

JAROSŁAW J. W. SKŁODOWSKI

## Zróznicowanie wielkości ciała gatunków rodzaju *Carabus* w Lasach Białowieżskich

The variation in body size of *Carabus* species in the Białowieża forests

### ABSTRACT

Nearly 27 000 individuals of 10 species belonging to the *Carabus* genus were caught on over 160 research plots in 13 different habitats in the Białowieża Primeval Forest, Poland. The body length of eight species was analysed. The mean body length ratio of two adjacent species ranged between 1.00-1.10, irrespective of the number of the number of *Carabus* species in the assemblage. The mean ratio of the smallest to the largest species increased with the number of species in the assemblage. To study coexistence mechanisms further, automatic traps were used to catch carabid beetles in decaying stumps and tree holes. In tree holes, the species *C. hortensis* was caught in the greatest numbers. Morphological differences and ecological preferences suggest spatio-temporal niche partitioning as the main coexistence mechanism for *Carabus* species in this forest.

### KEY WORDS

Białowieża Primeval Forest, body length, *Carabidae*, competition avoidance

### Wstęp

Według Hutchinsona [1959] dwa konkurujące ze sobą gatunki mogą współwystępować, jeśli stosunek długości większego do mniejszego przekracza 1,3. W lasach klimaksowych biegaczowate tworzą zgrupowania (gildie), których struktura powstaje w wyniku procesów konkurencji międzygatunkowej [Loreau 1986]. Konkurencja międzygatunkowa ma miejsce wtedy gdy dwa gatunki zabiegają o ten sam rekwizyt, którego dostępność jest ograniczona. Konkurencja pomiędzy gatunkami tworzącymi zgrupowanie mogą zachodzić z niejednakową siłą. Liczebność najliczniejszych w zgrupowaniu gatunków często osiąga tzw. próg pojemności środowiska, co uruchamia oddziaływanie konkurencyjne. Gatunki mniej liczne w zgrupowaniu dalekie są natomiast od osiągnięcia dużych zagęszczeń populacji, dlatego ich współistnienie nie jest uzależnione od konkurencji międzygatunkowej [Loreau 1992].

Z przeglądu literatury dotyczącej konkurencji pomiędzy biegaczowatymi [Niemelä 1993], koegzystencję podobnych wielkością gatunków można wyjaśnić bez uciekania się do konkurencji międzygatunkowej. Na przykład Weber i Heimbach [2001] nie znaleźli potwierdzenia istnienia konkurencji międzygatunkowej pomiędzy populacjami *Carabus hortensis* i *Carabus nemoralis*. Ponadto przestrzenne zróznicowanie środowiska może zwiększać prawdopodobieństwo koegzystencji konkurujących gatunków [Hampton 2004].

#### JAROSŁAW J. W. SKŁODOWSKI

Katedra Ochrony Lasu i Ekologii SGGW  
02-776 Warszawa  
Nowoursynowska 159  
sklodowski@wl.sggw.pl

Gatunki należące do rodzaju *Carabus* należą do największych spośród rodziny biegaczowatych. Najczęściej spotykamy w zgrupowaniach zamieszkujących lasy gospodarcze pięć gatunków: *C. violaceus*, *C. convexus*, *C. hortensis*, *C. arcensis*, *C. nemoralis* [Szyszko 1983; Szujewski

i in. 1983; Skłodowski 1995]. Gatunki te korzystają z podobnych zasobów [Turin i in. 2003]. W zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących Puszcę Białowieską, występuje siedem i więcej gatunków z rodzaju *Carabus* [Skłodowski 2002]. Tak zróżnicowane gatunkowo zgrupowania rodzaju *Carabus* stwarzają doskonałą możliwość obserwacji współwystępowania blisko spokrewnionych gatunków, w nieznacznych stopniu różniących się wielkością.

Podejmując badania w Puszczy Białowieskiej, przyjęto następujące założenia:

- Puszcza Białowieska w dalszym ciągu jest pozostałością po dominujących pierwotnie drzewostanach w tej części Europy,
- wielkość chrząszczy uzależniona jest od lokalnej (w miejscu odłowu imago) dostępności pożywienia larw,
- gatunki z rodzaju *Carabus* charakteryzują się wyjątkowo niską siłą dyspersji,
- osobniki rodzaju *Carabus* mogą wspólnie występować na tym samym terenie, nie konkurując ze sobą.

Badania nad biegaczowatymi są częścią większego programu wykonanego w Katedrze Ochrony Lasu i Ekologii SGGW [Szujewski i in. 2001]. Celem badań nad gatunkami rodzaju *Carabus* jest:

- określenie wewnątrz- i międzygatunkowego zróżnicowania wielkości ciała gatunków z rodzaju *Carabus*,
- próba określenia możliwości współwystępowania różnych gatunków z rodzaju *Carabus*, zbliżonych wielkością ciała.

### Teren badań i metodyka

Badania wykonano w całej polskiej części Puszczy Białowieskiej w 1999 roku. Badaniom poddano bory, bory mieszane, lasy mieszane i lasy rosnące na siedliskach bagiennych, wilgotnych oraz świeżych, co dało 12 wariantów [Skłodowski 2002]. Każdy wariant drzewostanu powtórzono 13 razy. Zastosowano zmodyfikowane pułapki Barbera, instalując na każdej powierzchni pięć sztuk. Pomiędzy majem a listopadem dokonano czterech inspekcji pułapek w odstępach półtoratygodniowych.

