

JAROSŁAW SKŁODOWSKI

Występowanie i przemieszczanie się biegaczowatych na zrębie z pozostawionymi kępami starodrzewu

The distribution and movement of ground beetles on a cutting area with retained old-growth clumps

ABSTRACT

Skłodowski J. 2008. Występowanie i przemieszczanie się biegaczowatych na zrębie z pozostawionymi kępami starodrzewu. Sylwan 9: 31-43.

The colonisation and movement of ground beetles on a cutting area with two retained old-growth clumps of 4 and 7 are were investigated using the CMR method. The method enabled to evaluate the trapping level of small non-forest species. The paper discusses the use of old-growth clumps during the colonisation of the cutting area by big forest species and concurrent "avoidance" of these areas by small non-forest species. Stimulating role of the parallel and perpendicular ploughing furrows in the process of the colonisation the cutting area by forest and non-forest species as well as differences in their perception of site micro-differences were also analysed. The results confirmed assumed hypothesis in case of non-forest species (avoidance of clumps), forest species *C. arcensis* and non-forest species *P. caeruleus* and individuals from the genera *Amara* and *Harpalus* as far as the influence of furrows is concerned. Differences in the perception of the cutting area between forest and non-forest species were also proved.

KEY WORDS

cutting area, old-growth clumps, *Carabidae*, movement, colonisation, semivariogram

ADDRESSES

Jarosław Skłodowski – Katedra Ochrony Lasu i Ekologii; SGGW;
ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa; e-mail: sklodowski@wl.sggw.pl

Wstęp

Zmiany środowiskowe jakie generują zręby zupełne naruszają skład gatunkowy i strukturę zgrupowań epigeicznych chrząszczy z rodziny biegaczowatych [Szyszko 1983, 1990, 2002; Szujecki i in. 1983; Skłodowski 1995, 2002, 2006; Atlegrim i in. 1997; du Bus de Warnaffe, Lebrun 2004; Koivula 2001, 2002; Niemelä i in. 1993, 1996; Pontégnie 2005; Schwerk, Szyszko 2007]. Jednakową dla wszystkich obserwacji reakcją biegaczowatych na zręb zupełny jest wzrost ich różnorodności biologicznej, będący efektem napływu na pozbawiony drzew teren gatunków eurytopowych i gatunków terenów otwartych. W tym czasie gatunki leśne emigrują z terenu zrębu bądź stają się mało liczne.

Zmiany środowiska i zgrupowań biegaczowatych powodowane są zarówno wycięciem zrębu, jak i przygotowaniem gleby pod nowe odnowienie. Na przestrzeni ostatnich 20 lat leśnictwo wielu krajów europejskich wprowadziło modyfikacje sposobów gospodarki mające minimalizować negatywne aspekty oddziaływania zrębów na środowisko leśne. Zmniejszono między innymi powierzchnię i szerokość zrębów oraz zaczęto pozostawiać na nich wyspy, czy raczej kępy starodrzewu [Koivula 2002; Skłodowski 2002; Matveinen-Huju i in. 2006]. Ma to ułatwiać powrót gatunków leśnych na teren odnawianego zrębu. Kępy starodrzewu mają pełnić wobec gatunków leśnych rolę szalupy ratunkowej.

Czy wyspy starodrzewu rzeczywiście spełniają pokładane w nich nadzieje? Odpowiedzieć na to pytanie można obserwując bądź zgrupowania biegaczowatych na zrębie, bądź przemieszczanie się poszczególnych osobników kolonizujących zrąb. Biegaczowate w „sprzyjającym” im środowisku poruszają się sposobem przypadkowym (ang. random movement), zaś w środowisku „niesprzyjającym” – w sposób ukierunkowany (ang. directed movement). Sposób poruszania się zależy od stopnia zaspokojenia głodu zwierzęcia [Baars 1979; Mools 1979, 1987; Rijnsdorp 1980]. Przemieszczanie się biegaczowatych można śledzić różnymi metodami: przyżyciową metodą CMR (ang. catch, mark, release) polegającej na złowieniu, oznakowaniu i wypuszczeniu osobnika [Joyce i in. 1999; Skłodowski 1999], śledzenia przenośnym radarem (ang. portable radar – Charier i in. [1996]), radarem harmonicznym (ang. harmonic radar – Wallin, Ekblom [1988] lub Lövei i in. [1997]) i telemetrią (np. Ricken, Rath [1996]). Wadą metody CMR jest brak informacji na temat przemieszczania się oznakowanego chrząszcza pomiędzy kolejnymi łowieniami, natomiast zaletą - możliwość obserwowania „na raz” nawet kilkuset oznakowanych chrząszczy. Zaletą zdalnych metod obserwacji (np. radaru harmonicznego) jest możliwość bieżącego śledzenia przemieszczającego się osobnika, natomiast wadą – ograniczona liczba jednocześnie obserwowanych zwierząt.

Obserwacje kolonizacji zrębu przez leśne biegaczowate należy jednak opierać na jak największej liczbie spostrzeżeń. Dlatego do badań wybrano przyżyciową metodę CMR. W metodzie tej zastosowanie pułapek żywołownych daje dodatkową możliwość obserwacji łowności mniejszych, nieleśnych gatunków. Rozmieszczając pułapki na całym zrębie można obserwować konsekwencje, jakie wywiera na kolonizację biegaczowatych np. sposób przygotowania gleby. Orka w pasy może być wykonana prostopadłe, jak i równoległe do długiego boku zrębu. Zapytajmy który sposób bardziej stymuluje kolonizację zrębu gatunkami leśnymi. Czy kępy starodrzewu rzeczywiście są wykorzystywane w trakcie kolonizacji przez gatunki leśne? W badaniach postawiono następujące hipotezy:

