	0	3	0	102	0,12
<i>Heptaulacus testudinarius</i> (Fabricius, 1775)	3	6	3	1	0	13	0,01
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	0	0	12	15	57	84	0,10
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	369	219	51	94	219	952	1,09
<i>M. sphaelatus</i> (Panzer, 1798)	0	2	0	3	0	5	0,01
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	0	1	0	1	1	3	+
<i>Orthophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	15	1	0	0	0	16	0,02
<i>Oxyomus sylvestris</i> (Scopoli, 1763)	0	8	0	4	3	15	0,02
<i>Planolinus fasciatus</i> (A.G. Olivier, 1789)	32	27	107	461	269	896	1,02
<i>Rhodaphodius foetens</i> (Fabricius, 1787)	63	72	14	110	99	358	0,41
<i>Rhyssemus puncticollis</i> Brown, 1929	0	1	0	0	0	1	+
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	2	0	0	0	2	4	+
<i>Volinus sticticus</i> (Panzer, 1798)	0	0	0	0	3	3	+
<i>Scarabaeidae: Scarabaeinae</i>							
<i>Copris lunaris</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	0	0	0	1	+
<i>Onthophagus coenobita</i> (Herbst, 1783)	17	0	0	0	0	17	0,02
<i>O. fracticornis</i> (Preysslner, 1790)	515	336	67	229	230	1377	1,57
<i>O. joannae</i> (Goljan, 1953)	1	0	0	0	0	1	+
<i>O. nuchicornis</i> (Linnaeus, 1758)	474	384	6	5	12	881	1,01
<i>O. ovatus</i> (Linnaeus, 1758)	254	125	12	34	3	428	0,49
<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	147	96	11	65	57	376	0,43
<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	9	14	2	0	0	25	0,03
Σ	15396	11406	13405	24060	23329	87596	100,00
%	17,58	13,02	15,30	27,47	26,63	100,00	

oznaczenia jak w tabeli 1; denotes as in table 1

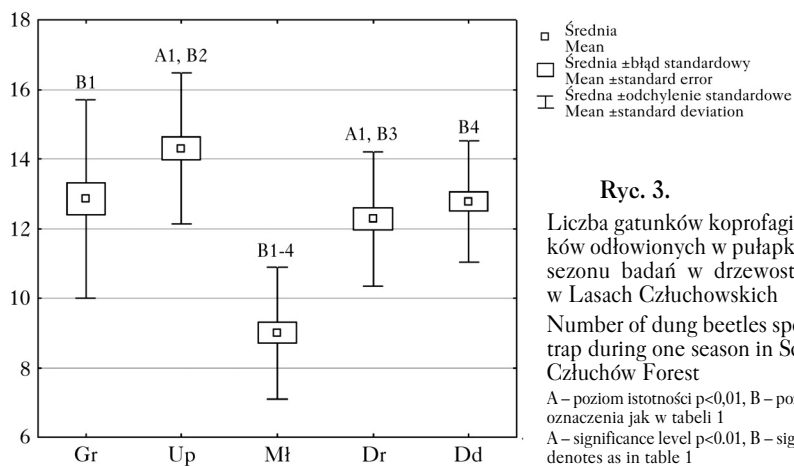


Ryc. 2.

Liczba osobników koprofagicznych poświętników odłowionych w pułapkę w ciągu jednego sezonu badań w drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich

Number of dung beetles individuals collected per trap during one season in Scots pine stands in Człuchów Forest

B – poziom istotności $p < 0,001$; oznaczenia jak w tabeli 1
 B – significance level $p < 0,001$; denotes as in table 1

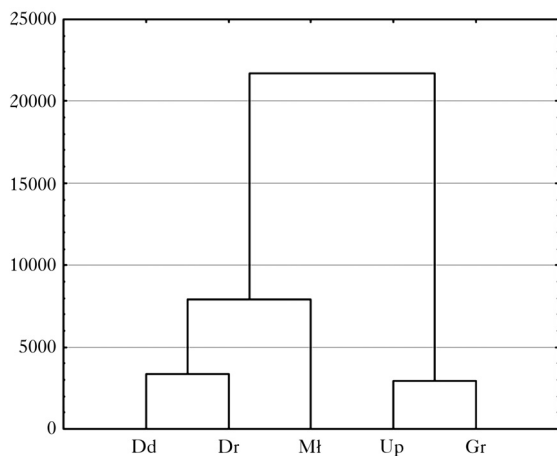


Ryc. 3.