Integralną częścią badań było odłowienie biegaczowatych związanych z próchniejącym drewnem oraz dziuplami znajdującymi się na wysokości około dwóch metrów ponad powierzchnią ziemi. Badaniami objęto następujące gatunki drzew: *Acer platanoides*, *Alnus glutinosa*, *Betula pubescens*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*. Metodykę oraz wyniki tej części eksperymentu przedstawiono we wcześniejszych pracach [Szujewski i in. 2001; Skłodowski 2003a, 2003b].

### Wyniki

Złowiono około 59 000 osobników należących do 105 gatunków biegaczowatych [Szujewski i in. 2001; Skłodowski 2002]. W tej liczbie około 37 000 osobników należało do gatunków klasyfikowanych jako „duże zoofagi” (z ciężarem ciała przekraczającym 100 mg). Z kolei w liczbie tej, 27 000 należało do rodzaju *Carabus*. Były to *Carabus hortensis* L. (16 005 osobników), *Carabus arcensis* Hbst. (4116), *Carabus glabratus* Payk. (3204), *Carabus nemoralis* Müll. (1180), *Carabus coriaceus* L. (733), *Carabus violaceus* L. (679), *Carabus granulatus* L. (599), *Carabus cancellatus* Ill. (275), *Carabus convexus* F. (181) oraz *Carabus intricatus* L. (29).

Pomiędzy liczbą osobników (x) a liczbą gatunków rodzaju *Carabus* zachodzi ścisła nieliniowa relacja:

$$Y = -4,331 + 2,96 \cdot \text{Log}_{10}(x) \quad (p < 0,001)$$

Za pomocą numerycznej analizy Warda próbowano ustalić podobieństwo pomiędzy fauną rodzaju *Carabus* występującą w różnych siedliskowych typach drzewostanów. Uzyskane wyniki pozwoliły na połączenie poszczególnych zgrupowań rodzaju biegacz zamieszkujących odmienne typy siedliskowe w sześć aglomeracji (tab. 1). Każdą aglomerację stanowią gildie rodzaju biegacz występujące w zbliżonych siedliskach.

W dalszej części analizowano kolejno parami proporcje długości ciała dwóch najbardziej zbliżonych do siebie gatunków (tab. 2). Z analizy tej wykluczono jednak 2 gatunki: *C. coriaceus* i *C. intricatus*. Pierwszy, długością ciała osiągającą nierzadko 38 mm (maksymalnie do 45 mm), przekracza znacznie następne pod względem wielkości *C. violaceus* i *C. glabratus* w stosunku większym niż 1,3. Również w skład diety *C. coriaceus*, w odróżnieniu od diety *C. violaceus*

**Tabela 1.**

Siedliskowe typy drzewostanów Puszczy Białowiejskiej, połączone na podstawie analizy podobieństwa zgrupowań biegaczowatych w sześć aglomeracji

Forest habitat types in the Białowieża Forest combined into six agglomerations on the basis of the analysis of similarity of carabid assemblages

| Siedliskowe typy drzewostanów                 | Połączone aglomeracje     |
|---|---------------------------|
| Las wilgotny + las świeży                     | „L” – liściaste           |
| Las mieszany wilgotny + bór mieszany wilgotny | „MW” – mieszane wilgotne  |
| Las mieszany świeży + bór mieszany świeży     | „MS” – mieszane świeże    |
| Las bagienny + las mieszany bagienny          | „LB” – liściaste bagienne |
| Bór mieszany bagienny + bór bagienny          | „IB” – iglaste bagienne   |
| Bór wilgotny + bór świeży                     | „I” – iglaste             |

**Tabela 2.**

Struktura dominacji 8 gatunków rodzaju biegacz w analizowanych środowiskach. Przedstawiono dominację gatunków osiągających ponad 5% oraz stosunki długości dwóch najbardziej zbliżonych pod względem wielkości gatunków

Dominance structure for eight species of the genus *Carabus* in the analysed habitats. Dominance indicators exceeding 5% and the ratios of body lengths of two species most similar in body size are presented

| I                     |      | IB                    |                     | MS                    |                        |
|-----------------------|------|-----------------------|---------------------|-----------------------|------------------------|
| <i>C. convexus</i>    | 1,01 | <i>C. arcensis</i>    | 14%                 | 1,08                  | <i>C. arcensis</i> 10% |
| <i>C. arcensis</i>    | 40%  | 1,23                  | <i>C. convexus</i>  | 1,07                  | <i>C. granulatus</i>   |
| <i>C. granulatus</i>  | 1,09 | <i>C. granulatus</i>  | 1,22                | <i>C. convexus</i>    | 1,22                   |
| <i>C. cancellatus</i> | 1,00 | <i>C. nemoralis</i>   | 1,04                | <i>C. nemoralis</i>   | 5%                     |
| <i>C. nemoralis</i>   | 1,10 | <i>C. cancellatus</i> | 1,07                | <i>C. cancellatus</i> | 1,07                   |
| <i>C. hortensis</i>   | 34%  | 1,03                  | <i>C. hortensis</i> | 43%                   | 1,02                   |
| <i>C. glabratus</i>   | 11%  | 1,02                  | <i>C. glabratus</i> | 16%                   | 1,05                   |
| <i>C. violaceus</i>   | 7%   |                       | <i>C. violaceus</i> |                       | <i>C. violaceus</i>    |