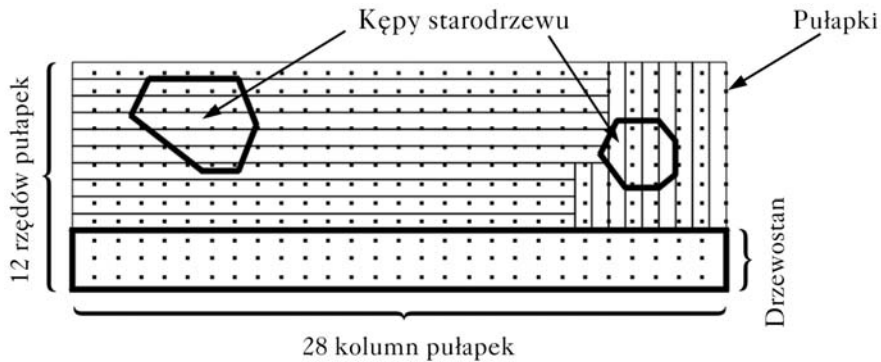
- Duże gatunki leśne kolonizując zrąb wykorzystują kępy starodrzewu, w których osiągają większą łowność niż na terenie zrębu. Jednocześnie łowność gatunków nieleśnych w kępach starodrzewu jest mniejsza niż na terenie zrębu.
- Wyoranie bruzd prostopadłe do granicy zrębu stymuluje jego kolonizację przez gatunki leśne, zaś równoległe - przez gatunki nieleśne.
- Gatunki biegaczowatych kolonizujące zaorany zrąb reagują w zróżnicowany sposób na jego mikrozdnicowanie, czego wyrazem są odmienne rozkłady łowności.

Teren badań

Badania prowadzono na terenie Puszczy Człuchowskiej w latach 1996-1999 na zrębie położonym w oddziale 114a leśnictwa Pustowo (Nadl. Niedźwiady). Zrąb wycięto w 95-letnim drzewostanie sosnowym pozostawiając dwie kępy starodrzewu o powierzchni 4 i 7 arów. Glebę (rdzawa) zaorano w pasy jesienią 1996 roku, zaś sosnę posadzono wiosną 1997 roku. Część powierzchni zaorano w kierunku równoległym, a część w kierunku prostopadłym do ściany drzewostanu (ryc. 1). Zrąb stykał się dłuższą górną granicą z drogą leśną, zaś dolną – z pozostawioną resztą 95-letniego drzewostanu sosnowego.

Metodyka

PRACE TERENOWE. Do odłowu chrząszczy użyto plastikowych pojemników (0,5 l) o średnicy górnej wynoszącej 12 cm. W denkach pojemników wywiercono po 5 otworów (średnica 1,0 mm) przeznaczonych do odprowadzania wody opadowej. Pułapki rozstawiono w siatce kwadratowej



Ryc. 1.

Plan powierzchni badawczej
Design of the study site

6×6 m, w 28 kolumnach po 12 sztuk w każdej (ryc. 1). Przeglądu pułapek dokonywano codziennie w roku 1996 w okresie od 26 VI do 18 IX, w 1997 – od 21 VI do 16 X, w 1998 – od 24 VI do 2 IX, a w 1999 – od 29 VI do 1 IX. W trakcie przeglądów zapisywano numer pułapki, w której zловиły się dany osobnik oraz nazwę gatunku (nie rozpoznawano jedynie gatunków z rodzaju *Harpalus* i *Amara* zapisując jedynie ich nazwę rodzajową). Osobniki większe niż 12 mm znakowano indywidualnym numerem. Wszystkie chrząszcze wypuszczano 1,5 m od pułapki. Aby ujednocilić dane, do analizy wykorzystano dane zebrane pomiędzy 1 lipca a 31 sierpnia każdego roku.

Chrząszcze znakowano indywidualnym numerem nacinając płytko pokrywy według systemu Grüma [1959]. Przyjęto cztery strefy „kodowania” numeru: „1” - w prawej tylnej, „3” - w prawej przedniej, „10” - w lewej tylnej i „50” w przedniej prawej ćwiartce pokrywy. Na przykład, aby zaznaczyć numer 188, należy delikatnie naciąć pilnikiem igiełkowym: 2 razy w strefie jedynek, 2 razy w strefie trójek, 3 razy w strefie dziesiątek i 3 razy w strefie pięćdziesiątek.

ANALIZA DANYCH. Hipotezę dotyczącą wykorzystywania wysp starodrzewu zrębu przez duże leśne gatunki i unikania ich przez gatunki nieleśne weryfikowano w dwóch krokach. W pierwszym, mającym charakter orientacyjny, wykreślono tory wędrówek biegaczowatych. Przyjęto założenie, że między kolejnymi złowieniami chrząszcze poruszają się po linii prostej. Badacze stosujący metodę CMR często przyjmują takie uproszczenie. Zgodnie z hipotezą większość tras wędrówek powinna przecinać bądź kończyć się w kępach starodrzewu. Następnie porównano różnice między łownością leśnych i nieleśnych gatunków biegaczowatych na terenie zrębu i kęp starodrzewu. Ponieważ rozkłady danych odbiegały od rozkładu normalnego, co sprawdzono testem Shapiro-Wilka, weryfikację hipotezy przeprowadzono testem U Manna-Whitney’a. Do obliczeń statystycznych wykorzystano pakiet Statistica.

Zaoranie części zrębu równolegle, a części prostopadle w stosunku do jego dłuższej granicy ze starodrzewem, powinno różnicować łowność poszczególnych gatunków. Tę hipotezę weryfikowano porównując łowność biegaczowatych w poszczególnych typach bruzd. Ponieważ rozkłady danych także odbiegały od rozkładu normalnego, porównań dokonano testem U Manna-Whitney’a. Do orientacyjnego przedstawienia występowania biegaczowatych na zrębie w programie ArcMap 9.2 sporządzono mapy łowności.

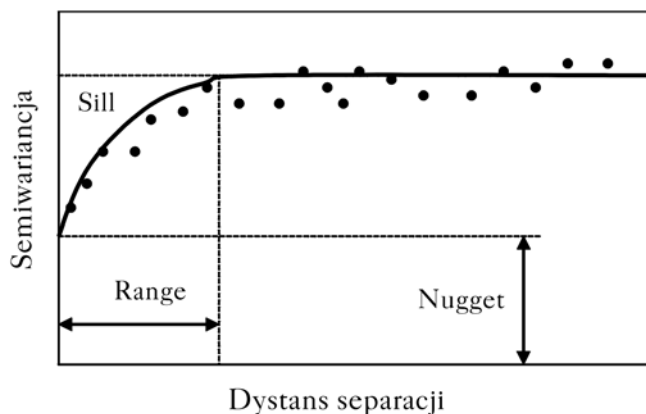
Zróznicowanie łowności biegaczowatych w przestrzeni przedstawiono za pomocą semiwariogramu wykreślonego w programie VarioVin 2.21 (ryc. 2.). W opisywanym przypadku semiwariancja informuje o średnich różnicach łowności biegaczowatych odległych od siebie o dany dystans separacji (h). Stosując kwadratową siatkę pułapek, odległości między nimi opisujemy parametrem h lub jego krotnością.