Liczba gatunków koprofagicznych poświętników odłowionych w pułapkę w ciągu jednego sezonu badań w drzewostanach sosnowych w Lasach Człuchowskich

Number of dung beetle species collected per trap during one season in Scots pine stands in Człuchów Forest

A – poziom istotności $p < 0,01$, B – poziom istotności $p < 0,001$; oznaczenia jak w tabeli 1
 A – significance level $p < 0,01$, B – significance level $p < 0,001$; denotes as in table 1



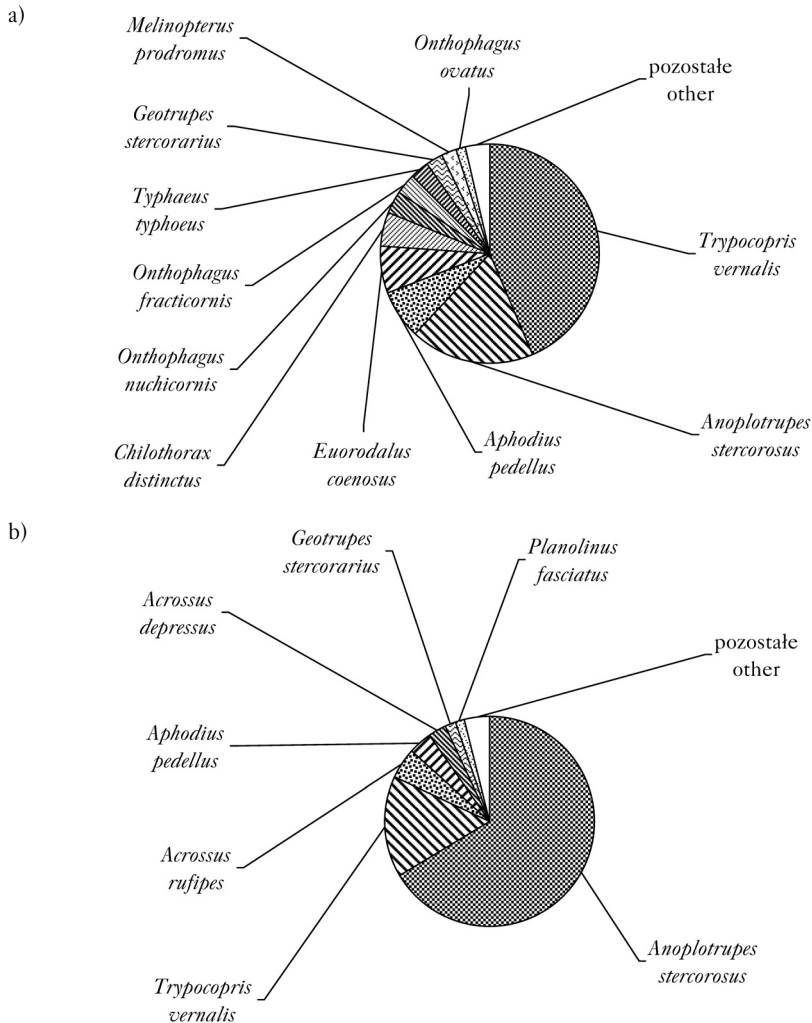
Ryc. 4.