| MW                    |      | L                     |                     | LB                   |                       |
|-----------------------|------|-----------------------|---------------------|----------------------|-----------------------|
| <i>C. convexus</i>    | 1,01 | <i>C. arcensis</i>    | 22%                 | 1,12                 | <i>C. arcensis</i> 9% |
| <i>C. arcensis</i>    | 8%   | 1,13                  | <i>C. convexus</i>  | 1,05                 | <i>C. convexus</i>    |
| <i>C. granulatus</i>  | 1,17 | <i>C. granulatus</i>  | 1,15                | <i>C. granulatus</i> | 16%                   |
| <i>C. cancellatus</i> | 1,01 | <i>C. cancellatus</i> | 1,01                | <i>C. nemoralis</i>  | 6%                    |
| <i>C. nemoralis</i>   | 1,11 | <i>C. nemoralis</i>   | 8%                  | 1,12                 | <i>C. cancellatus</i> |
| <i>C. hortensis</i>   | 69%  | 1,03                  | <i>C. hortensis</i> | 50%                  | 1,01                  |
| <i>C. glabratus</i>   | 14%  | 1,01                  | <i>C. violaceus</i> | 1,01                 | <i>C. glabratus</i>   |
| <i>C. violaceus</i>   |      |                       | <i>C. glabratus</i> | 10%                  | <i>C. violaceus</i>   |

i *C. glabratus*, wchodzi więcej ślimaków. Natomiast *C. intricatus* wyłączono z analizy, ze względu na wyjątkowo małą liczbę złapanych osobników (29). Analiza wykazała, że proporcja wielkości dwóch najbardziej zbliżonych długością ciała gatunków nie przekraczała wielkości zaproponowanej przez Hutchinsona – 1,3.

Następnie przy założeniu, że zgrupowanie tworzy dwa i więcej gatunków rodzaju *Carabus*, analizowano stosunek długości ciała najmniejszego do największego gatunku (NN – górna linia, ryc. 1) oraz dwóch najbardziej podobnych wielkością gatunków (DN – dolna linia, ryc. 1). Proporcje ponownie nie przekroczyły stosunku 1,3 w zgrupowaniach „MW” i „L” złożonych z dwóch gatunków oraz w „MW” i „MS” złożonych z trzech gatunków. Proporcje te w większości przypadków nie przekraczały progu 1,3 (T test,  $p < 0,05$  do  $p < 0,001$ ). Jedynie w przypadku zgrupowań „I” i „LB”, składających się z dwóch gatunków, stosunek ten zbliżony był do 1,3 (T test – n.i.). Wprawdzie statystycznie nie potwierdzona, choć interesująca obserwacja dotyczy wzrostu stosunku DN w zgrupowaniach „I”, „LB”, „Mm”, z których każde składało się z pięciu gatunków oraz w zgrupowaniu „L” złożonym z sześciu gatunków.

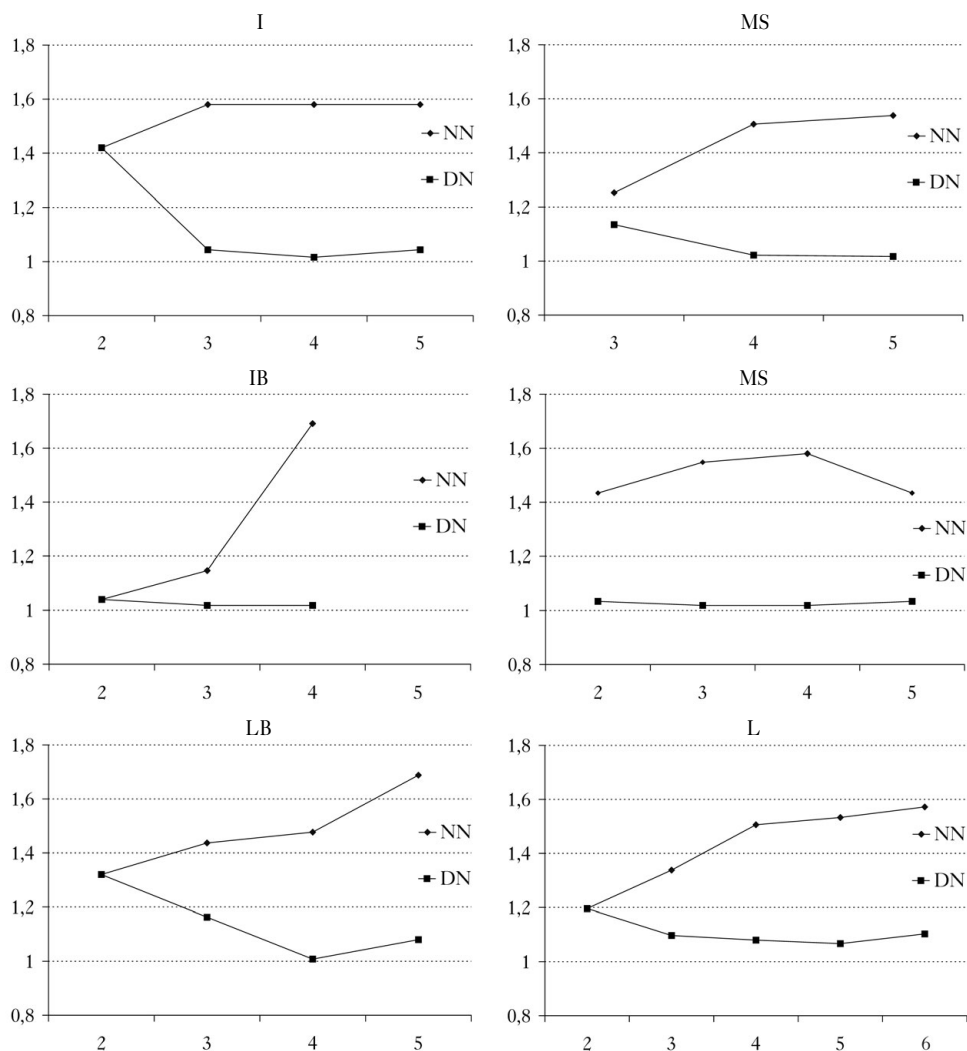
Na podstawie przedstawionych obserwacji oraz danych z literatury [Burakowski i in. 1973, 1974; Szyszko 1983; Szujecki i in. 1983; Skłodowski 1995], gatunki z analizowanego rodzaju *Carabus* podzielono na dwie grupy: gatunków preferujących zasobne siedliska liściaste oraz gatunków preferujących uboższe siedliska drzewostanów iglastych. Do pierwszej grupy należą: *C. hortensis*, *C. glabratus* i *C. granulatus*, a do drugiej: *C. violaceus*, *C. nemoralis*, *C. convexus*, *C. arcensis* i *C. cancellatus*.