Parametry opisujące semiwariogram to próg (ang. sill), zasięg (ang. range) i tzw. „efekt samorodka” (ang. nugget). Próg to poziom osiągania maksymalnego, stałego i charakterystycznego dla danego przypadku poziomu zmienności. Oznacza redukcję autokorelacji przestrzennej pomiędzy złowieniami w dalej oddalonych od siebie pułapkach. Odległość h , przy której to następuje, określana jest jako zasięg. Zasięg informuje o rozpiętości autokorelacji. Jego duże wartości świadczą o „spoistości” przestrzennej łowności biegaczowatych, co przejawia się w tendencji do utrzymywania podobieństw pomiędzy łownością biegaczowatych nawet w bardzo odległych od siebie pułapkach. Natomiast „efekt samorodka” informuje o roli autokorelacji w ogólnej zmienności. Im jest on większy, tym mniejsza jest rola autokorelacji w kształtowaniu zmienności przestrzennej. Niewielkie wartości „efektu samorodka” świadczą o dużym podobieństwie łowności biegaczowatych w pułapkach zlokalizowanych w bliskich odległościach. Do zbadania różnic pomiędzy parametrami opisującymi gatunki leśne i nieleśne zastosowano test U Manna-Whitney’a.

Wyniki

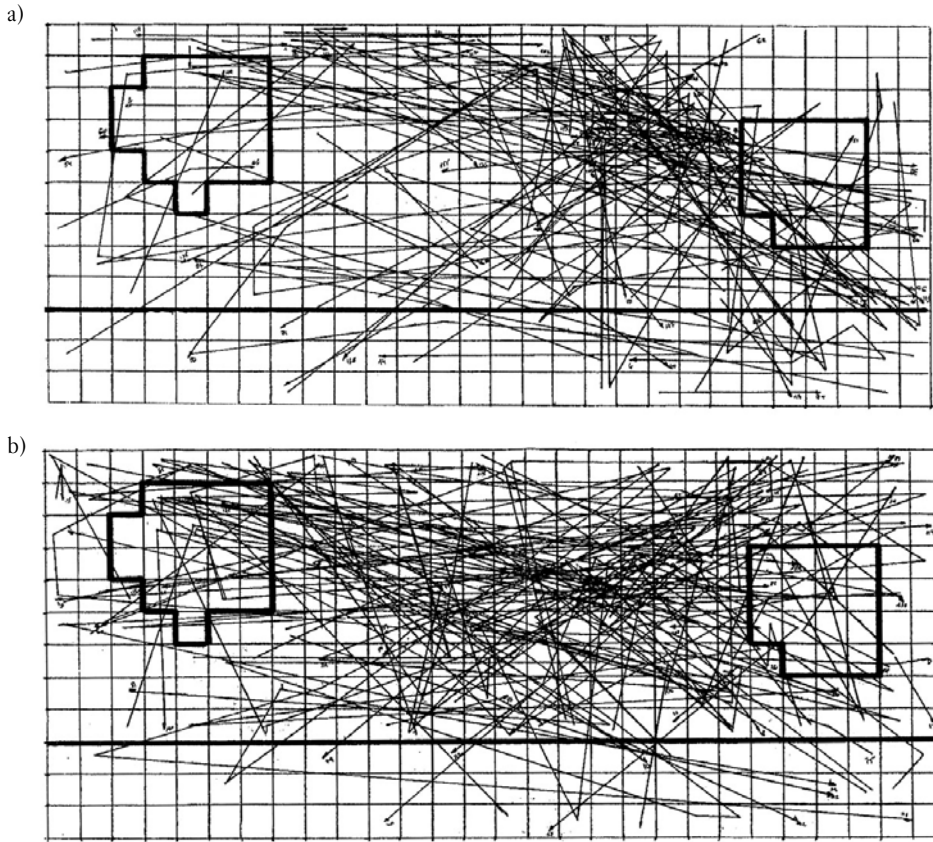
Analiza map przemieszczania się samic i samców *C. arcensis* w 4 roku trwania badań wskazuje, że gatunek ten wchodzi na teren kęp starodrzewu (ryc. 3). Uwagę przyciąga „zgrupowanie” torów przemieszczania się *C. arcensis* na zrębie tuż obok mniejszej kępy drzew. W miejscu tym bruzdy biegną prostopadłe do długiego boku zrębu, co sugeruje wykorzystanie ich przez wchodzące na zrąb chrząszcze. Natomiast tory przemieszczania się *C. violaceus* skoncentrowane są przy ścianie drzewostanu, rzadko sięgając wysp drzewostanu (ryc. 4). Gatunek ten występował głównie w okolicach bruzd biegnących równoległe do ściany długiego boku zrębu.

Średnia łowność leśnych gatunków *C. glabratus* i *C. violaceus* była większa na terenie wysp niż na obszarze zrębu. Różnic nie potwierdzono jednak statystycznie (tab. 1). Potwierdzono



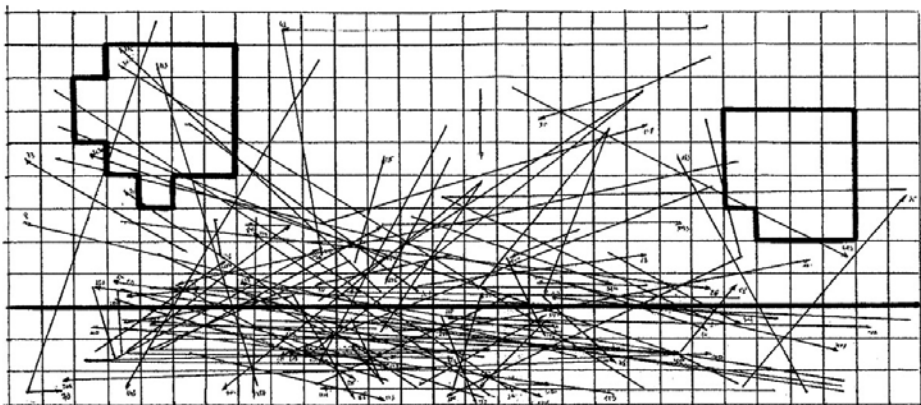
Ryc. 2.

