

Sezonowość oraz wybiórczość siedliskowa żuków (Coleoptera: Geotrupidae) wabionych odchodami łośia *Alces alces* L. w Kampinoskim Parku Narodowym

Seasonality and habitat preferences of dung beetles (Coleoptera: Geotrupidae) attracted to moose *Alces alces* L. dung in the Kampinos National Park

Dawid Marczak^{1*} , Radosław Mroczyński²

¹Kampinoski Park Narodowy, ul. Tetmajera 38, 05-080 Izabelin, Polska; Wyższa Szkoła Ekologii i Zarządzania w Warszawie, ul. Olszewska 12, 00-792 Warszawa, Polska; ²ul. Ks. Roberta Bilitewskiego 3/25, 10-693 Olsztyn

*Tel. +48 22 7226001, e-mail: dawid.marczak@gmail.com

Abstract. Dung beetles (Coleoptera: Geotrupidae) are an extremely important element of many ecosystems. Their activity allows the incorporation of mineral compounds trapped in feces into the nutrient cycle. Seasonality and habitat preferences are the most important factors shaping the beetle communities inhabiting dung. The present study compares beetle communities inhabiting moose dung *Alces alces* L. in various forest ecosystems quantitatively and qualitatively. Due to the beetle seasonality, field work was performed from the beginning of March until the end of October 2017 in three habitats: coniferous forest, oak-hornbeam forest and alder forest. The dung beetles were collected using three Barber traps on each site baited with moose dung (80 g ± 10 g) and the traps were emptied as well as rebaited every 15 days. Altogether, 2330 specimen of dung beetles representing three species were collected: *Anoplotrupes stercorosus* (2088), *Trypocopris vernalis* (154) and *Geotrupes stercorarius* (88). These three species were found in all of the studied habitats. The largest total number of individuals was captured in the alder forest (1132 individuals), followed by the broadleaved forest (712) and the smallest number was captured in the coniferous forest (486). In terms of individuals caught, each species was statistically significantly different between the habitats. The largest number of *A. stercorosus* was captured in the alder forest, followed by the broadleaved forest and the smallest number was caught in the coniferous forest. However, the reverse was observed in the case of *T. vernalis* and *G. stercorarius*, where the most individuals were caught in the coniferous forest, and fewer in the broadleaved and alder forests. This is most likely due to the various habitat preferences of each individual species. Furthermore, the seasonal dynamics of this beetle family showed some differences between habitats. These differences most probably resulted from different microclimatic and humidity conditions.

Keywords: *Anoplotrupes stercorosus*, *Geotrupes stercorarius*, *Trypocopris vernalis*, forest ecology, dung beetles, moose dung

Słowa kluczowe: *Anoplotrupes stercorosus*, *Geotrupes stercorarius*, *Trypocopris vernalis*, ekologia leśna, koprofagi, odchody łośia

1. Wstęp

Rodzina żuków (Geotrupidae) reprezentowana jest w Polsce przez 9 gatunków (Bunalski 2004). Są wśród nich wyspecjalizowane koprofagi, ale także saprofagi oraz jeden gatunek roślinożerny (Stebnicka 1976). Na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego odnotowano do tej pory dwa gatunki uznawane za koprofagiczne: żuk gnojowy *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus, 1758), *Geotrupes spiniger* (Marshall, 1802) oraz dwa saprofagiczne ze skłonnością do koprofagii: żuk leśny *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) oraz żuk wiosenny *Trypocopris vernalis* (Linnaeus, 1758) (Mroczyński, Marczak 2017). Są to organizmy niezmiernie ważne dla

ekosystemów zarówno leśnych, jak i łąkowych. Ze względu na stosunkowo duże rozmiary ciała oraz liczebności jakie osiągają, w znacznym stopniu uczestniczą we wprowadzaniu pierwiastków uwięzionych w martwej materii organicznej do obiegu w ekosystemie (Rembiałkowska 1980; Rojewski 1980). Proces ten prowadzi do użyzniania oraz spulchniania gleby, co pozytywnie wpływa na ogólną kondycję środowiska (Borowski 1960).