Okazało się, że gatunki preferujące bogatsze siedliska osiągały większe wymiary ciała w bogatszych siedliskach „L”, niż w siedliskach uboższych „I”, np. *C. hortensis*: 26,87 vs. 26,53 (T test,  $p < 0,001$  – ryc. 2). Gatunki preferujące uboższe siedliska, osiągały natomiast większe wymiary w tych siedliskach. Na przykład osobniki *C. violaceus* w zgrupowaniach siedliska „I” cechowała większa długość niż w zgrupowaniach bogatszych siedlisk „L”: 28,21 vs. 27,16 (T test,  $p < 0,001$  – ryc. 2).

Co więcej, gatunki obu grup uzyskiwały odmienne wymiary w siedliskach bagiennych i świeżych. Gatunki preferujące zasobne siedliska, w drzewostanach bagiennych „LB” były mniejsze niż w świeżych „L”: *C. glabratus*: 27,34 vs. 27,49; *C. hortensis*: 26,46 vs. 26,87; *C. granulatus*: 19,89 vs. 20,68 (T test,  $p < 0,001$ ). Odwrotnie obserwowano w przypadku gatunków preferujących uboższe siedliska, które w drzewostanach bagiennych „LB” uzyskiwały większe wymiary ciała niż w środowiskach świeżych „L”: *C. violaceus*: 28,45 vs. 27,16; *C. nemoralis*: 24,09 vs. 23,97; *C. cancellatus*: 24,59 vs. 24,44; *C. arcensis*: 17,73 vs. 17,48; jak i w bagiennych uboższych siedliskach „MW”, w porównaniu z uboższymi siedliskami świeżymi „I”: *C. violaceus*: 28,75 vs. 28,21; *C. arcensis*: 17,93 vs. 17,80 (T test,  $p < 0,001$ ).

W pułapkach instalowanych na próchniejącym drewnie oraz w dziuplach złowiono około 1000 osobników należących do 42 gatunków. Z próchniejącego drewna pochodziło około 600 osobników (34 gatunki), z czego najliczniejsze były: *Pterostichus oblongopunctatus* F. (256), *Pterostichus niger* Schall. (72), *C. hortensis* (69), *Pterostichus aethiops* Panz. (40), *Cychnus caraboides* L. (23), *Agonum viduum* Panz. (21) i *Pterostichus melanarius* Ill. (20). W dziuplach złowiono około 200 osobników (23 gatunki biegaczowatych), z czego najliczniejsze były: *C. hortensis* (62), *Agonum livens* Gyll. (31), *Agonum assimilis* Payk. (22), *P. niger* (14), *Calosoma inquisitor* L. (12) i *P. oblongopunctatus* (12).

Okazało się, że jedynym gatunkiem z rodzaju *Carabus*, który uzyskał większe noty w strukturze dominacji był *C. hortensis*. Analiza dokonana w poprzedniej pracy [Skłodowski 2003a, 2003b] wskazała, że gatunek ten często „wizytuje” środowisko dziupli znajdujących się 2 metry nad ziemią.