Typowy semiwariogram z zaznaczonymi parametrami
 Typical semivariogram with marked parameters



Ryc. 3.

Tory wędrówek *C. arcensis*: a – samic; b – samców
 Migration routes of *C. arcensis*: a – females; b – males



Ryc. 4.

Tory wędrówek *C. violaceus*
 Migration routes of *C. violaceus*

Tabela 1.

Średnia łowność nieleśnych i leśnych gatunków biegaczowatych na terenie zrębu oraz dużej i małej wyspy drzewostanu

Mean trapping of forest and non-forest ground beetles species on cutting area as well as in smaller and larger clump

	Zręb	Duża wyspa	Mała wyspa	test U Manna-Whitney'a (Z/p)
<i>P. caerulescens</i> [N]	5,58 ±6,38	5,14 ±6,28	4,73 ±6,13	* 1,96/0,48
<i>P. virens</i> [N]	3,40 ±3,16	1,95 ±2,31	2,87 ±3,01	4,25/< 0,001 *
<i>C. erratus</i> [N]	7,94 ±8,30	3,41 ±3,62	7,71 ±14,07	5,14/<0,001 3,21/ 0,01
<i>Amara</i> sp. [N]	5,94 ±8,29	3,84 ±6,77	2,16 ±2,83	2,05/ 0,040 3,84/<0,001
<i>Harpalus</i> sp. [N]	10,09 ±7,99	7,03 ±7,08	5,20 ±4,12	3,61/<0,001 4,50/<0,001
<i>P. niger</i> [L]	1,47 ±1,86	0,75 ±1,06	0,53 ±0,81	3,22/ 0,001 3,79/<0,001
<i>C. violaceus</i> [L]	0,60 ±1,04	0,49 ±0,76	0,67 ±0,98	* *
<i>C. glabratus</i> [L]	0,10 ±0,36	0,19 ±0,43	0,18 ±0,38	* *
<i>C. arcensis</i> [L]	4,22 ±3,91	2,81 ±3,71	3,04 ±3,18	3,84/<0,001 2,25/0,024

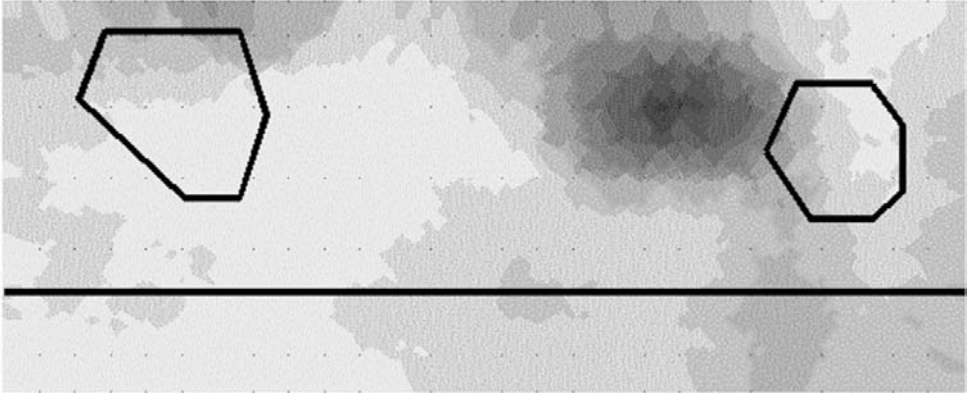
* różnica nieistotna statystycznie na poziomie 0,05 – difference not significant statistically at 0,05 level

natomiast większą średnią łowność leśnych *P. niger* i *C. arcensis* na zrębie w stosunku do kęp staro-drzewu. Gatunki nieleśne *P. caerulescens*, *P. virens*, *C. erratus* oraz przedstawiciele rodzajów *Amara* i *Harpalus* większą łowność osiągały na terenie zrębu (tab. 1).

Analiza statystyczna potwierdziła różnice pomiędzy łownością biegaczowatych w bruzdach równoległych i prostopadłych w przypadku 2 gatunków i 2 taksonów. Nieleśny *P. caerulescens* oraz przedstawiciele rodzajów *Amara* i *Harpalus* większą łowność uzyskiwały w bruzdach wyoranych równolegle do dłuższej ściany zrębu. Taki układ bruzd ułatwia szybkie przemieszczanie się wzdłuż zrębu, co sprzyja kolonizatorom znajdującym się w środku zrębu. Natomiast *C. arcensis* cechował się większą łownością w bruzdach wyoranych prostopadle do długiej granicy zrębu. Bruzdy prostopadle ułatwiają osobnikom wychodzącym z drzewostanu i rozpoczynającym kolonizację zrębu, natomiast utrudniają kolonizację gatunkom wędrującym wzdłuż zrębu.

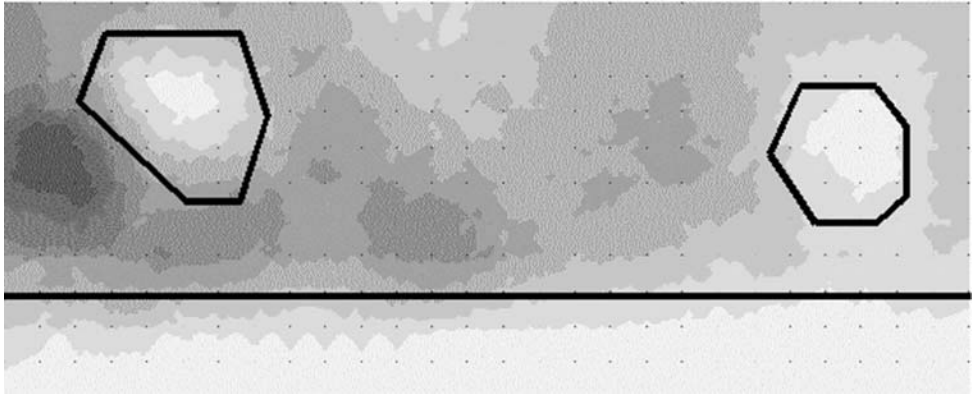
Uzupełnieniem powyższych obserwacji są mapki łowności *C. arcensis*, *C. erratus* oraz osobników z rodzaju *Amara* (ryc. 5-7). Leśny *C. arcensis* osiągał większą łowność w pułapkach położonych wokół prawej wyspy – czyli w części zrębu zaoranego prostopadle do granicy (ryc. 5). Ponieważ gleba na terenie kępy nie była orana, dochodzące tu osobniki łatwo mogły zmieniać bruzdy którymi się poruszają. Nieleśne biegaczowate: *C. erratus* i osobniki z rodzaju *Amara* (ryc. 6 i 7) liczniej występują w części zrębu zaoranego równolegle do granicy.