Ekologia wyżej wymienionych gatunków jest stosunkowo dobrze poznana. Badano przede wszystkim ich rolę w ekosystemach leśnych oraz łąkowych (Borowski 1960; Klemperer 1979; Rojewski 1980; Nervo et al. 2014), sezonowość (Waßmer 1994; Bunalski 2006; Marczak 2013; Byk, Wę-

grzynowicz 2015), a także preferencje siedliskowe (Borowski 1960; Koch 1989; Byk, Semkiw 2010; Byk 2011; Marczak 2013; Byk, Rutkiewicz 2017). Dobrze znane są także preferencje pokarmowe poszczególnych gatunków, które charakteryzują się różnym stopniem wyspecjalizowania w odżywianiu odchodami (Stebnicka 1976; Koch 1989; Bunalski 2006).

Celem niniejszej pracy było porównanie ilościowe oraz jakościowe zgrupowań chrząszczy z rodziny Geotrupidae wabionych odchodami łosia (najłatwiej dostępnym rodzajem odchodów w parku, jednym z najłatwiej zbadanych pod kątem zasiedlania przez koprofagi w Europie) w trzech typach ekosystemów leśnych różniących się wyraźnie wilgotnością gleby, poziomem i stopniem rozkładu ściółki oraz nasłonecznieniem dna lasu, zlokalizowanych na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego.

2. Teren badań

Badania terenowe prowadzono w centralnej Polsce w Kampinoskim Parku Narodowym. Objęto nimi trzy siedliska leśne: 1) bór mieszany świeży (leśnictwo Lipków, oddz. 223) porastający piaszczystą glebę o niewielkim poziomie próchnicy, charakteryzujący się niską wilgotnością, stosunkowo silnym przerzedzeniem drzewostanu i dużym nasłonecznieniem dna lasu, 2) grąd subkontynentalny (leśnictwo Lipków, oddz. 269) porastający żyzne gleby brunatne o wyższej wilgotności niż poprzednie siedlisko, drzewostan stosunkowo zwarty, jednak do dna lasu docierają promienie słoneczne, charakteryzujący się bardzo dużą ilością ściółki utworzonej z opadłych liści, 3) ols jesionowy (leśnictwo Zaborów, oddz. 270) porastający gleby czarne, o wysokiej wilgotności i okresowo zalewany (od późnej jesieni do wiosny). Drzewostan, po wypuszczeniu liści, jest silnie zacieniony, do dna lasu nie docierają promienie słoneczne.

3. Materiał i metody pracy

Badania terenowe prowadzono od początku marca do końca października 2017 roku. Do połowy chrząszczy wykorzystano pułapki ziemne typu Barbera z podwieszoną przynętą w postaci odchodów łosia ($80 \text{ g} \pm 10 \text{ g}$) (ryc. 1). Pułapki wypełniano 200 ml glikolu etylenowego, konserwującego odłowione owady. Odchody pozyskano wiosną 2017 roku z miejsc liczego występowania łosia i przechowywano w stanie zamrożonym do czasu użycia jako przynęty. W każdym siedlisku zakładano 3 pułapki (odległość między pułapkami wynosiła około 50 m), które opróżniano i ponownie uzupełniano w 15-dniowych odstępach czasu. Odłów chrząszczy we wszystkich typach siedlisk odbywał się przez taką samą liczbę dni. Materiał z pułapek sortowano oraz oznaczano przy użyciu specjalistycznego klucza (Stebnicka 1976).

W celu porównania badanych siedlisk brano pod uwagę liczebność poszczególnych gatunków oraz wyliczono współczynniki dominacji, czyli procentowe udziały w zgrupowaniu. Istotność statystyczną różnic sprawdzono testem Kruskala-Wallisa, a następnie testem post-hoc ($p < 0,05$).

4. Wyniki

Łącznie odłowiono 2330 osobników żuków należących do trzech gatunków, w tym 2088 osobników żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus*, 154 osobniki żuka wiosennego *Trypocopris vernalis* oraz 88 osobników żuka gnojowego *Geotrupes stercorarius*. Gatunki te odnotowano w każdym z badanych siedlisk. Najwięcej osobników omawianej rodziny schwytano w olsie (1132 osobniki), następnie w grądzie (712) i borze (486).