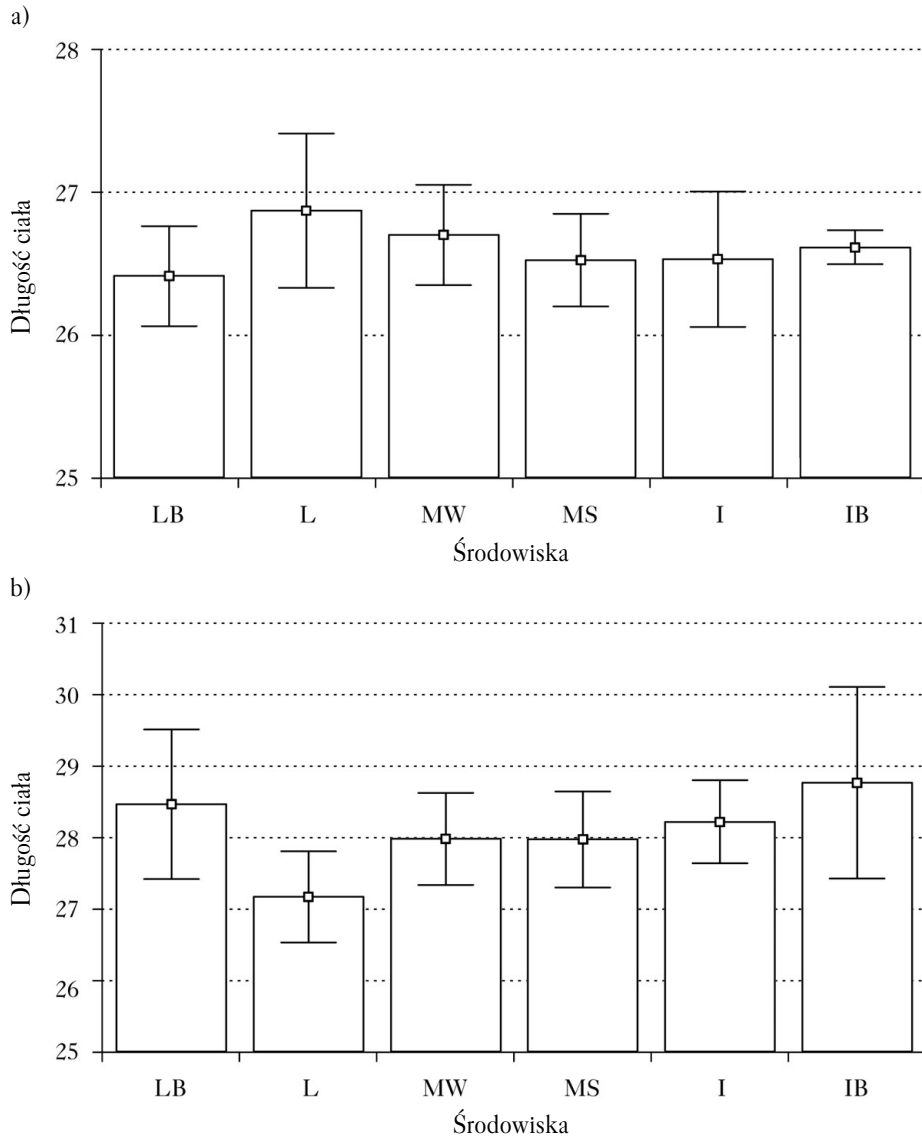
Ryc 1.

Stosunek długości najmniejszego do największego gatunku w zgrupowaniu NN (linia górna) oraz średni stosunek długości kolejnych par gatunków najbardziej zbliżonych pod względem wielkości DN (linia dolna), w zgrupowaniach złożonych z 2 i większej liczby gatunków rodzaju *Carabus*

The ratio of the length in the smallest to the length of the greatest body length species in NN assemblage (top line) and the mean ratio of body lengths of the successive species pairs most similar in terms of DN (bottom line) in assemblages composed of 2 and greater number of *Carabus* species

## Dyskusja

Wielkość ciała biegaczowatych analizowana była w różnych aspektach: sukcesu [Biedermann 2002], związku między wielkością wyspy a długością ciała [Palmer 2002], czy też zmian wielkości chrząszczy wzdłuż gradientu urbanistycznego [Šustek 1987]. Z kolei długością ciała przedstawicieli rodzaju *Pterostichus*, w zależności od liczebności, pod względem konkurencji międzygatunkowej zajmowali się Brandl i Topp [1985].



Ryc 2.

Średnia długość gatunków: preferującego żyzne siedliska *C. hortensis* (a) oraz preferującego ubogie siedliska *C. violaceus* (b) w wyróżnionych sześciu środowiskach Puszczy Białowieżskiej

The mean body length for species: *C. hortensis* preferring fertile habitats (a) and *C. violaceus* preferring poor habitats (b) in the six habitats in the Białowieża Forest

W przedstawianej pracy odrzucono konkurencję jako wyjaśnienie koegzystencji blisko spokrewnionych i zbliżonych pod względem wielkości gatunków z rodzaju *Carabus*. Założono, że w odróżnieniu od typowych lasów gospodarczych, w białowieżskich drzewostanach wielopiętrowych powinno koegzystować więcej gatunków z rodzaju *Carabus*. Ponadto, drzewostany białowieżskie powinny cechować się większym zróżnicowaniem mikrośrodowisk, między innymi związanych w próchniejącym drewnem.

W pułapkach zainstalowanych w drzewostanach Puszczy Białowieskiej łowiono nawet po sześć i więcej gatunków. Jednakże faktyczna liczba żyjących tutaj gatunków z rodzaju biegacz jest znacznie większa, gdyż występują także obserwowane „na upatrzonego”: *C. menentriasi* i *C. clatratus*. W monokulturach lasów gospodarczych, ze względu na mniej częste występowanie mikrośrodowisk, liczba gatunków z rodzaju biegacz jest nieco mniejsza.

Analizowane gatunki podzielono na preferujące bogatsze siedliska drzewostanów liściastych (głównie były to gatunki jesiennego typu rozwojowego) oraz na preferujące siedliska uboższe (głównie gatunki wiosennego typu rozwojowego). Gatunki preferujące bogatsze siedliska były większe w siedliskach żyzniejszych „L” niż uboższych „I”. Natomiast gatunki preferujące ubogie siedliska osiągały większe wymiary w uboższych drzewostanach iglastych „I” niż w żyznych liściastych „L”. W ubogich środowiskach drzewostanów sosnowych, jak i zalesionych gruntów porolnych, nie wyspecjalizowane gatunki, o mniejszej wydajności energetycznej wygrywały z gatunkami „wąskiej”, leśnej specjalizacji [Skłodowski 1999a].