Przeprowadzona analiza semiwariancji łowności gatunków terenów otwartych i leśnych potwierdziła istotność różnic pomiędzy wartościami „efektu samorodka”. Istotność różnic pomiędzy wartościami progu okazała się bliska poziomowi istotności. Posługując się jedynie parametrem „efektu samorodka” można wnioskować, że łowność gatunków terenów otwartych ma bardziej heterogeniczny rozkład przestrzenny niż łowność gatunków leśnych. Kształt semiwariogramów



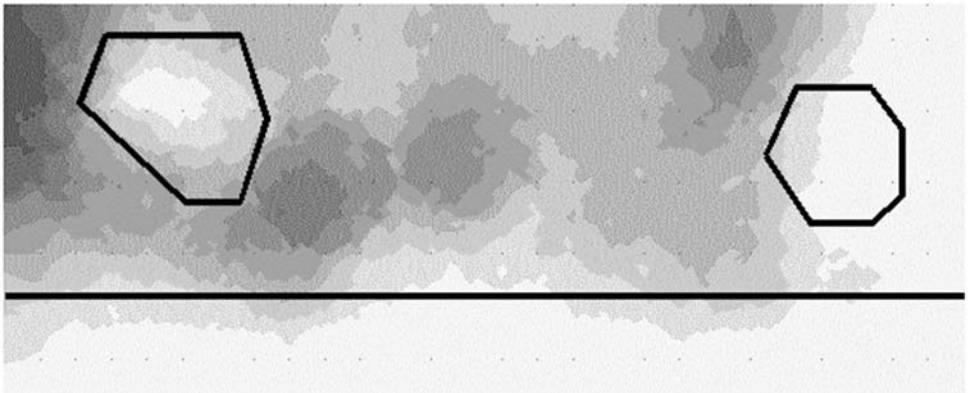
Ryc. 5.

Łowność *C. arcensis* na terenie zrębu
The trapping level of *C. arcensis* on the cutting area



Ryc. 6.

Występowanie i łowność *C. erratus* na terenie zrębu
Distribution and trapping level of *C. erratus* on the cutting area



Ryc. 7.

Występowanie i łowność osobników z rodzaju *Amara* na terenie zrębu
Distribution and trapping level of the individuals from the *Amara* genus on the cutting area

Tabela 2.

Łowność biegaczowatych (na pułapkę/sezon) w bruzdach wyoranych równolegle i prostopadle do dłuższego boku

Ground beetles trapping (per trap/season) in furrows ploughed parallelly and perpendicularly to the longer boundary

	Równoległe	Prostopadle	test U Manna-Whitney'a (Z/p)
<i>P. caerulescens</i>	5,72 ±6,21	5,00 ±7,08	2,43/0,015
<i>P. virens</i>	3,66 ±2,89	3,56 ±4,08	*
<i>C. erratus</i>	7,64 ±7,17	9,20 ±11,85	*
<i>Amara</i> sp.	6,60 ±8,85	3,20 ±4,51	4,03/<0,001
<i>Harpalus</i> sp.	10,66 ±8,36	7,75 ±5,64	3,27/0,001
<i>P. niger</i>	1,54 ±1,91	1,21 ±1,65	*
<i>C. violaceus</i>	0,57 ±1,02	0,72 ±1,14	*
<i>C. glabratus</i>	0,11 ±0,36	0,08 ±0,32	*
<i>C. arcensis</i>	4,09 ±4,09	4,75 ±3,38	2,99/0,003

* różnica nieistotna statystycznie na poziomie 0,05 – difference not significant statistically at 0,05 level

Tabela 3.

Analiza semiwariancji łowności gatunków terenów otwartych i gatunków leśnych

Semivariance analysis for trapping of forest and non-forest species

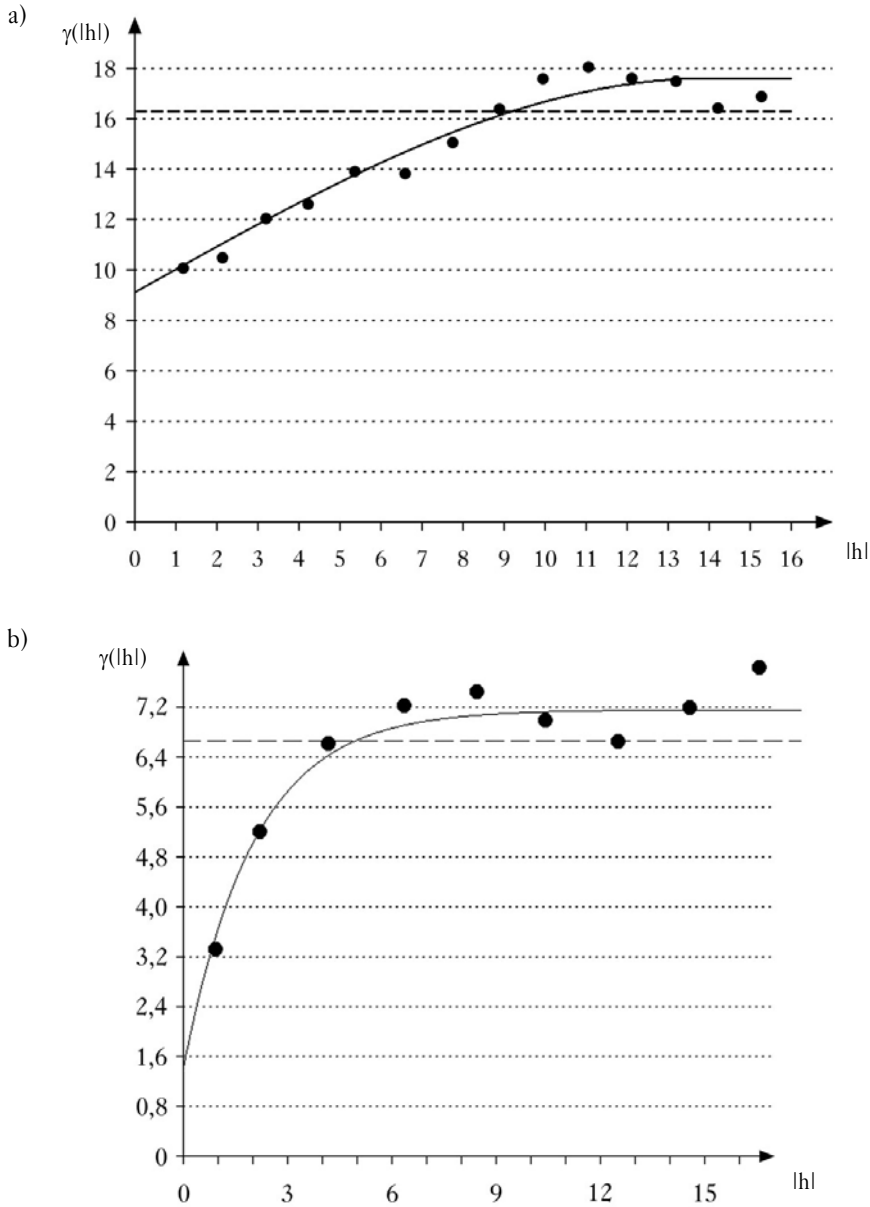
Parametr	Gatunki nieleśne	Gatunki leśne	test U Manna-Whitney'a (Z/p)
Efekt samorodka	11,6	2,5	2,3735/0,017
Zasięg	10,5	8,7	0,7302/0,465
Próg	21,9	7,7	1,8257/0,067