Gatunkiem dominującym we wszystkich typach siedlisk był *A. stercorosus*, którego udział wynosił 61% liczby wszystkich żuków schwytanych w borze, 94% w grądzie oraz 99% w olsie. Drugi pod względem liczebności był *T. vernalis*, o udziale 30% wszystkich żuków odłowionych w borze, 1% w grądzie oraz znacznie poniżej 1% w olsie. Udział trzeciego, najmniej licznego gatunku *G. stercorarius* wyniósł 8% wszystkich żuków schwytanych w borze, 5% w grądzie oraz 1% w olsie (ryc. 2).

Liczebności poszczególnych gatunków wykazywały istotne różnice pomiędzy badanymi siedliskami (ryc. 3–5). Zdecydowanie najwięcej osobników *A. stercorosus* schwytano w olsie (1119), a następnie w grądzie (672) i borze (297). Istotnie statystycznie okazały się jedynie różnice pomiędzy liczebnością tego gatunku w borze i olsie ($p=0,0354$). Najwięcej osobników *T. vernalis* schwytano w borze (148), zdecydowanie mniej w grądzie (5) oraz olsie (1). Istotnie statystycznie okazały się różnice pomiędzy liczebnością tego gatunku w borze i olsie ($p=0,0002$) oraz pomiędzy borem a grądem ($p=0,0037$). Najwięcej osobników *G. stercorarius* schwytano w borze (41), następnie w grądzie (35), a najmniej w olsie (12). Istotnie statystycznie okazały się jedynie różnice pomiędzy liczebnością tego gatunku w borze i olsie ($p=0,0316$).

Dynamika sezonowa omawianej rodziny wykazywała różnice w poszczególnych siedliskach. W borze pierwsze osobniki odłowiono w pierwszej połowie kwietnia, w grądzie pojedynczy osobnik został odłowiony już w drugiej połowie marca, a w olsie dopiero w pierwszej połowie

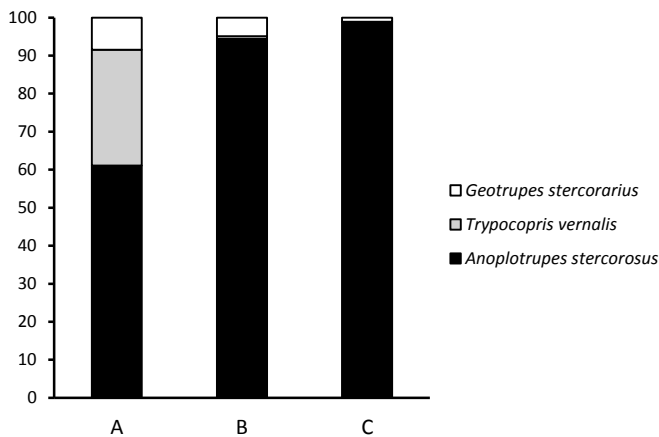


Rycina 1. Pułapka ziemna z przynętą do odłowu koprofagicznych żuków

Figure 1. Ground trap with bait for collecting dung beetles

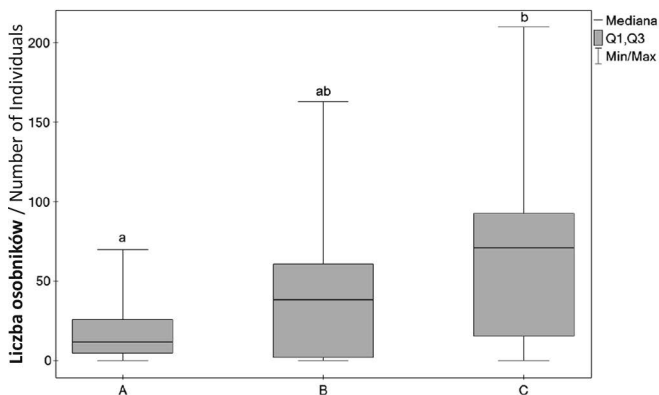
maja. We wszystkich siedliskach owady te łowiono aż do ostatnich dni października.