W świetle badań Grüma [1976], gatunki wiosennego typu rozwojowego są mniej wydajne energetycznie niż jesiennego typu rozwojowego. Mniej wyspecjalizowane gatunki wiosennego typu rozwojowego, w środowiskach ubogich mogą lepiej się przystosowywać do panujących tutaj warunków, dzięki czemu mogą osiągać większe wymiary niż w siedliskach pozostałych [Odum 1971]. Z drugiej strony, gatunki jesiennego typu rozwojowego, aktywne są wiosną w postaci larwalnej, kiedy drzewa są jeszcze w stanie bezlistnym, dzięki czemu mogą rozwijać się lawinowo rośliny zielne aspektu wiosennego. Z roślin tych korzystają liczni drobni konsumenci, służący larwom biegaczowatych jako pokarm. Dlatego larwy gatunków jesiennych mogą osiągnąć większe wymiary, niż w ubogich drzewostanach iglastych.

Z kolei w środowiskach bagiennych, gatunki preferujące żyzne siedliska okazywały się mniejszych rozmiarów niż w środowiskach świeżych („LB” vs. „L”, „MW” vs. „I”). Gatunki preferujące ubogie siedliska, wykazały się natomiast zupełnie odwrotną tendencją. Środowiska bagienne, zarówno lasów liściastych „LB”, jak i iglastych „MW” są trudne do kolonizowania, ze względu na wysoki poziom wiosennej wody (stan taki notowano w roku badań). Wiosną, nie zalanyymi wodą siedliskami były różnego rodzaju kępy, zajmujące jednak ułamkową powierzchnię tych siedlisk. Gatunki wiosennego typu rozwojowego zimują w postaci larwalnej, dzięki czemu nawet wczesną wiosną mogą atakować gromadzące się w kępach bezkręgowce. Prawdopodobnie jest to przyczyna osiągania przez nie większych wymiarów niż na siedliskach świeżych. W tym samym czasie gatunki jesiennego typu rozwojowego kończą zimowanie w stadium jaja, co uniemożliwia im jako drapieżnikom skorzystanie z wiosennego gromadzenia się bezkręgowców w obrębie kęp. W konsekwencji gatunki te w środowiskach bagiennych osiągną mniejsze wymiary niż w środowiskach świeżych.

Stosunek wielkości dwóch najbardziej podobnych pod względem wielkości gatunków mniejszy jest od proponowanej przez Hutchinsona [1959] wielkości 1,3 (ryc. 1). Stosunek ten zbliżał się nawet do wartości 1,00: *C. hortensis* i *C. violaceus* („L”) czy *C. hortensis* i *C. glabratus* (pozostałe siedliska). Jednakże obserwacje te, zgodnie z założeniem pracy, nie potwierdzają faktu konkurencji między gatunkowej, zwłaszcza, że stosunek długości gatunku najmniejszego do największego w zgrupowaniu wzrasta wraz ze średnią liczbą gatunków tworzących zgrupowanie (ryc. 1).

Co więcej, wraz ze wzrastającą liczbą gatunków w zgrupowaniu rodzaju *Carabus*, stabilizuje się (osiągając wartość około 1,00) średni stosunek długości dwóch najbardziej zbliżonych pod względem wielkości gatunków (ryc. 1). Podobną stabilizację (około 1,2) tego stosunku obser-

wowali Sota i inni [2000]. Stwierdzona stabilizacja w pobliżu wartości 1,00 sugeruje, że badane gatunki potrafią w jakiś sposób unikać konkurencji. W 1987 roku Sota odnotował, że ze względu na zbliżoną ekologię gatunków z rodzaju *Carabus*, zróżnicowanie wielkości ciała może być kluczem do koegzystencji blisko związanych ze sobą gatunków.

Analizowane w prezentowanym artykule gatunki są drapieżnikami aktywnymi nocą, jednakże mogącymi występować w różnych środowiskach [Burakowski i in. 1973, 1974; Turin 2000; Turin i in. 2003]. *C. granulatus* jest gatunkiem higrofilnym, dzięki czemu mógł zająć drugą pozycję w hierarchii dominacji zgrupowania bagiennych drzewostanów liściastych „LB”. Gatunek ten potrafi pływać [Turin i in. 2003], jak i przetrwać powódź, dzięki zamknięciu powietrza w specjalnym „bąblu” [Fuellhaas 1997]. Jednakże *C. granulatus* w literaturze krajowej nie jest uznawany za „typowego” mieszkańca lasów [Burakowski i in. 1973, 1974; Szyszko 1983]. Występowanie *C. granulatus* w Puszczy Białowieskiej możliwe jest dzięki prześwietleniu drzewostanów spowodowanemu wykrotami i złamaniami górujących drzew.

Z drugiej strony *C. arcensis* i *C. convexus* są gatunkami ciepłolubnymi. O ile *C. arcensis* dominuje w zgrupowaniach zamieszkujących drzewostany iglaste „I”, o tyle *C. convexus* spełniał tu rolę marginalną (tab. 1). Ponadto *C. arcensis* występuje w drzewostanach sosnowych oraz w różnych ekotonach. Gatunek ten w drzewostanach liściastych „L” występuje dzięki obecnym tutaj lukom w sklepieniu drzew.

Pozostałe gatunki są mezofilne [Burakowski i in. 1973, 1974; Turin 2000; Turin i in. 2003]. Trzy z nich: *C. hortensis*, *C. glabratus* i *C. nemoralis* cechowały duże wartości wskaźników dominacji oraz stosunek długości ciała bliski 1,00 (we wszystkich siedliskach). A zatem w jaki sposób możliwa jest ich koegzystencja? Występowanie *C. nemoralis*, jako gatunku wiosennego typu rozwojowego, przypada na pierwszą połowę sezonu rozrodczego, co w znacznym stopniu przyczynia się do unikania konkurencji międzygatunkowej. Współwystępowanie w drugiej połowie sezonu *C. hortensis* i *C. glabratus*, możliwe jest dzięki temu, że pierwszy z nich penetruje mikrośrodowiska próchniejących drzew i dziupli, a także potrafi wspinać się na drzewa – co umożliwia unikanie konkurencji, do której dzięki temu nie dochodzi [Skłodowski 2003a i b].