Podobieństwo zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających różne fazy cyklu odtworzeniowego drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich

Similarity of dung beetle communities inhabiting various phases of the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest

oznaczenia jak w tabeli 1; denotes as in table 1

stercorosus (18,14%), *Aphodius pedellus* (7,25%), *Euorodalus coenosus* (6,91%) i *Chilothorax distinctus* (5,14%). Subdominantami były: *Onthophagus nuchicornis* (3,20%), *O. fracticornis* (3,18%), *Typhaeus typhoeus* (2,82%), *Geotrupes stercorarius* (2,52%), *Melinopterus prodromus* (2,19%) i *Onthophagus ovatus* (1,41%) (ryc. 5). Tak ukształtowany trzon tego typu zgrupowań uzupełniało 27 gatunków akcesorycznych, a wśród nich 10 gatunków specyficznych (nieobecnych w drugim typie zgrupowań): *Geotrupes spiniger*, *Acrossus luridus*, *Calamasternus granarius*, *Colobopteru erraticus*, *Esymus merdarius*, *Othophorus haemorrhoidalis*, *Rhyssemus puncticollis*, *Copris lunaris*, *Onthophagus coenobita* i *Onthophagus joannae*. Drugi typ zgrupowań utworzyły zgrupowania zasiedlające młodniki, drągowiny i drzewostany dojrzałe, z *Anoplotrupes stercorosus* (66,38%) w roli superdominanta i *Trypocopris vernalis* (15,43%) w roli dominanta. Subdominantami były: *Acrossus rufipes* (4,92%), *Aphodius pedellus*



Ryc. 5.

Udział koprofagicznych poświętników zasiedlających grunty przed zalesieniem lub odnowieniem i uprawy (a) oraz młodniki, drągowiny i dojrzałe drzewostany sosnowe (b) w Lasach Człuchowskich
Share of dung beetles inhabiting lands before afforestation and plantations (a) as well as thickets, pole timber stage and mature Scots pine stands (b) in Człuchów Forest

(3,58%), *Acrossus depressus* (2,69%), *Geotrupes stercorarius* (1,82%) i *Planolinus fasciatus* (1,38%). Tak ukształtowany trzon tego typu zgrupowań uzupełniał 24 gatunki akcesoryczne, a wśród nich 3 gatunki specyficzne (nieobecne w pierwszym typie zgrupowań): *Agoliinus nemoralis*, *Limarus zenkeri* i *Volinus sticticus*. W obrębie tego typu wyróżniono dwie grupy zgrupowań: pierwszą – skupiającą zgrupowanie w młodniku oraz drugą – skupiającą zgrupowania koprofagicznych poświętników w drągowinach i drzewostanach dojrzałych.

Dyskusja

W drzewostanach sosnowych Lasów Człuchowskich koprofagiczne żukowate (koprofagiczni przedstawiciele rodziny *Geotrupidae*) tworzą trzon zgrupowań koprofagicznych poświętników (koprofagicznych przedstawicieli nadrodziny *Scarabaeoidea*). Są nimi *Anoplotrupes stercorosus* i *Trypocopris vernalis* [Szyszko 1983; Byk 2011a]. W Europie Środkowej na terenach otwartych w stosunku do terenów leśnych liczebność koprofagicznych poświętnikowatych (koprofagicznych przedstawicieli rodziny *Scarabaeidae*), w tym koprofagicznych przedstawicieli podrodziny *Aphodiinae* i podrodziny *Scarabaeinae*, rośnie kosztem liczebności koprofagicznych żukowatych [Sowig, Wassmer 1994; Wassmer 1995; Bunalski 1996a, b; Górz 2007; Byk 2012]. Podobnie wraz z posuwaniem się na południe Europy wśród koprofagicznych poświętników, zarówno na terenach otwartych, jak i leśnych odnotowuje się wzrost liczebności koprofagicznych poświętnikowatych, a redukcję liczebności koprofagicznych żukowatych. W La Mandria Park we Włoszech w zgrupowaniu koprofagicznych poświętników 94% stanowiły *Scarabaeidae* (w tym *Aphodiinae* 32,5%), natomiast *Geotrupidae* 6% [Barbero i in. 1999]. Należy jednak zauważyć, że zwykle we wszystkich tych zgrupowaniach najwięcej jest gatunków reprezentujących *Aphodiinae*. Według Hanskiego [1986] jest to wynik optymalnego przystosowania *Aphodiinae* do warunków klimatycznych środkowej Europy. Koprofagiczne poświętniki z rodzaju *Aphodius* (*sensu lato*), tzw. plugi, dominują wśród koprofagicznych chrząszczy w północnej Europie i odgrywają znaczącą rolę w rozkładzie odchodów oraz ich ponownym wprowadzaniu do obiegu materii organicznej [Fry, Lonsdale 1991]. Na farmach w południowej Irlandii *Acrossus depressus*, *A. rufipes*, *Agrilinus ater*, *Melinopterus prodromus* i *M. sphaelatus* dominowały wśród koprofagicznych chrząszczy [Hutton, Giller 2003].