Na terenie badanego boru w dynamice sezonowej *A. stercorosus* można było wyróżnić trzy stosunkowo wyraźne szczyty liczebności: pierwszy w pierwszej połowie maja, drugi w pierwszej połowie lipca oraz ostatni w drugiej połowie września. W grądzie odnotowano dla tego gatunku również trzy szczyty: w pierwszej połowie maja, w pierwszej połowie lipca oraz w pierwszej połowie sierpnia. Odmienną sytuację zaobserwowano w olsie, gdzie można było wyróżnić jeden wyraźny szczyt liczebności w drugiej połowie lipca



Rycina 2. Struktura dominacji zgrupowań żuków (Geotrupidae) w: A) borze, B) grądzie, C) olsie na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego

Figure 2. The domination structure of dung beetle (Geotrupidae) communities in: A) coniferous forest, D) oak-hornbeam forest, C) alder forest in Kampinos National Park

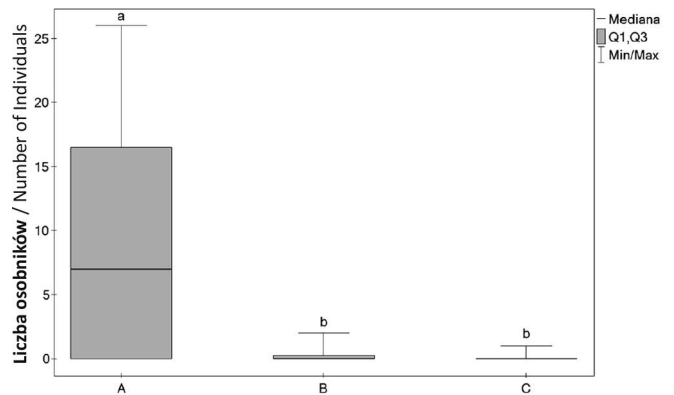


Rycina 3. Porównanie statystyk opisowych dla liczby osobników *Anoplotrupes stercorosus* ze wszystkich zbiorów w: A) borze, B) grądzie, C) olsie na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego. Różne litery wskazują istotne różnice pomiędzy porównywanymi typami siedlisk ($p < 0,05$).

Figure 3. Comparison of descriptive statistics for *Anoplotrupes stercorosus* comprising all sampling periods in A) coniferous forest, D) oak-hornbeam forest, C) alder forest in Kampinos National Park. Different letters indicate statistically significant differences between forest types ($p < 0.05$).

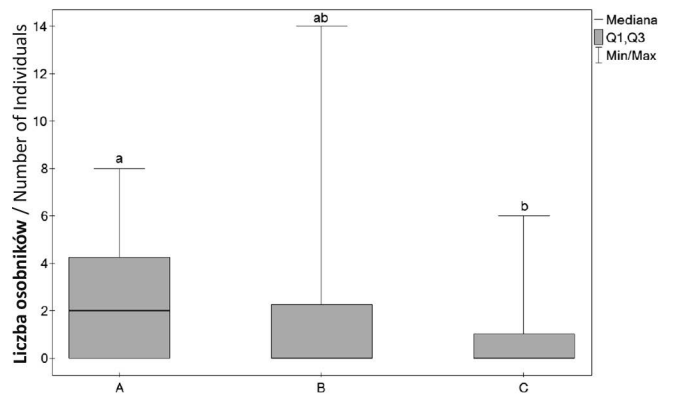
oraz dwa stosunkowo mało wyraźne w pierwszej połowie września i pierwszej połowie października.

Na terenie boru w dynamice sezonowej *T. vernalis* można było wyróżnić cztery stosunkowo niewyraźne szczyty liczebności: pierwszy w drugiej połowie maja, drugi w pierwszej połowie lipca, trzeci w pierwszej połowie sierpnia oraz czwarty w drugiej połowie września. Odłowy w grądzie oraz olsie były znikome, stąd analiza sezonowej dynamiki tego gatunku była niemożliwa.