Wspinaczkę *C. hortensis* na drzewa obserwowali również Gryuntal i Szyszko [2002]. Gatunek ten unika wychodzenia na otwartą przestrzeń [Skłodowski 1999b]. Innym gatunkiem z rodzaju *Carabus*, potrafiącym wspinać się na drzewa jest *C. auronitens* (Weber i Heimbach 2001). Jak wynika z badań przy użyciu radaru harmonicznego *C. auronitens* wchodzi na drzewa na wysokość 6 i więcej metrów po czym pozostaje na nich przez kilka godzin, a nawet cały dzień.

Otrzymano interesujący obraz koegzystencji różnych gatunków z rodzaju *Carabus*. Unikanie silnej konkurencji możliwe jest dzięki odpowiednim adaptacjom ekologicznym i morfologicznym oraz przestrzennemu i czasowemu zróżnicowaniu środowiska występowania:

- ✚ główny dominant, *C. hortensis*, wspina się na drzewa, redukując tym samym prawdopodobieństwo konkurowania z innymi, podobnymi wielkością gatunkami,
- ✚ w środowiskach bagiennych, higrofilny *C. granulatus* zajmuje dolne części pni i kęp, które podlegają okresowym podtopieniom, natomiast kserofilny *C. arcensis* zamieszkuje górne ich części. Oba gatunki korzystają ze światła wpadającego przez luki w sklepieniu drzew,
- ✚ koegzystencja jesiennego gatunku *C. glabratus* i wiosennego *C. nemoralis* możliwa jest dzięki czasowej separacji nisz, okresy wzmożonej aktywności obu gatunków przypadają w innych miesiącach,
- ✚ współwystępowanie mniej licznych gatunków: *C. convexus*, *C. cancellatus* or *C. violaceus* wydaje się możliwe dzięki dużej heterogeniczności środowiska leśnego.



Sugerowana w artykule przestrzenna i czasowa separacja nisz gatunków rodzaju *Carabus*, opisywana była w innych pracach dotyczących: blisko spokrewnionych gatunków trzyszczy [Schulz, Hadley 1987], gryzoni [Morris 1996] czy też drapieżnych ssaków [Fedriani i in. 2000]. Zidentyfikowane odmienne strategie adaptacji wielkości ciała gatunków preferujących żyźniejsze środowiska oraz gatunków preferujących siedliska w warunkach bagiennych i świeżych leśnych biotopów wydają się również wyjaśniać występowanie w jednym środowisku kilku gatunków z badanego rodzaju.

## Literatura

- Biedermann R. 2002. Mating success in the spittlebug *Cercopis sanguinolenta* (Scopoli, 1763) (Homoptera, Cercopidae): the role of body size and mobility. *Journal of Ethology* 20: 13-18.
- Brandl R., Topp W. 1985. Size structure of *Pterostichus* spp. (Carabidae): aspects of competition. *Oikos* 44: 234-238.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1973. Katalog Fauny Polski, Chrząszcze Coleoptera, Biegaczowate Carabidae, cz. XXIII, t.3. PWN 1973.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1974. Katalog Fauny Polski, Chrząszcze Coleoptera, Biegaczowate Carabidae, cz. XXIII, t.4. PWN 1974.
- Fedriani J. M., Fuller T. K., Sauvajot R. M., York E. C. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125: 258-270.
- Fuellhaas U. 1997. Die Einfluss von Vernässung und Überstaumassnahmen in degeneriertem Niedermoorgrünland auf ausgewählte Laufkäferarten (Coleoptera, Carabidae). *Arbeitsberichte Landschaftsökologie. Münster* 18: 133-146.
- Grüm L. 1976. An attempt to characterize matter transfer by carabid communities inhabiting forest. *Ekologia Polska* 23, 3: 35-375, 1976.
- Gryuntal S., Szyszko J. 2002. Penetration of trees by *Carabus hortensis* (Carabidae, Col.). W: Bauer T., den Boer P., Szyszko J. [red.]. How to protect or what we know about Carabid Beetles. From knowledge to application – from Wijster (1969) to Tuczno (2001). Warsaw Agricultural University. 101-105.
- Hampton S. E. 2004. Habitat overlap of enemies: temporal patterns and the role of spatial complexity. *Oecologia* 138: 475-484.
- Loreau M. 1986. Niche differentiation and community organization in forest carabid beetles. W: den Boer P.J., Luff M., Mossakowski D., Weber F. [red.]. Carabid beetles, their adaptation and dynamics. Fischer, Stuttgart. 456-487.
- Loreau M. 1992. Species abundance patterns and structure of ground-beetle communities. *Annales Zoologici Feniici* 28: 49-56.
- Hutchinson G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93: 145-159.
- MacArthur 1958. Population ecology of some warblers of north eastern coniferous forest. *Ecology* 39: 599-619.
- Morris D. W. 1996. Coexistence of specialist and generalist rodents via habitat selection. *Ecology* 77 (8): 2352-2364.
- Niemelä J. 1993. Intraspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? *Oikos* 66: 325-335.
- Odum P. E. 1971. Fundamentals of ecology. Third edition. Philadelphia.
- Palmer M. 1994. Ecological factors associated with body size in populations of *Macrothorax morbillosus* (F.) (Carabidae, Coleoptera). *Acta Oecologia* 15 (6): 689-699.
- Palmer M. 2002. Testing the „island rule” for a tenebrionid beetle (Coleoptera, Tenebrionidae). *Acta Oecologia*, V. 23, 2: 103-107.
- Schulz T. D., Hadley N. F. 1987. Microhabitat segregation and physiological differences in co-occurring tiger beetle species, *Cicindela tranquebarica*. *Oecologia* 73: 363-370.
- Skłodowski J. 1995. Antropogenne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (Col. Carabidae) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: A. Szujewski i inni. Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa. 17-174.
- Skłodowski J. 1999a. Ocena stanu fauny biegaczowatych (Carabidae, Col.) borów sosnowych Puszczy Człuchowskiej po dwudziestu latach. *Sylvan* 4: 67-89.
- Skłodowski J. 1999b. Movement of selected carabid species (Col. Carabidae) through a pine forest-fallow ecotone. *Folia Forestalia Polonica Seria A. – Forestry*, 41: 5-23.
- Skłodowski J. 2001. The structure of Carabid communities in some field-ecotones. *Baltic Journal of Coleopterology*. 1-2: 41-53.
- Skłodowski J. 2002. Epigeic Carabid assemblages of the Białowieża Primeval Forest. W: Bauer T., den Boer P., Szyszko J. [red.]. How to protect or what we know about Carabid Beetles. From knowledge to application – from Wijster (1969) to Tuczno (2001). Warsaw Agricultural University. 259-272.