Zaprezentowane wyniki wskazują na istotne zróżnicowanie liczby gatunków i składu gatunkowego zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających młodniki i pozostałe fazy cyklu odtworzeniowego lasu w drzewostanach sosnowych. Zgrupowania koprofagicznych poświętników występujące w młodnikach są uboższe w gatunki niż na gruntach przed zalesieniem (ugory przylesne) lub gruntach przed odnowieniem (zręby), jak i w uprawach, drągowinach i w drzewostanach dojrzałych. Liczba gatunków w trakcie przejścia drzewostanu sosnowego z fazy uprawy w fazę młodnika ulega redukcji o ponad $\frac{1}{3}$ (37%). Oznacza to, że zmiany liczby gatunków nie mają charakteru ciągłego, a skokowy, przy czym największa redukcja tej wielkości przypada w fazie młodnika. W młodnikach silnie zwarte korony niemal całkowicie zacieniają glebę, co diametralnie zmienia warunki mikroklimatyczne. Istniejące do tej fazy zgrupowania koprofagicznych poświętników złożone z gatunków terenów otwartych (głównie światłożądnych i termofilnych) w młodniku nie znajdują odpowiednich warunków do życia. Z drugiej strony wolno następuje zasiedlanie młodnika przez cieniolutne gatunki leśne, czego rezultatem jest znaczna redukcja liczby gatunków koprofagicznych poświętników. Kolonizacja gatunkami leśnymi w następnych latach życia drzewostanu postępuje, czego efektem w drągowinie i w drzewostanie dojrzałym jest wzrost liczby gatunków o ponad $\frac{2}{5}$ (42%). Pomimo iż na gruntach przed zalesieniem lub odnowieniem i uprawach, jak również w drągowinach i drzewostanach dojrzałych wystę-

pują podobne pod względem liczby osobników i liczby gatunków zgrupowania koprofagicznych poświętników, to różnią się one składem gatunkowym. Na różnice w strukturze zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających tereny otwarte i leśne wskazał Wassmer [1995]. Na badanym przez niego pastwisku w części wolnej od drzew rolę dominantów pełniło 8 gatunków: *Calamasternus granarius* (16%), *Melinopterus prodromus* (10%), *Bodilopsis rufa* (8%), *Aphodius pedellus* (8%), *Volinus sticticus* (7%), *Onthophagus fracticornis* (7%), *O. ovatus* (7%) i *Oxyomus sylvestris* (5%). Natomiast w części zalesionej dominantami były: *Bodilopsis rufa* (15%), *Volinus sticticus* (14%), *Oxyomus sylvestris* (14%), *Aphodius pedellus* (9%), *Calamasternus granarius* (7%), *Esymus pusillus* (6%) i *Onthophagus vacca* (5%).

Analizując strukturę dominacji zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających drzewostany sosnowe Lasów Człuchowskich, zauważa się dwa typy zgrupowań. Pierwszy typ zgrupowań występuje na gruntach przed zalesieniem lub odnowieniem i na uprawach – heliofilne zgrupowanie koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych. Drugi wyróżniony typ zgrupowań spotykany jest w młodnikach, drągowinach i drzewostanach dojrzałych – umbrofilne zgrupowanie koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych. Podstawowym wyróżnikiem tych typów jest zastępowanie się w roli superdominanta *Trypocopris vernalis* z *Anoplotrupes stercorosus*.