Rycina 4. Porównanie statystyk opisowych dla liczby osobników *Trypocopris vernalis* ze wszystkich zbiorów w: A) borze, B) grądzie, C) olsie na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego. Różne litery wskazują istotne różnice pomiędzy porównywanymi typami siedlisk ($p < 0,05$).

Figure 4. Comparison of descriptive statistics for *Trypocopris vernalis* comprising all sampling periods in: A) coniferous forest, D) oak-hornbeam forest, C) alder forest in Kampinos National Park. Different letters indicate statistically significant differences between forest types ($p < 0.05$).



Rycina 5. Porównanie statystyk opisowych dla liczby osobników *Geotrupes stercorarius* ze wszystkich zbiorów w: A) borze, B) grądzie, C) olsie na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego. Różne litery wskazują istotne różnice pomiędzy porównywanymi typami siedlisk ($p < 0,05$).

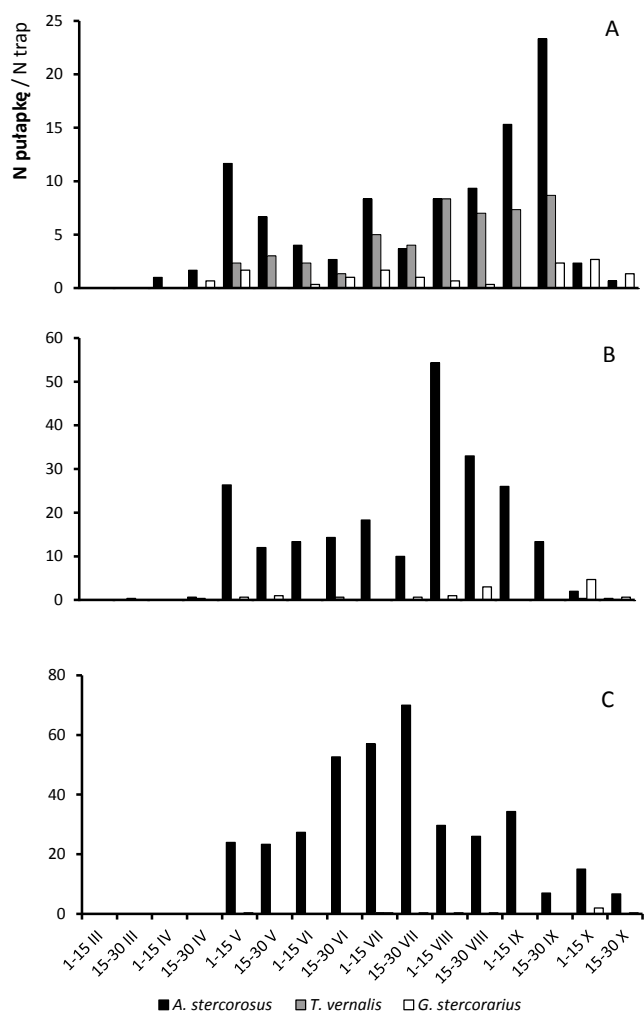
Figure 5. Comparison of descriptive statistics for *Geotrupes stercorarius* comprising all sampling periods in: A) coniferous forest, D) oak-hornbeam forest, C) alder forest in Kampinos National Park. Different letters indicate statistically significant differences between forest types ($p < 0.05$).

W dynamice sezonowej *G. stercorarius* na terenie boru można było wyróżnić trzy szczyty liczebności: pierwszy w pierwszej połowie maja, drugi w pierwszej połowie lipca oraz trzeci na przełomie września i października. Dynamika sezonowa tego gatunku w grądzie wyglądała podobnie: pierwszy szczyt liczebności odnotowano w drugiej połowie maja, drugi w drugiej połowie sierpnia oraz trzeci w pierwszej połowie października. W olsie pierwszy osobnik został odłowiony w pierwszej połowie maja, następnie pojedyncze osobniki wpadały do pułapek od pierwszej połowy lipca do drugiej połowy sierpnia, najwięcej osobników odłowiono w pierwszej połowie października (ryc. 6).