przedstawionych dla *P. caerulescens* i *C. arcensis* zdradza że już przy dystansach powyżej 6h (36 m) autokorelacja łowności leśnego *C. arcensis* osiąga maksymalną redukcję (ryc. 8). W przypadku nieleśnego *P. caerulescens* autokorelacja łowności osiąga maksymalną redukcję w pułapkach odległych o większe dystanse – przynajmniej 10 h (60 m).

Dyskusja

Hipoteza dotycząca wykorzystywania pozostawionych na zrębie wysp starodrzewu przez duże leśne gatunki i unikania ich przez gatunki nieleśne potwierdzona została w stosunku do gatunków nieleśnych (z wyjątkiem *C. erratus* obecnego w dużej kępie), co oznacza że *P. caerulescens*, *P. virens*, *C. erratus* (częściowo) oraz osobniki z rodzajów *Amara* i *Harpalus* penetrują wnętrza kęp w znacznie mniejszym stopniu niż zaorany zrąb. Ponieważ badania prowadzono w 4 pierwszych latach mijających od wycięciu zrębu, gatunki nieleśne miały dość czasu aby całkowicie skolonizować zrąb [Koivula, Niemelä 2003; Niemelä i in. 1993; Szyszko 1983; Skłodowski 1995, 2006]. Gatunki terenów otwartych nadzwyczaj efektywnie kolonizują zręby – pierwsze ich osobniki pojawiają się w małych lukach (<0,5 ha) już w ciągu miesiąca [Koivula, Niemelä 2003].

Łowność gatunków nieleśnych w niewielkich wyspach była wyraźnie mniejsza niż na zrębie obok. Wyspy te miały powierzchnię 7 i 4 arów, czyli kilkakrotnie mniej niż największe 50-hektarowe badane przez Matveinen-Huju i innych [2006, 2007]. W przypadku małych wysp cień koron pokrywa zaledwie część powierzchni wyspy. Dlatego to nie cień, ale nienaruszona przez orkę ściółka na terenie kępy wydają się być bardziej prawdopodobnym czynnikiem odpowiedzialnym za zmniejszenie łowności nieleśnych biegaczowatych. Identyczne zmniejszenie łowności przy użyciu zwykłych pułapek z glikolem gatunków nieleśnych w 27 małych wyspach na zrębie obserwował Skłodowski [2002]. Nie potwierdzono natomiast większej łowno-



Ryc. 8.

Semiwariogram sporządzony dla *P. caeruleus* (a) i *C. arcensis* (b)
 Semivariogram developed for *P. caeruleus* (a) and *C. arcensis* (b)

ści leśnych gatunków biegaczowatych w kępach starodrzewu w porównaniu ze zrębem. Zakładaną hipotezę spełniłyby jedynie *C. violaceus* i *C. glabratus*, ale analiza statystyczna nie potwierdziła tego wyniku, prawdopodobnie ze względu na ich małą łowność. Niewielka łowność tych gatunków może wynikać z „niechęci” do wychodzenia na otwartą przestrzeń [Assmann, Günther 2000]. Natomiast gatunki leśne (mezofilny *P. niger* i kserofilny *C. Arcensis* [Burakowski

i in. 1973-1974; Skłodowski 2006; Szyszko 1983; Szujecki i in. 1983]) łączyły się liczniej na zrębie, co potwierdzono statystycznie. Oba penetrują również ekotony leśno-polne [Skłodowski 1999, 2001]. Pomimo mezofilnych preferencji *P. niger* penetruje teren otwarty w odległościach do 40 [Skłodowski 1999], a nawet do 250 m od drzewostanów [Wallin 1985]. Dominuje też w zgrupowaniach zamieszkujących 5-letnie uprawy w lasach naturalnych Białowieży [Skłodowski 2006]. Oba gatunki penetrują cały zrąb, przechodząc przez kępy starodrzewu. Jednak kępy te są zbyt małe, aby chrząszcze te mogły pozostać dłużej pod ich okapem. Według Matveinen-Huju i innych [2007] małe wyspy mogą być niewystarczające do utrzymania się w nich leśnych specjalistów.