Heliofilne zgrupowanie koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych cechuje występowanie w roli superdominanta *Trypocopris vernalis*, a w roli dominantów: *Anoplotrupes stercorosus*, *Aphodius pedellus*, *Euorodalus coenosus* i *Chilothorax distinctus*. Średni udział tych gatunków w zgrupowaniach koprofagicznych poświętników na gruntach przed zalesieniem lub odnowieniem wynosił 82,2%, a na uprawach 79,8%. Charakterystyczna dla heliofilnego zgrupowania koprofagicznych poświętników jest również obecność gatunków specyficznych, nieobecnych w młodnikach i starszych fazach rozwojowych drzewostanów, a mianowicie: *Geotrupes spiniger*, *Acrossus luridus*, *Calamasternus granarius*, *Colobopteru erraticus*, *Esymus meridarius*, *Othophorus haemorrhoidalis*, *Rhyssenus puncticollis*, *Copris lunaris*, *Onthophagus coenobita* i *Onthophagus joannae*. Gatunki te upodabniają zgrupowania koprofagicznych poświętników ugorów przyleśnych, zrębów i upraw sosnowych Lasów Człuchowskich do zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających pastwiska na terenach nizinnych i wyżynnych Polski. Bunalski [1996a, b], analizując materiał faunistyczny zebrany na pastwiskach w okolicach Szamotuł koło Poznania, wskazuje na dominującą rolę w składzie zgrupowań koprofagicznych poświętników przedstawicieli podrodziny *Aphodiinae*, które realizowały od 28 do 99% obfitości zgrupowania. Role gatunków dominujących w zgrupowaniach „szamotulskich” pełniły *Aphodius pedellus*, *Chilothorax distinctus* i *Melinopterus prodromus*, rzadziej *Esymus pusillus*, *Eupleurus subterraneus* i *Othophorus haemorrhoidalis*. Podobnie Górz [2007], badając skład zgrupowań koprofagicznych chrząszczy na pastwiskach Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej, stwierdził, że główną rolę w zgrupowaniach odgrywają gatunki z rodzaju *Aphodius* (*sensu lato*), tj. *Aphodius pedellus*, *Colobopteru erraticus*, *Esymus pusillus* i *Melinopterus prodromus*, rzadziej *Bodilopsis rufa* i *Othophorus haemorrhoidalis*. Również na pastwisku w Pieninach najczęściej i najliczniej wśród koprofagicznych poświętników występowały *Aphodius pedellus* i *Othophorus haemorrhoidalis* [Stebnicka 1976], a na Wzgórzach Trzebnickich *Acrossus rufipes*, *Melinopterus prodromus* i *M. sphaelatus* [Żuk 2005].

Umbrofilne zgrupowania koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych cechuje występowanie w roli superdominanta *Anoplotrupes stercorosus* i w roli dominanta *Trypocopris vernalis*. Średni udział tych gatunków w zgrupowaniach koprofagicznych poświętników wynosił w młodnikach 90,4%, w drągowinach 81,9%, a w drzewostanach dojrzałych 76,8%. Charakterystyczna dla umbrofilnego zgrupowania koprofagicznych poświętników jest również obecność gatunków

specyficznych, nieobecnych na gruntach przed zalesieniem i w uprawach leśnych, a mianowicie *Agolius nemoralis*, *Limarus zenkeri* i *Volinus sticticus*. Na ścisły związek tych gatunków ze środowiskiem leśnym wskazują także wyniki badań prowadzonych w Puszczy Białowieskiej [Szwalko 1995; Kamiński i in. 2015], na Wzgórzach Trzebnickich [Żuk 2005] i Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej [Górz 2007] oraz w Lasach Człuchowskich [Byk 2012], jak również w lasach na terenie Niemiec [Wassmer 1995] i Szwecji [Landin 1961].