5. Dyskusja

Gatunkiem zdecydowanie dominującym w całym zebranym materiale był *A. stercorosus*. Jest to najpospolitszy i najliczniejszy przedstawiciel Geotrupidae spotykany w lasach na terenie Polski (Stebnicka 1976; Burakowski et al. 1983; Szwałko 1995), jedynie w młodnikach lub na zrębach jego liczebność może być mniejsza (Byk 2004; Marczak 2013). Stosunkowo mało liczny okazał się *T. vernalis*. Było to spowodowane najprawdopodobniej jego preferencjami siedliskowymi. Żuk ten jest gatunkiem unikającym drzewostanów starszych i silnie zacienionych, natomiast preferującym zręby i młodniki (Byk 2004; Marczak 2013). Najmniej liczny w zebranym materiale był *G. stercorarius*, który jest gatunkiem występującym na terenach leśnych, ale nieunikającym terenów otwartych (pastwiska, nieużytki, drogi polne). Jest to gatunek pospolity niemal w całym kraju, preferuje jednak odchody bydła i koni (Stebnicka 1976; Burakowski et al. 1983; Bunalski 2006). Preferencje te mogły mieć wpływ na jego niską liczebność na badanym terenie.

Największa liczba osobników *A. stercorosus* schwytana została w olsie, mniejsza w grądzie, a najmniejsza w borze. Inne wyniki uzyskał Borowski (1960), który w Puszczy Białowieskiej wykazał największą liczebność tego gatunku w borach („borze iglastym” i „borze mieszanym”), następnie w grądach (grądzie niskim i wysokim), a najmniejszą w olsach i borach bagiennych. Ten sam autor jednak odnotował stosunkowo niewielkie liczebności *A. stercorosus* w „borze sosnowym”, który jest najbardziej zbliżonym typem boru do tego, na którym prowadzono niniejsze badania. Według literatury (Karpiński 1955) „bór sosnowy” w tym przypadku jest to bór porastający gleby piaszczyste, suche, ubogie, porośnięte wrzosem, trawami, borówką brusznicą i miejscami chrobotkiem. Na szczególną uwagę zasługuje wysoka liczebność omawianego gatunku w badanym olsie jesionowym. Borowski (1960), a także Byk i Semkiw (2010) w swoich badaniach w Puszczy Białowieskiej udowadniają, że ols jest jednym z najmniej odpowiednich siedlisk dla *A. stercorosus*. Dzieje się tak ze względu na wysoki poziom wód gruntowych, który uniemożliwia rozmnażanie i rozwój larw tego gatunku. Badany ols posiadał jednak stosunkowo niski poziom wód gruntowych (poza okresem zalewowym, tj. od późnej jesieni do wiosny), dlatego też podczas instalacji pułapek nie zauwa-



Rycina 6. Dynamika sezonowa poszczególnych gatunków żuków (Geotrupidae) w: A) borze, B) grądzie, C) olsie na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego

Figure 6. Seasonal dynamics of each dung beetle (Geotrupidae) species in: A) coniferous forest, B) oak-hornbeam forest, C) alder forest in Kampinos National Park

żono podsiąkania wody podczas wykopywania głębokich na 20 cm dołków na pułapki. Dodatkowo obecność grubej warstwy ściółki z rozkładających się liści może stanowić dużą i atrakcyjną bazę pokarmową dla badanych gatunków. Nie jest wykluczone, że w okresie letnim, w którym występuje spadek liczebności badanych chrząszczy ze względu na wysoką temperaturę i niską wilgotność, to właśnie w tym typie lasu owady te mogą odnaleźć optimum warunków. Widać to dobrze na rycinie 6, gdzie w okresie od drugiej połowy czerwca do końca lipca gatunek ten osiąga największe liczebności w olsie, w przeciwieństwie do pozostałych dwóch siedlisk.