Hipotezę dotyczącą wpływu sposobu zaorania bruzd na kolonizację zrębu przez gatunki leśne i nieleśne potwierdzono statystycznie w stosunku do niektórych chrząszczy. Gatunek nieleśny *P. caerulescens* oraz przedstawiciele rodzajów *Amara* i *Harpalus* osiągnęli większą łośność w bruzdach równoległych. Ponieważ długość bruzd równoległych osiągała 120 m, gatunki te mogły się nimi szybko przemieszczać. Mniejszą natomiast łośność osiągały one w bruzdach prostopadłych, dlatego można wnioskować, że dochodząc do nich bruzdami równoległymi natrafiały na trudną do pokonania poprzeczną przeszkodę. Taki wniosek można również wyciągnąć z obserwacji mapek łośności, na których wyraźnie różnicują się części zrębu zaorane w odmiennych kierunkach. Bruzdy prostopadłe, wnioskując z łośności *C. arcensis*, ułatwiają kolonizację zrębu. Na mapce łośności tego gatunku na zrębie widać wyraźną „chmurę” ułożoną ukośnie, zaczynającą się w bruzdach prostopadłych (prawa strona zrębu), przechodzącą przez kępę starodrzewu i kończącą się w bruzdach równoległych (centrum zrębu). Prawdopodobnie *C. arcensis* rozpoczyna kolonizację zrębu od ściany drzewostanu wykorzystując bruzdy prostopadłe. Dochodząc do kępy, której gleba nie jest zaorana, ale graniczy z bruzdami równoległymi, może zmienić w jej obrębie kierunek marszu – co też robi sądząc z układu jego torów wędrówek. Wydaje się, że *C. arcensis* wykorzystuje tę wyspę jako stację pośrednią (ang. stepping stone). Według Jopp i Reuter [2005] duże gatunki, takie jak *C. hortensis*, nie zawsze korzystają ze stacji pośrednich. Natomiast mniejszy *Abax parallelepipedus* korzystając z zadrzewień podnosi sukces kolonizacji. Gatunek ten przez analogię można porównać z *C. arcensis*, który kolonizując zrąb „wykorzystuje” mniejszą wyspę.

Według Niemelä i innych [1993] jedną z reakcji biegaczowatych na wycięcie zrębu i zmianę warunków jest wzrost występowania gatunków suchych terenów otwartych. Zręby zupełne prowadzą do zniszczenia posiadających duże znaczenie dla bezkręgowców mikrośrodków leśnych [Niemelä i in. 1996]. Według Kotze i O'Hara [2003] takie zaburzenia większą szansę przetrwać mają gatunki dimorficzne niż gatunki bezskrzydłe. Na podstawie wcześniej omawianych wyników można przypuszczać, że to leśne gatunki bezskrzydłe natrafiały na trudniejsze warunki na zrębie. Analiza semiwariancji łośności gatunków nieleśnych i leśnych wykazała odmienny charakter kolonizacji zrębu przez te grupy gatunków. Niska wartość „efektu samorodka” (około 33% wartości proggu) sugeruje bardziej homogenny rozkład łośności gatunków leśnych w pułapkach bliżej siebie położonych. U gatunków nieleśnych wysoka wartość „efektu samorodka” (ponad 50% proggu) wskazuje dużą zmienność łośności w bliżej siebie położonych pułapkach, co sugeruje że dla gatunków nieleśnych teren zrębu jest środowiskiem bardziej zróżnicowanym niż dla gatunków leśnych. Być może gatunki leśne „widzą” zrąb jako teren niesprzyjający, w którym istnieją schrony w postaci ocienionych bruzd. Natomiast gatunki nieleśne będące ciepłolubnymi hemizoofagami postrzegają dodatkowo jeszcze miejsca mniej i bardziej eksponowane na słońce, jak i mniej i bardziej suche oraz miejsca z mniejszą i większą ilością nasion traw. Innym możliwym wytłumaczeniem jest różnica wielkości badanych gatun-

ków nieleśnych i leśnych. Gatunki nieleśne, mniejsze od leśnych 2-4-krotnie, mogą odnajdywać w tym samym terenie większą mozaikę siedlisk oraz ukryć.

Wnioski

- ✚ Łowność gatunków nieleśnych mniejsza jest na terenie kęp starodrzewu, co sugeruje częściowe ich omijanie przez ten rodzaj biegaczowatych.
- ✚ Wbrew oczekiwaniom, łowność gatunków leśnych na terenie wysp nie jest większa niż na terenie zrębu. Nie oznacza to jednak, że leśne gatunki biegaczowatych nie korzystają z wysp – niektóre wykorzystują je jako przystanki w kolonizacji zrębu.
- ✚ Bruzdy wyorane prostopadle do długiej granicy zrębu mogą ułatwiać niektórym leśnym gatunkom kolonizację zrębu i utrudniać kolonizację obecnym już na zrębie gatunkom nieleśnym.
- ✚ Chcąc przyspieszyć powrót fauny leśnej na zrąb należy orać bruzdy prostopadle, a nie równolegle, w stosunku do jego granicy.
- ✚ Kolonizujące leśne gatunki postrzegają mikro zróżnicowanie zrębu w sposób bardziej homogenny niż czynią to gatunki nieleśne.