Reasumując, hipotezę o stopniowej redukcji liczby gatunków koprofagicznych poświętników wraz z wiekiem drzewostanów sosnowych należy odrzucić. Redukcja liczby gatunków koprofagicznych poświętników zasiedlających tereny leśne ma bowiem charakter skokowy i odbywa się w fazie młodnika. W tej fazie drzewostanu sosnowego, ze względu na duże zacienienie powierzchni gleby, dochodzi do wycofywania się światłożądnych i termofilnych gatunków z podrodziny *Scarabaeinae* i *Aphodiinae*, wkraczania ceniolubnych gatunków z podrodziny *Aphodiinae* oraz zastępowania się w roli superdominanta światłożądnego *Trypocopris vernalis* z ceniolubnym *Anoplotrupes stercorosus*. Gatunki wczesnosukcesyjne są zastępowane przez gatunki późnosukcesyjne. W efekcie w młodniku dochodzi do zmiany składu gatunkowego i przebudowy struktury zgrupowania, z właściwej dla początkowych faz cyklu odtworzeniowego lasu na właściwą dla faz późnych.

Obecność wśród koprofagicznych poświętników zamieszkujących tereny leśne grupy gatunków występujących wyłącznie na zrębach i uprawach leśnych, jak również gatunków występujących wyłącznie w młodnikach, drągowinach i drzewostanach dojrzałych może zostać wykorzystana w przyszłości w pracach monitoringowych. Obecność gatunków z pierwszej grupy bądź brak gatunków z grupy drugiej w zgrupowaniu zasiedlającym drzewostany starszych klas wieku może wskazywać na ich nadmierne prześwietlenie. W naturalnych układach koprofagiczne poświętniki wydają się odgrywać ważną rolę w utrzymaniu integralności ekosystemu, zwłaszcza poprzez wtórne rozsiewanie nasion i udział w obiegu składników pokarmowych [Nicholsa i in. 2008]. Oprócz roli, jaką koprofagiczne poświętniki odgrywają w ekosystemach, są one proponowane jako użyteczny wskaźnik zakłóceń środowiska w lasach tropikalnych [Favila, Halfter 1997; Davis i in. 2001], jak również w lasach strefy umiarkowanej [Szwalko 1995; Szwalko, Starzyk 1997; Skłodowski i in. 1998; Klimaszewski, Strużyński 2005; Skłodowski, Duda 2007; Byk 2011a, b, 2012; Byk, Węgrzynowicz 2015]. Kilka cech sprawia, że koprofagiczne poświętniki są odpowiednimi bioindykatorami [Favila, Halfter 1997], w tym fakt, że organizacja ich zgrupowań jest bardzo wrażliwa na zmiany mikroklimatyczne, zmiany szaty roślinnej, cech gleby czy zmiany obfitości zasobów pokarmowych, czyli zmiennych, na które często wpływają zaburzenia [Osberg i in. 1994; Davis 1996; Lumaret, Iborra 1996]. Zmiany w organizacji zgrupowań koprofagicznych poświętników mogą dotyczyć liczebności, bogactwa gatunków i składu gatunkowego czy też zmian w aktywności, potrzebach pokarmowych lub zachowaniach chrząszczy związanych z przemieszczaniem odchodów [Andresen 2005]. Dlatego tak istotne dla gospodarki człowieka, w tym gospodarki leśnej, jest poznanie roli i składu gatunkowego koprofagicznych poświętników zamieszkujących lasy.