Analizując występowanie *T. vernalis* w badanych siedliskach, można z całą pewnością stwierdzić, iż ma on odmienne preferencje siedliskowe od gatunku poprzedniego. Zdecydowanie najwięcej osobników odłowiono w borze, jedynie nieliczne osobniki stwierdzono w grądzie i olsie. Według danych literaturowych (Byk 2004; Marczak 2013) żuk

ten preferuje zręby, uprawy leśne i młodniki, a zatem środowiska o względnie dużym stopniu nasłonecznienia. Badany bór był siedliskiem zdecydowanie najbardziej nasłonecznionym, co mogło pozytywnie wpłynąć na liczebność omawianego gatunku (Klimaszewski, Szyszko 2000). Bardzo wiele wskazuje również na nieco odmienne preferencje pokarmowe w porównaniu z poprzednim gatunkiem. O ile larwy *A. stercorosus* żywią się głównie rozłożoną ściółką, która jest zakopywana przez postacie dorosłe (Borowski 1960; Byk 2004), to w diecie larw i postaci dorosłych *T. vernalis* przeważają odchody zwierząt (Szwajko 1995; Klimaszewski, Szyszko 2000; Byk 2005; Bunalski 2006). W takim przypadku duża ilość ściółki w grądzie i olsie nie wpływałaby na liczebność omawianego gatunku.

Najwięcej osobników *G. stercorarius* schwytano w borze, następnie w grądzie i olsie. Według dotychczasowej wiedzy jest to gatunek równie często spotykany w lasach, co na terenach otwartych (Bunalski 2006). Jego podstawowym pożywieniem są odchody zwierząt, zwłaszcza gospodarskich (bydło, konie, owce). Niniejsze badania wskazują na to, że nie unika także odchodów zwierząt dziko żyjących. Zmniejszająca się liczba odłowionych osobników w gradiencie zwiększającej się wilgotności oraz stopnia zacielenia środowiska może wskazywać na jego preferencje względem gleb bardziej przepuszczalnych, o niedużej lub średniej wilgotności, z przynajmniej czasowym dostępem promieni słonecznych. Odłów osobników w olsie wskazuje jednak na jego stosunkowo szeroki zakres tolerancji względem czynników siedliskowych.

Różnice w dynamice sezonowej zaobserwowanych gatunków w poszczególnych typach siedlisk wynikały najprawdopodobniej z odmiennych warunków mikroklimatycznych i wilgotnościowych. Ols, jako siedlisko najbardziej wilgotne i w dużej części zalane aż do początku maja, charakteryzował się stosunkowo późnym pojawem pierwszych osobników. Dodatkowo zanotowano tylko jeden wyraźny szczyt liczebności, który przypadł na okres najcieplejszy i najsuchszy w roku. W pozostałych siedliskach zaobserwowano trzy szczyty liczebności, z których drugi był najmniej wyraźny. Trzeci szczyt liczebności w grądzie przypadł na pierwszą połowę sierpnia, a w borze na drugą połowę września. Znaczące różnice w dynamice sezonowej żuków pomiędzy tymi siedliskami mogły być spowodowane zarówno różną wilgotnością siedliska w ciągu roku, jak i nasłonecznieniem, a więc także średnią temperaturą dobową. W nasłonecznionym borze temperatura ta najprawdopodobniej była wyższa, co sprzyjało występowaniu dużej liczebności badanych żuków aż do końca drugiej połowy września.

6. Podsumowanie

1. Gatunkiem najliczniejszym we wszystkich typach siedlisk okazał się *Anoplotrupes stercorosus*, najpospolitszy i najliczniejszy żuk (przedstawiciel Geotrupidae) spotykany w lasach na terenie Polski.

2. Największa liczba osobników *A. stercorosus* schwytana została w olsie, mniejsza w grądzie i najmniejsza w borze.

Odwrotna sytuacja była w przypadku *T. vernalis* oraz *G. stercorarius*, gdzie najwięcej osobników odłowiono w borze, a nieliczne w grądzie i olsie. Najprawdopodobniej ma to związek z różnymi preferencjami siedliskowymi poszczególnych gatunków.

3. Dynamika sezonowa omawianych gatunków różniła się pomiędzy badanymi typami siedlisk. Różnice wynikały najprawdopodobniej z odmiennych warunków mikroklimatycznych i wilgotnościowych w ciągu roku, ale także z preferencji poszczególnych gatunków.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Źródła finansowania badań

Badania sfinansowano ze środków PGL LP w ramach tematu „Rola łośia w kształtowaniu leśnej fauny koprofagów – etap II”.