- Skłodowski J. 2003a. Carabid beetles in tree hole and decaying stumps of the Białowieża Primeval Forest. *Baltic Journal of Coleopterology*, V. 3, 2: 91-105.
- Skłodowski J. 2003b. Znaczenie próchnięjących drzew jako mikrośrodowisk występowania epigeicznych biegaczowatych w Puszczy Białowieskiej. *Sylwan*.
- Sota T. 1987. Life history variation and community structure of the subtribe Carabina. In: Kimoto S., Takeda H. [red.]. *Insects communities of Japan (in Japanese)*. Tokyo University Press. Tokyo. pp. 42-52.
- Sota T., Takami Y., Kubota K., Ujiie M., Ishikawa R. 2000. Intraspecific body size differentiation in species assemblages of the carabus subgenus *Ohomopterus* in Japan. *Population Ecology*. 42: 279-291.
- Šustek Z. 1987. Changes in body size structure of carabid communities (*Coleoptera, Carabidae*) along an urbanisation gradient. *Biologia (Bratislava)* 42, 2: 145-156.
- Szujecki A., Mazur S., Perliński S., Szyszko J. 1983. The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw 1983.
- Szujecki A., Sławska M., Skłodowski J., Smoleński M., Perliński S., Mazur S., Łagowski D., Tracz H., Sawoniewicz J., Mokrzycki T., Borowski J., Rutkiewicz A., Byk A. 2001. Próba szcunkowej waloryzacji lasów Puszczy Białowieskiej metodą zooindykacyjną. [in Polish]. Wydawnictwo SGGW, Warsaw Agricultural University Press. Valourisation of Białowieża Forest with use of the zooinduction method – tentative attempt. 411.
- Szyszko J., 1983. State of *Carabidae* (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. Warsaw Agricultural University Press, Warszawa.
- Turin H. 2000. De nedrelandse loopkevers. Verspreiding en oecologie (*Coleoptera: Carabidae*). Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis KNNV Uitgeverij 662.
- Turin H., Penev L., Casale A. 2003. The genus *Carabus* in Europe. A synthesis. *Fauna Europaea Invertebrata* 2. Pensoft Sofia-Moscow. 511.
- Weber F., Heimbach U. 2001. Behavioural, reproductive and developmental seasonality in *Carabus auronitens* and *Carabus nemoralis* (Col., *Carabidae*). *Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft*. Berlin-Dahlem. Heft 382. pp. 192.

## SUMMARY

### The variation in body size of *Carabus* species in the Białowieża forests

The research was carried out in 1999 on 160 research plots in 13 different habitat types in the Białowieża Primeval Forest. Out of caught nearly 59 000, about 27 000 individuals of 10 species belonged to the *Carabus* genus. Eight species from the *Carabus* genus were analysed for body length. Assemblages of *Carabus* species were compared using a Ward numerical analysis. Similarities of species allowed for grouping of some forest habitats resulting in six agglomerations of species inhabiting forest environments: "L" – broadleaved forests, "WM" – moist mixed forests, "MS" – fresh mixed forests, "LB" – damp broadleaved forests, "IB" – damp coniferous forests and "I" – coniferous forests (Table 1). The mean body length of two most similar species ranged from 1.00 to 1.10 (Table. 2). Assuming that the assemblage consists of two or more species from the *Carabus* genus, the ratio of the species most differing in body length (NN – top line, Table. 2) and of two species most similar in body length (DN – bottom line, Fig. 1) were analysed. The mean ratio of the smallest to the largest species increased with the number of the *Carabus* species in the assemblage. Two strategies of adaptation of body length to moist and fertility conditions of the environment (Fig. 2) was adopted. The dimensions of species preferring more fertile habitats "L" were larger than those living in poorer ones "I". On the other hand species preferring poorer habitats had larger dimensions in poor environments. The coexistence mechanisms of carabid species have been discussed. The explanation of coexistence mechanisms of carabid species proposed in the paper was based on spatial and temporal separation, as well as on different strategies of body length adaptation of the species preferring fertile and the species preferring poor habitats.