Wnioski

- ✦ Liczba gatunków zgrupowań koprofagicznych poświętników zasiedlających drzewostany sosnowe gwałtownie maleje od uprawy do młodnika, a następnie ponownie wzrasta w drągowinie i drzewostanie dojrzałym.
- ✦ Ugory przylesne, zręby i uprawy zasiedlane są przez heliofilne zgrupowania koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych z *Trypocopris vernalis* w roli superdominanta oraz

Anoplotrupes stercorosus, *Aphodius pedellus*, *Euorodalus coenosus* i *Chilothorax distinctus* w roli dominantów. Młodniki, drągowiny i drzewostany dojrzałe zasiedlane są przez umbrofilne zgrupowania koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych z *Anoplotrupes stercorosus* w roli superdominanta i *Trypocopris vernalis* w roli dominanta. Podstawowym wyróżnikiem tych dwóch typów leśnych zgrupowań koprofagicznych poświętników jest zastępowanie się w roli superdominanta *Trypocopris vernalis* i *Anoplotrupes stercorosus*.

- ✦ Struktura zgrupowań koprofagicznych poświętników drzewostanów sosnowych zmienia się w trakcie cyklu odtworzeniowego lasu. Kulminacja tego procesu odbywa się w fazie młodnika, w której gatunki heliofilne zastępowane są umbrofilnymi, a pratikole zastępowane są sylvikolami.

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., Palestini C., Rolando A. 1999. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (*Coleoptera: Scarabaeoidea*). *Journal of Insect Conservation* 3: 75-84.
- Breymeyer A. 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains (the Carpathians). XI. The role of coprophagous beetles (*Coleoptera, Scarabaeidae*) in the utilization of sheep dung. *Ekologia Polska* 22: 617-634.
- 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., Śladecek 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. 2011a. 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. 2011b. Wpływ sposobu przygotowania gleby na zgrupowania chrząszczy (*Coleoptera*) występujące na uprawach leśnych założonych na gruntach porolnych. *Sylwan* 155 (9): 622-632.
- Byk A. 2012. Abundance and composition of coprophagous *Scarabaeidae* (*Coleoptera: Scarabaeoidea*) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic Journal of Coleopterology* 12 (2): 127-144.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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 coprophagous beetle fauna of the *Scarabaeoidea* (*Coleoptera*) superfamily on the Kraków-Częstochowa Upland. *Polish Journal of Entomology* 76: 199-206.
- Hanski I. 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (*Scarabaeidae*) in Europe. *Acta Oecologica* 7 (2): 171-187.
- Hanski I., Cambefort Y. 1991. *Dung beetle Ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey.
- 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.
- 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: 1-8.
- 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*. PWN, 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., Barševskis A., Tarasiuk S. [red.]. *Protection of Coleoptera the Baltic Sea Region*. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw. 179-184.
- Landin B. O. 1961. Ecological studies on dung-beetles (I. *Scarabaeidae*). *Opuscula Entomologica Supplementa* 19: 1-227.

- Löbl I., Löbl D. [red.]. 2016. Catalogue of Palaearctic *Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea* and *Byrrhoidea*. Volume 3. Revised and Updated Edition. 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.
- Matuszkiewicz J. M. 1993. Krajobrazy roślinne i regiony geobotaniczne Polski. *Prace Geograficzne* 158: 5-107.
- Nicholsa E., Spectora S., Louzadab J., Larsenc T., Amezquidad S., Favilad 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.
- 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.
- Skłodowski J. W., 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.
- Sowig P., Wassmer T. 1994. Resource Partitioning in Coprophagous Beetles from Sheep Dung: Phenology and Microhabitat Preferences. *Zoologische Jahrbucher, Systematik* 121: 171-192.
- Stebnicka Z. 1976. Żukowate (*Coleoptera, Scarabaeidae*) Pienin. *Fragmenta Faunistica* 21: 331-351.
- Szwałko P. 1995. Chrząższe żukowate (*Coleoptera: Scarabaeoidea*) Puszczy Białowieskiej w aspekcie dotychczasowych badań monitoringowych na terenie północno-wschodniej Polski. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A* 794: 108-128.
- Szwałko 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 zooindykacyjnymi. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa. 140-156.
- Szyszkowski 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.
- 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.
- Żuk K. 2005. Koprofagiczne żukowate (*Coleoptera: Scarabaeoidea*) pastwiska w Jarach na Wzgórzach Trzebnickich. *Wiadomości Entomologiczne* 24 (3): 153-164.