Literatura

- Borowski S. 1960. *Geotrupes stercorosus* (Sc.) (Coleoptera, Scarabaeidae) w Białowieckim Parku Narodowym. *Fragmenta Faunistica* 8(23): 337–365.
- Bunalski M. 1996. Żuki koprofagiczne (Coleoptera, Scarabaeoidea) okolic Szamotuł. Cz. II. *Wiadomości Entomologiczne* 15(4): 217–224.
- Bunalski M. 2004. Scarabeiformia, in: Fauna Polski – Charakterystyka i wykaz gatunków (W. Bogdanowicz, E. Chudzińska, I. Pilipiuk, E. Skibińska, red.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 139–145.
- Bunalski M. 2006. Żuki (Coleoptera: Scarabaeoidea) wschodnich rubieży Polski. Studium faunistyczno-ekologiczne części północnej i środkowej. *Rozprawy Naukowe. Akademia Rolnicza im. Augusta Cieszkowskiego w Poznaniu* 376: 1–133.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1983. Chrząszcze – Coleoptera. Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea i Parnoidea. Katalog Fauny Polski, XXIII, 9, 1–294.
- Byk A. 2004. Zmiany liczebności żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* (Hartm.) pod wpływem zalesień. *Sylwan* 3: 28–34.
- Byk A. 2005. Zmiany liczebności żuka wiosennego *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) 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., Rutkiewicz A. 2017. Liczebność i skład gatunkowy koprofagicznych poświetników w cyklu odtworzeniowym drzewostanów sosnowych w Lasach Człuchowskich (Pojezierze Pomorskie). *Sylwan* 161(9): 781–792.
- 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.

- 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.
- Karpiński J.J. 1955. Wycieczka do Puszczy. Państwowe Zakłady Wydawnictw Szkolnych, Warszawa, 1–164.
- Klemperer H.G. 1979. An analysis of the nesting behaviour of *Geotrupes spiniger* Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 4(2): 133–150. DOI 10.1111/j.1365-2311.1979.tb00569.x.
- Klimaszewski K., Szyszko J. 2000. Żukowate (Coleoptera, Scarabaeidae) negatywnych drzewostanów sosnowych. *Sylvan* 10: 39–44.
- Koch K. 1989. Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Band 2. Goecke & Evers, Krefeld, 1–440.
- Marczak D. 2013. Wybiórczość siedliskowa żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba) i żuka wiosennego *Trypocopris vernalis* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) w borze sosnowym świeżym w zależności od wieku drzewostanu. *Leśne Prace Badawcze* 74(3): 227–232. DOI: 10.2478/frp-2013-0022.
- Mroczyński 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.
- Nervo B., Tocco C., Caprio E., Palestini C., Rolando A. 2014. The Effects of Body Mass on Dung Removal Efficiency in Dung Beetles. *PLOS ONE* 9(9): 1–9. DOI 10.1371/journal.pone.0107699.
- 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.
- Shannon C.E., Weaver W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana, University of Illinois Press, 1–17.
- Stebnicka Z. 1976. Żukowate – Scarabaeidae. Grupa podrodzin: *Scarabaeidae laparosticti*. Klucze do oznaczania owadów Polski. Warszawa, PWN, XIX, 28a: 1–139.
- Szwałko P. 1995. Chrząszcze żukowate (Coleoptera: Scarabaeidae) Puszczy Białowieskiej w aspekcie dotychczasowych wyników badań monitoringowych na terenie północno-wschodniej Polski. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Seria A 794*: 108–128.
- Waßmer T. 1994. Seasonality of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany) including the winter months. *Acta Oecologica* 15(5): 607–631.

Wkład autorów

D.M. – koncepcja artykułu, opracowanie wyników, napisanie pracy, prace terenowe; R.M. – koncepcja artykułu, opracowanie wyników, napisanie pracy, prace laboratoryjne, analiza statystyczna.