Literatura

- Assmann T. 1999. The ground beetle fauna of ancient and recent woodlands in the lowlands of north-west Germany (*Coleoptera, Carabidae*). *Biodiversity and Conservation* 8: 1499-1517.
- Atlegrim O., Sjöberg K., Ball J. P. 1997. Forestry effects on a boreal ground beetle community in spring: selective logging and clear-cutting compared. *Entomologica Fennica* 8: 19-26.
- Baars M. A. 1979. Pattern of movement of radioactive carabid beetles. *Oecologia* 44: 125-140.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefanska J. 1973-1974. Katalog Fauny Polski, Chrząszcze *Coleoptera*, Biegaczowate *Carabidae*. Vol. XXIII, t. 3-4. PWN.
- du Bus de Warnaffe G., Lebrun P. 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 118: 219-234.
- Charier S., Petit B., Burel F. 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (*Coleoptera, Carabidae*) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 61: 133-144.
- Grüm L. 1959. Sezonowe zmiany aktywności biegaczowatych (*Carabidae*). *Ekol. Pol.* A 9: 255-267.
- Jopp F., Reuter H. 2005. Dispersal of carabid beetles – emergence of distribution patterns. *Ecological Modeling* 186: 389-405.
- Joyce K. A., Holland J. M., Doncaster C. P. 1999. Influences of hedgerow intersections and gaps on the movement of carabid beetles. *Bulletin of Entomological Research* 89: 523-531.
- Koivula M. 2001. Carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in boreal managed forests – meso-scale ecological patterns in relation to modern forestry. – PhD thesis, University of Helsinki. s. 120.
- Koivula M. 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Forest Ecology and Management* 167: 103-121.
- Koivula M., Niemelä J. 2003. Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Ecography* 26: 179-187.
- Kotze D. J., O'Hara R. B. 2003. Species decline – but why? Explanations of carabid beetle (*Coleoptera, Carabidae*) declines in Europe. *Oecologia* 135: 138-148.
- Lövei G., Stringer I. A. N., Devine C. D., Cartellieri M. 1997. Harmonic radar – a method using inexpensive tags to study invertebrate movement on land. *New Zealand Journal of Ecology* 21 (2): 187-193.
- Matveinen-Huju K., Niemelä J., Rita H., O'Hara R. B. 2006. Retention-tree groups in clear-cuts: Do they constitute 'life-boats' for spiders and carabids? *Forest Ecology and Management* 230: 119-135.
- Matveinen-Huju K., Niemelä J., Rauha A.M. 2007. Spider and carabid assemblages in retention-felled stands – short-term effects in Eastern Finland. W: Matveinen-Huju K. Short-term effects of variable retention on epigeic spiders and carabid beetles in Finland. Academic dissertation. Yliopistopaino. Helsinki 2007. 51
- Mools P. J. M. 1979. Motivation and walking behaviour of the carabid beetle *Pterostichus caerulescens* L. at different densities and distributions of the prey. A preliminary report. *Miscellaneous papers LH Wageningen* 18: 185-198.
- Mools P. J. M. 1987. Hanger in relation to searching behaviour, predation and egg production of the carabid beetle *Pterostichus caerulescens* L. results of simulation. *Acta. Phytopath. Entom. Hung.* Vol. 22 (1-4): 187-205.
- Niemelä J., Langor D., Spence J. R. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in Western Canada. *Conservation Biology* 7: 551-561.

- Niemelä J., Haila Y., Punttila P. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.
- Pontégnie M., du Bus de Warnaffe G., Lebrun P. 2005. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemi-edaphic macrofauna community. *Pedobiologia* 49: 199-210.
- Ricken U., Raths U. 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. W: 3rd International Symposium of Carabidology: Population Biology and Conservation of Carabid Beetles. Kaunianinen, Finland, 4-7 September 1995. *Ann. Zool. Fenn.* 33 (1)
- Rijnsdorp A. D. 1980. Pattern of movement and dispersal from dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (*Coleoptera Carabidae*). *Oecologia (Berl.)* 45: 274-281.
- Schwerk A., Szyszko J. 2007. Mittlere Individuen Biomasse (MIB) von epigäischen Laufkäfern (*Coleoptera: Carabidae*) als Indikator für Sukzessionsstadien. *Angewandte Carabidologie* 8: 69-72.
- Skłodowski J. 1995. Antropogenne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: Szujceki A. i in. [red.]. Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa. 17-174.
- Skłodowski J. 1999. Movement of selected carabid species (*Col. Carabidae*) through a pine forest-fallow ecotone. *Folia Forestalia Pol. Ser. A* 41: 5-23.
- Skłodowski J. 2001. The structure of Carabid communities in some field-ecotones. *Baltic Journal of Coleopterology*. 1 (1-2): 41-53.
- Skłodowski J. 2002. System kolonizacji zrębu zupełnego przez biegaczowate oraz możliwości jego doskonalenia. Wydawnictwo SGGW, Warsaw Agricultural University Press. s. 13
- Skłodowski J. 2006. Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in Białowieża Forest, Poland: from primeval forests to managed woodlands of various ages. *Entomologica Fennica* 11: 296-314.
- Szyszko J. 1983. State of *Carabidae (Col.)* fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. Warsaw Agricultural University Press.
- Szyszko J. 1990. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocenoses based on an analysis of the fauna of epigeic *Carabidae*. Warsaw Agricultural University Press.
- Szyszko J. 2002. Carabids as an efficient indicator of the quality and functioning of forest ecosystems useful in forest management. W: Szyszko J. i in. [red.]. How to protect or What we know about Carabid Beetles. From knowledge to application – from Wijster (1969) to Tuczno (2001). Warsaw Agricultural University Press. 301-318.
- Szujceki A., Mazur S., Perliński S., Szyszko J. 1983. The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press.
- Wallin H., Ekholm B. C. 1988. Movements of carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) inhabiting cereal fields: a field tracing study. *Oecologia* 77: 39-43.
- Wallin H. 1985. Spatial and temporal distribution of some abundant carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in cereal fields and adjacent habitats. *Pedobiologia* 28: 19-34.

SUMMARY

The distribution and movement of ground beetles on a cutting area with retained old-growth clumps

The colonisation and movement of ground beetles on the cutting area with two retained old-growth clumps of 4 and 7 are were investigated using the CMR (catch - mark - release) method (Fig. 1). The method allowed evaluating the trapping level of small non-forest species and marking of big species in order to monitor their movement (Fig. 3 and 4). The paper discusses the use of old-growth clumps during the colonisation of the cutting area by big forest species and concurrent “avoidance” of these areas by small non-forest species. Stimulating role of the parallel and perpendicular ploughing furrows in the process of the colonisation the cutting area by forest and non-forest species as well as differences in their perception of site micro-differences were also analysed (Fig. 5-7).

The results confirmed assumed hypothesis of clump avoidance in case of non-forest species (Table 1). The influence of furrows on behaviour of forest species *C. arcensis* and non-forest species *P. caerulescens* as well as individuals from the genera *Amara* and *Harpalus* was

also proved. Differences in the perception of the cutting area between forest and non-forest species were also confirmed (Fig. 5-8, Table 2).

The following can be concluded:

- ✦ The trapping level of non-forest species was lower in the old-growth clumps, which might suggest a partial avoidance of the area by this kind of ground beetles.
- ✦ Surprisingly, the trapping level of forest species within the clump area was not higher than on the cutting area which did not mean that forest ground beetle species did not use the clumps – some species use them as stops during site colonisation.
- ✦ Furrows ploughed perpendicular to the longer boundary of the cutting area can facilitate its colonisation by some forest species and prevent colonisation by non-forest species already inhabiting the cutting area.
- ✦ This proves that ploughing the furrows perpendicularly can accelerate the reappearance of the forest fauna to the cutting area.
- ✦ The perception of micro-differences in the cutting area by forest species that colonise it is more homogenous than by non-forest species.